

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

**POSTURA E LOCOMOÇÃO EM CINODONTES DO TRIÁSSICO
SUL-AMERICANO: UM ESTUDO DE CASO BASEADO EM
TRUCIDOCYNODON RIOGRANDENSIS OLIVEIRA, SOARES &
SCHULTZ, 2010 (TRIÁSSICO SUPERIOR, FORMAÇÃO SANTA
MARIA, BACIA DO PARANÁ; RIO GRANDE DO SUL, BRASIL).**

TÉO VEIGA DE OLIVEIRA

ORIENTADOR: DR. CESAR LEANDRO SCHULTZ

Porto Alegre – 2010

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

**POSTURA E LOCOMOÇÃO EM CINODONTES DO TRIÁSSICO
SUL-AMERICANO: UM ESTUDO DE CASO BASEADO EM
TRUCIDOCYNODON RIOGRANDENSIS OLIVEIRA, SOARES &
SCHULTZ, 2010 (TRIÁSSICO SUPERIOR, FORMAÇÃO SANTA
MARIA, BACIA DO PARANÁ; RIO GRANDE DO SUL, BRASIL).**

TÉO VEIGA DE OLIVEIRA

ORIENTADOR: DR. CESAR LEANDRO SCHULTZ

BANCA EXAMINADORA:

Dr. Fernando Abdala (University of Witwatersrand, África do Sul)

Dra. Marina Bento Soares (UFRGS, Brasil)

Dr. Richard Fariña (Universidad de la República, Uruguai)

**Tese de Doutorado apresentada
como requisito para obtenção do
Título de Doutor em Ciências.**

Porto Alegre – 2010

Oliveira, Téo Veiga de

Postura e Locomoção em Cinodontes do Triássico Sul-Americano: um estudo de caso baseado em *Trucidocynodon riograndensis* Oliveira, Soares & Schultz, 2010 (Triássico Superior, Formação Santa Maria, Bacia do Paraná; Rio Grande do Sul, Brasil). / Téo Veiga de Oliveira. - Porto Alegre : IGEO/UFRGS, 2010.

223 f. : il.

Tese (doutorado). - Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Instituto de Geociências. Programa de Pós-Graduação em Geociências. Porto Alegre, RS - BR, 2010.


Orientação: Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz

1. Cinodontes. 2. Biomecânica. 3. Postura. 4. Locomoção. 5. Trucidocynodon. 6. Triássico. 7. Formação Santa Maria. I. Título.

Catálogo na Publicação
Biblioteca Geociências - UFRGS
Renata Cristina Grun CRB 10/1113

INSTRUÇÕES REFERENTES AOS ARQUIVOS CONTIDOS NO CD EM ANEXO.

Algumas das FIGURAS da tese em formato “pdf” fornecida no CD anexado à versão impressa desta tese contêm itens interativos.

As FIGURAS 31 até 37 são acompanhadas por uma versão onde o objeto 3D pode ser manipulado pelo leitor (desde que o computador onde o arquivo seja acessado possua o Adobe® Acrobat® 3D versão 7.0.7 ou superior instalado). O arquivo 3D pode ser acessado clicando no ícone  ao fim da legenda da FIGURA correspondente, quando será aberta uma nova janela do Adobe® Acrobat®. Nesta nova janela (FIGURA 1 desta seção explicativa), selecione a ferramenta “mão” (1) e clique sobre o objeto 3D quando a ferramenta “mão” modificar sua forma (2). Ao clicar no objeto 3D, uma barra de menus é mostrada (3), com a opção “rotação” ativada (4) (outras opções de ferramentas úteis, como “movimentar” e “zoom”, aparecem quando se clica no pequeno triângulo ao lado de “rotação”). “Rotação”, “movimentar” e “zoom” funcionam mantendo-se o botão esquerdo do mouse pressionado enquanto ele é movimentado, de modo que o modelo 3D fique na posição desejada.

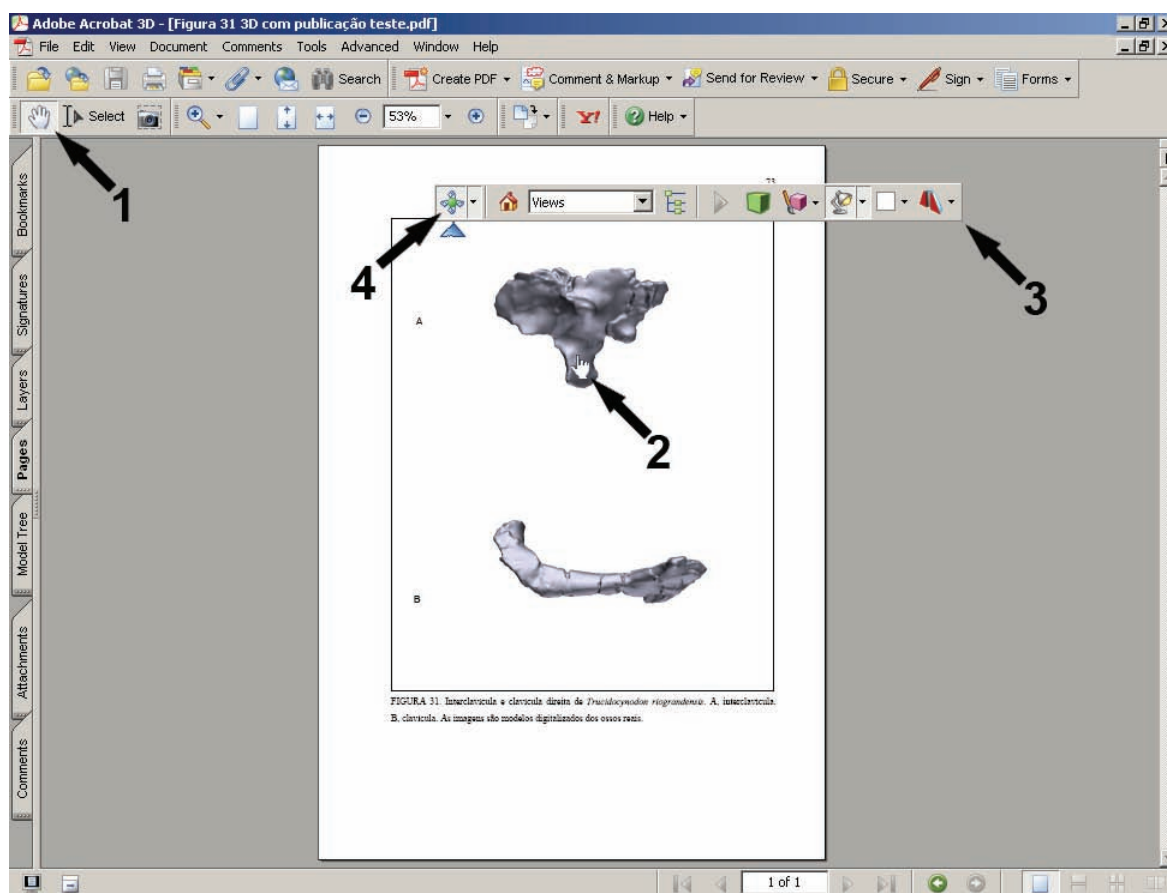



FIGURA 1. Manipulando os objetos 3D.

As FIGURAS 53 até 56, 58, 59, 61 até 63, 67, 68, 70 e 71 são acompanhadas por uma versão onde as cenas apresentadas podem ser visualizadas em um arquivo de filme (inseridos em um documento do Adobe® Acrobat®). O arquivo de filme pode ser acessado clicando no ícone  ao fim da legenda da FIGURA correspondente, quando será aberta uma nova janela do Adobe® Acrobat®. Nesta nova janela (FIGURA 2 desta seção explicativa), selecione a ferramenta “mão” (1) e clique sobre a imagem quando a ferramenta “mão” modificar sua forma (2). Após este passo, o filme deverá ser aberto; na primeira vez que isto for feito, entretanto, poderá aparecer uma mensagem pedindo permissão para que o conteúdo seja visualizado, o que pode ser feito clicando no espaço correspondente (3).

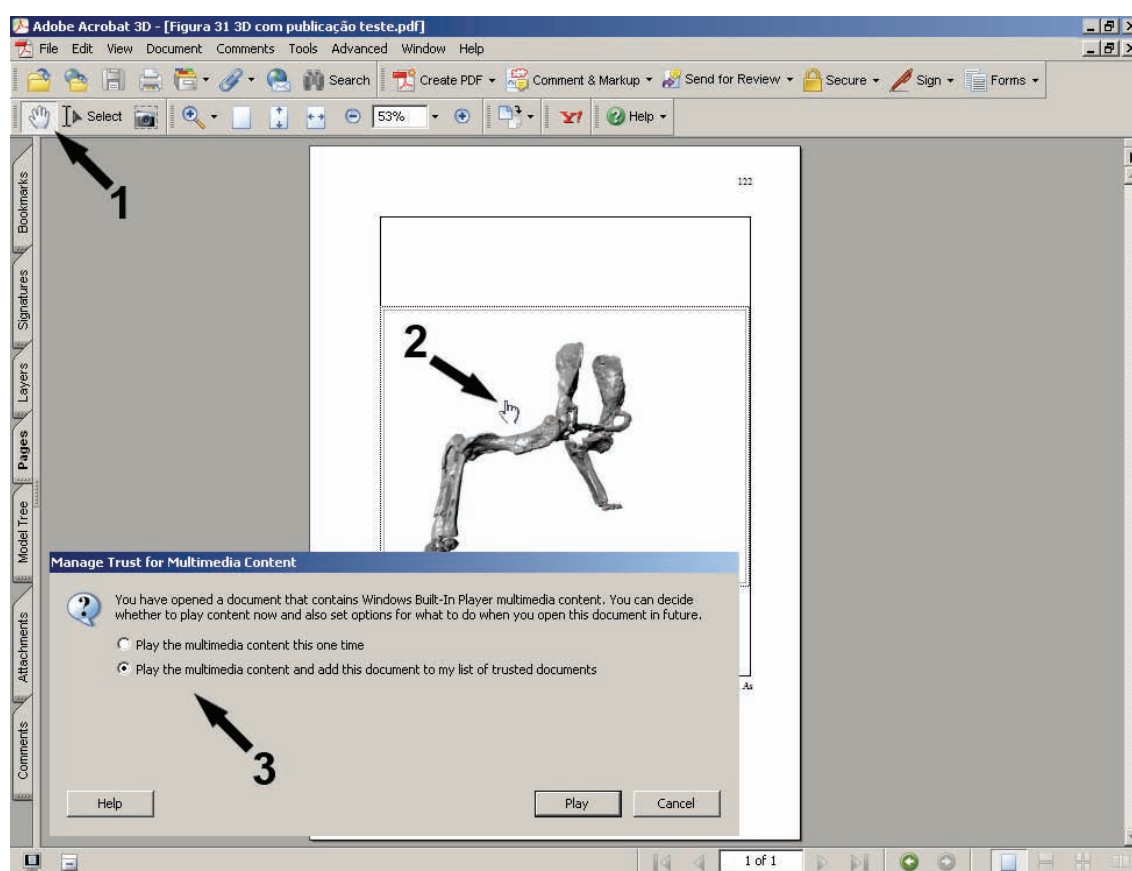


FIGURA 2. Acessando arquivos de filme.

Os links buscam por arquivos na unidade de CD nomeada “D”. Caso a unidade de CD do computador onde o CD com a tese for acessado seja nomeada com outra letra, os links não encontrarão o arquivo correspondente. Neste caso, os arquivos podem ser acessados diretamente do CD, no diretório “FIGURAS versão 3D”.

Boa leitura!

“Em primeiro lugar, mesmo a inteligência mais rudimentar não teria qualquer dificuldade em compreender que estar informado sempre será preferível a desconhecer...”

José Saramago (2009. *Caim*. São Paulo: Companhia das Letras, 172p.)

AGRADECIMENTOS

Várias pessoas não poderiam ser esquecidas ao término desta etapa da minha formação, assim, peço desculpas antecipadas àqueles que não figurarem nestes agradecimentos e que, de alguma forma, são importantes para mim.

Agradeço a meus pais Joel (*in memoriam*) e Gedi e à minha irmã Débora, pelo apoio incondicional em todos os momentos em que precisei deles. Agradeço também à minha tia Anna e à minha avó Margarida (*in memoriam*), por tudo. Também devo agradecer ao restante dos meus familiares, por todos os momentos que estive em sua companhia.

À minha esposa (e, acima disto, boa amiga) Carolina, pela amizade, amor e atenção que demonstrou por mim, mesmo nos momentos mais complicados, e também por ter feito uma leitura crítica desta tese e ter fotografado espécimes do Museo de La Plata. Agradeço também à família da Carol, à qual passei a considerar também minha, pelos bons momentos.

Aos amigos que fiz durante a minha pós-graduação, pela boa convivência e pelos momentos divertidos nos congressos e nas saídas de campo. Faço uma menção especial ao Pablo, pelos momentos de descontração, discussões sobre os aspectos compartilhados de nossas pesquisas relacionadas e pelo auxílio em parte das metodologias que utilizei nesta tese. Também agradeço ao Alexandre, pelas discussões sobre biomecânica, pela “assistência técnica” em informática e por ter lido parte da minha tese e ter me apontado alguns erros. Ao Paulinho, que me ensinou boa parte do que sei sobre os procedimentos em um laboratório de paleontologia.

Ao Prof. Cesar Schultz, meu orientador durante toda pós-graduação, que sempre demonstrou (bastante) paciência, amizade e capacidade de me orientar naquilo que precisei.

Agradeço ao Prof. Wilson Kindlein Jr. e à Lara Elena Gomes, pela assistência no escaneamento tridimensional e na produção dos modelos digitais no Laboratório de Design e Seleção de Materiais da Escola de Engenharia da UFRGS.

Ao Prof. Adolfo Bittencourt, do Instituto de Artes da UFRGS, e sua equipe, por terem desenvolvido as primeiras animações do esqueleto de *Trucidocynodon*, o objeto central desta tese, e pelo auxílio quanto às metodologias digitais aqui aplicadas.

Ao Sr. Iran Joel Fleith, da Seção de Radiologia do Hospital de Clínicas de Porto Alegre, pela presteza na execução da tomografia computadorizada do fóssil que foi o objeto central desta tese.

Aos Drs. Marcelo Reguero (Museo de La Plata, Argentina), Alejandro Kramarz (Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina),

Jaime Powell (Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina), Sérgio Martín (Universidad Nacional de La Rioja, Argentina), Ricardo Martínez (Universidad Nacional de San Juan, Argentina), Maria Cláudia Malabarba (Pontifícia Universidade Católica, Porto Alegre, Brasil) e Ana Maria Ribeiro (Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre), pelo acesso aos fósseis depositados nas coleções sob sua responsabilidade.

Agradeço à Dra. Marina Soares, pela assistência e orientação quando comecei a trabalhar com cinodontes e por ter suportado as minhas inúmeras (mesmo!) visitas à sua sala e por ter aceitado participar da banca examinadora desta tese.

Ao Dr. Fernando Abdala, pelo auxílio em algumas questões sobre os cinodontes, pelas bibliografias, pela permissão do uso sem restrição de suas fotografias e por ter aceitado participar da banca examinadora desta tese.

Ao Dr. Richard Fariña, que primeiro me apresentou à biomecânica, instigando-me a pesquisar sobre a locomoção dos cinodontes, e por ter aceitado participar da banca examinadora desta tese.

Aos funcionários da Secretaria do Programa de Pós-graduação em Geociências, por sempre atenderem minhas solicitações, e àqueles funcionários do Instituto de Geociências com os quais tive maior contato.

RESUMO

A presente tese trata da evolução da postura e da locomoção entre os cinodontes não-mamaliaformes do Triássico da América do Sul, usando como parâmetro um táxon proveniente do Triássico Superior do Rio Grande do Sul (Formação Santa Maria), *Trucidocynodon riograndensis*. Este cinodonte teve seu esqueleto pós-craniano escaneado em três dimensões, tomografado e modelado em um ambiente virtual. Esta abordagem digital, associada à análise osteológica tradicional, permitiu inferir a anatomia muscular provável deste animal e o funcionamento das principais articulações de seus membros peitorais e pélvicos, bem como a integração entre seus movimentos durante a locomoção. A reconstrução muscular assim produzida sugeriu que *Trucidocynodon* tenha tido uma musculatura muito similar à dos mamíferos no que tange a um maior desenvolvimento dos músculos que promovem a protração e a retração ativas dos membros em um plano parassagital, importantes em animais com os membros mais aduzidos (semi-erectos), sendo que esta condição postural foi – com base nisto – proposta para este cinodonte. Entretanto, este desenvolvimento muscular, no sentido de uma posição mais aduzida, está mais evidente, em *Trucidocynodon*, no membro pélvico do que no membro peitoral. Com membros pélvicos bastante eretos e membros peitorais distantes do padrão mais primitivo, foram modelados para este animal dois tipos de deslocamentos, tipicamente presentes em mamíferos cursoriais, a “caminhada” e o “galope”, cada um deles com um padrão de movimento dos membros diferenciado ao longo do tempo (duração do ciclo locomotor). Também foi aplicado um modelo biomecânico matemático que calculou os estresses aos quais o fêmur estaria sujeito durante o momento mais estressante da locomoção, quando todo peso do animal era sustentado por somente um de seus membros. Os resultados obtidos foram confrontados com aqueles existentes na bibliografia para uma série de terápsidos não-mamaliaformes, com *Trucidocynodon* mostrando resultados similares aos observados para outros cinodontes não-mamaliaformes onde a postura dos membros foi proposta como sendo semi-aduzida e os estresses sobre o fêmur eram menores quando o membro era mantido em posturas mais aduzidas. As seções transversais do fêmur e da tíbia de *Trucidocynodon* foram comparadas àsquelas de outros terápsidos, para que uma inferência sobre os regimes de carga vigentes no membro fosse efetuada. Nesse aspecto, a presença da seção transversal do fêmur praticamente circular e a da tíbia comprimida lateromedialmente indicaram que o mais provável era que este cinodonte mantivesse seus membros pélvicos em uma postura mais aduzida, em um padrão persistente ao longo da evolução dos cinodontes mais avançados. Outra contribuição importante

oferecida pelo holótipo de *Trucidocynodon* foi o fato de seu esqueleto pós-craniano estar praticamente completo, o que permitiu que as análises funcional e mecânica mencionadas fossem baseadas em muitos dados. As complexas modelagens assim obtidas puderam então ser extrapoladas para outros táxons do Triássico brasileiro e argentino, como *Exaeretodon frenguelli* e *E. riograndensis*, *Pascualgnathus polanskii*, *Massetognathus pascuali*, *Chiniquodon theotonicus*, *Prozostrodon brasiliensis*, *Cynognathus minor* e *Irajatherium hernandezi*, alguns dos quais com escassos elementos pós-cranianos conhecidos. As comparações efetuadas entre *Trucidocynodon* e estes outros táxons permitiram inferir a postura mais provável para os membros destes cinodontes, sendo atribuídas aos membros peitorais de *Exaeretodon frenguelli*, *Chiniquodon theotonicus*, *Prozostrodon brasiliensis* e *Irajatherium hernandezi*, posturas mais abduzidas e aos de *Pascualgnathus polanskii*, *Massetognathus pascuali* e *Cynognathus minor*, posturas mais aduzidas, em um grau similar ao de *Trucidocynodon*. Este panorama não se repetiu nos membros pélvicos, uma vez que as posturas mais aduzidas, como as propostas para *Trucidocynodon*, foram inferidas para todos os táxons citados (exceto *Cynognathus minor*, cuja cintura e membro pélvico não são conhecidos), inclusive *Exaeretodon riograndensis* (não considerado na análise do membro peitoral devido à escassez de conhecimentos sobre esta região de seu esqueleto). De forma geral, as informações providas por *Trucidocynodon* e sua comparação com vários tetrápodos, incluindo desde répteis, sinápsidos não-cinodontes e cinodontes (inclusive os mamíferos), forneceram mais uma peça para o intrincado quebra-cabeça que representa a complexa evolução dos cinodontes e o completo desenvolvimento das características comumente tratadas por “mamalianas”, mostrando que não houve nenhuma linearidade na evolução da postura dos membros e da locomoção nestes animais.

ABSTRACT

The current thesis deals with the postural and locomotory evolution among the South American Triassic non-mammaliaform cynodonts based on the skeleton of *Trucidocynodon riograndensis*, from the Santa Maria Formation, Upper Triassic of Southern Brazil. The postcranial bones of this cynodont were modeled in a virtual environment on basis in CT Scans and 3D Scanning images. Such digital approaching, parallel to a traditional osteologic analysis, allowed to propose the probable muscular anatomy and the acting mode of the pectoral and pelvic limbs main articulations, besides the limb movements' co-ordination during this cynodont locomotion. The muscular reconstruction suggested that *Trucidocynodon* had a muscular pattern similar to that observed in most mammals, specially regarding to the greater development of the muscles that promote the active protraction and retraction of the limbs in a parasagittal plane, which are essential to animals with more adducted limbs (semi-upright gait), so that this same posture is here proposed for this cynodont. Nevertheless, these muscles must probably were more developed in the pelvic limb, once the proposed posture for this limb is more adducted than in the pectoral one. Taking into account these different postures of the limbs, two locomotory patterns traditionally present in cursorial mammals, the "walking" and the "gallop", were used to create a virtual model for the skeleton of this cynodont, each one with a differentiated limb movements pattern through the time (the duration of the locomotory cycle). A mathematic biomechanical model was applied also to calculate the femoral stresses during the more stressing moment of locomotion, when the whole body weight was sustained by only one limb. The obtained results were then confronted with those existing in the bibliography for a variety of non-mammaliaform therapsids. *Trucidocynodon* showed similar results to those observed in other non-mammaliaform cynodonts, where the proposed limb posture was semi-adducted and the femoral stresses were lesser when the limb was in a more adducted posture. Besides, the femur and tibia cross-sections of *Trucidocynodon* were compared with those of other therapsids to evaluate the loading regime acting over the limb bones and the results indicated that probably this cynodont, with the femur cross-section being almost circular and the tibial one lateromedially compressed, kept its pelvic limbs in an adducted posture, a persistent pattern observed through the more advanced cynodont lineages. One of the greatest contributions of *Trucidocynodon*'s holotype was given by its completeness, which had generated a solid basis for the functional and mechanical analyses mentioned. This strongly supported modeling allowed that the features based in this cynodont were extrapolated for

other Brazilian and Argentinean Triassic taxa, such as *Exaeretodon frenguelli* and *E. riograndensis*, *Pascualgnathus polanskii*, *Massetognathus pascuali*, *Chiniquodon thetonicus*, *Prozostrodon brasiliensis*, *Cynognathus minor*, and *Irajatherium hernandezi*, some of them with just few known postcranial remains. The comparison between *Trucidocynodon* and these other taxa allowed inferring the more probable limb posture for each one of these cynodonts. In this way, a more abducted posture for the pectoral limbs is here proposed to *Exaeretodon frenguelli*, *Chiniquodon thetonicus*, *Prozostrodon brasiliensis*, and *Irajatherium hernandezi*, and a more adducted condition, similar to that in *Trucidocynodon*, to *Pascualgnathus polanskii*, *Massetognathus pascuali*, and *Cynognathus minor*. Regarding to the pelvic limb, the more adducted posture proposed for *Trucidocynodon* is also inferred here for all the cited taxa (except *Cynognathus minor*, whose the pelvic girdle and limb are unknown), including *Exaeretodon riograndensis* (not mentioned in the pectoral limb analysis due to the fact that this part of its skeleton is unknown). In a general way, the information provided by *Trucidocynodon*, as well as from its comparison with a variety of tetrapods, including reptiles, non-cynodont synapsids, and cynodonts (including mammals), brought one more piece for the intricate puzzle that represents the complex evolution of the cynodonts and the total development of the features commonly claimed as “mammalian”, showing that any kind of linearity in the patterns of limb posture and locomotion evolution can be seen for these animals.

SUMÁRIO

Lista de Figuras	ix
Lista de Tabelas	xiii
1. Introdução	1
1.1. Os Cynodontia Owen, 1861 e suas relações com os demais sinápsidos	2
1.2. As relações forma-função e a abordagem biomecânica	16
1.3. A locomoção nos tetrápodos terrestres	19
1.3.1. O tipo primitivo “original”: “pelicossauros”	24
1.3.2. Os primeiros indícios de “especialização”: terápsidos	27
1.3.3. A locomoção “mamaliana” e sua origem pré-mamaliana	31
1.3.4. Os mamíferos e algumas poucas inovações	34
1.3.5. Abduzido <i>versus</i> aduzido, há uma estratégia melhor?	37
2. Objetivos.....	44
3. Material e Métodos.....	45
3.1. Lito, Crono e Bioestratigrafia	45
3.2. Material.....	50
3.3. Terminologia anatômica	54
3.4. Orientação espacial	55
3.5. Movimentos articulares	57
3.6. Metodologias de manipulação digital.....	59
3.7. Estimativas de massa	60
3.8. Modelo biomecânico	62
3.8.1. Estresses ósseos	62
3.8.2. Índice de simetria nos ossos dos membros	71
4. Resultados e Discussão.....	72
4.1. Anatomia óssea.....	72
4.1.1. Vértébras e Costelas	72
4.1.2. Cintura e Membro peitoral.....	73
4.1.3. Cintura e Membro pélvico	78
4.2. Anatomia muscular inferida	81
4.2.1. Músculos associados à cintura e ao membro peitoral.....	82
4.2.2. Músculos associados à cintura e ao membro pélvico	95
4.3. Mecânica postural e locomotora.....	105

4.3.1. Funcionamento das articulações das cinturas e membros: liberdade de movimento e restrições musculares.....	105
4.3.1.1. Cintura e membro peitoral: interclavícula-clavícula, clavícula-escapulocoracóide, ombro e cotovelo.....	107
4.3.1.2. Cintura e membro pélvico: quadril, joelho e tornozelo.....	114
4.3.2. Postura	121
4.3.3. Locomoção	125
4.3.3.1. Modelo biomecânico: estresses ósseos.....	125
4.3.3.2. Modelo biomecânico: seção transversal dos ossos do membro.....	133
4.3.3.3. Ciclo locomotor e progressões	135
4.4. Postura e locomoção em outros cinodontes do Triássico sul-americano	145
4.4.1. <i>Exaeretodon frenguelli</i> e <i>Exaeretodon riograndensis</i>	145
4.4.2. <i>Pascualgnathus polanskii</i>	150
4.4.3. <i>Massetognathus pascuali</i> e <i>Massetognathus ochagaviae</i>	152
4.4.4. <i>Chiniquodon thetonicus</i>	154
4.4.5. <i>Prozostrodon brasiliensis</i>	156
4.4.6. Outros cinodontes	158
5. Conclusões.....	160
6. Referências	165
7. Anexos.....	203
Anexo 1. Lista de Abreviaturas	204
Anexo 2. Fotografias do holótipo de <i>Trucidocynodon riograndensis</i>	206
Prancha I. Esqueleto axial.	208
Prancha II. Cintura e membro peitoral.	210
Prancha III. Cintura e membro pélvico.	212

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1. Filogenia dos Synapsida.	3
FIGURA 2. Registros de “pelicossauros” no Carbonífero e no Permiano.	4
FIGURA 3. O crânio sinápsido comparado a outros amniotas.	5
FIGURA 4. Caracteres compartilhados entre um “pelicossauro” Sphenacodontidae e um Therapsida.	6
FIGURA 5. Registros de terápsidos não-Cynodontia no Permiano e no Triássico.	7
FIGURA 6. Crânio e mandíbula das linhagens de terápsidos não-Cynodontia.	8
FIGURA 7. Caracteres compartilhados entre Therocephalia e Cynodontia.	9
FIGURA 8. Registros de cinodontes no Permiano, Triássico e Jurássico.	11
FIGURA 9. Crânio e mandíbula de diversas linhagens de cinodontes.	12
FIGURA 10. O “espectro postural” observado nos membros dos tetrápodos.	21
FIGURA 11. Variação na postura dos membros entre os sinápsidos.	23
FIGURA 12. Anatomia pós-craniana de táxons atuais com membros abduzidos.	25
FIGURA 13. Anatomia pós-craniana de “pelicossauros”.	26
FIGURA 14. Anatomia pós-craniana de gorgonópsios e terocefálios.	29
FIGURA 15. Cintura e membro pélvico de <i>Regisaurus</i> e de <i>Caiman</i>	30
FIGURA 16. Cintura pélvica e fêmur de dicinodontes.	32
FIGURA 17. Anatomia pós-craniana de cinodontes não-mamaliaformes.	33
FIGURA 18. Anatomia pós-craniana do mamífero metatério <i>Didelphis</i>	35
FIGURA 19. Correspondência funcional entre os segmentos dos membros.	38
FIGURA 20. Postura dos membros e estabilidade locomotora.	40
FIGURA 21. Interação entre a ventilação e os movimentos locomotores.	41
FIGURA 22. Adaptações à respiração diafragmática.	43
FIGURA 23. Bacias sedimentares sul-americanas com registros de cinodontes triássicos. ...	45
FIGURA 24. Estratigrafia (parcial) de formações permianas e triássicas sul-americanas.	47
FIGURA 25. Planos de delimitação e planos de corte (ou de seção).	56
FIGURA 26. Principais movimentos articulares.	58
FIGURA 27. Posturas do membro pélvico e Força de Reação do Solo (FRS).	63
FIGURA 28. Tipos de estresse que podem afetar os ossos.	64
FIGURA 29. Dados femorais necessários à resolução do modelo biomecânico.	67
FIGURA 30. Seções transversais do fêmur e da tíbia na metade da diáfise.	68
FIGURA 31. Interclavícula e clavícula direita de <i>Trucidocynodon riograndensis</i>	73

FIGURA 32. Escapulocoracóide direito de <i>Trucidocynodon riograndensis</i>	75
FIGURA 33. Úmero esquerdo de <i>Trucidocynodon riograndensis</i>	76
FIGURA 34. Rádio e ulna direitos de <i>Trucidocynodon riograndensis</i>	77
FIGURA 35. Ílio e ísquio de <i>Trucidocynodon riograndensis</i>	78
FIGURA 36. Fêmur direito de <i>Trucidocynodon riograndensis</i>	79
FIGURA 37. Tíbia e fíbula direitas de <i>Trucidocynodon riograndensis</i>	80
FIGURA 38. Áreas de origem e inserção muscular no escapulocoracóide de <i>Trucidocynodon riograndensis</i>	83
FIGURA 39. Áreas de origem e inserção muscular no úmero de <i>Trucidocynodon riograndensis</i>	84
FIGURA 40. Áreas de origem e inserção muscular no rádio e na ulna de <i>Trucidocynodon riograndensis</i>	87
FIGURA 41. Linhas de ação muscular na cintura e no membro peitoral de <i>Trucidocynodon riograndensis</i> (parte 1).	90
FIGURA 42. Linhas de ação muscular na cintura e no membro peitoral de <i>Trucidocynodon riograndensis</i> (parte 2).	91
FIGURA 43. Linhas de ação muscular no antebraço e na mão de <i>Trucidocynodon riograndensis</i>	92
FIGURA 44. Reconstrução muscular do membro peitoral e áreas adjacentes de <i>Trucidocynodon riograndensis</i> (parte 1).	93
FIGURA 45. Reconstrução muscular do membro peitoral e áreas adjacentes de <i>Trucidocynodon riograndensis</i> (parte 2).	94
FIGURA 46. Áreas de origem e inserção muscular na cintura pélvica de <i>Trucidocynodon riograndensis</i>	95
FIGURA 47. Áreas de origem e inserção muscular no fêmur de <i>Trucidocynodon riograndensis</i>	96
FIGURA 48. Áreas de origem e inserção muscular na tíbia e na fíbula de <i>Trucidocynodon riograndensis</i>	97
FIGURA 49. Linhas de ação muscular na cintura e no membro pélvico de <i>Trucidocynodon riograndensis</i> (parte 1).	101
FIGURA 50. Linhas de ação muscular na cintura e no membro pélvico de <i>Trucidocynodon riograndensis</i> (parte 2).	102
FIGURA 51. Linhas de ação muscular na perna e no pé de <i>Trucidocynodon riograndensis</i>	103

FIGURA 52. Reconstrução muscular do membro pélvico e áreas adjacentes de <i>Trucidocynodon riograndensis</i>	104
FIGURA 53. Movimentos na articulação clavícula-interclavícula de <i>Trucidocynodon riograndensis</i>	107
FIGURA 54. Movimentos na articulação escapulocoracóide-clavícula de <i>Trucidocynodon riograndensis</i>	110
FIGURA 55. Movimentos na articulação úmero-escapulocoracóide (ombro) de <i>Trucidocynodon riograndensis</i>	111
FIGURA 56. Movimentos na articulação ulna-úmero (cotovelo) de <i>Trucidocynodon riograndensis</i>	113
FIGURA 57. Reações da força propulsora sobre o membro pélvico.	116
FIGURA 58. Movimentos na articulação fêmur-cintura pélvica (quadril) de <i>Trucidocynodon riograndensis</i>	118
FIGURA 59. Movimentos na articulação tíbia-fêmur (joelho) de <i>Trucidocynodon riograndensis</i>	119
FIGURA 60. Movimentos na articulação tíbia e fíbula-tarso (tornozelo) de <i>Trucidocynodon riograndensis</i>	120
FIGURA 61. Reconstrução da cintura e dos membros peitorais de <i>Trucidocynodon riograndensis</i>	122
FIGURA 62. Reconstrução da cintura e dos membros pélvicos de <i>Trucidocynodon riograndensis</i>	123
FIGURA 63. Reconstrução do esqueleto pós-craniano de <i>Trucidocynodon riograndensis</i>	124
FIGURA 64. Estresses estimados sobre o fêmur em vários terápsidos.	131
FIGURA 65. Índices de simetria de fêmur e tíbia em várias linhagens de terápsidos.	134
FIGURA 66. Fases do ciclo locomotor.	137
FIGURA 67. Ciclo locomotor do membro peitoral de <i>Trucidocynodon riograndensis</i>	139
FIGURA 68. Ciclo locomotor do membro pélvico de <i>Trucidocynodon riograndensis</i>	140
FIGURA 69. Progressões simétricas e assimétricas.	141
FIGURA 70. Progressão simétrica do tipo caminhada em <i>Trucidocynodon riograndensis</i>	143
FIGURA 71. Progressão assimétrica do tipo galope em <i>Trucidocynodon riograndensis</i>	144
FIGURA 72. Cintura e membro peitoral de <i>Exaeretodon frenguelli</i>	147
FIGURA 73. Cintura e membro pélvico de <i>Exaeretodon</i> spp.	149

FIGURA 74. Esqueleto pós-craniano de <i>Pascualgnathus polanskii</i>	151
FIGURA 75. Esqueleto pós-craniano de <i>Massetognathus pascuali</i>	153
FIGURA 76. Esqueleto pós-craniano de <i>Chiniquodon theotonicus</i>	155
FIGURA 77. Esqueleto pós-craniano de <i>Prozostrodon brasiliensis</i>	157
FIGURA 78. Elementos pós-cranianos de <i>Cynognathus</i> spp. e de <i>Irajatherium hernandezii</i>	159

LISTA DE TABELAS

TABELA 1. Medidas necessárias à resolução do modelo biomecânico de Blob (2001).	126
TABELA 2. Componentes da FRS, forças musculares e momentos de curvatura.	128
TABELA 3. Estimativas dos estresses atuando sobre o fêmur de <i>Trucidocynodon riograndensis</i>	129
TABELA 4. Estresses femorais calculados para <i>Trucidocynodon riograndensis</i> e outros terápsidos.	130

1. INTRODUÇÃO

A compreensão das relações entre a morfologia das diferentes partes do esqueleto e a sua funcionalidade permite atribuir a determinado animal, com um grau de confiança relativamente alto, a capacidade ou não de realizar dadas atividades. Obviamente, os resultados mais consistentes são aqueles obtidos através da observação direta das atividades desempenhadas por este animal, seguida de um minucioso estudo anatômico, visando relacionar determinadas feições morfológicas àquelas funções previamente observadas. O mais importante, talvez, seja ter sempre em mente a idéia de que a forma e a função são aspectos intimamente relacionados e que, geralmente, a harmonia entre estes dois fatores é de extrema importância ao sucesso evolutivo de cada espécie animal (Carter & Beaupré, 2001; Hildebrand, 1995; Lauder, 1991).

A obtenção direta de dados morfofuncionais (*i.e.* relacionados à relação entre forma e função) e biomecânicos (*i.e.* referentes às cargas, tensões etc. experimentadas pelos ossos), entretanto, está restrita a táxons vivos. Nas espécies extintas, a observação direta dos comportamentos desenvolvidos pelos animais é inatingível e a comparação entre tais espécies e animais vivos é a única ferramenta disponível ao paleontólogo para erigir alguma hipótese sobre as capacidades (ou incapacidades) funcionais de dada espécie.

Nestes casos, impõe-se a necessidade de comparar o organismo extinto com táxons vivos, formulando hipóteses sobre a funcionalidade das partes de seu corpo. Isto, entretanto, traz à tona algumas questões fundamentais. Por exemplo, quais táxons vivos podem ser úteis? Como diferenciar estes táxons daqueles que são apenas aparentemente úteis (do ponto de vista da analogia funcional), mas podem distorcer os resultados, uma vez que sua similaridade funcional com o táxon extinto foi desenvolvida de maneira independente? Nem sempre as respostas a estas perguntas são de fácil obtenção e muitas vezes se mostram realmente inacessíveis. Assim, de maneira bastante óbvia, a situação ideal seria aquela em que o táxon extinto e o táxon vivo (ou táxons) que será utilizado como parâmetro à comparação fossem intimamente aparentados e morfologicamente muito similares, o que, a partir do conhecimento consideravelmente mais completo dos aspectos funcionais da espécie atual, permitiria atribuir ao táxon fóssil comportamentos semelhantes. Entretanto, não é raro o fato de estas duas condições não serem atendidas, seja pela falta de “parentes” próximos vivos, seja pela presença de feições morfológicas particulares a uma espécie e ausentes na outra. Neste caso, pode-se lançar mão do uso de espécies filogeneticamente mais distanciadas (a definição de o quão distantes podem ser, para que a análise ainda seja confiável, é outra

questão a ser considerada para cada caso particular) ou de espécies com morfologias apenas parcialmente compartilhadas, o que não impede a formulação de hipóteses ou a aplicação de modelos mecânicos, embora reduza a precisão dos resultados.

Por vezes, a similaridade morfológica entre táxons atuais e fósseis é tão evidente que, embora eles possuam histórias evolutivas notadamente independentes ao longo do tempo, parece inevitável não compará-los funcionalmente. Entretanto, como a evolução de cada espécie faz com que o conjunto de feições de um organismo (morfológicas, comportamentais, moleculares etc.) determine sua adaptabilidade e, conseqüentemente, sua sobrevivência ao longo do tempo e, freqüentemente, parte desta evolução se encontra inacessível, é provável que a presença de estruturas similares em animais longinquamente aparentados tenha surgido para suprir necessidades funcionais diversas, o que pode levar a tendenciamentos quando são tratadas da mesma maneira [ver Hall (2003) para uma discussão sobre evolução convergente].

Uma condição ainda mais complexa é atingida quando se tem por objetivo avaliar as capacidades funcionais e o comportamento biomecânico do esqueleto de táxons extintos que não deixaram descendência direta ou cujos aspectos de interesse mostram uma condição nitidamente transicional àquelas observadas entre dois ou mais táxons vivos. Um bom exemplo disto reside na avaliação das propriedades posturais e da capacidade locomotora dos vários grupos de cinodontes não-mamaliaformes¹ (*sensu* Abdala, 2007), uma vez que alguns destes animais mostram nítidos “avanços”² morfológicos e funcionais em relação aos seus “parentes” mais primitivos, no que diz respeito à postura e à locomoção. Uma breve história sobre o surgimento destes animais é apresentada a seguir.

1.1. OS CYNODONTIA OWEN, 1861 E SUAS RELAÇÕES COM OS DEMAIS SINÁPSIDOS

De certo modo, é consensual que a evolução dos sinápsidos (Synapsida) (FIGURA 1), que mostra a transição desde ancestrais “reptilianos”³ até os mamíferos, é um dos eventos

¹ Os cinodontes (Cynodontia) incluem, além de formas permianas e mesozóicas, todos os mamíferos (Mammalia), extintos ou vivos, e seu último ancestral comum. Assim, o termo “cinodonte não-mamaliaforme” faz referência a todos os cinodontes excetuando-se os Mammaliaformes, os quais incluem formas “quase mamalianas”, como *Morganucodon*, e os próprios mamíferos.

² “Avanço” faz referência às modificações em direção a uma anatomia diferente do padrão ancestral, sem denotar nenhum valor depreciativo ou de desvantagem ao tipo plesiomórfico.

³ Durante muito tempo, os sinápsidos (exceto mamíferos) foram chamados de “répteis mamaliaformes”, devido à presença de feições intermediárias àquelas observadas nos verdadeiros répteis vivos (quelônios, escamados e crocodilianos) e nos mamíferos. Neste trabalho, quando o termo “réptil” e suas derivações se referirem a algum aspecto dos sinápsidos, serão escritos entre aspas, já que estes não pertencem à linhagem que inclui os verdadeiros répteis.

mais bem documentados no registro fóssil de vertebrados (Aulie, 1975; Crompton & Jenkins, 1973; Desui, 1991; Hopson, 1969, 1987, 1991; Hopson & Crompton, 1969; Hotton, 1991; Kemp, 1982, 2005; Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004; Rubidge & Sidor, 2001; Sidor & Hopson, 1998; van Valkenburgh & Jenkins, 2002).

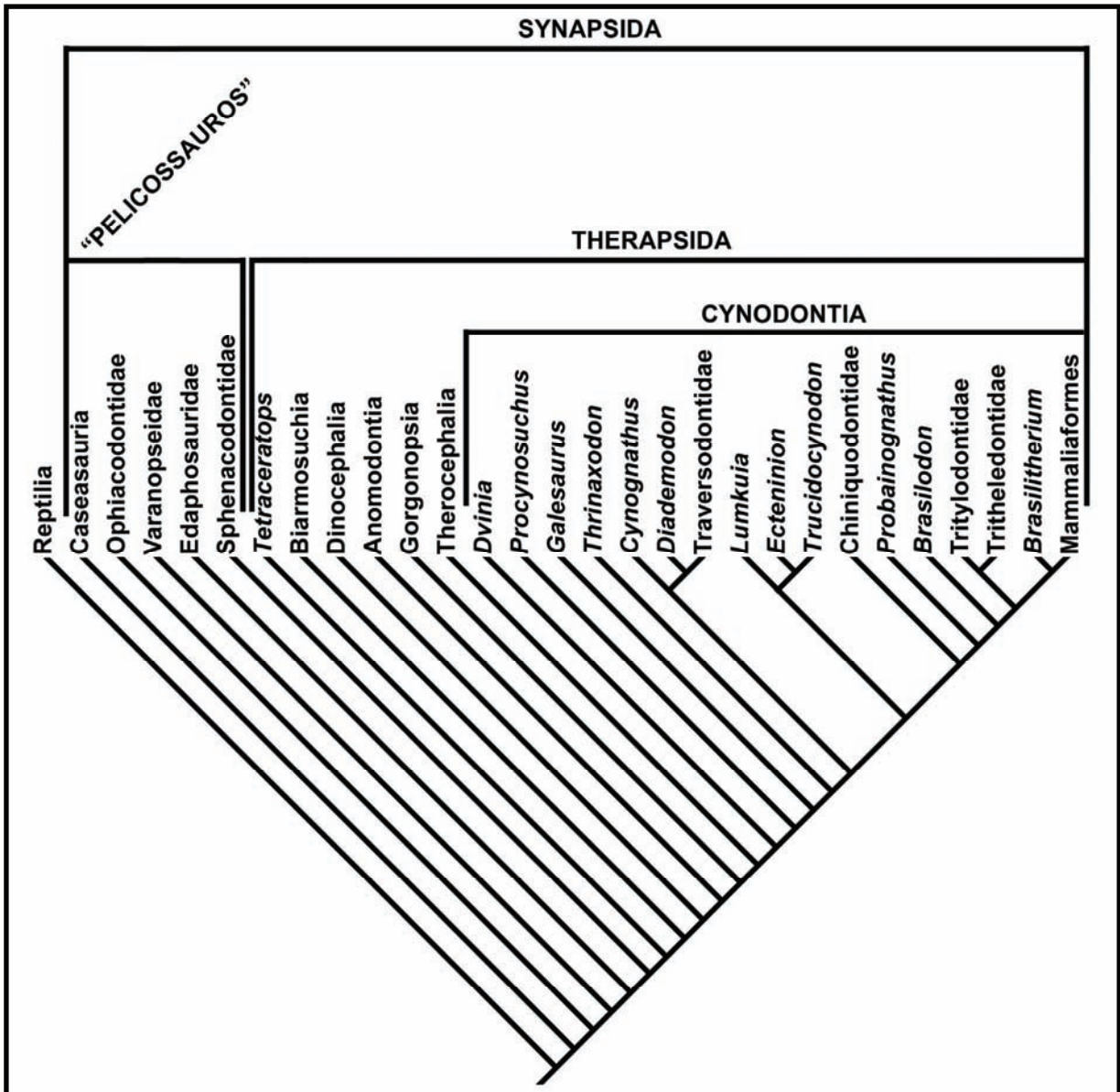


FIGURA 1. Filogenia dos Synapsida (com Reptilia como seu grupo-irmão), baseada em Abdala (2007), Kemp (2005), Oliveira *et al.* (2010), Reisz *et al.* (2009) e Rubidge & Sidor (2001).

A história destes animais teve início com os “pelicossauros”, um grupo parafilético composto por várias linhagens de animais tipicamente “reptilianos”, distribuídos temporalmente desde o Carbonífero até o Permiano, principalmente no Hemisfério Norte (Baur & Case, 1899; Carroll, 1988; Case, 1903; Kemp, 2005; Paton, 1974; Reisz, 1986, 2005; Reisz *et al.*, 2009; Rubidge & Sidor, 2001), mas com alguns registros esparsos no Hemisfério

Sul (Botha-Brink & Modesto, 2007; Dilkes & Reisz, 1996), com um provável registro relictual no ?Permiano Superior-?Triássico Inferior da América do Sul (Piñeiro *et al.*, 2003) (FIGURAS 1–2). A principal distinção entre os sinápsidos e os demais amniotas é a presença unicamente da abertura temporal inferior (delimitada primitivamente por esquamosal, jugal e pós-orbital, e com a participação de outros ossos em táxons mais avançados), embora uma série de modificações menos diagnósticas também esteja presente nestes animais (placa occipital mais ampla e inclinada para frente, fenestra pós-temporal reduzida, entre outros) (Carroll, 1988; Kemp, 2005; Rubidge & Sidor, 2001) (FIGURA 3).

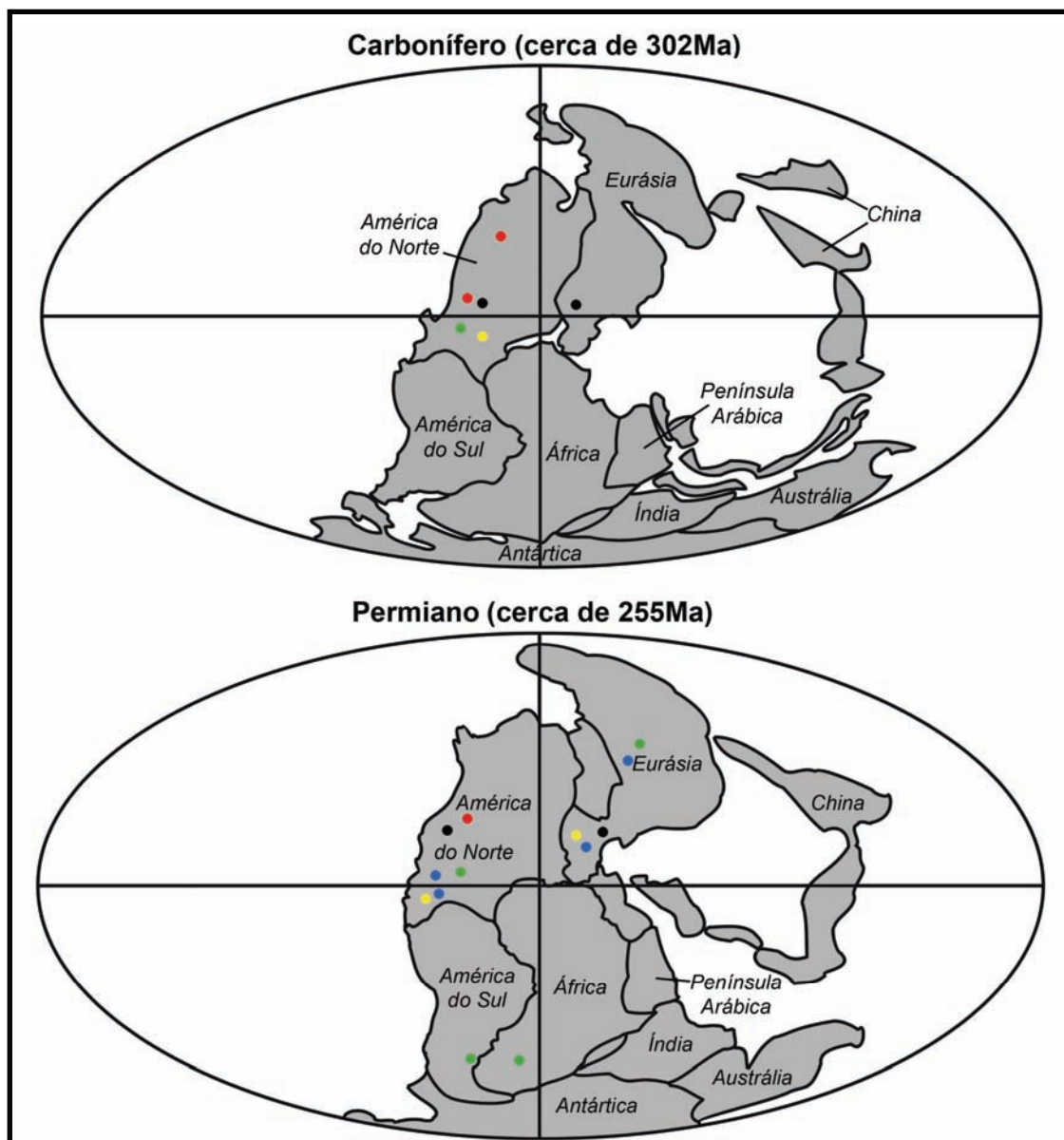


FIGURA 2. Registros de “pelicossauros” no Carbonífero e no Permiano [a disposição dos continentes é a proposta por Golonka & Ford (2000)]. Os registros se referem a toda amplitude temporal do período e não estritamente à idade da reconstrução dos continentes. ● = Caseasauria. ● = Ophiacodontidae. ● = Varanopseidae. ● = Edaphosauridae. ● = Sphenacodontidae. Os registros se baseiam nas referências citadas no texto.

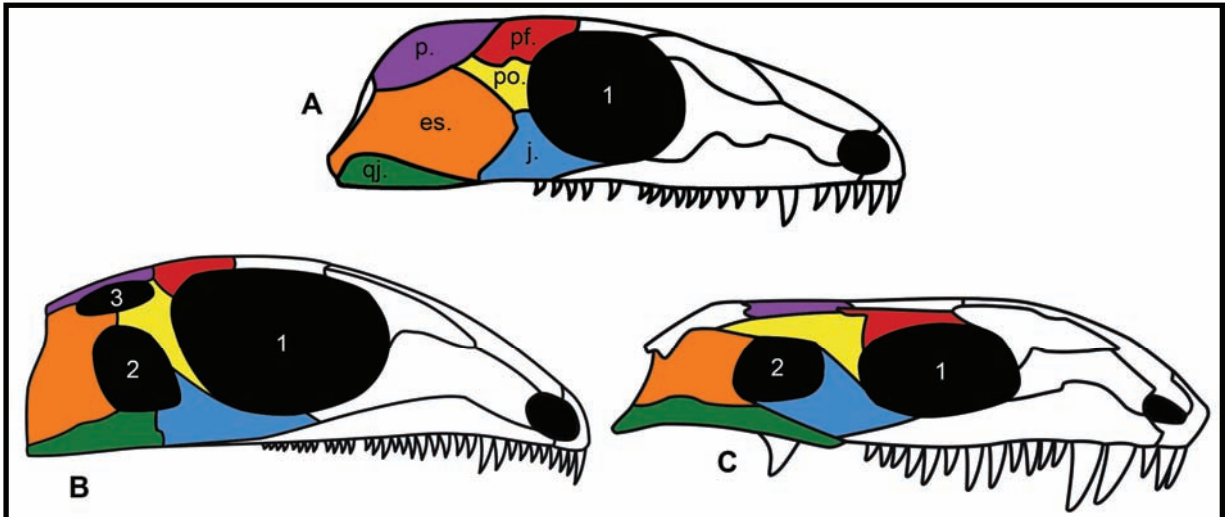


FIGURA 3. O crânio sinápsido comparado a outros amniotas. A, o amniota primitivo *Paleothyris* (Carroll, 1988). B, o diápsido primitivo *Petrolacosaurus* (Carroll, 1988). C, o sinápsido caseassáurio *Eothyris* (Reisz *et al.*, 2009). Abreviaturas na LISTA DE ABREVIATURAS (ANEXO 1); as aberturas cranianas numeradas são a órbita (1) e as fenestras temporais inferior (2) e superior (3). Os crânios aparecem em norma lateral direita e não estão em escala.

Como mencionado acima, os “pelicossauros” formam um grupo parafilético e, normalmente, se atribui a uma de suas linhagens, os Sphenacodontidae, uma maior proximidade filogenética com os sinápsidos mais avançados, os terápsidos (Therapsida) (Carroll, 1988; Kemp, 2005; Liu *et al.*, 2009; Rubidge & Sidor, 2001) (FIGURA 1). Estes grupos compartilham várias feições que reforçam a possibilidade de estarem intimamente relacionados, tais como a diferenciação dos dentes em incisiviformes e pós-caninos, respectivamente à frente e atrás de um canino bastante aumentado, o desenvolvimento incipiente da lâmina reflexa do angular, processos paroccipital e supra-occipital bem desenvolvidos, além de outros caracteres cranianos e pós-cranianos (Kemp, 2005) (FIGURA 4).

O primeiro terápsido talvez seja *Tetraceratops*, do Eopermiano da América do Norte (Laurin & Reisz, 1990, 1996; Matthew, 1908), embora sua natureza ainda seja alvo de alguma controvérsia. De qualquer modo, terápsidos realmente reconhecíveis passam a ser registrados no Mesopermiano, onde a diversidade do grupo torna-se bastante grande, representada pelos primitivos Biarmosuchia do Mesopermiano ao Neopermiano (Abdala, F. *et al.*, 2008; Kemp, 2005; Rubidge & Kitching, 2003; Rubidge & Sidor, 2002; Sidor *et al.*, 2004), pelos Dinocephalia do Mesopermiano ao Neopermiano (Boonstra, 1936; Broom, 1915; Byrne, 1940; Kemp, 2005; Langer, 2000; Sun, 1980), pelos Anomodontia do Mesopermiano até o Neotriássico (Broom, 1915; Fröbisch, 2008; Modesto *et al.*, 1999; Rybczynski, 2000), com

um suposto registro relictual no Cretáceo (Thulborn & Turner, 2003), pelos Gorgonopsia do Mesopermiano (Abdala, F. *et al.*, 2008; Broom, 1915, 1930; Kemp, 2005) e pelos Therocephalia do Mesopermiano ao Eotriássico (Abdala, F. *et al.*, 2008; Broom, 1915, 1936; Kemp, 1972, 1986, 2005; Sun, 1980) (FIGURAS 5–6); este último grupo, provavelmente, é o grupo-irmão dos Cynodontia (FIGURA 1), os quais se distribuem desde o Neopermiano até os dias hoje, sob a forma de seus únicos representantes vivos, os mamíferos (Mammalia) (Kemp, 2005, 2006a).

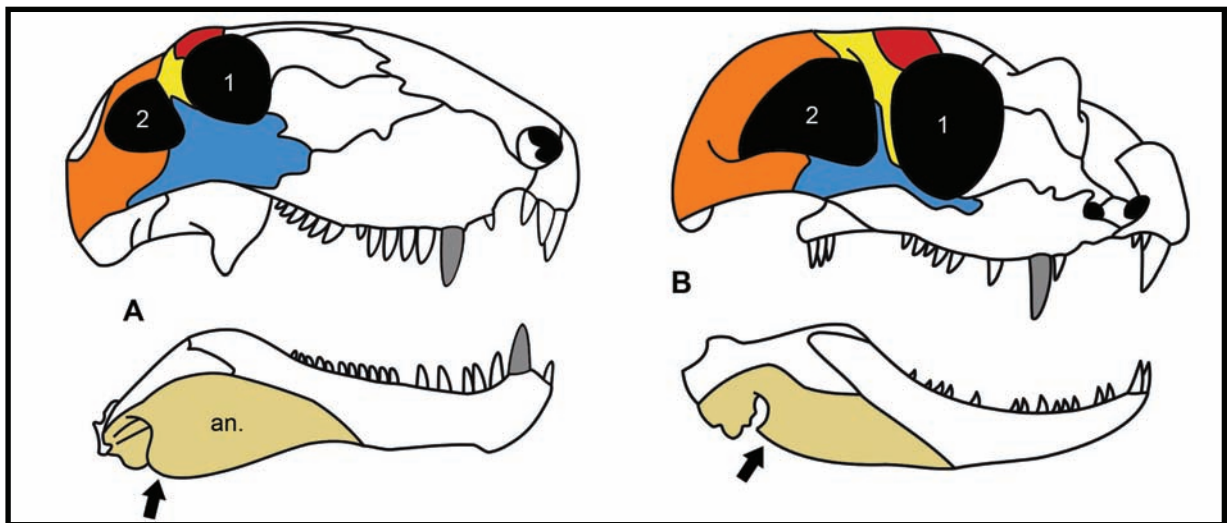


FIGURA 4. Caracteres compartilhados entre um “pelicossauro” Sphenacodontidae e um Therapsida. A, *Dimetrodon* (Carroll, 1988). B, *Tetraceratops* (Laurin & Reisz, 1996). Abreviaturas na LISTA DE ABREVIATURAS (ANEXO 1). O dente “canino” (colorido em cinza) permite a distinção dos incisiviformes (à frente) e dos pós-caninos (atrás); a numeração das aberturas cranianas e as cores dos ossos são as mesmas da FIGURA 3. A seta aponta a lâmina reflexa do angular. As imagens aparecem em norma lateral direita e não estão em escala.

Terocefálios e cinodontes compartilham feições como a expansão em sentido medial da fenestra temporal, estreitando o teto craniano e levando ao desenvolvimento de uma crista sagital, o aumento do epipterigóide, a gracilização do pré-frontal e do pós-orbital e o aumento do tamanho do dentário, dentre outras características (FIGURA 7). Não obstante, os cinodontes desenvolvem várias novas feições (ou evidenciam algumas já presentes primitivamente), como a redução da lâmina reflexa do angular, a redução do quadrado e do articular, uma diferenciação ainda mais notável da dentição (inclusive com o desenvolvimento de pós-caninos mais complexos), um palato secundário mais desenvolvido, dois côndilos occipitais, entre outros (FIGURA 7D–F) (Kemp, 2005). Interessantemente, alguns terocefálios (vide os Bauriamorpha, como *Bauria*, na FIGURA 7A–C) já mostram algumas

feições mais avançadas do que aquelas observadas em alguns cinodontes mais primitivos, como um palato secundário totalmente fechado e uma notável diferenciação dentária.

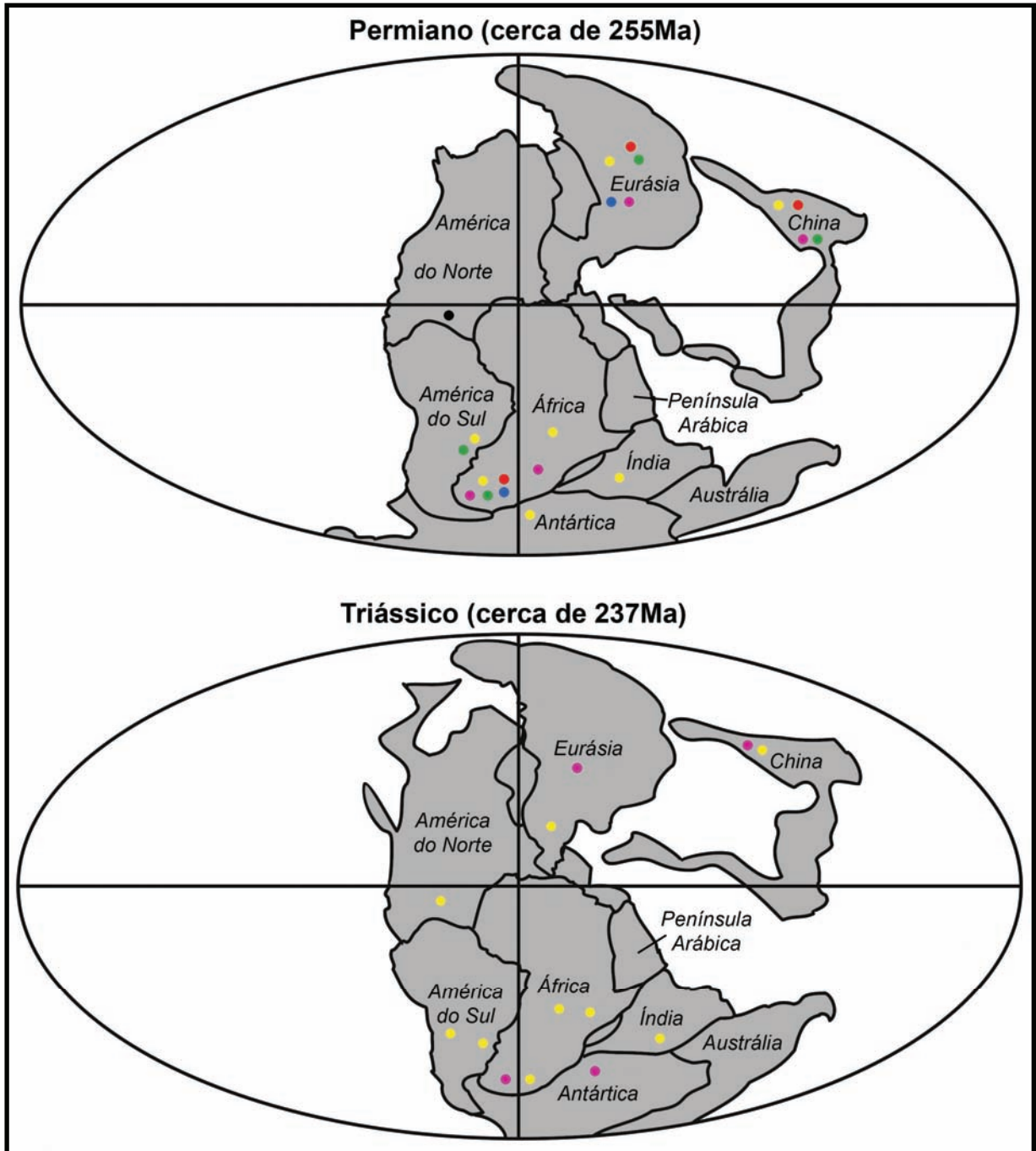


FIGURA 5. Registros de terápsidos não-Cynodontia no Permiano e no Triássico [a disposição dos continentes é a proposta por Golonka & Ford (2000)]. Os registros se referem a toda amplitude temporal do período e não estritamente à idade da reconstrução dos continentes. ● = *Tetraceratops*. ● = Biarmosuchia. ● = Dinocephalia. ● = Anomodontia. ● = Gorgonopsia. ● = Therocephalia. Os registros se baseiam nas referências citadas no texto [não é mostrado o possível registro cretáceo de Anomodontia (Thulborn & Turner, 2003)].

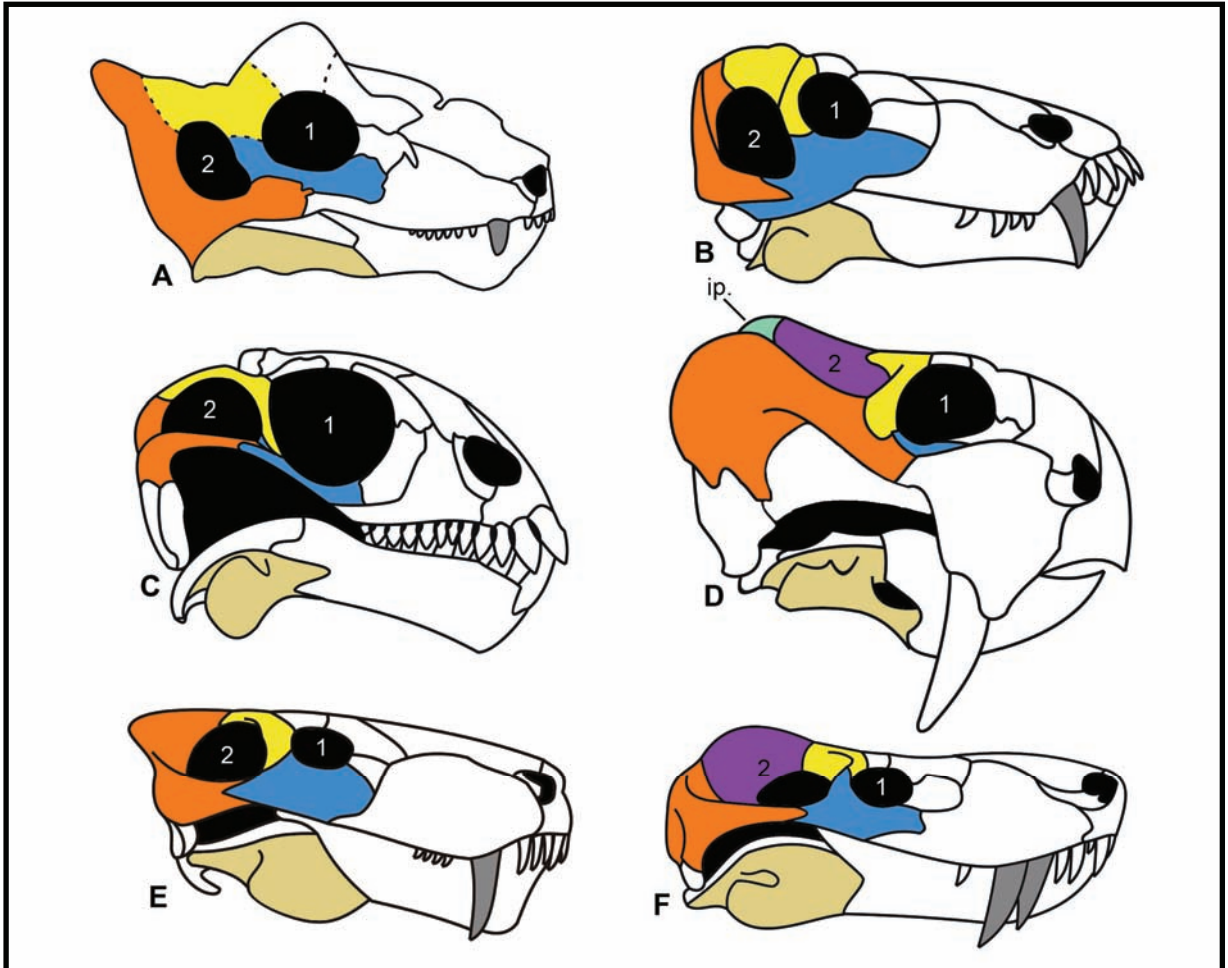


FIGURA 6. Crânio e mandíbula das linhagens de terápsidos não-Cynodontia. A, o biarmossúquio *Proburnetia* (Rubidge & Sidor, 2002). B, o dinocefálio *Titanophoneus* (Kemp, 2005). C, o anomodonte primitivo *Suminia* (Rybczynski, 2000). D, o anomodonte dicinodonte *Dinodontosaurus* (Morato, 2006). E, o gorgonópsio *Arctognathus* (Kemp, 1982). F, o terocefálio *Lycosuchus* (Kemp, 2005). Abreviaturas na LISTA DE ABREVIATURAS (ANEXO 1). A numeração das aberturas cranianas e as cores dos ossos são as mesmas que na FIGURA 3. Em D, a fenestra temporal é mais bem observada dorsalmente. As imagens aparecem em norma lateral direita e não estão em escala.

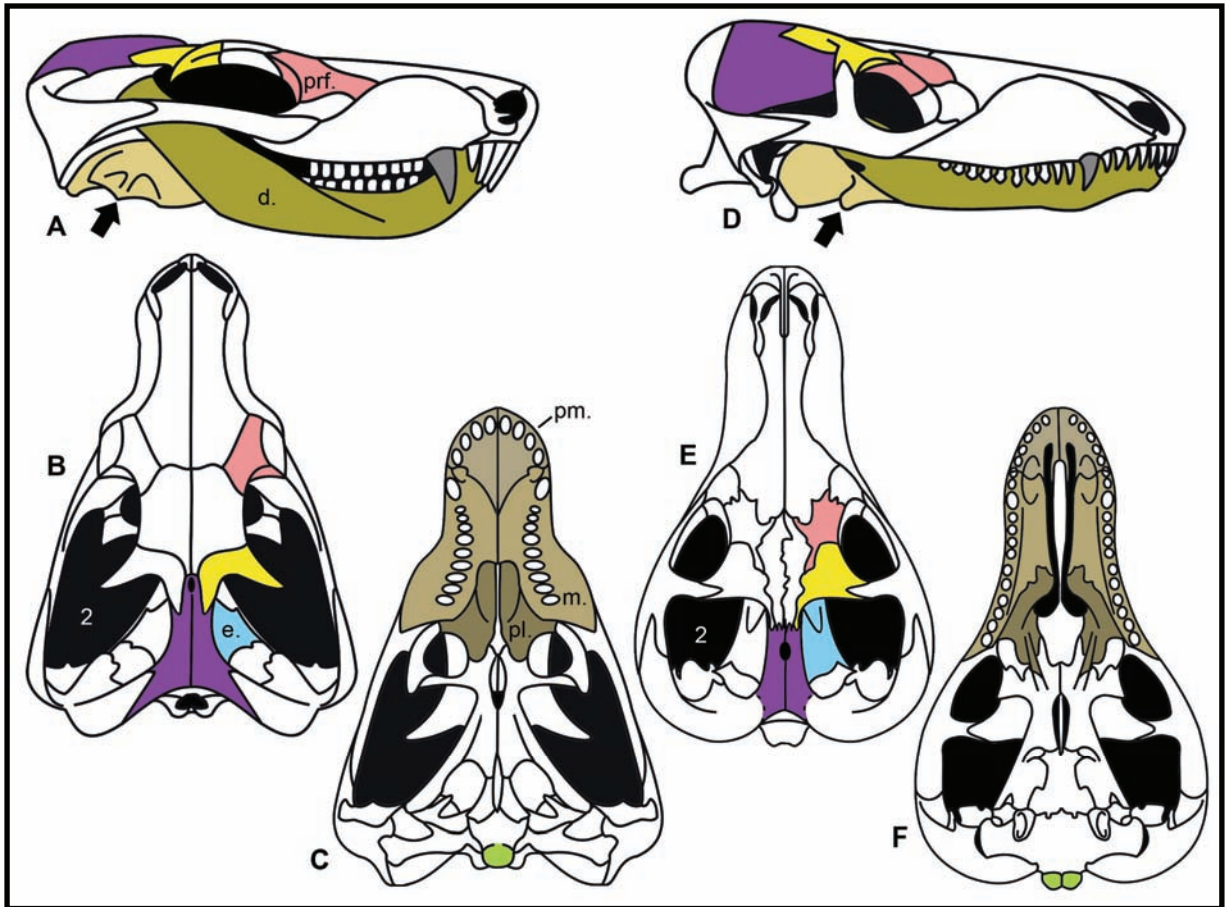


FIGURA 7. Caracteres compartilhados entre Therococephalia e Cynodontia. A–C, o terocefálio avançado *Bauria* (Brink, 1963b). D–F, o cinodonte primitivo *Procynosuchus* (Kemp, 1979). Abreviaturas na LISTA DE ABREVIATURAS (ANEXO 1). A numeração das aberturas cranianas e as cores dos ossos são as mesmas que na FIGURA 3. Os côndilos occipitais são coloridos em verde e as setas apontam a lâmina reflexa do angular. As imagens aparecem em norma lateral direita (A e D), dorsal (B e E) e palatal (C e F) e não estão em escala.

Os cinodontes mais antigos datam do início do Neopermiano (Lopingiano, Zona de Associação de *Tropidostoma*) da África do Sul (FIGURA 8) (Botha *et al.*, 2007; Botha-Brink & Abdala, 2008). A partir daí, o grupo experimentou eventos de diversificação bastante marcantes e passou a se distribuir mais amplamente. Ainda no Neopermiano, foram reconhecidas as formas sul-africanas e eurasiáticas (principalmente da Rússia), *Procynosuchus* (FIGURA 9A) e *Dvinia* (Amalitzky, 1922; Battail, 2007; Brink, 1960, 1963a; Brink & Kitching, 1953; Kemp, 1979, 1980b; Mendrez, 1972; Sues & Boy, 1988; Sun, 1980; Tatarinov, 1968), embora apenas no Triássico o grupo atinja uma diversidade significativa.

A África do Sul é muito representativa, quando se trata de cinodontes do Eotriássico (FIGURA 8), estando presentes táxons muito peculiares e com material bastante representativo, como *Thrinaxodon* (FIGURA 9B), *Galesaurus*, *Cynognathus* (FIGURA 9C) e

Diademodon (FIGURA 9D) (Abdala, 2003; Abdala *et al.*, 2005; Boonstra, 1935; Brink, 1955, 1958; Broili & Schröder, 1936; Estes, 1961; Fourie, 1974; Gow & Grine, 1979; Jenkins, 1971*b*; Osborn, 1898; Parrington, 1934; Seeley, 1894, 1895) e outros táxons menos abundantes (Abdala, 2007; Abdala, F. *et al.*, 2005, 2006; Broili & Schröder, 1934; Hopson & Kitching, 2001; Osborn, 1898; Sidor & Smith, 2004). Contribuições mais esparsas são oferecidas por depósitos da China (Sun, 1980; Young, 1959), Índia (Bandyopadhyay, 1999), Antártica (Colbert & Kitching, 1977; Hammer, 1995; Hammer *et al.*, 1990; Kitching *et al.*, 1972) e da América do Sul (FIGURA 9E) (Abdala *et al.*, 2002*b*; Bonaparte, 1966*b*, 1969*a*, 1969*c*, 1970, 1972; Martinelli *et al.*, 2009).

O grupo se torna ainda mais representativo e amplamente distribuído geograficamente durante o Mesotriássico, na África (FIGURA 8) (Abdala & Smith, 2009; Brink, 1963*c*; Jenkins, 1971*b*; Kemp, 1980*a*) e, principalmente, na América do Sul (Abdala & Giannini, 2000; Abdala & Ribeiro, 2003; Abdala & Sá-Teixeira, 2004; Barberena, 1981*a*, 1981*b*; Bonaparte *et al.*, 2006; von Huene, 1935–1942; Melo *et al.*, 2009; Oliveira *et al.*, 2009*b*; Reichel *et al.*, 2009; Romer, 1967, 1969*a*; Silva & Cabreira, 2009; Teixeira, 1987), inclusive com o aparecimento dos carnívoros chiniquodontídeos (FIGURA 9F) (Abdala & Giannini, 2002; von Huene, 1935–1942; Romer, 1969*b*, 1969*c*, 1973; Teixeira, 1982).

No Neotriássico, os cinodontes continuam bastante diversos e sempre constituindo uma parcela muito significativa das paleofaunas em quase todos os continentes (FIGURA 8); na África continental eles ainda persistem com sua habitual diversidade (Abdala *et al.*, 2007; Crompton & Ellenberger, 1957; Gow & Hancox, 1993; Hopson, 1984) e são conhecidos também em Madagascar (Flynn *et al.*, 1999, 2000; Kammerer *et al.*, 2008). Também há registros mais esparsos na Grã-Bretanha (Crompton, 1964; Kühne, 1956) e alguns outros pontos da Europa (Godefroit, 1999; Godefroit & Battail, 1997; Sigogneau-Russell & Hahn, 1994), na Índia (Chatterjee, 1982; Datta *et al.*, 2004) e na América do Norte (Hopson, 1984; Kaye & Padian, 1994; Sues & Olsen, 1990; Sues *et al.*, 1992, 1994, 1999). É na América do Sul, entretanto, que o grupo é mais diverso, estando presentes traversodontídeos (Abdala *et al.*, 2002*a*; Bonaparte, 1962; Cabrera, 1943; Hopson, 1985; von Huene, 1935–1942), chiniquodontídeos (Bonaparte, 1966*a*; Martinez & Forster, 1996) e outras formas carnívoras (Abdala & Ribeiro, 2000; Barberena *et al.*, 1987; Bonaparte & Barberena, 1975, 2001; Martinez *et al.*, 1996; Oliveira *et al.*, 2007*b*, 2010).

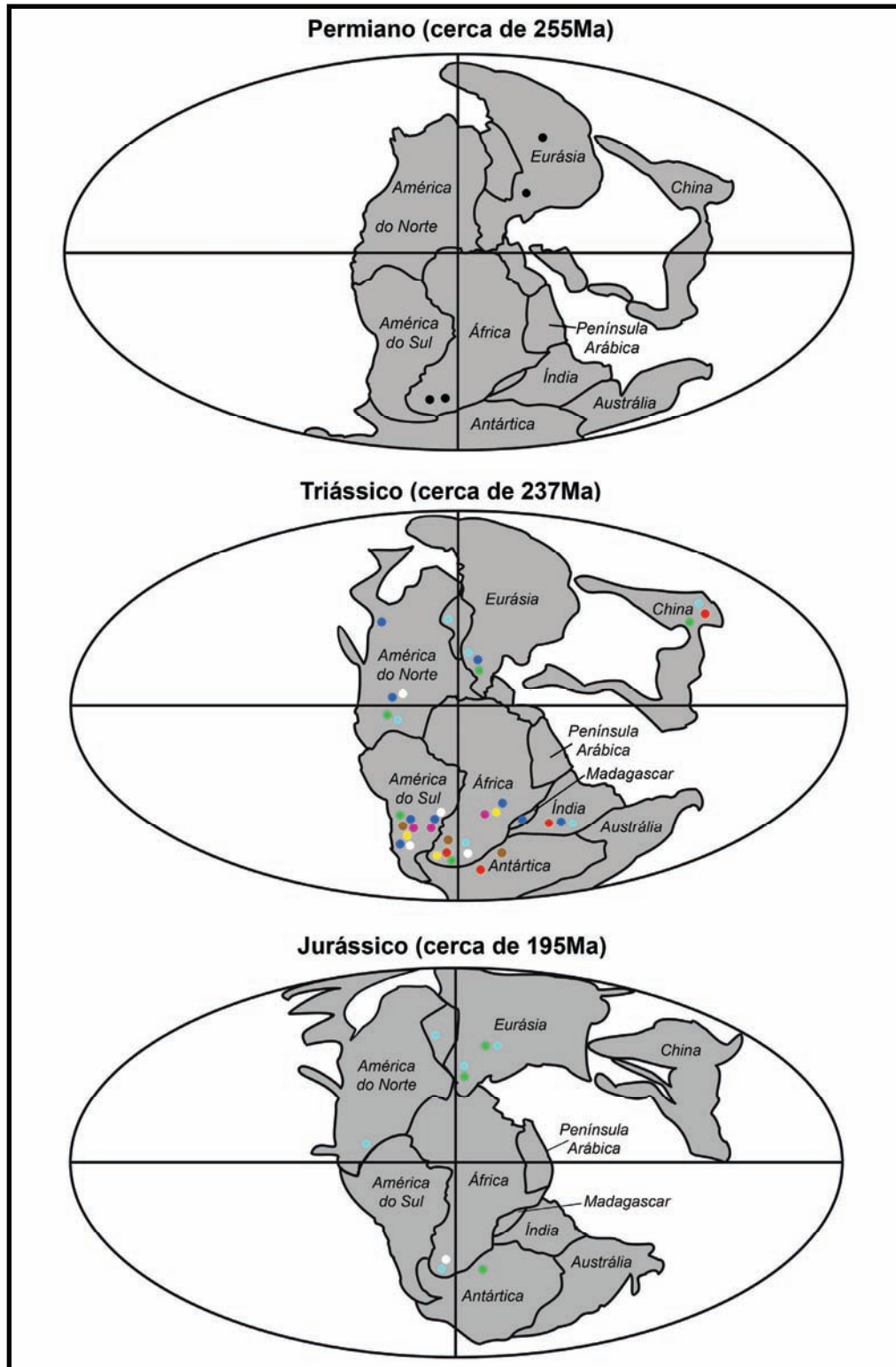


FIGURA 8. Registros de cinodonte no Permiano, Triássico e Jurássico [a disposição dos continentes é a proposta por Golonka & Ford (2000)]. Os registros se referem a toda amplitude temporal do período e não estritamente à idade da reconstrução dos continentes. ● = *Dvinia*, *Procynosuchus* e outros cinodonte primitivos. ● = Galesauridae e *Thrinaxodontidae*. ● = *Cynognathidae*. ● = *Diademodontidae*. ● = *Traversodontidae*. ● = *Chiniquodontidae*. ● = *Tritylodontidae*. ○ = *Trithelodontidae*. ● = *Mammaliaformes*. Os registros se baseiam nas referências citadas no texto.

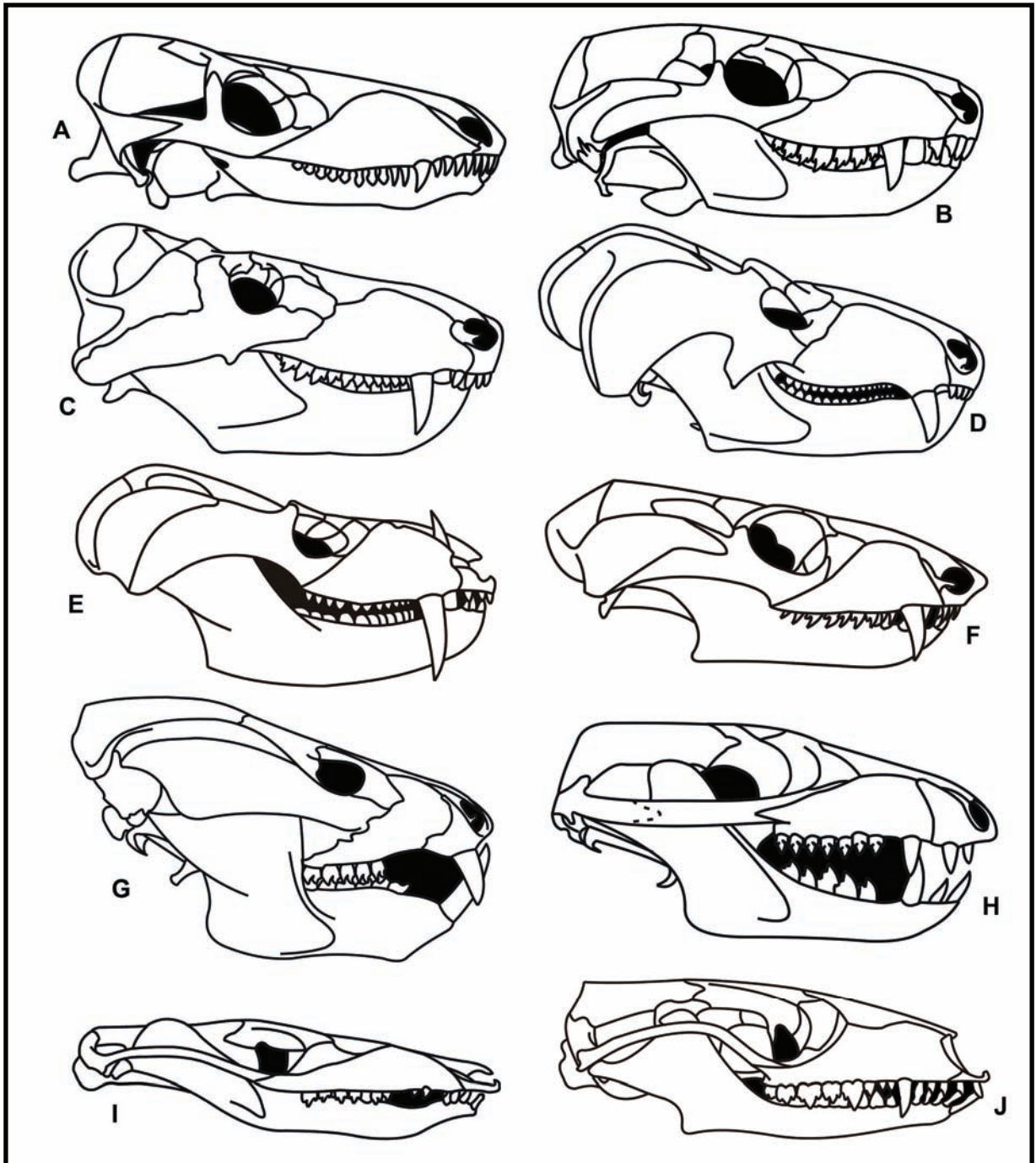


FIGURA 9. Crânio e mandíbula de diversas linhagens de cinodontes. A, o procinossuquídeo *Procynosuchus* (Kemp, 1979). B, o trinaxodontídeo *Thrinaxodon* (Hopson & Kitching, 2001). C, o cinognatídeo *Cynognathus* (Hopson & Kitching, 2001). D, o diademodontídeo *Diademodon* (Hopson & Kitching, 2001). E, o traversodontídeo *Pascualgnathus* (Bonaparte, 1966b). F, o chiniquodontídeo *Chiniquodon* (Romer, 1969c). G, o tritilodontídeo *Kayentatherium* (Sues, 1986b). H, o triteledontídeo *Pachygenelus* (Bonaparte *et al.*, 2003). I, *Brasilitherium*, o provável grupo-irmão dos Mammaliaformes (Bonaparte *et al.*, 2005). J, o mamaliaforme *Morganucodon* (Kermack *et al.*, 1981). Todas as imagens em norma lateral direita e não em escala.

Nesta mesma época, aparecem dois grupos de cinodontes bastante avançados, os Tritheledontidae e os Tritylodontidae, ambos com uma vinculação mais ou menos íntima em relação à origem dos mamíferos, dependendo das hipóteses adotadas (*e.g.* Luo, 1994, e Rowe, 1993, respectivamente). Os tritheledontídeos (FIGURA 9H) são cinodontes carnívoros/insetívoros com registro durante a parte final do Neotriássico e início do Jurássico, na África (Crompton, 1958; Gow, 2001; Sidor & Hancox, 2006), América do Norte (Chatterjee, 1983; Shubin *et al.*, 1991) e América do Sul (Bonaparte, 1980; Bonaparte *et al.*, 2001; Martinelli & Rougier, 2007; Martinelli *et al.*, 2005). Os tritylodontídeos (FIGURA 9G) são, por sua vez, cinodontes herbívoros, presentes no registro fóssil desde o fim do Neotriássico e se estendendo até o Eocretáceo, no Japão (Kamiya *et al.*, 2006), na Rússia (Tatarinov & Matchenko, 1999), na China (Hopson, 1964; Luo & Sun, 1993; Luo & Wu, 1994; Maisch *et al.*, 2004; Sun, 1984; Sun & Cui, 1989; Sun & Li, 1985), na Mongólia (Watabe *et al.*, 2007), na Inglaterra (Crompton, 1964; Evans & Kermack, 1994; Kühne, 1956), na África do Sul (Ginsburg, 1962; Owen, 1884), na Antártica (Hammer & Smith, 2008), na América do Norte (Clark & Hopson, 1985; Clark *et al.*, 1994; Lewis, 1986; Sues, 1985, 1986b; Sues & Jenkins, 2006) e na América do Sul (Bonaparte, 1997) (FIGURA 8). Além destas duas famílias, Bonaparte *et al.* (2005) erigiram a Família Brasilodontidae para agrupar duas formas de cinodontes carnívoros/insetívoros do Triássico Superior do Sul do Brasil, associando-as intimamente aos primeiros mamíferos (Bonaparte *et al.*, 2003, 2005). Em alguns trabalhos posteriores (*e.g.* Abdala, 2007), porém, a natureza monofilética da família não foi mantida e somente um dos táxons nela inclusos (*Brasilitherium riograndensis* Bonaparte *et al.*, 2003; FIGURA 9I) aparece como grupo-irmão dos Mammaliaformes.

Estes últimos cinodontes não-mamaliaformes foram contemporâneos dos primeiros mamaliaformes (FIGURA 9J), surgidos entre o fim do Triássico e o início do Jurássico; estes animais são registrados em rochas da África do Sul (Jenkins & Parrington, 1976; Parrington, 1971), da Grã-Bretanha (Clemens, 1970; Evans & Kermack, 1994; Jenkins & Parrington, 1976; Parrington, 1971) e de outras partes da Europa (Jenkins *et al.*, 1997; Lucas *et al.*, 2001; Sigogneau-Russell & Hahn, 1994), da Rússia (Gambaryan & Averianov, 2001), da China (Kermack *et al.*, 1973, 1981; Luo & Wu, 1994; Young, 1982; Zhang, 1984), da América do Norte (Jenkins *et al.*, 1983; Lucas & Luo, 1993), incluindo Groenlândia (Jenkins *et al.*, 1997), e da Índia (Bandyopadhyay, 1999; Datta, 2005; Datta & Das, 2001) (FIGURA 8).

Como apontado acima, a diversidade de cinodontes não-mamaliaformes é bastante grande e, por algum tempo, as relações entre os mamíferos atuais (e algumas linhagens extintas) e o restante dos cinodontes, bem como aquelas entre os cinodontes e outros

terápsidos, foram alvo de muitos questionamentos. A controvérsia estabelecida pode ser ilustrada pelos trabalhos de Simpson (1928, 1929), Olson (1944), Bohlin (1945) e Kühne (1949), onde foi proposta uma origem polifilética (de três a cinco linhagens derivadas independentemente de distintos grupos de terápsidos), de van Valen (1960), que tratava os terápsidos não-mamíferos como um subgrupo de Mammalia, de MacIntyre (1967), que não atribuía aos monotremados uma natureza completamente mamaliana, ou de Simpson (1935), no qual os tritilodontídeos chegaram a ser considerados mamíferos.

Kühne (1956) foi um dos primeiros a adotar a idéia da monofilia mamaliana e de sua evolução a partir de um grupo de cinodontes não-mamaliaformes, um paradigma que persiste até hoje de maneira bastante consensual (e.g. Kemp, 2005; Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004; Luo, 1994; Luo *et al.*, 2002; Rowe, 1988, 1993; Szalay *et al.*, 1993; Wilkinson, 1999). Desde então, a origem dos mamíferos e das características ditas “mamalianas”⁴ vem sendo discutida sob diversas abordagens, desde aquelas puramente morfo-osteológicas (e.g. Colbert, 1986; Jenkins, 1970*b*; Lessertisseur & Sigogneau, 1965; Olson, 1959; Rowe, 1988), passando por questões fisiológicas (e.g. Carrier, 1987; Hillenius, 1992, 1994; Kemp, 2006*b*; Macrini, 2006; McNab, 1978; Rodrigues, 2005; Rodrigues *et al.*, 2006, 2007) e envolvendo aspectos funcionais (e.g. Blob, 2001; Carrier, 1987; Gregory & Camp, 1918; Jenkins, 1970*c*, 1971*a*, 1971*b*; Kemp, 1978; Oliveira & Schultz, 2005, 2006; Oliveira *et al.*, 2006*a*; Romer, 1922).

Mesmo antes do estabelecimento do táxon Mammalia, por Linnaeus (1758), a natureza bastante peculiar destes animais em relação aos demais grupos vivos de vertebrados era bastante nítida. Entretanto, mesmo passados cerca de dois séculos e meio desde sua proposição formal, o grupo ainda não foi definido ou diagnosticado de maneira totalmente satisfatória. Um dos maiores problemas é o fato de nenhuma das definições ou diagnoses propostas para agrupar os mamíferos vivos conseguir englobar as formas fósseis mais primitivas, em especial aquelas onde as características “mamalianas” ainda não são completamente desenvolvidas ou reconhecíveis. Kemp (2005) demonstra isto com a afirmação de que “*por definição um réptil mamaliforme possui algumas, mas não todas, das características que definem um mamífero vivo*”, principalmente se (em tradução livre):

“a definição for baseada rigorosamente na posse de todos os caracteres dos mamíferos vivos, onde muitas formas fósseis que são extremamente mamalianas na anatomia e, por inferência, em sua biologia geral, são excluídas. Se, por outro lado, um

⁴ Neste caso, o termo “mamalianas” aparece entre aspas, pois, uma vez que as feições referidas ocorrem em alguns táxons externos a Mammalia, elas não podem ser tratadas como estritamente mamalianas.

mamífero é definido como um animal que possui qualquer um dos caracteres dos mamíferos modernos, então algumas formas extremamente não mamalianas, primitivas, com membros abduzidos, sem dúvida escamosas, ectotérmicas, devem ser incluídas. Se um compromisso é tomado para se usar certos caracteres selecionados dos mamíferos modernos como a base da definição, então isto se torna uma decisão arbitrária sobre quais caracteres podem dar o status definidor”.

As diferenças entre os mamíferos e os demais vertebrados vivos variam desde a presença de pelos e glândulas mamárias (uma feição totalmente exclusiva), a ocorrência da endotermia (uma condição atingida de maneira independente àquela das aves), aspectos particulares da anatomia craniana e mandibular (redução do número de ossos, perda de cinetismo craniano, ouvido médio com três ossículos etc.), feições do esqueleto pós-craniano (grande diferenciação vertebral, costelas móveis em uma porção restrita da coluna etc.) e aspectos comportamentais (como um cuidado parental bastante desenvolvido, também presente em alguns dinossauros não-avianos e nas aves e, em menor grau, em alguns répteis vivos, como os crocodilianos) (Kemp, 2005; Luo, 1994; Rowe, 1988).

Um destes aspectos é de interesse particular a este trabalho: as alterações na anatomia do esqueleto pós-craniano. Este interesse não se restringe somente às mudanças anatômicas *per se*, mas a todas as implicações decorrentes de tais mudanças, como as alterações na postura e nos padrões de movimento e deslocamento. O caminho percorrido pelos sinápsidos, em especial pelos cinodontes, desde uma anatomia mais “reptiliana” até a condição observada atualmente nos mamíferos, pode ser vislumbrado através da observação das diversas linhagens de sinápsidos progressivamente mais avançados, já que a maioria dos caracteres pós-cranianos observados nos mamíferos mais basais é primitiva para eles, estando distribuída entre esses animais mais primitivos (Crompton & Jenkins, 1973; Kemp, 2005; Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004; Kühne, 1956; Rubidge & Sidor, 2001).

Estas mudanças na morfologia do esqueleto pós-craniano e, conseqüentemente, em seu funcionamento, são as responsáveis por uma das características que torna a maioria dos mamíferos (grande parte dos térios, ou seja, marsupiais e placentários) distinta em relação aos outros tetrápodos vivos: sua maior capacidade de desenvolver exercício aeróbio por mais tempo (*e.g.* Carrier, 1987, 1996). Grande parte desta maior “eficiência” deriva, sob muitos aspectos, da postura adotada pelos mamíferos durante seus deslocamentos. Nestes animais, os membros são posicionados quase que perpendicularmente ao substrato, um arranjo que é conhecido como parassagital, ortógrado, aduzido ou ereto (Jenkins, 1971a, 1971b; Blob,

2001). Este padrão difere grandemente do observado em outros tetrápodos, como as salamandras (Ashley-Ross & Bechtel, 2004) e vários lagartos (Blob, 2001; Farley & Ko, 1997; Reilly & Delancey, 1997), onde o elemento mais proximal dos membros (úmero ou fêmur) é disposto quase que paralelamente ao substrato, caracterizando a postura conhecida como planígrada ou abduzida.

A transição entre estes dois tipos de postura dos membros deve ser tratada do ponto de vista funcional, buscando relacionar as mudanças da forma às mudanças mecânicas decorrentes. Assim, antes de avaliar a anatomia do esqueleto dos sinápsidos e relacioná-la às possíveis funções que desempenhavam, são apresentados alguns preceitos básicos sobre este tipo de abordagem morfo-funcional, bastante freqüente nas pesquisas em biologia.

1.2. AS RELAÇÕES FORMA-FUNÇÃO E A ABORDAGEM BIOMECÂNICA

Bock & von Wahlert (1965) apresentaram um apanhado teórico sobre o desenvolvimento científico durante os últimos séculos (até aquele momento), abordando, particularmente, as pesquisas sobre a morfologia e a função dos organismos vivos. Segundo estes autores, muitas das idéias fundamentais sobre a adaptação dos organismos datavam de trabalhos realizados entre 1859 (não por coincidência a data da publicação da primeira edição da principal obra de Charles Darwin, “A Origem das Espécies”) e 1920, período onde a evolução biológica começou a ser um item freqüente na pesquisa científica. Embora algumas das proposições então apresentadas tenham sobrevivido por muito tempo, um dos paradigmas básicos aceitos pelos anatomistas do século XIX e início do século XX teve de ser alterado, para que aspectos importantes da biologia dos seres vivos não fossem relegados. Anteriormente, postulava-se que a morfologia poderia ser um estudo puro da forma, independente da função, onde as feições anatômicas eram tratadas como unidades geométricas que sofriam alterações durante a ontogenia e a filogenia de acordo com leis matemáticas rígidas e, quase sempre, mais ou menos “biologicamente abstratas” (sem uma explicação baseada nos demais aspectos da biologia do organismo). Assim, como uma decorrência deste pensamento, as estruturas não eram tratadas como aspectos biológicos integrantes do organismo como um todo e que devem funcionar de maneira integrativa e as mudanças nestas estruturas, durante a ontogenia e a filogenia, nunca chegaram a ser consideradas como respostas a mudanças nas relações entre o complexo forma-função e o ambiente.

O aspecto mais importante deste avanço científico, em grande parte derivado do melhor entendimento sobre o funcionamento do processo evolutivo, é a compreensão de que a forma e a função das características fenotípicas de qualquer organismo (salvo algumas escassas exceções) constituem dois elementos inseparáveis e devem sempre ser tratadas em conjunto (Bock & von Wahlert, 1965). Assim, em adição aos amplos estudos de anatomia comparada realizados até aquele momento, se desenvolveu a disciplina da morfologia funcional, que tenta avaliar a interferência mútua entre estes dois aspectos, descrevendo e quantificando suas relações (Ashley-Ross & Gillis, 2002; Carter & Beaupré, 2001; Ferry-Graham *et al.*, 2002; Gans, 1969, 1988; Glase *et al.*, 1981; Goldstein, 1989; Hildebrand, 1988, 1995; Kemp *et al.*, 2005; Lauder, 1990, 1991; Plotnick & Baumiller, 2000).

A avaliação destas relações é, entretanto, bastante complexa, uma vez que animais diferentes podem desempenhar funções similares de maneiras distintas e também pelo fato de que nenhum animal apresenta todas as modificações estruturais associadas a algum hábito particular (Hildebrand, 1995). Além disso, os ossos podem variar sua estrutura e propriedades mecânicas em resposta a mudanças nos parâmetros desenvolvimentais e demandas funcionais, mesmo durante o tempo de vida de um organismo (Kemp *et al.*, 2005).

A aplicação crescente desta abordagem funcional à morfologia dos seres vivos fez surgir um outro ramo da biologia, em especial quando o objeto de estudo consistia em organismos onde há algum tipo de esqueleto articulável (seja externo, como nos artrópodos, ou interno, como nos vertebrados), a biomecânica. Nesta área, a interferência de outras disciplinas (como a física e a matemática, por exemplo) é ainda mais acentuada, uma vez que os sistemas esqueléticos e seus componentes individuais podem ser tratados como unidades mecânicas regidas pelas leis que controlam o funcionamento de uma máquina qualquer (Alexander, 2003; Alfaro *et al.*, 2004; Bock, 1968; Fariña, 2001; Glase *et al.*, 1981; Kemp *et al.*, 2005; Lauder, 1991).

A premissa básica da biomecânica aplicada aos animais é que qualquer sistema esquelético articulado representa, em última instância, os “melhores esforços” da seleção natural em produzir um arranjo de alavancas responsáveis pela capacidade de suportar os estresses físicos impostos pelo ambiente e permitir o desenvolvimento completo do comportamento requerido daquela espécie (leia-se “atividades necessárias ao sucesso biológico dos indivíduos”) (Glase *et al.*, 1981). Obviamente, é nitidamente prejudicial à sobrevivência de um vertebrado, por exemplo, a posse de um esqueleto que colapse quando sujeito à sua própria massa, que não suporte o peso dos músculos adjacentes ou que não resista às forças externas aplicadas ao sistema (pelo menos às forças mais costumeiras), tão

prejudicial que tal situação reside apenas no campo hipotético, ou seja, todo esqueleto deve (e de fato o faz), obrigatoriamente, resistir a forças e estresses de determinada magnitude.

Cada esqueleto está, porém, inserido em um universo particular, onde as variantes mecânicas a serem consideradas podem variar grandemente em relação a outros indivíduos. Desta maneira, a situação ideal seria aquela onde, para cada caso, fosse desenvolvido um mecanismo específico para encontrar estas variáveis e postular a interferência de cada uma delas sobre o esqueleto. Não é necessário ressaltar que a formulação de modelos biomecânicos, na razão de 1:1 em relação às situações em que são necessários, é uma tarefa praticamente inatingível. Assim, é possível adotar alguma generalização, permitindo a elaboração de modelos biomecânicos que possam ser aplicados a um conjunto um pouco mais amplo de situações nas quais as condições sejam mais ou menos parecidas. Estes modelos podem ser de três tipos: matemáticos, físicos ou conceituais, cada um deles essencialmente distintos um do outro e com aplicações específicas (Alexander, 2003; Koehl, 2003).

Modelos matemáticos são aqueles de natureza quantitativa e certamente os mais numerosos em biomecânica. Segundo Alexander (2003), eles podem ser divididos em algumas categorias: (1) modelos simples, bastante básicos e usando apenas alguns cálculos e equações fundamentais que servem para estabelecer princípios gerais; (2) modelos complexos, mais elaborados e aplicados quando os modelos simples já não são suficientes, que tentam representar e interpretar as regiões de interesse com uma maior fidelidade, permitindo avaliar, por exemplo, os estresses aos quais os ossos estão submetidos; (3) modelos de otimização, quase sempre utilizados para encontrar a estrutura ou o padrão de movimento mais eficiente, segundo alguma teoria pré-estabelecida; (4) modelos de otimização inversa: ao invés de procurar a melhor solução possível para um problema (como fazem os modelos de otimização), consideram a estrutura ou o padrão de movimento existente como o mais eficiente e tentam descobrir qual é o problema.

Modelos físicos servem para mostrar o funcionamento de algum mecanismo, geralmente, incluindo elementos gráficos (bi ou tri-dimensionais) ou modelos reais que permitam reproduzir o sistema de interesse, em especial aqueles cujas observações podem ser difíceis de fazer em animais e plantas reais (uma situação comum quando se trata de fósseis). Normalmente, mas não necessariamente, os modelos físicos podem ser utilizados para confrontar os resultados de uma modelagem matemática prévia. O terceiro tipo de modelo biomecânico – e o mais raramente aplicado – são os conceituais, onde não há a necessidade de uma análise matemática ou da construção de um modelo físico. Normalmente, o maior poder

de um modelo conceitual é auxiliar na compreensão sobre o funcionamento de dado mecanismo, mesmo que sua construção seja impraticável (Alexander, 2003).

De maneira lógica, a busca por um modelo aplicável à situação de interesse sempre tenta encontrar aquele que produza os resultados mais satisfatórios. Porém, Niklas (1992) argumentou que os únicos modelos bons são justamente aqueles que falham. Segundo o autor, quando um modelo conduz a resultados conflitantes com a realidade, se ganha a informação útil de que a maneira presumida sobre como a realidade funciona foi inadequada ou incorreta. Por outro lado, se o modelo leva a resultados concordantes com a realidade, haverá sempre a incerteza se entendemos a realidade corretamente ou se a concordância obtida foi apenas casual.

Assim, o processo que começa com a simples descrição e análise morfológica de um esqueleto, passando pela comparação com estruturas similares para descobrir padrões funcionais comuns, culmina com uma análise biomecânica, com a eventual construção de um modelo ou com a aplicação de um modelo já existente. Não é uma tarefa simples, o que pode ser exemplificado pelas palavras de Erickson (2001) de que “*a compreensão da biomecânica dos órgãos no corpo requer uma grande diversidade de informações. Você tem que conhecer as propriedades materiais da estrutura (...), seu tamanho e forma e suas relações biomecânicas com outras estruturas*”.

Deste ponto em diante, o esqueleto pós-craniano dos cinodontes não-mamaliaformes, particularmente de um táxon encontrado no Sul do Brasil, *Trucidocynodon riograndensis* Oliveira, Soares & Schultz, 2010, será objeto de uma análise morfo-funcional e de uma modelagem biomecânica, visando estabelecer qual a postura dos membros e o comportamento locomotor mais prováveis para este animal e situá-lo no espectro de variação possível para os cinodontes.

1.3. A LOCOMOÇÃO DOS TETRÁPODOS TERRESTRES

A locomoção é um dos processos mais intrincados desenvolvidos por um animal ao longo de sua existência. Nela, está envolvida uma série de eventos fisiológicos, mecânicos e energéticos, cuja interação harmônica e perfeito funcionamento são cruciais ao sucesso biológico do indivíduo (é usada, por exemplo, para encontrar alimento, achar um parceiro e escapar de predadores) e, em longo prazo, de sua espécie (De Vita *et al.*, 2007; Herbin *et al.*, 2004; Hildebrand, 1989b; Ijspeert, 1998; King *et al.*, 2004). Afortunadamente, principalmente para o paleontólogo, muitas informações referentes à locomoção podem ser recuperadas a

partir dos fósseis, uma vez que, como bem apontaram Dickinson *et al.* (2000), a “locomoção, movimento através do ambiente, é o comportamento que mais dita a morfologia e fisiologia dos animais”.

Os tetrápodos terrestres viventes, isto é, anfíbios (urodelos e anuros), répteis (quelônios, o rincocefálio *Sphenodon*, lacertílios e crocodilianos), aves e mamíferos, desenvolvem uma série bastante diversa de padrões locomotores (Hildebrand, 1995; Rewcastle, 1983). Para compreender esta diversidade, obrigatoriamente, deve-se efetuar uma análise da postura dos membros destes animais. De maneira bastante simplificada, esta análise leva à conclusão de que qualquer táxon atual pode ser situado em um espectro postural cujos extremos “inicial” (leia-se mais primitivo, que foi desenvolvido temporalmente antes) e “final” (leia-se mais avançado, desenvolvido mais tardiamente, a partir do padrão primitivo) são representados pela postura abduzida ou planígrada e aduzida ou ortógrada, respectivamente (Berman & Henrici, 2003; Blob, 2001; Blob & Biewener, 1999, 2001; Brinkman, 1981; Day & Jane, 2007; Reilly & Blob, 2003; Rewcastle, 1983; Russell & Bels, 2001; Sumida & Modesto, 2001; Walker, 1971; Williams, 1981) (FIGURA 10).

A denominação destes dois tipos de posturas extremas, abduzida e aduzida, remetem a dois movimentos articulares, abdução e adução. Como a abdução é definida pelo aumento do ângulo entre uma estrutura (por exemplo, um membro) e um plano de referência (por exemplo, um plano parassagital), a postura abduzida é aquela onde o ângulo entre o membro ou, mais precisamente, entre o elemento proximal do membro (úmero ou fêmur) e o plano parassagital que passa pela cintura (peitoral ou pélvica) é acentuado e, por conseqüência, o osso proximal é disposto quase que horizontalmente (paralelo ao substrato) e o membro é posicionado bastante lateralmente ao corpo (FIGURA 10). Em contraposição a este tipo de postura, o padrão aduzido faz referência ao movimento de adução, onde o ângulo citado é reduzido e o elemento mais proximal do membro é verticalizado, mais perpendicular ao substrato (e quase paralelo ao plano parassagital) e posicionado principalmente sob o tronco (FIGURA 10) (Berman & Henrici, 2003; Blob, 2001).

Salamandras, o rincocefálio *Sphenodon* e os “lagartos”⁵ são exemplos clássicos de tetrápodos atuais que utilizam uma postura de membros abduzida durante sua locomoção (FIGURA 10) (Ashley-Ross, 1994a, 1994b; Ashley-Ross & Bechtel, 2004; Ashley-Ross & Lauder, 1997; Barclay, 1946; Bennett *et al.*, 2001; Blob, 2001; Blob & Biewener, 1999, 2001; Brinkman, 1981; Darevsky & Salomatina, 1989; Deban & Schilling, 2009; Fidler & Jayne,

⁵ Neste contexto, o termo “lagartos” exclui os grupos mais avançados de lacertílios, como os mosassauros e as serpentes, e, por isto, aparece entre aspas.

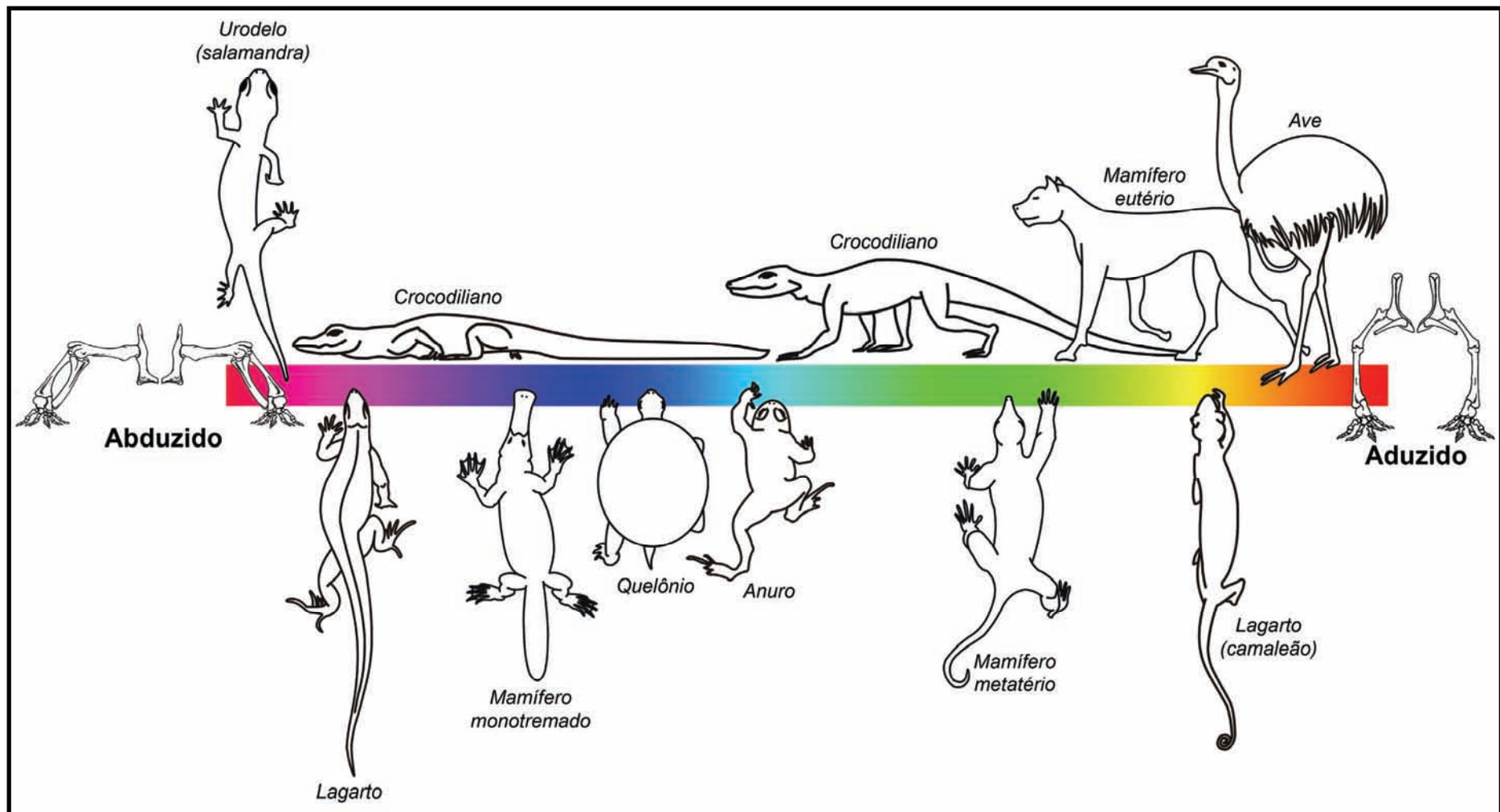


FIGURA 10. O “espectro postural” observado nos membros dos tetrápodos [os extremos abduzido e aduzido foram modificados de Jenkins (1971b) e embora mostrem o membro pélvico podem ser aplicados ao membro peitoral]. As imagens não estão em escala.

1998; Hildebrand, 1995; O'Reilly *et al.*, 2000; Reilly & Delancey, 1997; Reilly *et al.*, 2006; Russell & Bels, 2001; Walker, 1987). Entre os tetrápodos viventes mais basais, os anuros não constituem um bom exemplo do padrão locomotor primitivo, uma vez que são muito especializados (FIGURA 10) (Ahn *et al.*, 2004; Barclay, 1946; Gray & Lissmann, 1946; Walker, 1987; Zug, 1972). A postura abduzida observada, em alguns momentos, nos crocodilianos também não é um bom referencial, uma vez que parece ser um aspecto avançado da biologia destes animais, adquirido independentemente a partir de ancestrais com postura semi-aduzida (intermediária) a aduzida (FIGURA 10) (Farmer & Carrier, 2000; Gatesy, 1991; Hecht, 1991; Osmólska *et al.*, 1987; Parrish, 1987; Reilly & Blob, 2003; Reilly & Elias, 1998; Renous *et al.*, 2002; Zug, 1974), bem como acontece com os mamíferos monotremados, cuja postura abduzida deve ser um aspecto derivado (FIGURA 10) (Carrier, 1987; Jenkins, 1970c, 1971a).

Membros com uma postura aduzida são observados nas aves (e nos seus “parentes” dinossaurianos mais íntimos e extintos, todos bípedes e não abordados neste trabalho) (FIGURA 10) (Hutchinson, 2006; Muir *et al.*, 1996; Russell & Bels, 2001; Walker, 1987), na grande maioria dos mamíferos eutérios (placentários) e em alguns metatérios (marsupiais) (FIGURA 10) (Blob, 2001; Hildebrand, 1995; Walker, 1987) e ainda, em ocasiões mais especiais, em crocodilianos (FIGURA 10) (Blob, 2001; Reilly & Blob, 2003; Reilly & Elias, 1998) e lagartos altamente especializados, como os camaleões (FIGURA 10) (Fischer *et al.*, no prelo; Higham & Jane, 2004; Peterson, 1984).

Como relatado acima, a natureza destes dois padrões posturais como extremos de um espectro de variação pressupõe a existência de tipos intermediários. De fato, atualmente são observados alguns exemplos de animais que desenvolvem uma postura que não pode ser rotulada totalmente como aduzida ou abduzida, como em alguns mamíferos, principalmente metatérios (marsupiais) (FIGURA 10) (Jenkins, 1971a; Parchman *et al.*, 2003; Reilly & White, 2003) e talvez alguns eutérios (placentários) (van de Graaff *et al.*, 1982), crocodilianos (FIGURA 10) (Blob, 2001) e mesmo alguns “lagartos”, como o iguana (Blob, 2001). É altamente provável, então, que o registro fóssil também mostre não só os tipos extremos de postura como os padrões intermediários.

Na realidade, a linhagem dos sinápsidos representa, por si só, o próprio espectro postural (FIGURA 11). Nela são observadas desde a postura abduzida, nos seus representantes mais primitivos, os “pelicossauros”, passando por diversas condições intermediárias, como em dicinodontes, gorgonópsios, terocefálios e vários cinodontes não-mamaliaformes, e atingindo a disposição aduzida dos membros, provavelmente, em

cinodontes não-mamaliaformes mais avançados e mamíferos (Blob, 2001; Carrier, 1987; Crompton & Jenkins, 1973; Fischer *et al.*, 2002; Jenkins, 1971*b*; Kemp, 2005; Lessertisseur & Sigogneau, 1965; Oliveira *et al.*, 2006*a*; Ritzmann *et al.*, 2004; Sues, 1986*a*).

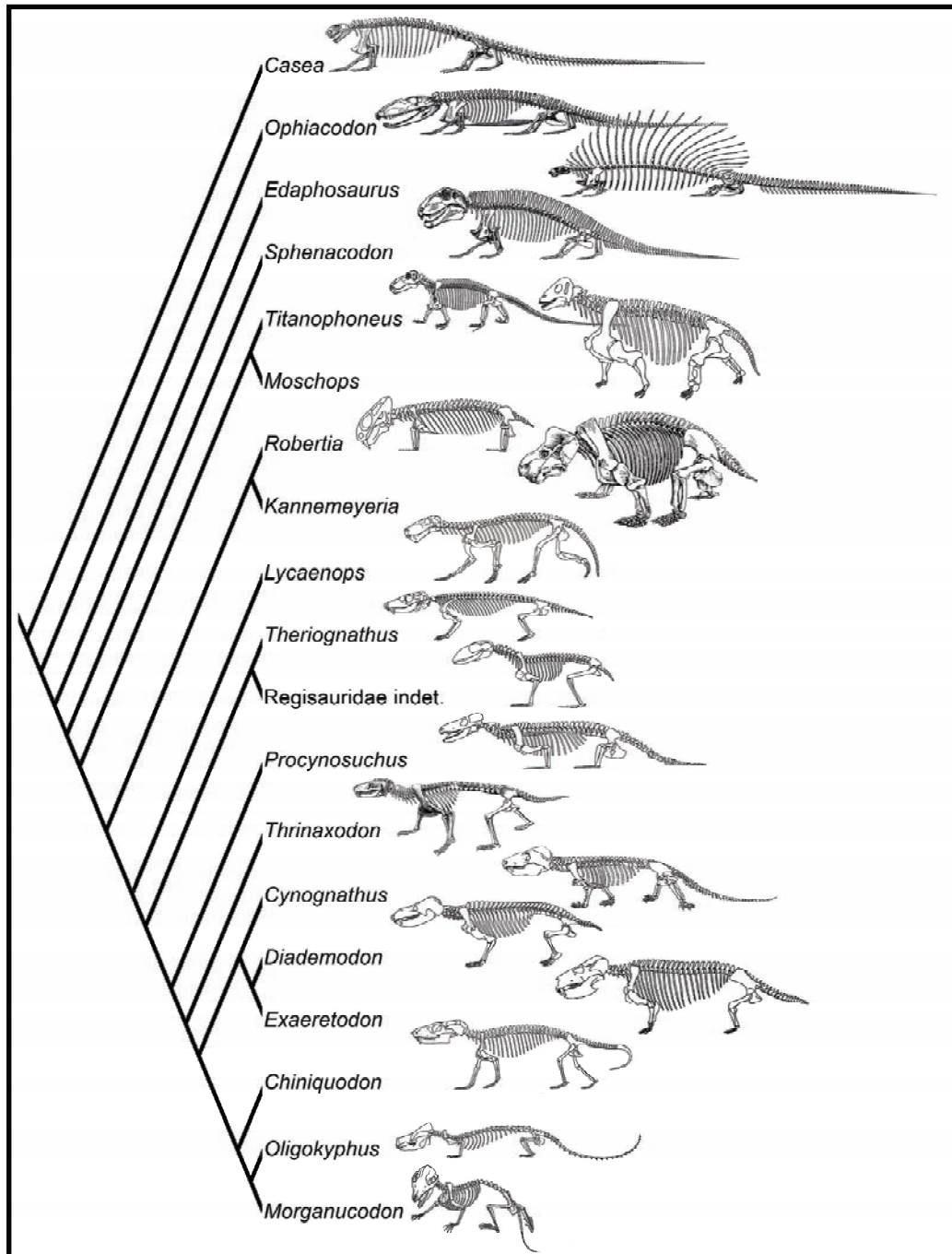


FIGURA 11. Variação na postura dos membros entre os sinápsidos. De *Casea* a *Sphenacodon* são “pelicossauros”, *Titanophoneus* e *Moschops* são dinocefálios, *Robertia* e *Kannemeyeria* são anomodontes (dicinodontes), *Lycaenops* é um gorgonópsio, *Theriognathus* e o regissaurídeo são terocefálios e, a partir de *Procynosuchus*, os demais são cinodontes [*Theriognathus* retirado de Brink (1957), *Thrinaxodon* de Jenkins (1971*b*), *Cynognathus* de Gregory & Camp (1918), *Diademodon* de Brink (1955) e *Chiniquodon* de Romer & Lewis (1973), o restante das imagens é de Kemp (2005)]. As imagens não estão em escala.

A evolução da postura aduzida, a partir de ancestrais onde os membros eram abduzidos, envolveu uma série de modificações anatômicas que visaram atender às novas demandas mecânicas advindas do modo de locomoção agora empregado. A exata noção de quais modificações são estas e da magnitude da sua relevância no comportamento mecânico do esqueleto passa, necessariamente, pela comparação com os táxons atuais, uma vez que, exceto pelos mamíferos, os demais sinápsidos estão totalmente extintos. Um breve panorama sobre os grados posturais observados nos diversos grupos de sinápsidos e paralelos com grupos atuais é apresentado a seguir, com ênfase especial nos cinodontes não-mamalianos e em sua importância à evolução postural e locomotora dos mamíferos.

1.3.1. O TIPO PRIMITIVO “ORIGINAL”: “PELICOSSAUROS”

É consensual que sinápsidos mais basais, tradicionalmente agrupados sob o nome de “pelicossauros”, deveriam desenvolver uma postura obrigatoriamente abduzida em seus membros (Blob, 2001). Vários aspectos anatômicos observados em táxons atuais cujos membros se portam desta maneira (FIGURA 12) estão presentes nestes sinápsidos: a interclavícula e as clavículas formam um robusto arco, completado pelos escapulocoracóides, ao redor da “caixa torácica”, a lâmina escapular é muito desenvolvida e ampla e a placa coracoidal é muito grande, a cavidade glenóide do escapulocoracóide é anteroposteriormente alongada, o úmero é robusto, largo e curto, sua cabeça é alinhada com o eixo longo do osso e as duas facetas distais são distintas, os epicôndilos são grandemente expandidos, a lâmina ilíaca é pobremente desenvolvida, principalmente em sentido anterior, enquanto que o púbis e o ísquio são consideravelmente grandes, o acetábulo é bastante raso, a cabeça do fêmur é localizada proximalmente e alinhada com o eixo longo do osso e os côndilos articulares distais são voltados totalmente para o plano ventral, há um grande quarto trocanter, associado à inserção uma robusta musculatura caudofemoral (FIGURA 13) (Baur & Case, 1899; Eaton, 1962; Kemp, 1982, 2005; Laurin, 1993; Romer, 1956; Sues, 1986a; Watson, 1917).

Funcionalmente, algumas interpretações podem ser retiradas desta morfologia observada nos “pelicossauros”. A forte compleição da cintura peitoral, provavelmente, impedia movimentos significativos entre ela e o tronco. A forma da cavidade glenóide peitoral sugere que o úmero tinha um plano preferencial de movimento, horizontal e com direção anteroposterior. A presença de duas superfícies articulares distais separadas no úmero indica, obviamente, que rádio e a ulna se articulavam separadamente com este osso e, assim, seus movimentos não estavam restritos a um único plano. Um grande entepicôndilo umeral

proporciona uma grande área de origem para a musculatura ventral do antebraço e da mão, bem como o faz o ectepicôndilo em relação aos músculos elevadores do antebraço e extensores dos dígitos; estas duas massas musculares produzem movimentos essencialmente no plano vertical, enquanto que a verdadeira extensão lateral do antebraço é promovida pelo *musculus triceps* e a flexão medial pelos *musculi biceps* e *brachialis* (Eaton, 1962; Kemp, 2005; Sues, 1986a; Watson, 1917).

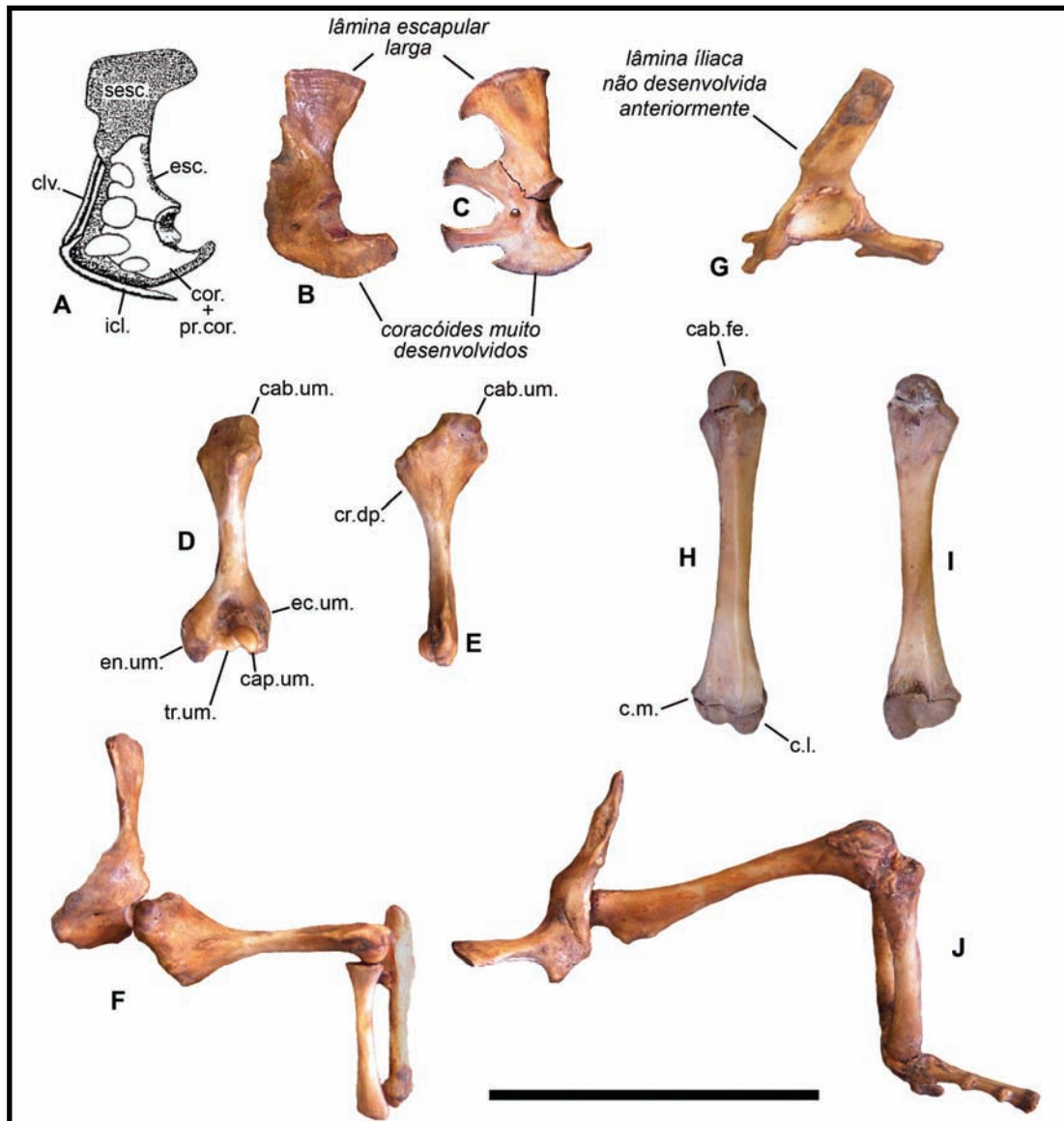


FIGURA 12. Anatomia pós-craniana de táxons atuais com membros abduzidos. Todos os elementos esquerdos. A, cintura peitoral de *Iguana* (as áreas preenchidas são cartilaginosas) (Romer, 1956). B, escapulocoracóide de *Sphenodon*. C, escapulocoracóide de *Tupinambis*. D–E, úmero de *Sphenodon*. F, escapulocoracóide e membro peitoral de *Sphenodon*. G, cintura pélvica de *Sphenodon*. H–I, fêmur de *Tupinambis*. J, cintura e membro pélvico de *Sphenodon*. A, B, C, e G, em norma lateral; D e I, em norma ventral; E, F e J, em norma anterior; H, em norma dorsal. Abreviaturas na LISTA DE ABREVIATURAS (ANEXO 1). Escala = 5 cm (exceto para A, não em escala).

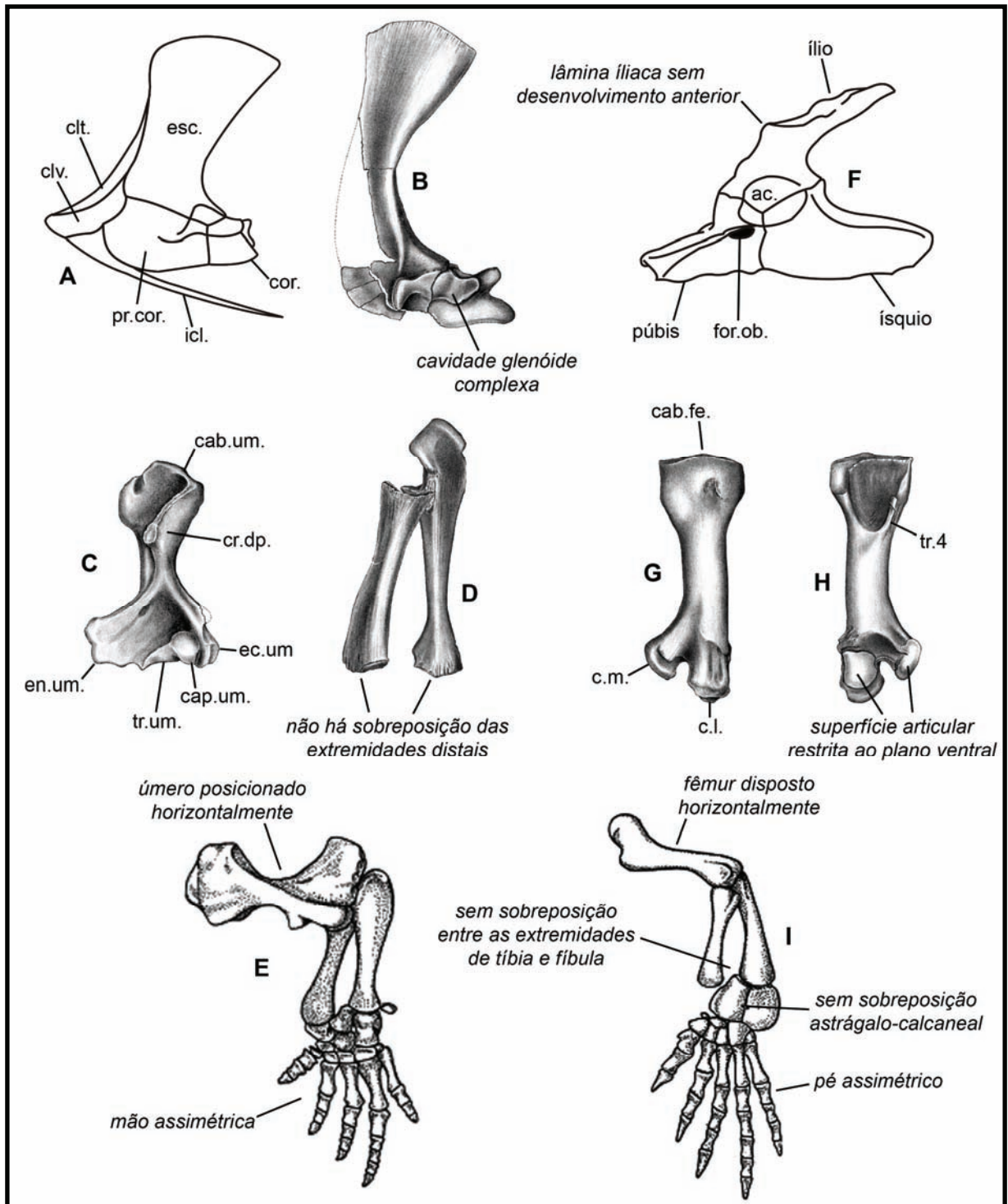


FIGURA 13. Anatomia pós-craniana de “pelicossauros”. Todos os elementos esquerdos. A, cintura peitoral de *Ophiacodon*. B, escapulocoracóide de *Dimetrodon*. C, úmero de *Dimetrodon*. D, rádio e ulna de *Dimetrodon*, aproximadamente em posição articular. E, membro peitoral de *Ophiacodon*. F, cintura pélvica de *Ophiacodon*. G–H, fêmur de *Dimetrodon*. I, membro pélvico de *Ophiacodon*. A, B, D e F, norma lateral; C e H, norma ventral; G, norma dorsal; E e I, norma anterior. A e F de Romer (1956), E e I de Eaton (1962) e as demais de Baur & Case (1899). Abreviaturas na LISTA DE ABREVIATURAS (ANEXO 1). As imagens não estão em escala.

O quarto trocanter do fêmur, grandemente desenvolvido, sugere que a cauda era robusta (como mostra sua estrutura óssea) e tinha um papel significativo durante a locomoção, principalmente na ondulação lateral do eixo corporal, à qual estão sujeitos os animais com postura abduzida. A maior importância desta ondulação corporal reside no fato de ela provocar a retração (o movimento em sentido posterior) e a protração (o movimento em sentido anterior) passivas dos membros, em relação à coluna, o que contribui significativamente com o aumento no comprimento do passo (embora nos esfenacodontes esta ondulação deva ter sido menos acentuada que nos táxons mais primitivos de “pelicossauros”) (Eaton, 1962; Kemp, 2005; O’Reilly *et al.*, 2000; Ritter, 1992; Sues, 1986a).

A ocorrência desta estrutura adaptada à postura e à locomoção do tipo abduzido nos “pelicossauros” é, muito provavelmente, resultado de sua herança filogenética, uma vez que tetrápodos não-amniotas, amniotas mais primitivos e vários Sauropsida (o clado que inclui os répteis) mostram este mesmo padrão (Hildebrand, 1995; Sumida & Modesto, 2001; Walker, 1987). Por isto, esta é considerada a condição “original” para os tetrápodos e deve ser tratada de maneira distinta daquela atingida secundariamente em táxons mais avançados, como alguns crocilianos e mamíferos monotremados.

1.3.2. OS PRIMEIROS ÍNDICIOS DE “ESPECIALIZAÇÃO”: TERÁPSIDOS

Como assinalado anteriormente, os sinápsidos mais avançados que os “pelicossauros” são agrupados no clado Therapsida. Estes animais são os primeiros sinápsidos nos quais especializações morfológicas voltadas a uma postura menos abduzida dos membros podem ser observadas com clareza, embora ainda mantenham muitos dos aspectos primitivos (Blob, 2001; Brink, 1957; Eaton, 1962; Hotton, 1991; Kemp, 1978, 2005; Sues, 1986a). Para fins descritivos, todas as posturas intermediárias aos padrões abduzido e aduzido podem ser chamadas de “semi-abduzidas” ou “semi-aduzidas”, independentemente de se aproximarem mais de um tipo ou de outro. Embora ocorram em quase todos os grupos mais basais de terápsidos, as alterações mais evidentes aparecem especialmente entre os gorgonópsios e terocefálios, onde algumas formas carnívoras, possivelmente, foram eficientemente cursoriais.

Nestes animais, o arco formado pela interclavícula e clavículas é menos robusto e a articulação com os escapulocoracóides é mais frouxa, a lâmina escapular é mais delgada e a placa coracoidal é progressivamente reduzida, a cavidade glenóide peitoral se torna menos complexa, adquirindo um formato semi-lunar mais curto anteroposteriormente e sendo deslocada para trás, o úmero se torna mais alongado e grácil e há menos torção entre suas

extremidades proximal e distal, a cabeça umeral perde a forma complexa (“de parafuso”) dos “pelicossauros” e se torna mais arredondada, os epicôndilos umerais são menos desenvolvidos, a lâmina ilíaca é consideravelmente mais expandida que nos “pelicossauros” com o crescimento do processo pré-acetabular do ílio em detrimento da área pós-acetabular, o ísquio e o púbis são reduzidos e o acetábulo é mais profundo e mais circular que nos “pelicossauros”, o fêmur é consideravelmente mais grácil e com um formato sigmóide, os côndilos femorais distais são voltados menos ventral e mais distalmente, o astrágalo e o calcâneo iniciam um processo de sobreposição, juntamente com a aquisição de uma provável postura verdadeiramente plantígrada do pé (nos “pelicossauros” estes dois ossos não tocavam o substrato) e com o desenvolvimento incipiente de um tubérculo calcaneal (*tuber calcis*), a cauda se tornou menos robusta (especialmente nos terocefálios) (FIGURA 14). Assim, de uma maneira geral, os membros são mais alongados e verticalizados do que nos “pelicossauros” (Cys, 1967; Eaton, 1962; Fourie & Rubidge, 2007; Hopson, 1991, 1995; Isidro & Vazquez, 2006; Kemp, 1978, 1986, 2005; Sues, 1986a).

Em termos funcionais, uma cintura peitoral mais grácil e móvel permite que o comprimento do passo seja incrementado devido aos movimentos mais significativos entre a cintura e o tronco. A cabeça umeral mais simples e arredondada permite que o úmero seja mais aduzido e deslocado mais para baixo do plano horizontal. Com o úmero nesta posição, a importância dos movimentos de flexão e extensão do cotovelo é aumentada, daí a redução dos epicôndilos umerais. A reorientação dos côndilos femorais para uma posição mais distal indica que os movimentos de extensão e flexão no joelho eram mais amplos em relação à condição dos “pelicossauros”. Além disso, a própria arquitetura verticalizada dos membros (particularmente, no membro pélvico), elevando o tronco, desempenha um papel de sustentação importante, uma vez que os membros (ou seja, os pontos de sustentação corporal) são aproximados do centro de gravidade do corpo, eximindo parcialmente a musculatura dos membros desta função. Outro aspecto importante, tanto na mão como no pé, é o fato de os metapodiais mostrarem uma relação mais consolidada entre si, adquirindo a capacidade de atuar como uma alavanca em um membro onde flexão e extensão são mais importantes durante o deslocamento. Esta “compactação” da mão e do pé é acompanhada por um aumento em sua simetria (FIGURA 14) (comparar com a condição dos “pelicossauros”, na FIGURA 13), também relacionada ao desenvolvimento de uma postura mais aduzida (Eaton, 1962; Hopson, 1995; Isidro & Vazquez, 2006; Kemp, 1978, 2005; Oliveira *et al.*, 2006a; Sues, 1986a).

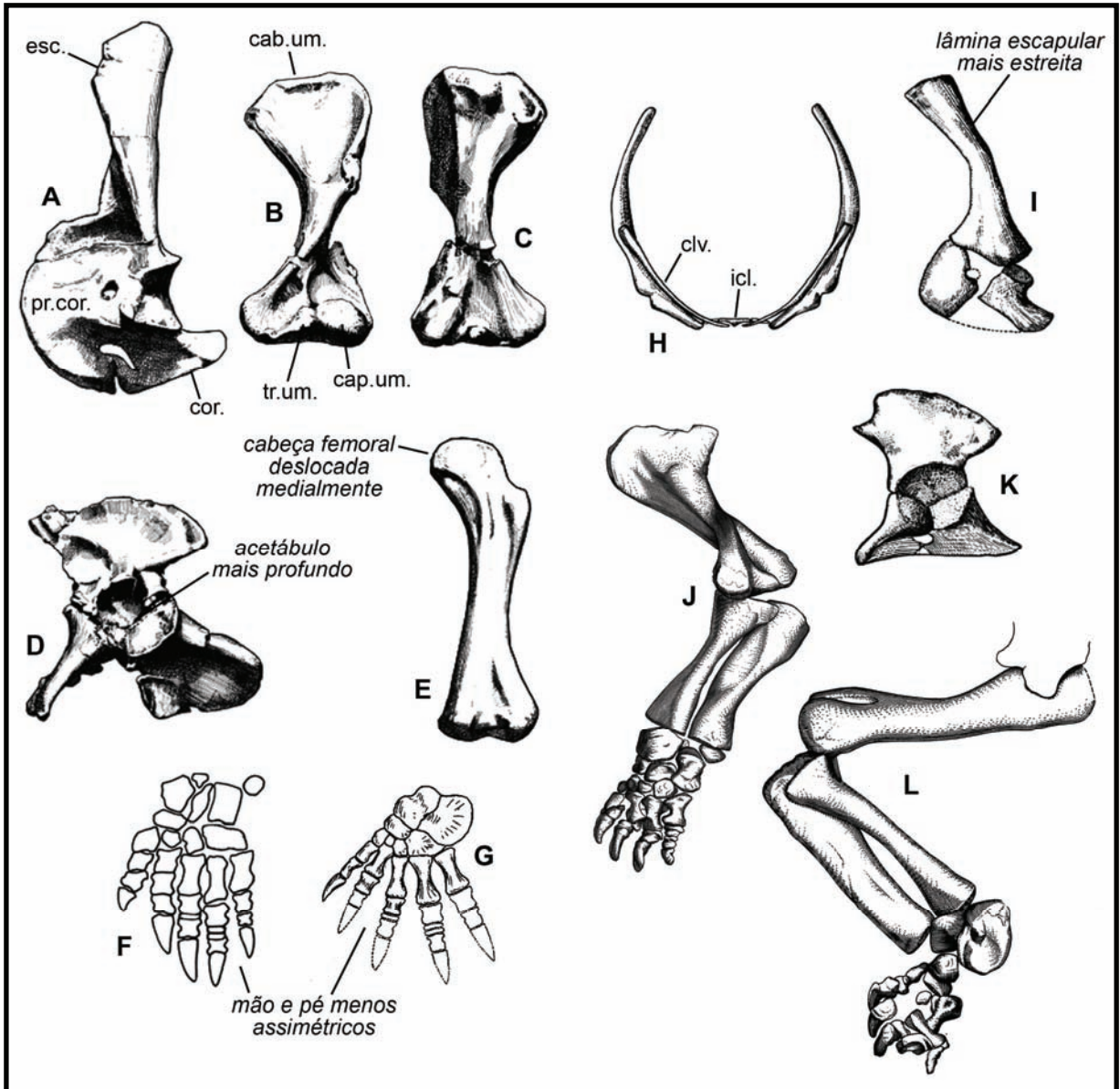


FIGURA 14. Anatomia pós-craniana de gorgonópsios e terocefálios. Todos os elementos do lado esquerdo (exceto H, com elementos de ambos os lados do corpo). A–F, gorgonópsio indeterminado. A, escapulocoracóide. B–C, úmero. D, cintura pélvica. E, fêmur. F, mão. G, pé de *Lycaenops*. H, cintura peitoral de um terocefálio Regisauridae. I, escapulocoracóide de um Regisauridae. J, membro peitoral de *Cynariognathus*. K, cintura pélvica de um Regisauridae. L, membro pélvico de *Cynariognathus*. A, D e I–L, norma lateral; B, E e H, norma anterior; C, norma posterior. A–E de Kemp (1982), F de Hopson (1995), G de Broom (1930), H–I e K de Kemp (1986) e J e L de Cys (1967). Abreviaturas na LISTA DE ABREVIATURAS (ANEXO 1). As imagens não estão em escala.

Entretanto, mais do que representar a adoção de um novo modo locomotor, mais avançado em relação ao padrão abduzido, a presença de várias destas modificações estruturais é altamente sugestiva da capacidade que estes animais poderiam ter de desenvolver mais de um tipo de postura. Ou seja, durante os estágios iniciais da evolução postural dos sinápsidos, é

bastante provável que os terápsidos alternassem o posicionamento de seus membros entre uma postura abduzida e uma postura semi-aduzida. Kemp (1978, 2005) chama esta alternância postural de locomoção ‘*multigait*’ ou, em tradução livre, ‘multi-passo’, como fazem crocodilianos e varanídeos de grande porte (Kemp, 2005) e, talvez, como podem ter feito alguns cinodontes (Damiani *et al.*, 2003). O exemplo utilizado por Kemp (1978) é o do terocefálio *Regisaurus* (FIGURA 15), mas pode ser extrapolado para outros terápsidos com morfologia similar.

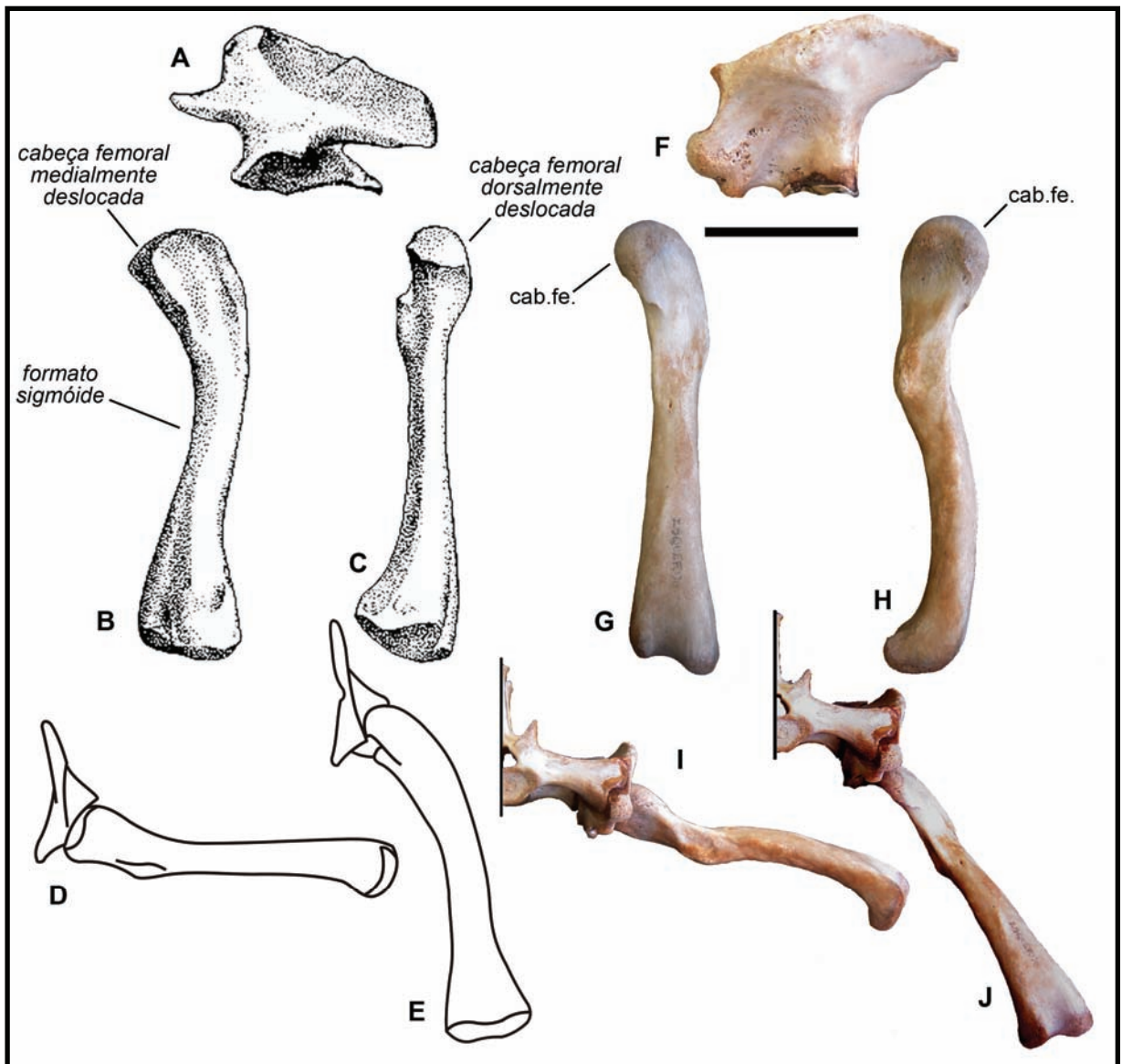


FIGURA 15. Cintura e membro pélvico de *Regisaurus* e *Caiman*. Todos os elementos esquerdos. A–E, *Regisaurus* (Kemp, 1978). A, ílio. B–C, fêmur. D, fêmur articulado em posição abduzida. E, fêmur articulado em posição aduzida. F–J, *Caiman* (os mesmos ossos, nas mesmas normas que *Regisaurus*). A e F, norma lateral; B, D–E, G e I–J, norma anterior; C e H, norma medial. Abreviaturas na LISTA DE ABREVIATURAS (ANEXO 1). Escala = 5 cm, para F–H; demais imagens não estão em escala.

Este animal tem um fêmur mais grácil, parecido com o dos crocodilianos atuais, com uma conformação levemente sigmóide e com a cabeça deslocada dorsal e medialmente (FIGURA 15) (Hopson, 1991; Kemp, 1978; Sues, 1986a). A idéia central do pensamento de Kemp (1978) é a de que a similaridade morfológica, mesmo que superficial, com os crocodilianos permitiria que *Regisaurus* desenvolvesse a mesma variação postural e locomotora observada nestes animais, isto é, usando uma locomoção abduzida em alguns momentos e um caminhar mais ereto (“caminhada alta”, segundo Reilly & Elias, 1998), com os membros semi-aduzidos, em outros. Novamente, é bom ressaltar que capacidade de alternar entre as posturas aduzida e semi-aduzida, na comparação com crocodilianos atuais, é original dos terápsidos (abduzido ancestral ↔ semi-aduzido derivado), já que, nos crocodilianos, a postura abduzida é secundária (semi-aduzido ancestral ↔ abduzido derivado).

Além de gorgonópsios e terocefálios, os dicinodontes (Dicynodontia) representam uma outra linhagem de terápsidos onde avanços posturais podem ser vistos em comparação aos “pelicossauros”. Não obstante uma postura, provavelmente, ainda bastante abduzida em seus membros peitorais, os dicinodontes mostram, em seus membros pélvicos a maioria das modificações acima relatadas (exceto pelas alterações na morfologia do pé), algumas em maior grau até que nestes outros terápsidos, como uma cabeça femoral hemisférica e bastante deslocada medialmente (Fröbisch, 2003, 2006; Hotton, 1986; Morato, 2006; Morato *et al.*, 2008; Ray, 2006; Ray & Chinsamy, 2003, 2004) (FIGURA 16). Entretanto, por estarem filogeneticamente mais afastados dos cinodontes e formarem um grupo bastante especializado, os dicinodontes não serão detalhadamente abordados neste trabalho.

1.3.3. A LOCOMOÇÃO “MAMALIANA” E SUA ORIGEM PRÉ-MAMALIANA

Conforme assinalado acima, as alterações morfológicas que permitem o desenvolvimento da postura e, conseqüentemente, do comportamento locomotor generalizado observado nos mamíferos têm uma origem pré-mamaliana, externa inclusive ao grupo dos cinodontes. Entretanto, isto somente quer dizer que este processo teve início em algum grupo de terápsidos não-cinodontes (ou alguns, de maneira independente) e não que as feições ditas “mamalianas” aparecem em sua plenitude nesses animais. A busca pelas características “mamalianas” tem, então, que ser restrita aos seus parentes extintos mais próximos, os cinodontes não-mamaliaformes (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004; Kemp, 2005).

Embora Kemp (1982, 2005) tenha apontado que o pós-crânio dos cinodontes mais primitivos, como os procinossuquídeos (mesmo com algumas especializações peculiares), mostre poucas diferenças importantes em relação aos gorgonópsios e terocefálios, os cinodontes mais avançados incrementaram ainda mais as modificações que apareceram nestes grupos. Assim, de forma geral, a placa coracoidal é consideravelmente reduzida, a lâmina escapular é alta e delgada, com a margem anterior, normalmente, inflectada em direção lateral, o acrômio atinge um grande desenvolvimento nas formas mais avançadas, o úmero tende a se tornar mais grácil, a cabeça umeral tende a se tornar mais hemisférica e a deslocar-se dorsalmente, a porção pré-acetabular do ílio tende a se desenvolver cada vez mais e a pós-acetabular tende a ser reduzida, o ísquio sofre uma rotação, alinhando-se bastante com o plano horizontal e o púbis é bastante reduzido e deslocado posteriormente, a cabeça do fêmur é mais arredondada, voltada medial e dorsalmente, os côndilos femorais distais têm suas superfícies articulares invadindo a área mais distal do osso e o trocanter maior é mais desenvolvido, a sobreposição astrágalo-calcâneo é aumentada (especialmente em táxons mais avançados) (FIGURA 17) (Abdala, 1999; Blob, 2001; Broom, 1937; Hopson, 1991; Horovitz, 2000; Isidro & Vazquez, 2006; Jenkins, 1970*b*, 1971*b*; Kemp, 1980*b*, 1982, 2005; Oliveira *et al.*, 2006*a*, 2006*b*; Sánchez-Villagra & Maier, 2002; Schaeffer, 1941; Sues, 1986*a*; Szalay, 1993).

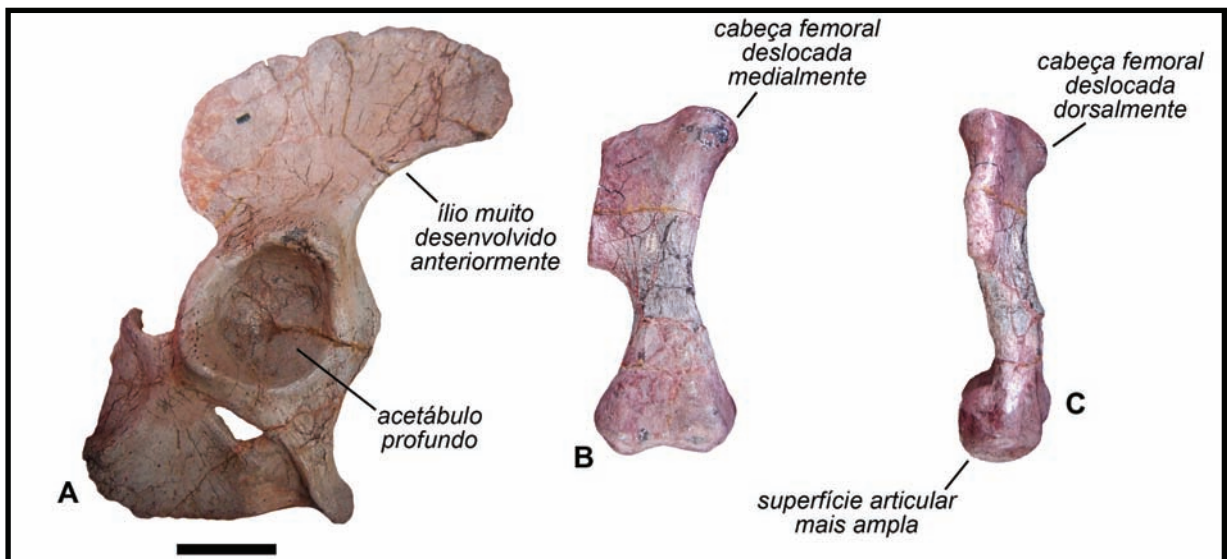


FIGURA 16. Cintura pélvica e fêmur de dicinodontes. Todos do lado direito do corpo. A, cintura pélvica de *Jachaleria* (UFRGS PV-0152-T), em norma lateral. B–C, fêmur de *Dinodontosaurus* (UFRGS PV-0129-T), em normas anterior e lateral, respectivamente. Escala = 10 cm.

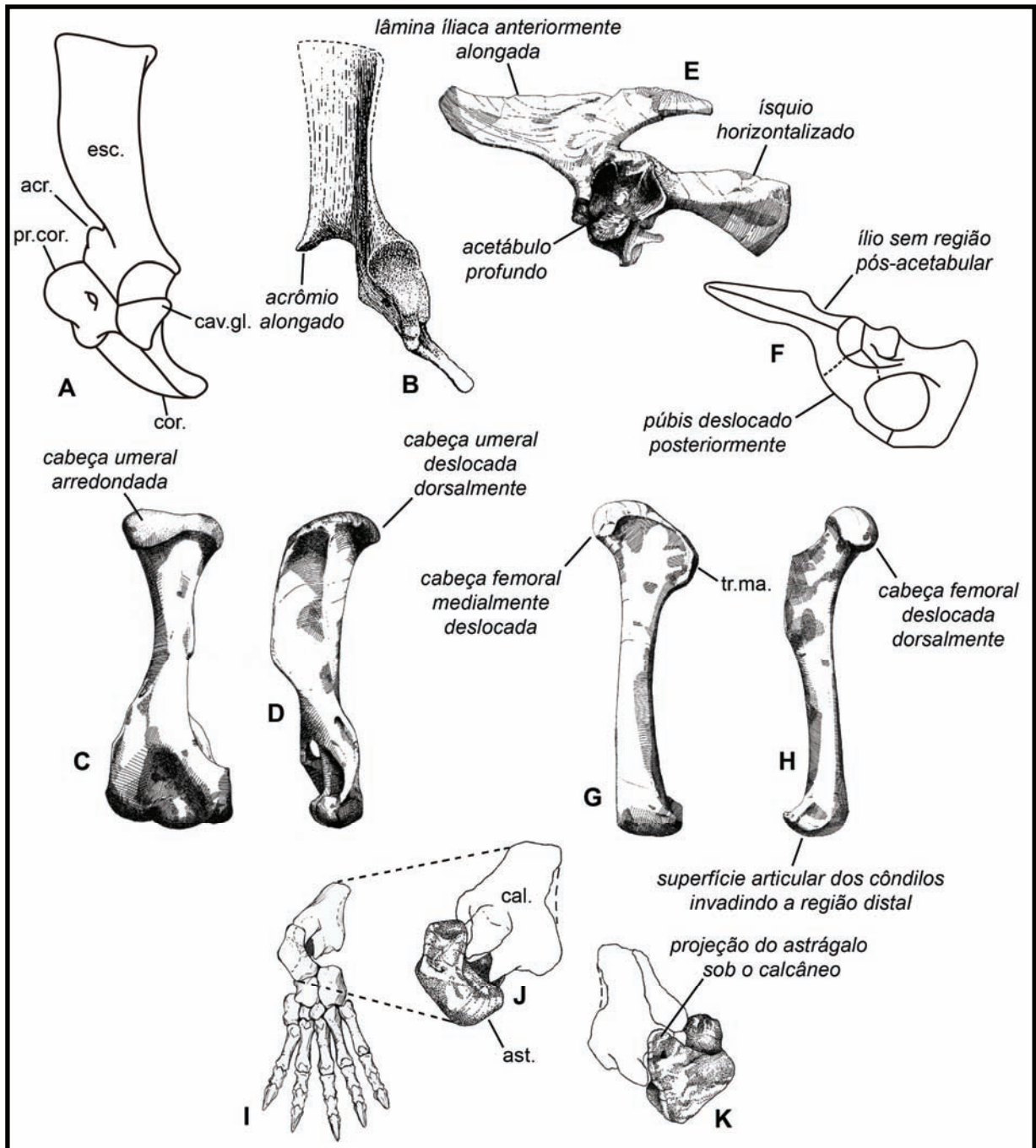


FIGURA 17. Anatomia pós-craniana de cinodontes não-mamaliaformes. Todos do lado esquerdo do corpo. A, escapulocoracóide de *Cynognathus*. B, escapulocoracóide de *Oligokyphus*. C–D, úmero de *Luangwa*. E, cintura pélvica de *Luangwa*. F, cintura pélvica de *Oligokyphus*. G–H, fêmur de *Luangwa*. I, reconstrução do pé de *Trucidocynodon*, com detalhe de astrágalo e calcâneo (J–K). A e D–F, norma lateral; B, norma lateroposterior; C, norma posterior; G, norma anterior; H, norma medial; I–J, norma dorsal; K, norma plantar. A de Jenkins (1971b), B e F de Kühne (1956), C–E e G–H de Kemp (1980a), I–K de Oliveira *et al.* (2010). Abreviaturas na LISTA DE ABREVIATURAS (ANEXO 1). As imagens não estão em escala.

As interpretações funcionais destas modificações (incluindo alterações nas vértebras e costelas, não citadas acima) podem estar relacionadas ao fato de a ondulação lateral do corpo já não ser significativa à locomoção, sendo parcialmente substituída pela ondulação dorso-ventral da coluna. Além disso, o alongamento do acrômio permite a maior mobilidade entre o escapulocoracóide e a clavícula e toda cintura escapular é muito mais móvel em relação ao tronco. O úmero e o fêmur podem ser mantidos em uma posição mais ereta e os membros são retraídos e protraídos mais ativamente (Kemp, 1982, 2005).

1.3.4. OS MAMÍFEROS E ALGUMAS POUCAS INOVAÇÕES

Ao se observar a diversidade atual dos tetrápodos, salta aos olhos a grande diferença anatômica dos mamíferos em relação aos demais representantes do grupo, sendo boa parte dos aspectos ditos “mamalianos” relativos ao seu comportamento locomotor diferenciado. O panorama muda um pouco quando os fósseis de sinápsidos não-mamíferos são incluídos nesta análise, já que muitas destas feições “mamalianas”, como discutido acima, podem estar presentes em táxons de diferentes estágios evolutivos. Não obstante, muitas das características que são evidenciadas nos mamíferos estiveram inicialmente presentes em sinápsidos não-mamíferos, particularmente em alguns cinodontes, e, assim, apenas algumas poucas feições anatômicas podem ser tratadas como exclusiva e realmente mamalianas.

A cintura e o membro peitoral apresentam algumas características que sugerem o desenvolvimento mais acentuado de uma locomoção baseada em uma postura mais aduzida nesta região (Jenkins, 1971*b*; Kemp, 1982, 2005). Exceto nos monotremados, onde os coracóides estão presentes (ver Howell, 1937*a*), nos mamíferos térios (metatérios ou marsupiais e eutérios ou placentários) o coracóide [o elemento posterior, já que o pré-coracóide é perdido (Howell, 1937*b*)] está restrito a um pequeno processo na margem anterior da cavidade glenóide, a qual agora é totalmente voltada ventralmente, permitindo que o membro seja posicionado sob o tronco. Em adição a isto, a lâmina escapular é dividida em, geralmente, duas áreas mais ou menos profundas, as fossas supra-espinhosa (dorsoanterior) e infra-espinhosa (posteroventral), separadas pela espinha escapular [Sánchez-Villagra & Mayer (2002) abordaram o caráter inovador desta estrutura nos mamíferos, embora a mesma condição ocorra, ao menos, no tritilodontídeo *Kayentatherium* (Sues & Jenkins, 2006)], na extremidade da qual se encontra o grande acrômio (FIGURA 18A–B).

No membro peitoral propriamente dito, a cabeça do úmero é ainda mais hemisférica e deslocada em sentido dorsal e posterior, adaptando-se à condição diferenciada da cavidade

glenóide da escápula, os epicôndilos são reduzidos e a crista deltopeitoral é menos proeminente [exceto naqueles casos em que algumas feições são revertidas devido a atividades específicas, como o hábito escavador (Rose, 1999)]. Rádio e ulna associam-se intimamente na região proximal e são eficientemente adaptados aos movimentos de extensão e flexão em relação ao úmero, muito significativo à locomoção dos mamíferos, o que pode ser atestado, por exemplo, pelo notável desenvolvimento do processo olécrano da ulna (FIGURA 18C–F).

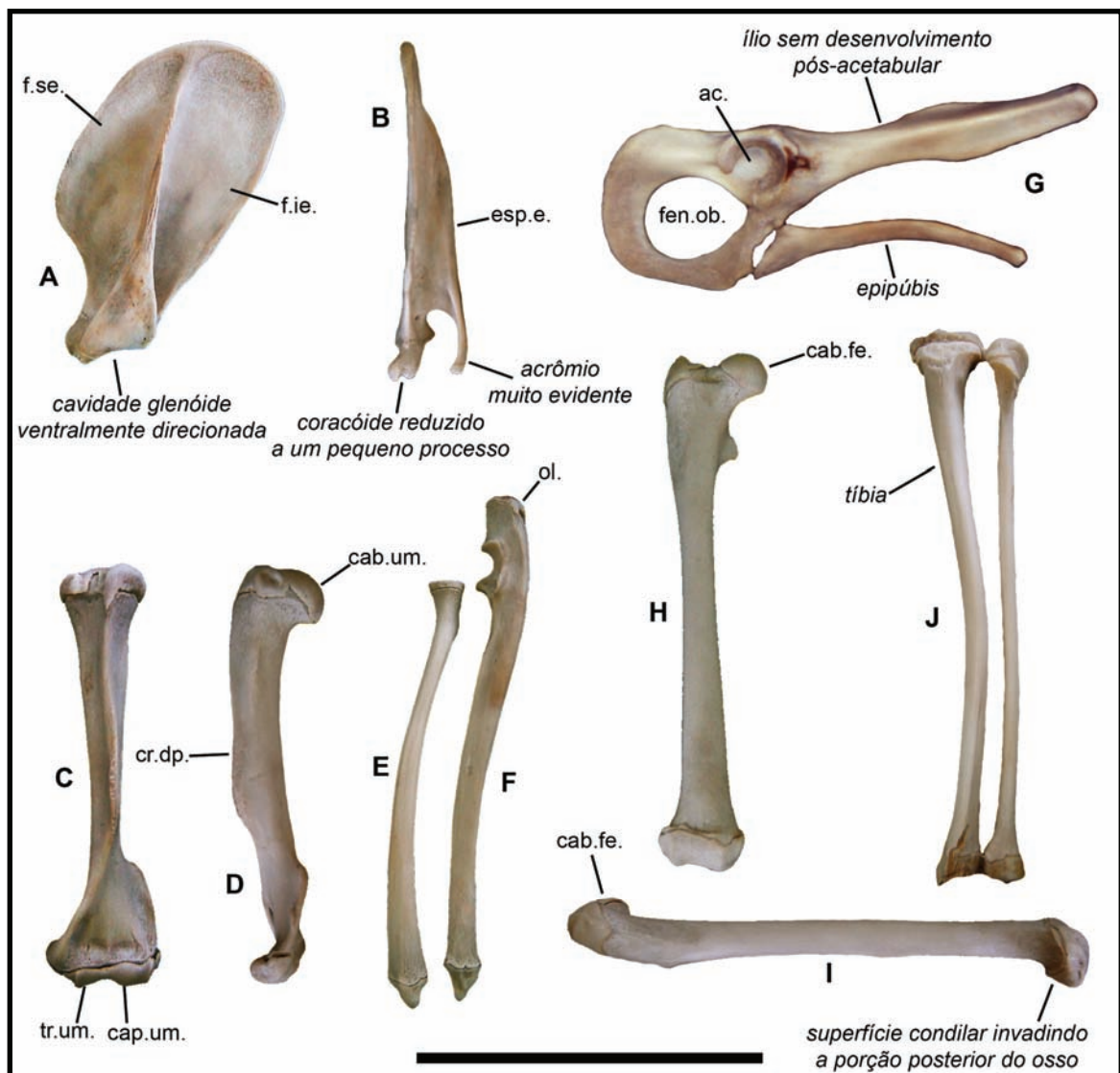


FIGURA 18. Anatomia pós-craniana do mamífero metatério *Didelphis*. G–I do lado direito do corpo, o restante do lado esquerdo. A–B, escápula, em normas lateral e cranial. C–D, úmero, em normas cranial e lateral. E, rádio, em norma lateral. F, ulna, em norma lateral. G, cintura pélvica, em norma lateral. H–I, fêmur, em normas cranial e lateral. J, tíbia e fíbula, em norma cranial. Abreviaturas na LISTA DE ABREVIATURAS (ANEXO 1). Escala = 5 cm.

A cintura pélvica dos mamíferos mais generalizados apresenta poucas inovações em relação ao padrão observado em alguns cinodontes não-mamíferos mais avançados (compare a cintura pélvica do tritilodontídeo *Oligokyphus*, na FIGURA 17F, com a do metatério *Didelphis*, na FIGURA 18G). Este padrão consiste em um ílio muito desenvolvido em direção anterior, sem uma região pós-acetabular, um ísquio horizontalizado que delimita, com a ajuda de um púbis quase totalmente posterior ao acetábulo, uma fenestra obturadora muito ampla; além disso, o acetábulo é uma estrutura quase que perfeitamente circular, profunda e delimitada por uma borda muito saliente, prevenindo o “descarrilamento” da cabeça femoral. Uma diferença fundamental da cintura pélvica de alguns mamíferos em relação aos cinodontes não-mamíferos é a presença de um osso extra em cada lado da cintura, o epipúbis (FIGURA 18G) [embora Kühne (1956) presuma sua ocorrência em *Oligokyphus*]. Ossos epipúbicos estão presentes, atualmente, somente nos monotremados e em vários (mas não todos) metatérios (Grant, 1984; Hu, 2006; Novacek *et al.*, 1997; Reilly & White, 2003), mas, dentre as formas fósseis, eles figuram também entre os multituberculados, outros mamíferos não-eutérios e alguns eutérios (Hu, 2006; Hu *et al.*, 1997; Novacek *et al.*, 1997). Muito provavelmente, estes ossos podem ter um papel mais ou menos importante na locomoção, como proposto por Reilly & White (2003), embora uma função reprodutiva (Hu, 2006; Vázquez-Moliner *et al.*, 2001) e, até mesmo, uma participação na ventilação pulmonar (Reilly & White, 2009) possam estar presentes.

As adaptações da cintura pélvica para um deslocamento mais ereto são acompanhadas por alterações na morfologia femoral, como a presença de uma cabeça totalmente esférica e muito deslocada medialmente, bem como uma invasão significativa das superfícies articulares dos côndilos distais à superfície posterior do osso (FIGURA 18H–I). A tíbia e a fíbula (FIGURA 18J) retêm a forma alongada e mais ou menos delicada já atingida nos grupos mais avançados de cinodontes não-mamíferos, como tritilodontídeos (Kühne, 1956) e no mamaliaforme *Morganucodon* (Jenkins & Parrington, 1976). É no pé, entretanto, que aparece a maior parte das feições que podem ser consideradas realmente mamalianas [Horovitz (2000) e Hu (2006) apresentaram discussões detalhadas sobre estas características, as quais não serão aqui abordadas], embora aquelas que parecem ser funcionalmente mais significantes tenham tido, novamente, origem em cinodontes não-mamaliaformes (ou mesmo em alguns grupos, mesmo que independentemente, de terocefálios) (Isidro & Vazquez, 2006). Estas características, que permitem que a articulação do tornozelo atue como uma “dobradiça” simples, realizando movimentos de extensão e flexão mais vigorosos, representam, resumidamente, o incremento do processo de sobreposição astrágalo-calcâneo (considerado

“completo” nos eutérios) e o desenvolvimento evidente de uma grande tuberosidade calcaneal, um eficiente braço de alavanca para os músculos extensores do pé (Isidro & Vazquez, 2006).

1.3.5. ABDUZIDO *VERSUS* ADUZIDO, HÁ UMA ESTRATÉGIA MELHOR?

A exposição acima apresentada, onde foram mostradas as principais feições pós-cranianas relacionadas aos hábitos locomotores baseados em membros abduzidos e aduzidos, com ênfase especial na linhagem dos sinápsidos, permite que alguns aspectos funcionais importantes e distintos entre estes dois tipos de comportamento locomotor sejam evidenciados.

Em primeiro lugar, um aspecto muito importante em animais com uma postura mais ereta, como os cinodontes (mamíferos ou não), e bastante distinto do observado nos “pelicossauros” e nos terápsidos mais basais é o fato de que os membros peitoral e pélvico passam a desempenhar tarefas algo distintas um em relação ao outro. Enquanto que nos animais mais primitivos, ambos os membros eram igualmente encarregados de prover a sustentação corporal e de gerar o impulso locomotor, enquanto que, nos cinodontes, o membro peitoral é responsável principalmente por manter o tronco elevado do substrato e por parte da manobrabilidade, sem produzir impulso locomotor significativo (embora isto possa ocorrer durante tipos particulares de locomoção), sendo o membro pélvico aquele que produz a força capaz de impulsionar o animal para frente (Kemp, 2005). A importância locomotora do membro pélvico fica ainda mais evidenciada pelo aumento da tuberosidade calcaneal, o braço de alavanca para os músculos posteriores da perna, principais geradores do impulso locomotor em um membro ereto. Além disso, com o aumento da sobreposição astrágalocalcâneo, estes dois ossos passam a se portar como uma unidade (com poucos movimentos entre si) restringindo a extensão e a flexão do pé a somente um plano (parassagital), cujo centro de rotação é a articulação do tornozelo, como mencionado acima (Horovitz, 2000; Kemp, 2005).

Outra alteração mecânica importante é observada na equivalência entre as diferentes regiões dos membros peitoral e pélvico. Um membro do tipo abduzido é formado por dois segmentos funcionais: o primeiro é proximal e consiste no úmero ou no fêmur e o segundo, distal, é formado por rádio-ulna ou tíbia-fíbula (FIGURA 19A). Quando uma postura mais aduzida é atingida, o membro “original” é acrescido de mais um segmento: no membro peitoral a escápula (ou o escapulocoracóide) adquire mobilidade e é incorporado como o novo

segmento proximal, enquanto que, no membro pélvico, a nova função da articulação do tornozelo faz com que o pé seja mais importante funcionalmente e possa ser considerado o novo segmento distal. Assim, a correspondência entre os segmentos ativos durante a locomoção não é mais fêmur/úmero e rádio-ulna/tíbia-fíbula, mas escápula/fêmur, úmero/tíbia-fíbula e rádio-ulna/pé (FIGURA 19B) (Fischer *et al.*, 2002; Gasc, 2001; Schilling; 2005; Schilling & Petrovitch, 2006).

Obviamente, a presença de diferenças significativas entre os dois padrões de postura e locomoção conduz à questão que dá título a esta seção. Em princípio, tal questionamento parece até mesmo despropositado, já que a sobrevivência conjunta, nos dias atuais, de animais que se locomovem utilizando membros abduzidos e outros cujos membros são aduzidos indica que ambas as estratégias locomotoras devem ser biologicamente eficientes. Mesmo assim, uma vez que o panorama observado hoje em dia é fruto da seleção natural, em algum momento da história evolutiva dos sinápsidos a parassagitalização dos membros (ou seja, sua adução) deve ter sido vantajosa em relação ao padrão primitivo dos “pelicossauros”.

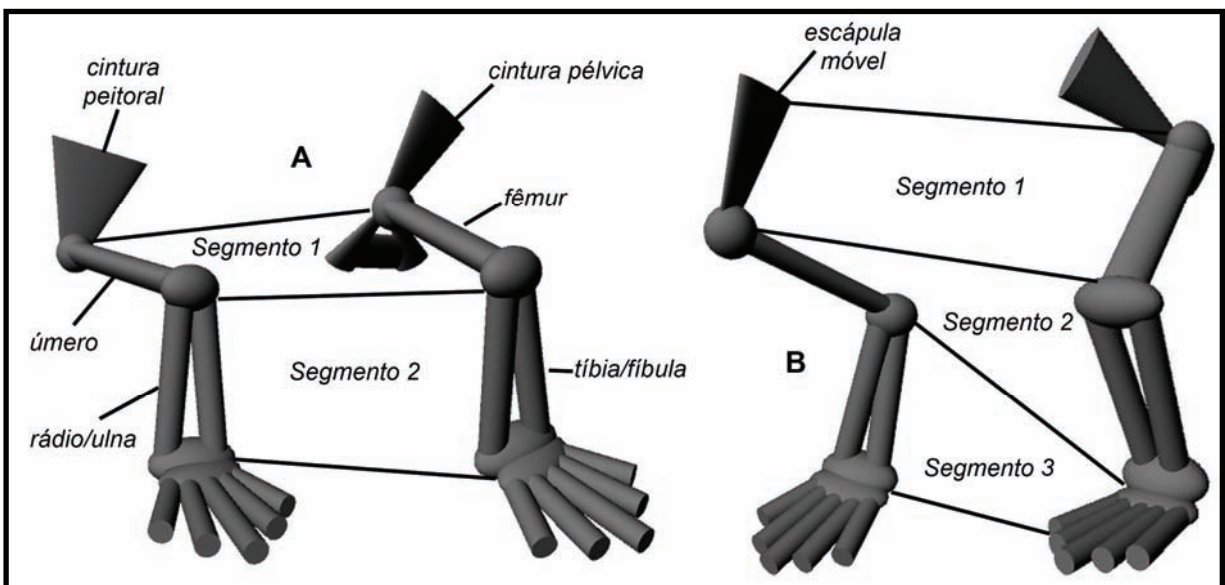


FIGURA 19. Correspondência funcional entre os segmentos dos membros. A, membros em postura abduzida, com dois segmentos funcionalmente importantes. B, membros em postura aduzida, com três segmentos funcionais. Todos do lado esquerdo e em norma lateral e levemente anterior.

Agilidade e resistência. É provável que estas duas palavras carreguem boa parte das respostas inerentes à evolução da locomoção mamaliana. Sem muita dificuldade, é possível se observar a importância destas duas características à sobrevivência dos animais; predadores precisam ser resistentes e ágeis para perseguir e capturar suas presas, principalmente se estas forem ágeis e resistentes para se distanciar e se desviar deles. Sempre que uma corrida

evolutiva (ou “armamentista”, segundo a definição de alguns autores) nestes moldes se estabelece, a especialização é inevitável (na realidade, há um outro caminho não muito vantajoso para as espécies, a provável extinção) e o resultado é a maximização de feições que, até então pouco modificadas em relação a um padrão pré-existente, se tornam bastante evidentes.

Isto não quer dizer, absolutamente, que os animais que não se especializarem a ponto de aproximar sua anatomia deste padrão teoricamente mais vantajoso não terão êxito evolutivo, uma vez que sempre haverá a possibilidade de compensar este “não-avanço” de outras maneiras. A maior prova disto é, novamente, a ocorrência atual de animais morfológica e funcionalmente tão diversos.

Para os sinápsidos, porém, este panorama evolutivo parece ser bastante coerente, já que o desenvolvimento de uma maior agilidade locomotora e de uma maior resistência durante o exercício prolongado são, não por coincidência, dois dos principais aspectos observados nas linhagens progressivamente mais avançadas durante a evolução do grupo. Estas duas habilidades são conseqüências diretamente relacionadas à parassagitalização dos membros e à ondulação dorso-ventral da coluna em detrimento da primitiva ondulação lateral.

O ganho em agilidade passa por uma questão de equilíbrio dinâmico: quanto mais instável for um animal durante sua locomoção, maior será sua manobrabilidade e quanto maior for sua manobrabilidade, mais ágeis serão seus movimentos. Em termos mecânicos, os membros de um animal são seus pontos de apoio contra o substrato; quanto mais afastados da projeção vertical do centro de massa (‘CM’, ou centro de gravidade) os membros forem postados, mais estável será a postura, como acontece, por exemplo, com a maioria dos “lagartos” (FIGURA 20A). À medida que os membros adquirem uma disposição parassagital, os pontos de apoio do animal se aproximam do ‘CM’ e a instabilidade aumenta, como na maioria dos mamíferos (FIGURA 20B). Assim, por conseqüência, a maioria dos mamíferos é mais capaz de promover rápidas alterações na sua velocidade de marcha e de realizar mudanças de direção mais habilmente (Alexander, 2002a; Kemp, 2005).

A outra parte do problema é um pouco mais complexa. Por “resistência”, aqui, se entende a capacidade dos animais se deslocarem por mais tempo em velocidades mais elevadas, ou seja, em exercício aeróbio. Embora animais atuais com membros abduzidos, *e.g.* lagartos não-Serpentes, e membros aduzidos, *e.g.* mamíferos não-cursoriais, de mesmo tamanho consigam desenvolver velocidades máximas similares, estes últimos podem manter estas velocidades por muito mais tempo, uma vez que, neles, a interferência da atividade

locomotora sobre a respiração não é tão grande (Bramble, 1989; Bramble & Jenkins, 1993; Carrier, 1987; Kemp, 2005).

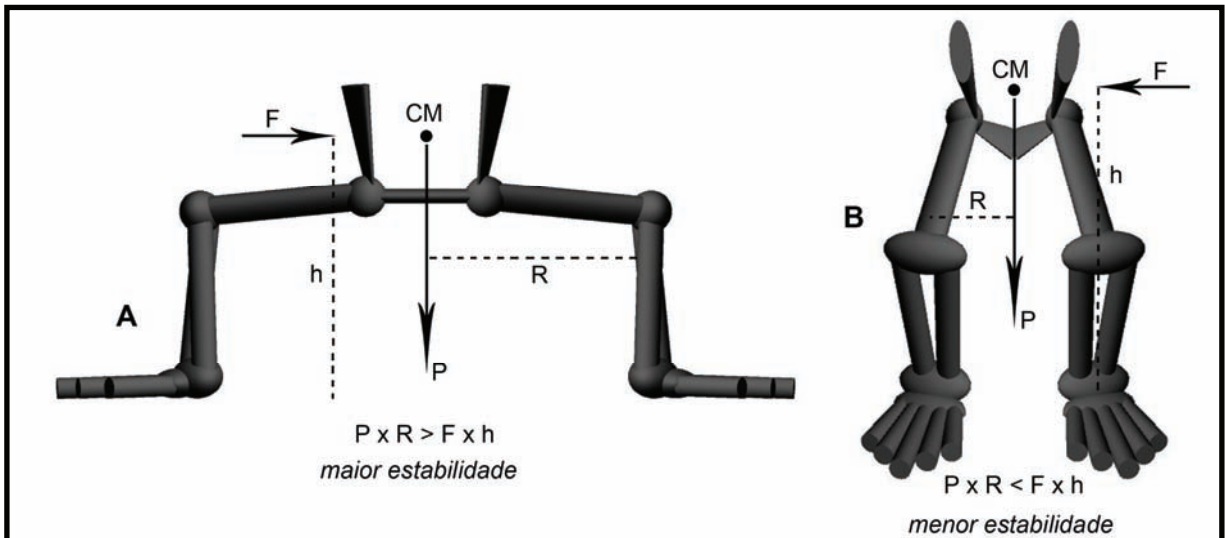


FIGURA 20. Postura dos membros e estabilidade locomotora. A, em animais com membros abduzidos, a estabilidade é atingida mais facilmente, pois o momento de rotação gerado pelo peso corporal (P), “ $P \times R$ ”, é maior que aquele gerado por alguma força externa (F), “ $F \times h$ ”. B, em animais com os membros aduzidos, esta relação é inversa, tornando o conjunto menos estável. ‘R’ é a distância entre a projeção vertical do centro de massa (CM) e a projeção vertical do ponto de sustentação do membro; ‘h’ é a distância do centro de massa até o substrato (baseado em Hildebrand, 1995).

A locomoção e a ventilação pulmonar dos amniotas, de maneira geral, compartilham elementos ósseos e musculares do tronco em maior ou menor grau. Se o uso simultâneo destes elementos for exigido por um tempo prolongado, alguma interferência entre as duas atividades pode surgir (Boggs, 2002; Brainerd & Owerkowicz, 2006; Bramble, 1989; Bramble & Jenkins, 1993; Carrier, 1987, 1996; Carrier & Farmer, 2000a, 2000b; Deban & Carrier, 2002). Alguns problemas fundamentais são enfrentados pelos amniotas mais primitivos (aqueles onde a postura abduzida é mais freqüente) durante sua locomoção: (1) a ondulação lateral do tronco e a aspiração parecem ser dependentes de ações diferentes do sistema músculo-esquelético, já que a curvatura lateral do tronco é provocada pela atividade assimétrica (anacrônico, unilateral) da musculatura e a aspiração, por outro lado, requer o movimento simétrico (sincrônico, bilateral) das costelas dos dois lados do tronco; (2) a ondulação lateral do tronco não contribui com a entrada de ar nos pulmões ou com sua expulsão, ou seja, grosseiramente, enquanto o pulmão de um lado é esvaziado, seu conteúdo infla o pulmão do outro lado e vice-versa, sem alteração substancial no volume total de ar contido neles (FIGURA 21A); (3) membros abduzidos, postados longe do ‘CM’, produzem

uma forte componente lateral da força propulsora, cuja reação em sentido medial pressiona o tronco que deve ter sua rigidez aumentada através da contração dos músculos costais (de um lado do corpo de cada vez), o que, novamente, prejudica a aspiração.

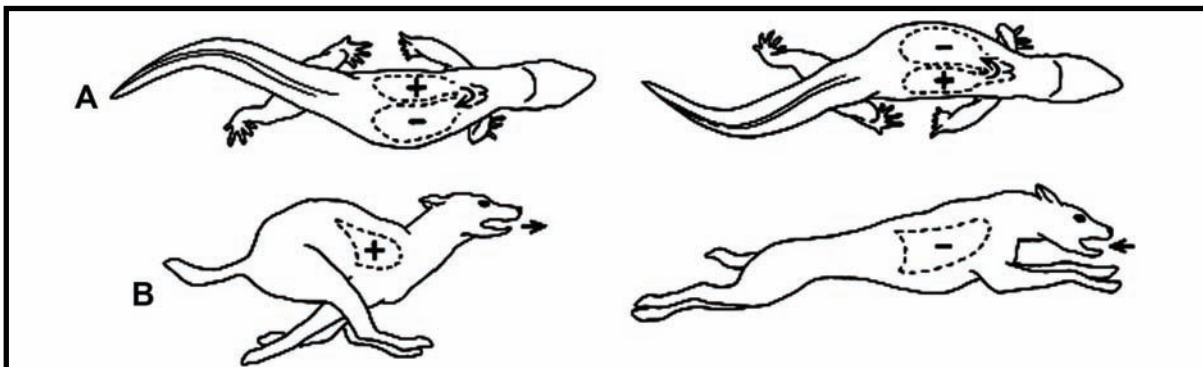


FIGURA 21. Interação entre a ventilação e os movimentos locomotores. A, animal com os membros abduzidos, onde o ar é impelido de um pulmão para o outro (setas). B, animal com os membros abduzidos, onde a ventilação e a locomoção interagem de modo vantajoso. Os sinais “+” e “-” indicam pressão pulmonar positiva e negativa (quando o pulmão é inflado), respectivamente (Carrier, 1987).

Se a ondulação lateral do tronco tem uma interferência negativa significativa na respiração, a restrição desta ondulação deve ser, pelo menos levemente, mais vantajosa. Na realidade, em animais onde a capacidade de desenvolver atividades aeróbias por mais tempo é aumentada, como nos mamíferos, a coluna tende a ter seus movimentos restritos ao plano dorso-ventral, pelo menos em deslocamentos mais vigorosos (Carrier, 1987). A postura aduzida provê duas vantagens imediatas à respiração: (1) a produção de torques laterais é reduzida, o que minimiza as contrações unilaterais da musculatura do tronco, as quais são prejudiciais à ventilação pulmonar; (2) os movimentos dorsoventrais da coluna aumentam o comprimento do passo e a magnitude do impulso locomotor, além de provocar uma alteração no volume do tronco, inflando e, logo em seguida, esvaziando os pulmões (Carrier, 1987) [podendo haver também a interferência do movimento das vísceras, tanto na inspiração como na expiração (Boggs, 2002)] (FIGURA 21B).

Nas seções anteriores, mais atenção foi dispensada às alterações morfológicas das cinturas e membros dos sinápsidos, com pouca ênfase às modificações vertebrais e costais. Entretanto, como visto acima, estas últimas são bastante significativas à mudança do modo ondulatório da coluna na transição abduzido-aduzido. Primeiramente, ocorrem algumas mudanças estruturais, como o desenvolvimento de um gradiente morfológico entre as vértebras de diversas regiões da coluna (em contraposição às vértebras essencialmente similares dos lagartos, por exemplo), com a distinção das regiões torácica e lombar, as áreas

articulares das zigapófises se tornam menos horizontais (favorecendo movimentos dorsoventrais), os espinhos neurais têm morfologia variável ao longo da coluna (respondendo às variações das forças aplicadas a regiões distintas), os processos transversos são mais desenvolvidos (o que reflete a maior associação da musculatura epiaxial às vértebras e não tanto às costelas) (Brainerd & Owerkowicz, 2006; Carrier, 1987; Hopson, 1991; Jenkins, 1971*b*; Kemp, 1982, 2005).

Finalmente, apesar de todas as alterações osteológicas observadas nos sinápsidos, talvez um dos maiores responsáveis pela eficiência deste novo modo de locomoção seja o desenvolvimento de um músculo bastante peculiar. Nos “lagartos” e nas aves, mesmo que parcialmente, a respiração em repouso é provida basicamente pelos músculos costais, que provocam os movimentos que permitem a expansão e contração da cavidade toracoabdominal e, conseqüentes, inspiração e expiração (Carrier, 1987, 1996). Nos mamíferos, por sua vez, está presente um músculo transversal, cuja fixação ocupa toda margem posterior do arco formado pelas costelas e vértebras, que assume grande parte da responsabilidade pela capacidade ventilatória, o diafragma [ver Getty (1986) e Schaller (1992) para a exata anatomia do músculo]. Este músculo infla e desinfla os pulmões, através de seu relaxamento e contração, respectivamente, e por não ser diretamente relacionado à composição da parede corporal é capaz de isolar a respiração das interferências locomotoras (FIGURA 22A) (Carrier, 1987).

A presença de um diafragma, mesmo que em estágio incipiente de desenvolvimento, deve ter sido característica de alguns cinodontes não-mamaliaformes. Embora não haja evidência óssea direta (o diafragma deixa pouca ou nenhuma marca de sua presença nos ossos) de que este músculo de fato estava presente, a evidência indireta é bastante sugestiva disto (Carrier, 1987). Apesar de terem costelas presentes em toda sua série vertebral pré-sacral, alguns cinodontes mostram modificações na região mais posterior de sua coluna, com o aumento das dimensões dos centros vertebrais e, principalmente, alterações na morfologia das costelas. Estas alterações incluem o encurtamento das costelas, sua horizontalização e inclinação para frente e uma união muito mais firme entre a vértebra e a costela, de modo que as costelas são, virtualmente, imóveis, um conjunto de características que lembram muito a morfologia lombar dos mamíferos (FIGURA 22C–D) (Brink, 1955; Jenkins, 1971*b*; Kemp, 1982, 2005; Oliveira *et al.*, 2006*b*). Adicionalmente, em alguns cinodontes, as costelas apresentavam placas que se sobrepunham e poderiam oferecer um enrijecimento extra à coluna (FIGURA 22E), talvez auxiliando um diafragma ainda pouco desenvolvido em sua função ventilatória (Brink, 1955; Carrier, 1987), embora a funcionalidade destas placas

costais não esteja totalmente esclarecida [costelas expandidas, também de função não totalmente esclarecida, ocorrem em alguns mamíferos xenartros e primatas (Jenkins, 1970a)].

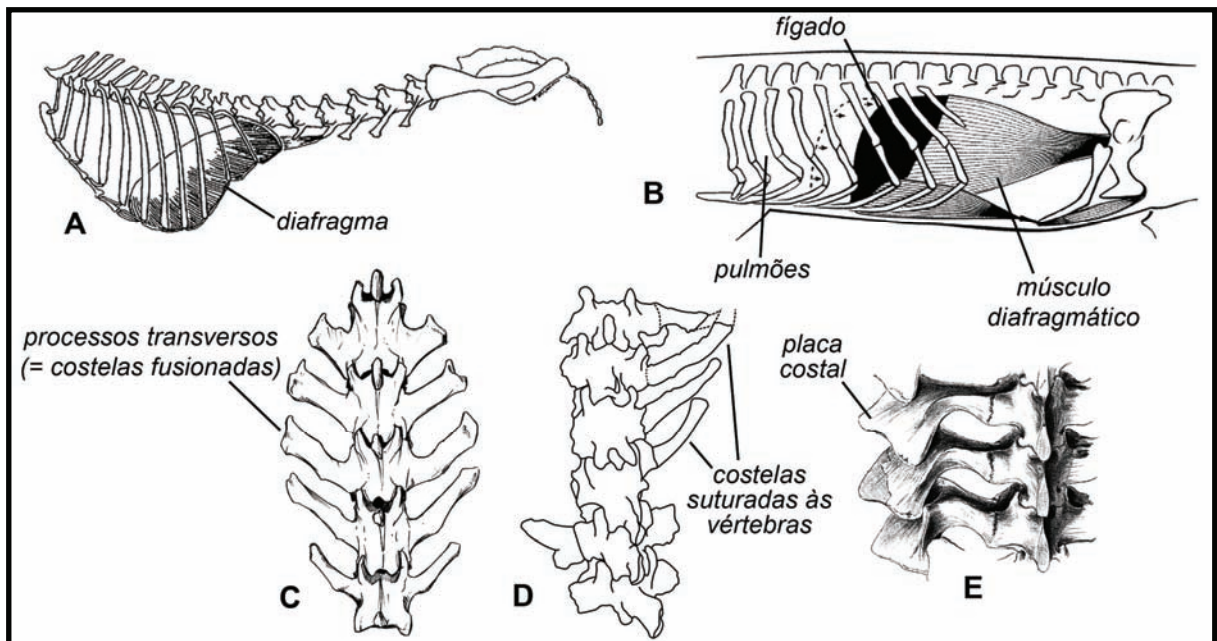


FIGURA 22. Adaptações à ventilação diafragmática. Esqueleto axial (parte) e cintura pélvica de mamífero (A) (Carrier, 1987) e de crocodiliano (B) (Farmer & Carrier, 2000b), com o principal músculo respiratório apontado. C, vértebras lombares de cão. D, últimas vértebras pré-sacrais de *Trucidocynodon* (Oliveira *et al.*, 2010). E, últimas vértebras pré-sacrais de *Cynognathus* (Seeley, 1895). A–B, norma lateral esquerda; C–E, norma dorsal. As imagens não estão em escala.

Embora um diafragma *stricto sensu* seja exclusivo dos mamíferos, outros animais desenvolveram estruturas ou mecanismos similares ao longo da evolução, prescindindo parcialmente da aspiração costal durante a respiração. Os crocodilianos têm sua cavidade toracoabdominal dividida em uma porção anterior (cavidade torácica) e outra posterior (cavidade abdominal) pelo fígado. No tecido conjuntivo que reveste este órgão se insere um músculo cuja origem se encontra na cintura pélvica e na parte posterior da gastrália, o músculo diafragmático (*musculus diaphragmaticus*) (FIGURA 22B). Esta bainha de tecido conjuntivo é fixa também à pleura (que reveste os pulmões), de modo que, quando o músculo é contraído, os pulmões são inflados. Todo mecanismo é chamado de “bombeamento por pistão hepático” e é auxiliado pela rotação das costelas e dos púbis, que, para tanto, não são fusionados aos demais ossos da cintura pélvica e não participam do acetábulo. Um mecanismo similar ocorre nos quelônios, mas os músculos e ossos envolvidos são outros (Brainerd & Owerkowitz, 2006; Carrier, 1987; Carrier & Farmer, 2000a).

2. OBJETIVOS

Os objetivos centrais desta tese podem ser resumidos como se segue:

- com base na anatomia óssea, propor a postura mais provável para o membro peitoral e para o membro pélvico de *Trucidocynodon riograndensis*;
- promover a reconstrução da musculatura apendicular deste cinodonte;
- com base na anatomia óssea e na reconstrução muscular, efetuar uma análise morfo-funcional e determinar os tipos de movimentos possíveis nos membros deste cinodonte, inferindo sua amplitude, durante a locomoção;
- aplicar um modelo biomecânico para avaliar as forças e estresses atuantes sobre os ossos do membro pélvico deste cinodonte durante a locomoção;
- avaliar a consistência da análise morfo-funcional quando confrontada com os resultados obtidos na modelagem matemática;
- construir, para este cinodonte, os ciclos locomotores durante deslocamentos do tipo “caminhada” e do tipo “corrida”;
- rastrear, em outros cinodontes do Triássico sul-americano, morfologias similares que possam refletir comportamento biomecânico semelhante.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. LITO, CRONO E BIOESTRATIGRAFIA

As Bacias do Paraná (Brito, 1979; Zerfass *et al.*, 2003, 2004), del Bermejo (Stipanivic & Marsicano, 2002) e Cuyana (Stipanivic & Marsicano, 2002) são três das bacias sedimentares mais significativas quanto à presença de vertebrados fósseis paleozóicos e mesozóicos na América do Sul (FIGURA 23).

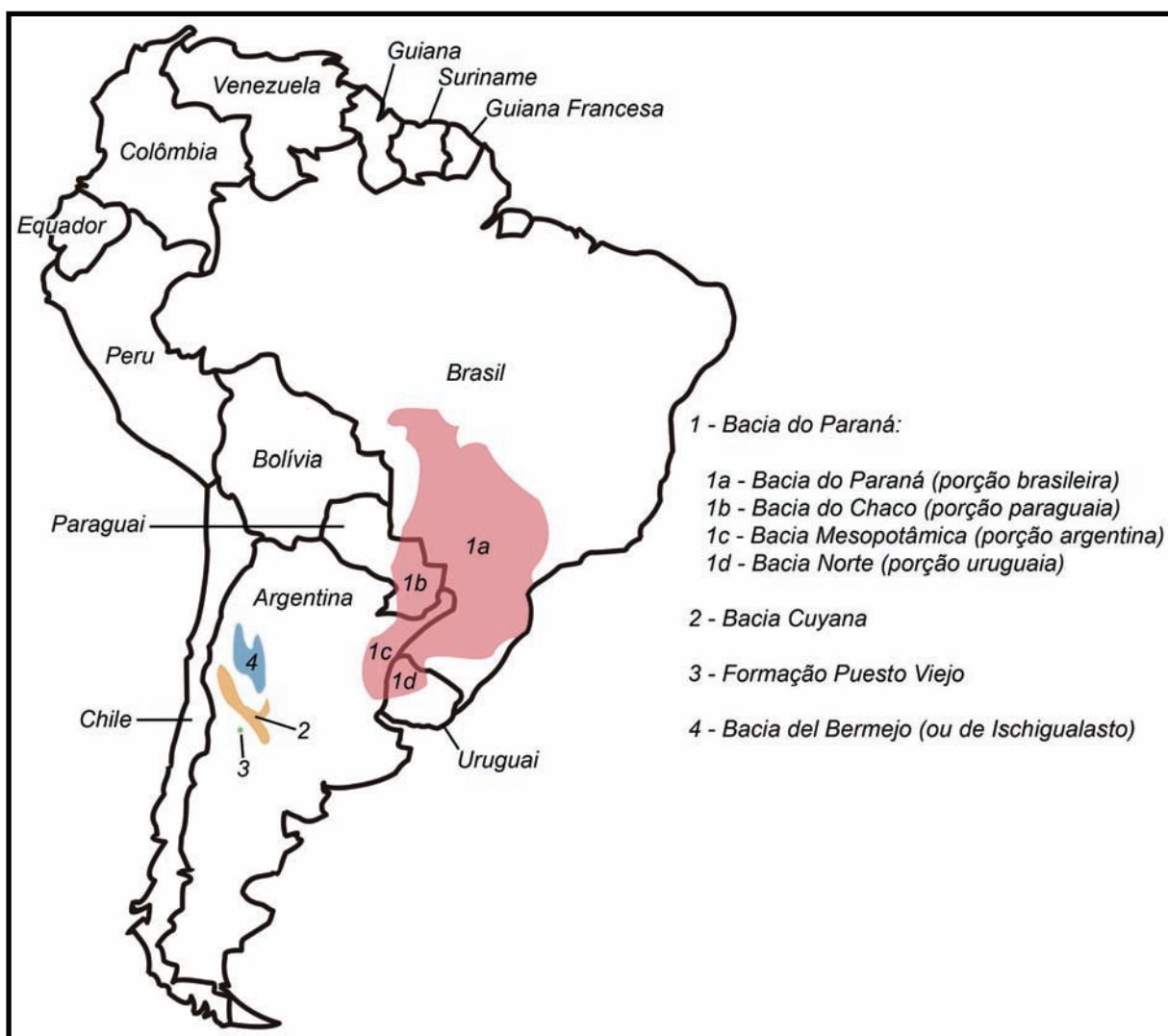


FIGURA 23. Bacias sedimentares sul-americanas com registros de cinodontes triássicos. Baseado em Artabe *et al.* (2001), Brito (1979), Milani (2000) e Stipanivic & Marsicano (2002).

Dentre estas unidades, a Bacia do Paraná é a mais ampla, com uma área de cerca de 1,5 milhões de km², distribuída principalmente no Brasil e no Paraguai e com menos representação no Uruguai e na Argentina (Brito, 1979; Milani, 2000; Stipanivic & Marsicano,

2002) (FIGURA 23). No Brasil, estratos do Permiano Médio e do Triássico contendo tetrápodos afloram no Rio Grande do Sul, nas Formações Rio do Rasto (Mesopermiano, Guadalupiano) (Araújo, 1985; Barberena, 1998; Dias & Barberena, 2001; Langer, 2000), Sanga do Cabral (Eotriássico, Scythiano) (Dias-da-Silva *et al.*, 2006; Lavina, 1983), Santa Maria (Meso-Neotriássico, Ladiniano a Carniano) (von Huene, 1935–1942; Langer *et al.*, 2007) e “Caturrita” (Neotriássico, Noriano) (Dias-da-Silva *et al.*, 2009; Langer *et al.*, 2007), além de registros permianos (Fm. Rio do Rasto) esparsos no Paraná (Barberena *et al.*, 1985) (FIGURA 24).

A porção uruguaia da Bacia do Paraná é conhecida localmente como Bacia Norte (Santa Ana *et al.*, 2006) (FIGURA 23), onde aflora, entre outras, a Formação Buena Vista (?Neopermiano-?Eotriássico, ?Lopingiano-?Scythiano), da qual vem sendo recuperada uma grande variedade de tetrápodos (Piñeiro & Ubilla, 2004; Piñeiro *et al.*, 2004, 2007; Ubilla *et al.*, 2004) (FIGURA 24). Da porção argentina da Bacia do Paraná, conhecida localmente como Bacia Mesopotâmica, ainda não foram recuperados fósseis triássicos (Stipanovic & Marsicano, 2002), bem como da porção paraguaia (Bacia do Chaco) (FIGURA 23).

A Bacia Cuyana, no noroeste da Argentina, fornece vários tetrápodos fósseis do Eo-Mesotriássico (Stipanovic & Marsicano, 2002) (FIGURA 23). Na Formação Cerro de Las Cabras (Mesotriássico, Ladiniano) (ver Zavattieri & Arcucci, 2007) foram coletados alguns tetrápodos (antes atribuídos à Formação Río Mendoza, ?Eotriássico-?Mesotriássico, ?Scythiano-Ladiniano) (Bonaparte, 1969c, 1970, 1972; Zavattieri & Arcucci, 2007), enquanto que na Formação Potrerillos (Meso-Neotriássico, Ladiniano-Carniano) os fósseis mais comuns são elementos florísticos, com muito poucos tetrápodos (Minoprio, 1954) (FIGURA 24). Próximo às localidades onde afloram as formações da Bacia Cuyana, aflora a Formação Puesto Viejo (Eotriássico-?Mesotriássico, Scythiano-?Anisiano) (Artabe *et al.*, 2001; Stipanovic & Marsicano, 2002), outra localidade fossilífera importante no território argentino, de onde procedem alguns tetrápodos terrestres (Bonaparte, 1966b, 1969a) (FIGURAS 23–24).

Na Bacia del Bermejo (ou Bacia de Ischigualasto) (FIGURA 23), também no noroeste da Argentina, afloram as rochas da Formação Tarjados (Eotriássico, Scythiano), com registros esparsos de dicinodontes (Bonaparte, 1969b, 1969c; Cox, 1968; Stipanovic & Marsicano, 2002). Já na Formação Chañares (Mesotriássico, Ladiniano) o conteúdo fossilífero de tetrápodos é imensamente diversificado (*e.g.* Bonaparte, 1969b; Cox, 1968; Romer, 1967, 1969a, 1969c, 1973). Da Formação Ischigualasto (Neotriássico, Carniano-?Noriano) é proveniente uma série de tetrápodos dos mais diversos grupos (Bonaparte, 1969b; Cabrera, 1943; Martinez & Forster, 1996; Martinez *et al.*, 1996; Reig, 1963). A Formação Los

Colorados (Neotriássico, Noriano-?Rético) também é bastante prolífica no que diz respeito à presença de tetrápodos (Bonaparte, 1969b, 1970, 1980) (FIGURA 24).

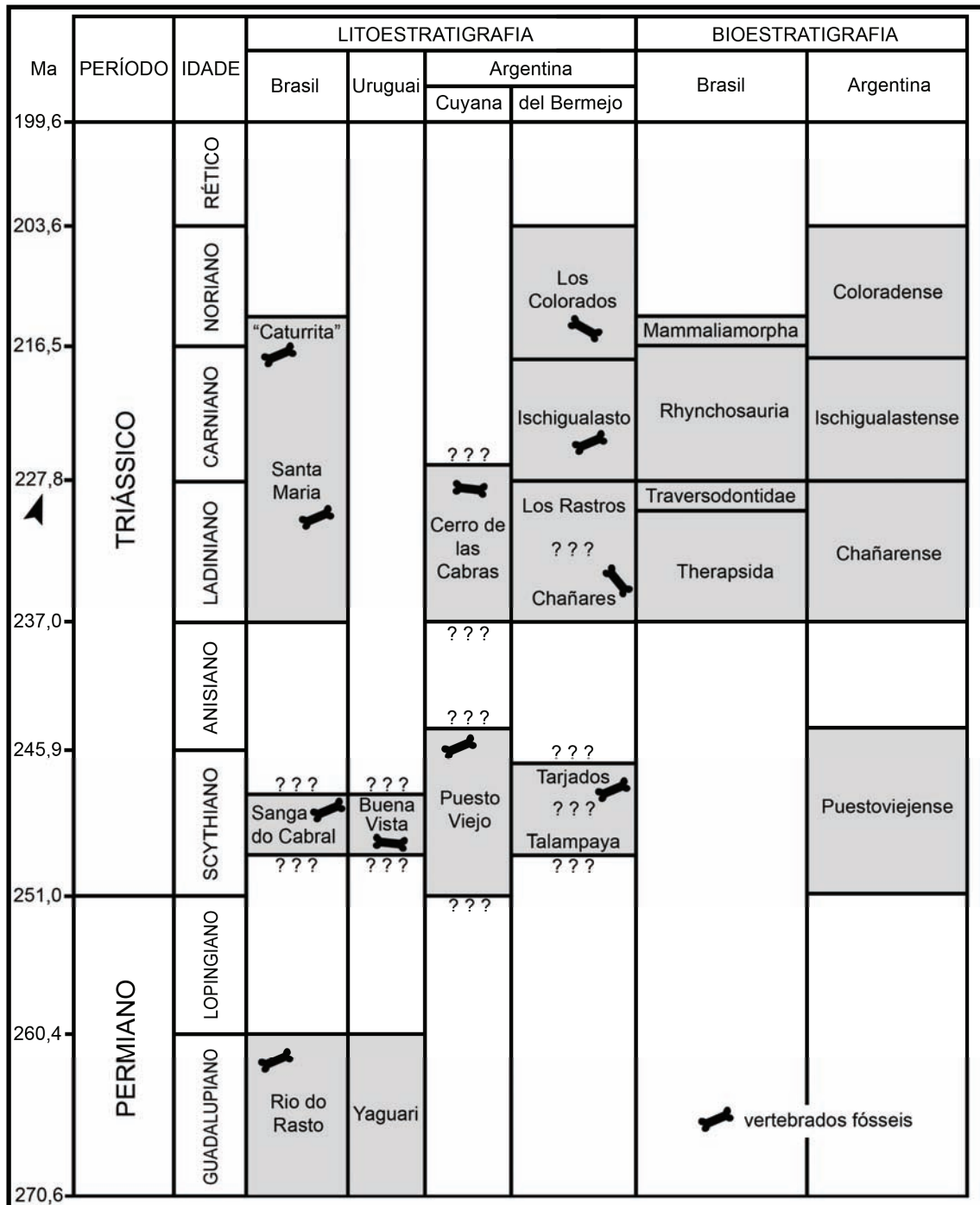


FIGURA 24. Estratigrafia (parcial) de formações permianas e triássicas sul-americanas. Compilado de Currie *et al.* (2009), Jenchen & Rosenfeld (2002), Rubert & Schultz (2004), Santa Ana *et al.* (2006), Stipanovic & Marsicano (2002), Zavattieri & Arcucci (2007) e Zerfass *et al.* (2003). Nem todas as formações triássicas são mostradas. A Formação Puesto Viejo não pertence à Bacia Cuyana. "Ma" são milhões de anos; 227,8 Ma é a datação de Rogers *et al.* (1993) para a base da Formação Ischigualasto [bastante concordante com a base do Carniano, cerca de 228,7 Ma (International Commission on Stratigraphy, 2009)].

Exceto pelo Uruguai, onde nenhuma proposição formal foi apresentada, várias tentativas de se estabelecer unidades bioestratigráficas com base nos tetrápodos triássicos dentro das bacias acima citadas foram realizadas. No Brasil, a primeira tentativa deste tipo de zoneamento foi apresentada por Barberena (1977), propondo a existência de duas zonas de associação (ZA) envolvendo os estratos de onde eram recolhidos os tetrápodos fósseis: ZA de Therapsida e ZA de Rhynchocephalia, embora na primeira ainda houvesse alguma confusão devido à mistura de táxons do Triássico Médio e Superior [com a inclusão na ZA de Therapsida de elementos paleofaunísticos do Mesotriássico (Ladiniano) e do Neotriássico (Noriano)]. Posteriormente, uma série de refinamentos (Abdala *et al.*, 2001; Rubert & Schultz, 2004; Schultz, 1995; Schultz & Soares, 2006; Schultz *et al.*, 1994, 2000) reavaliou as ZA de Barberena (1977) e levou à configuração bioestratigráfica mais aceita atualmente, onde são consideradas válidas quatro zonas (da base para o topo): Cenozona de Therapsida, Biozona de Traversodontídeos, Cenozona de Rhynchosauria e Cenozona de Mammaliamorpha (FIGURA 24). Em cada uma destas zonas está presente uma associação particular de tetrápodos, com um conjunto específico diverso e, normalmente, abundante de cinodontes não-mamaliaformes. *Trucidocynodon riograndensis*, o objeto central deste trabalho, ocorre na Cenozona de Rhynchosauria.

Algumas proposições também foram apresentadas na tentativa de criar unidades bioestratigráficas para o Triássico argentino, como a de Bonaparte (1973) (ver também Stipanovic & Marsicano, 2002). Neste trabalho, Bonaparte trata cada um de seus quatro intervalos bioestratigráficos como uma “idade-réptil” (*Edad/Réptil*) (da base para o topo): Puestoviejense (incluindo as faunas das Formações Puesto Viejo e Cerro de Las Cabras, embora os fósseis desta última fossem atribuídos, naquele momento, à Formação Río Mendoza), Chañarensense (fauna da Formação Chañares, originalmente atribuída à Formação Ischichuca, e Formação Los Rastros), Ischigualastense (fauna da Formação Ischigualasto) e Coloradense (fauna da Formação Los Colorados) (FIGURA 24).

Com base nestas divisões e, principalmente, nos elementos paleofaunísticos compartilhados entre os estratos aflorantes no Brasil, na Argentina e no Uruguai, é possível correlacioná-los com alguma segurança [ver Lucas (1998), para uma tentativa de uma correlação global entre as faunas triássicas continentais].

Para a porção mais final do Permiano e início do Triássico Inferior, há algumas semelhanças paleofaunísticas entre as Formações Buena Vista (Uruguai) e Sanga do Cabral (Brasil), com a recuperação de temnospôndilos (Dias-da-Silva *et al.*, 2006; Piñeiro *et al.*, 2007) e de procolofonóides (Lavina, 1983; Piñeiro *et al.*, 2004). Na Argentina, entretanto, não

há um nível que possa ser bioestratigraficamente correlacionado às formações citadas, embora a Formação Tarjados (?Triássico Inferior) seja a candidata mais provável a este posto (Schultz, com. pess., 2009). As faunas das Formações Cerro de Las Cabras e Puesto Viejo (Argentina), as quais caracterizam a “idade-réptil” Puestoviejense, não possuem correspondentes no Brasil, mas podem ser associadas aos estratos africanos onde ocorrem *Cynognathus* e *Diademodon*, de idade Scythiano final a Anisiano (Abdala, 2007; Bonaparte, 1969a; Catuneanu *et al.*, 2005; Martinelli *et al.*, 2009) (FIGURA 24).

A “idade-réptil” Chañarensense (Argentina, Formação Chañares) é nitidamente correlacionável com a Cenozona de Therapsida (Brasil, Formação Santa Maria); as faunas destes dois intervalos são caracterizadas pela presença de arcossauros similares, do dicinodonte *Dinodontosaurus* e do cinodonte *Massetognathus* (Bonaparte, 1973, 1997; Schultz *et al.*, 2000). No Brasil, há ainda a Biozona de Traversodontídeos, marcada por uma predominância muito acentuada de cinodontes (Abdala & Ribeiro, 2003; Abdala *et al.*, 2001) e registros escassos de arcossauriformes (Machado & Kischlat, 2003; Raugust, 2009). Embora haja a possibilidade de alguma afinidade entre algumas formas não formalmente descritas de cinodontes traversodontídeos desta biozona (Abdala *et al.*, 2001; Melo *et al.*, 2009) com alguns encontrados em Madagascar (Flynn *et al.*, 2000), as incertezas sobre a estratigrafia do “Grupo” Isalo (Triássico ?Médio-?Superior), naquele país, não permitem um maior esclarecimento das relações entre estes depósitos (FIGURA 24).

No Neotriássico, em especial no Carniano, as relações entre a “idade-réptil” Ischigualastense (Argentina, Formação Ischigualasto) e a Cenozona de Rhynchosauria (Brasil, Formação Santa Maria) são bastante claras. Nos dois países ocorrem, em abundância, rincossauros hiperodapedontídeos (fósseis-guias do Carniano) e o cinodonte traversodontídeo *Exaeretodon* e, em menor quantidade, aetossauros, proterocâmpsios, dinossauros basais e outros cinodontes, incluindo a forma argentina *Ecteninion lunensis* Martinez *et al.*, 1996 e a espécie brasileira muito aparentada, *Trucidocynodon riograndensis* (Bonaparte, 1973; Colbert, 1970; Langer, 2005a, 2005b; Oliveira *et al.*, 2007b, 2010; Raugust, 2009; Reig, 1963; Schultz *et al.*, 2000) (FIGURA 24). Para o intervalo espaço-temporal representado por estas faunas existe, inclusive, a possibilidade operacional de estabelecer uma subdivisão do mesmo, uma vez que, nos dois pacotes citados, ocorre uma abundância notável de rincossauros na porção mais inferior e, em direção ao topo, uma gradual diminuição na abundância destes animais, em detrimento do aumento populacional (inferido pelo número de espécimes coletados) de *Exaeretodon* (Langer, 2005a; Oliveira & Schultz, 2007; Rogers *et al.*, 1993).

A Cenozona de Mammalianomorpha (Brasil, “Formação Caturrita”) é correlacionável com a “idade-réptil” Coloradense (Argentina, Formação Los Colorados), devido à presença do dicinodonte *Jachaleria* (Bonaparte, 1997; Schultz *et al.*, 2000) e cinodontes triteledontídeos (Bonaparte, 1980; Martinelli *et al.*, 2005), embora, nas duas formações, ocorram muitos elementos exclusivos a cada uma delas (Bonaparte, 1997; Langer *et al.*, 2007) (FIGURA 24).

3.2. MATERIAL

Uma variedade bastante grande de cinodontes não-mamalianos ocorre nos depósitos triássicos da América do Sul, mas, infelizmente, apenas algumas poucas espécies têm material pós-craniano suficientemente conhecido para permitir a avaliação das suas propriedades posturais e capacidades locomotoras. Não obstante, mesmo aqueles táxons com uma representação mais pobre quanto a esta parte do esqueleto foram avaliados, pois é possível, com base em um modelo presumido a partir de táxons cujo esqueleto é mais completo, inferir ao menos alguns aspectos funcionais. A seguir, são listados os espécimes observados durante o desenvolvimento desta pesquisa, cada um designado pelo número de tombo na respectiva instituição depositária, o táxon ao qual é atribuído, a idade, a procedência estratigráfica, a procedência geográfica e os elementos preservados.

PULR-0101: Universidad Nacional de La Rioja, Museo de Ciencias Naturales, La Rioja, Argentina; *Chiniquodon theotonicus* von Huene, 1936; Triássico Médio, Formação Chañares; Província de La Rioja, Argentina; crânio e placa coracoidal direita.

PVL-2467: Universidad Nacional de Tucumán, Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina; *Exaeretodon frenguelli* Cabrera, 1943; Triássico Superior, Formação Ischigualasto; Província de San Juan, Argentina; interclavícula, clavícula esquerda, úmero esquerdo, rádio direito e ulna direita (apresentado parcialmente em Bonaparte, 1963).

PVL-2554: Universidad Nacional de Tucumán, Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina; *Exaeretodon frenguelli*; Triássico Superior, Formação Ischigualasto; Província de San Juan, Argentina; esqueleto quase completo (apresentado parcialmente em Bonaparte, 1963).

PVL-3820: Universidad Nacional de Tucumán, Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina; *Chiniquodon theotonicus*; Triássico Médio, Formação Chañares; Província de La Rioja,

- Argentina; vértebras e costelas, interclavícula, clavículas, úmero direito, rádio direito, ulna direita, metapodiais e falanges.
- PVL-3849: Universidad Nacional de Tucumán, Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina; provável *Tritylodon*; Triássico Superior, Formação Los Colorados; Província de La Rioja, Argentina; vértebras, porção distal do úmero esquerdo, porções proximais do fêmur esquerdo, da fíbula (provavelmente esquerda) e da tíbia esquerda.
- PVL-3859: Universidad Nacional de Tucumán, Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina; *Cynognathus minor* Bonaparte, 1969a; Triássico Inferior, Formação Puesto Viejo; Província de Mendoza, Argentina; crânio e mandíbula, vértebra e úmero direito.
- PVL-3890: Universidad Nacional de Tucumán, Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina; Traversodontidae indeterminado; Triássico Inferior, Formação Puesto Viejo; Província de Mendoza, Argentina; crânio e mandíbula, vértebras e costelas, úmero direito, ulna esquerda, ílio esquerdo e fêmur esquerdo.
- PVL-3903: Universidad Nacional de Tucumán, Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina; *Massetognathus* sp.; Triássico Médio, Formação Chañares; Província de La Rioja, Argentina; ílio, ísquio e púbis esquerdos articulados.
- PVL-4441: Universidad Nacional de Tucumán, Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina; *Massetognathus* sp.; Triássico Médio, Formação Chañares; Província de La Rioja, Argentina; vértebras, ísquio esquerdo e fêmur esquerdo.
- PVL-4442: Universidad Nacional de Tucumán, Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina; *Massetognathus* sp.; Triássico Médio, Formação Chañares; Província de La Rioja, Argentina; vértebras e costelas, ílio, ísquio e púbis esquerdos articulados e tíbia esquerda.
- PVL-4613: Universidad Nacional de Tucumán, Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina; *Massetognathus* sp.; Triássico Médio, Formação Chañares; Província de La Rioja, Argentina; vértebras e costelas, escapulocoracóide esquerdo, interclavícula, clavículas, úmero direito e cintura pélvica.
- PVL-5440: Universidad Nacional de Tucumán, Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina; *Probainognathus jenseni* Romer, 1970; Triássico Médio, Formação Chañares; Província de La Rioja, Argentina; vértebras e costelas, fêmur e tíbia direitos.
- PVL-5443: Universidad Nacional de Tucumán, Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina; *Massetognathus* sp.; Triássico Médio, Formação Chañares; Província de La Rioja, Argentina; vértebras e costelas, escapulocoracóide, úmero, rádio e ulna direitos.

- PVL-5444: Universidad Nacional de Tucumán, Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina; *Massetognathus* sp.; Triássico Médio, Formação Chañares; Província de La Rioja, Argentina; escapulocoracóide direito, rádios direito e esquerdo e ulna direita.
- PVL-5689: Universidad Nacional de Tucumán, Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina; *Massetognathus* sp.; Triássico Médio, Formação Chañares; Província de La Rioja, Argentina; bloco com, ao menos, dois indivíduos, vários elementos pós-cranianos dissociados, como vértebras e costelas, úmeros, rádios, ulnas, escapulocoracóides, ílios e falanges (provavelmente haja um outro traversodontídeo preservado nesta peça).
- PVL-s/nº: Universidad Nacional de Tucumán, Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina; *Pascualgnathus polanskii* Bonaparte, 1966b; Triássico Inferior, Formação Puesto Viejo; Província de Mendoza, Argentina; esqueleto bastante completo.
- PVSJ-422: Universidad Nacional de San Juan, Museo de Ciencias Naturales, San Juan, Argentina; holótipo de *Ecteninion lunensis*; Triássico Superior, Formação Ischigualasto; Província de San Juan, Argentina; crânio e mandíbula, vértebras e costelas, escápula ?esquerda, úmero direito, ílio direito e ísquio esquerdo (nenhum elemento pós-craniano descrito formalmente).
- PVSJ-565: Universidad Nacional de San Juan, Museo de Ciencias Naturales, San Juan, Argentina; *Exaeretodon frenguelli*; Triássico Superior, Formação Ischigualasto; Província de San Juan, Argentina; esqueleto quase completo.
- PVSJ-676: Universidad Nacional de San Juan, Museo de Ciencias Naturales, San Juan, Argentina; *Exaeretodon frenguelli*; Triássico Superior, Formação Ischigualasto; Província de San Juan, Argentina; fêmur direito.
- PVSJ-702: Universidad Nacional de San Juan, Museo de Ciencias Naturales, San Juan, Argentina; *Exaeretodon frenguelli*; Triássico Superior, Formação Ischigualasto; Província de San Juan, Argentina; vértebras, costelas, úmeros esquerdo e direito, fêmures direito e esquerdo, tíbia esquerda, porção proximal da tíbia direita, vértebras, costelas e outros elementos.
- UFRGS PV-0146-T: Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil; *Chiniquodon* cf. *theotonicus*; Triássico Médio, Formação Santa Maria; Rio Grande do Sul, Brasil; crânio e mandíbula, vértebras e costelas, ílio, ísquio e púbis esquerdos articulados, fêmur esquerdo e outros elementos (apresentado em Oliveira, 2006, e Oliveira *et al.*, 2009a).
- UFRGS PV-0248-T: Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil; holótipo de *Prozostrodon brasiliensis* (Barberena *et al.*, 1987); Triássico Superior,

Formação Santa Maria; Rio Grande do Sul, Brasil; crânio e mandíbula, vértebras e costelas, interclavícula, clavícula direita, manúbrio esternal, úmero direito, porção proximal do úmero esquerdo, ílio direito, ísquios, púbis esquerdo e membros pélvicos quase completos (parcialmente apresentado em Bonaparte & Barberena, 2001).

UFRGS PV-0599-T: Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil; holótipo de *Irajatherium hernandezii* Martinelli *et al.*, 2005; Triássico Superior, “Formação Caturrita”; Rio Grande do Sul, Brasil; maxilar esquerdo, fragmentos do dentário esquerdo, úmero esquerdo e fêmur esquerdo (apresentado em Martinelli *et al.*, 2005).

UFRGS PV-0715-T: Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil; *Exaeretodon riograndensis* Abdala *et al.*, 2002a; Triássico Superior, Formação Santa Maria; Rio Grande do Sul, Brasil; crânio e mandíbula, vértebras e costelas, rádio direito, ulna direita, ílios, ísquios e ílio direito de um indivíduo juvenil (numerado junto com o restante do material) (apresentado em Oliveira, 2006, e Oliveira *et al.*, 2007a).

UFRGS PV-0726-T: Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil; *Massetognathus ochagaviae* Barberena, 1981b; Triássico Médio, Formação Santa Maria; Rio Grande do Sul, Brasil; vértebras, parte distal do fêmur direito, parte proximal da tíbia e da fíbula direitas e pé direito parcial (apresentado em Oliveira & Schultz, 2008).

UFRGS PV-1051-T: Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil; holótipo de *Trucidocynodon riograndensis*; Triássico Superior, Formação Santa Maria; Rio Grande do Sul, Brasil; esqueleto quase completo (apresentado em Oliveira *et al.*, 2007b, 2010).

UFRGS PV-1053-T: Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil; parátipo de *Trucidocynodon riograndensis*; Triássico Superior, Formação Santa Maria; Rio Grande do Sul, Brasil; costelas, escápula, úmero, rádio e ulna direitos.

UFRGS PV-1068-T: Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil; *Irajatherium hernandezii*; Triássico Superior, “Formação Caturrita”; Rio Grande do Sul, Brasil; proótico e opistótico esquerdos, maxilar esquerdo, nasal direito, fragmento do dentário esquerdo e úmero direito (apresentado em Oliveira *et al.*, 2008).

UFRGS PV-1070-T: Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil; parátipo de *Trucidocynodon riograndensis*; Triássico Superior, Formação Santa Maria; Rio Grande do Sul, Brasil; porção proximal da tíbia direita.

UFRGS PV-1071-T: Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil; parátipo de *Trucidocynodon riograndensis*; Triássico Superior, Formação Santa Maria; Rio Grande do Sul, Brasil; ulna direita.

UFRGS PV-1166-T: Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil; *Exaeretodon riograndensis*; Triássico Superior; Formação Santa Maria; Rio Grande do Sul, Brasil; porção distal do fêmur direito e tíbia direita.

UFRGS PV-1074-T: Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil; *Exaeretodon riograndensis*; Triássico Superior; Formação Santa Maria; Rio Grande do Sul, Brasil; fêmur, tíbia, astrágalo e calcâneo esquerdos.

3.3. TERMINOLOGIA ANATÔMICA

Buscando eliminar inconvenientes causados por eventuais erros interpretativos, foi criada uma série de normas, visando a padronização da linguagem anatômica a ser utilizada nas comunicações científicas (Wilson, 2006). Esta linguagem padronizada determina quais termos anatômicos e de orientação espacial devem ser aplicados. Formalmente, apenas a anatomia humana, a anatomia dos animais domésticos e a anatomia das aves são regidas por leis deste tipo, sob a forma da *Terminologia Anatomica* (Federative Committee on Anatomical Terminology, 1998), da *Nomina Anatomica Veterinaria* (International Committee on Veterinary Gross Anatomical Nomenclature, 2005; ver também Schaller, 1992) e da *Nomina Anatomica Avium* (Baumel *et al.*, 1993), respectivamente, enquanto que o restante dos vertebrados não apresenta tal tipo de normatização.

Wilson (2006), ao tratar das vantagens e desvantagens do uso de nomenclaturas padronizadas ou de uma linguagem informal (*'lingua franca'*, segundo este autor) seguindo as necessidades que podem surgir em cada situação específica, abordou também as dificuldades inerentes aos organismos fósseis, em especial aqueles onde as semelhanças com os grupos acima citados não são tão aparentes. Obviamente, embora este caso particular não tenha sido citado por Wilson (2006), os cinodontes não-mamaliaformes constituem um problema nomenclatural relevante, uma vez que sua anatomia e, conseqüentemente, a terminologia anatômica correspondente não podem ser completamente tratadas como mamalianas. Por outro lado, estes cinodontes também mostram um distanciamento considerável em relação à anatomia dos répteis atuais, os quais, sem uma nomenclatura anatômica específica, são descritos usualmente utilizando-se uma linguagem consagrada, chamada por Wilson (2006) de

Nomenclatura “Romeriana” (não padronizada), mas que igualmente não pode ser aplicada aos cinodontes não-mamaliaformes em sua totalidade.

Assim, durante o presente trabalho, sempre que possível, será aplicada a nomenclatura utilizada para os mamíferos domesticados [tomada, principalmente, de Schaller (1992)], embora, em alguns casos, certas estruturas possam ser tratadas por nomes reptilianos (especialmente se a homologia réptil-mamífero não estiver bem estabelecida) ou por termos específicos usados classicamente e que sejam amplamente aceitos nos textos sobre cinodontes não-mamaliaformes. Em todo caso, todos os ossos e suas feições anatômicas específicas e os músculos reconstituídos serão apontados quando aparecerem pela primeira vez, evitando-se maiores transtornos.

3.4. ORIENTAÇÃO ESPACIAL

A FIGURA 25 mostra uma representação do esqueleto de um animal com membros aduzidos, apresentando os planos de delimitação e de corte que, eventualmente, aparecerão no texto deste trabalho (os quais serão aplicados, de agora em diante, também para animais com a postura abduzida). Para animais quadrúpedes, os planos de delimitação são basicamente os apresentados por Schaller (1992), embora haja a adição de alguns não considerados por este autor: (1) plano dorsal (PD; paralelo ao solo, tangenciando o dorso ou o topo da cabeça do animal), (2) plano ventral (PV; paralelo ao solo, tangenciando a face plantar das mãos e dos pés do animal), (3 e 4) planos laterais direito e esquerdo (PLD e PLE; perpendiculares ao solo, tangenciando as faces laterais direita e esquerda do animal, respectivamente), (5) plano cranial, anterior ou frontal (PCR; perpendicular ao solo, tangenciando o rosto do animal) e (6) plano caudal ou posterior (PC; perpendicular ao solo, tangenciando o ponto mais posterior do tronco ou da cauda do animal) (FIGURA 25A).

Cada plano de delimitação gera uma norma (vista) correspondente: (1) norma dorsal (ND; vista a partir do PD), (2) norma ventral (NV; vista a partir do PV), (3 e 4) normas lateral direita e esquerda (NLD e NLE, vistas dos PLD e PLE, respectivamente), (5) norma cranial, anterior ou frontal (NCR; vista a partir do PCR) e (6) norma caudal ou posterior (NC; vista a partir do PC). Em casos de estruturas pareadas, como os membros, não é costume usar os termos “norma lateral esquerda” e “norma lateral direita”, mas (7) norma lateral (NL; vista do PLD, para um membro direito, por exemplo, ou do PLE, para o membro esquerdo) e (8) norma medial (NM; vista pelo lado voltado para a linha mediana do corpo). Muitos ossos, porém, são orientados de maneira que cada uma de suas faces não seja totalmente voltada

para um único plano de delimitação e, assim, as normas decorrentes podem ser uma combinação de duas ou mais vistas (dorso-anterior, dorso-lateral etc.), embora possa ser adotada a orientação predominante, isto é, se uma face do osso é voltada mais posterior do que dorsalmente, a norma correspondente pode ser tratada como posterior (ou caudal) (FIGURA 25A–B).

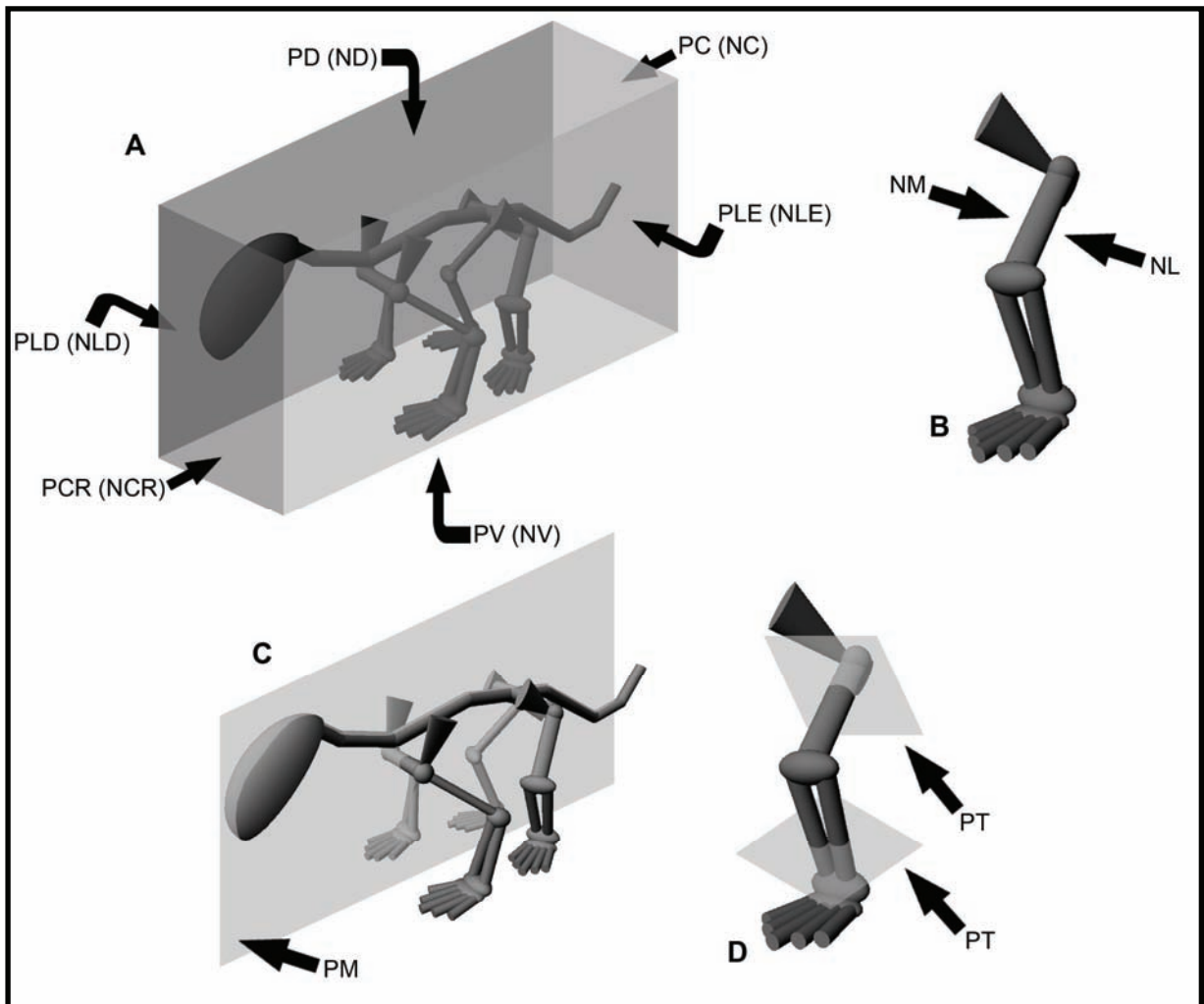


FIGURA 25. Planos de delimitação ou planos de corte (ou de seção). A, planos de delimitação e normas correspondentes. B, normas específicas para elementos pareados (são figurados ílio e membro esquerdos). C–D, principais planos de seção utilizados neste trabalho. As abreviaturas são as mesmas apresentadas no texto.

Além dos planos de delimitação, é possível definir alguns planos de seção (corte) (Schaller, 1992): (1) plano mediano ou sagital (PM; perpendicular ao solo, dividindo o corpo em duas metades virtualmente simétricas) (FIGURA 25C), (2) planos parassagitais (PPS; perpendiculares ao solo e paralelos ao PM), (3) planos transversais (PT; orientação variável em relação ao solo, mas sempre perpendiculares ao eixo longitudinal da estrutura

considerada) (FIGURA 25D), (4) planos longitudinais (PLG; orientação variável em relação ao solo, ao longo do eixo longitudinal da estrutura considerada e, normalmente, orientado anteroposteriormente) e (5) planos coronais (PCO; orientação variável em relação ao solo, ao longo do eixo longitudinal da estrutura considerada e, normalmente, orientado laterolateralmente). Estes dois últimos tipos não foram mencionados neste texto e, por isto, não são figurados.

3.5. MOVIMENTOS ARTICULARES

Outro aspecto a ser considerado em trabalhos onde a anatomia funcional e a biomecânica têm papel central é o reconhecimento da natureza dos movimentos realizados pelos ossos. Inicialmente é possível separar estes movimentos em dois tipos básicos: (1) movimentos lineares e (2) movimentos angulares. Os primeiros ocorrem quando dois ossos tendem a se afastar ou se aproximar um do outro através de um movimento com uma trajetória aproximadamente retilínea, como quando a mandíbula de um roedor é deslocada anteroposteriormente ao longo da cavidade glenóide esquelética (temporal) (FIGURA 26A–B). Normalmente, movimentos lineares são menos frequentes e, mesmo que ocorram em pequeno grau associados a alguns movimentos angulares, podem ser desconsiderados na análise mecânica do esqueleto, sem perda significativa de resolução (Bock, 1968).

Os movimentos angulares, por sua vez, são aqueles onde há um centro de rotação (pivô ou fulcro) ao redor do qual um dos ossos gira sobre o outro, descrevendo uma trajetória mais ou menos circular (ou, mais especificamente, na forma de um arco de circunferência), como ocorre, por exemplo, na articulação do cotovelo (Bock, 1968; Dângelo e Fattini, 1998). Estes movimentos são os mais significativos na análise funcional e mecânica de um esqueleto, uma vez que são os mais envolvidos em atividades como a locomoção. Por definição, estes movimentos ocorrem em um dado plano e o eixo que passa pelo centro de rotação (eixo de rotação) é perpendicular a este plano, ou seja, se o movimento ocorre em um plano lateral (com direção dorso-ventral) seu eixo de rotação será paralelo ao plano cranial (ou caudal; com direção laterolateral).

Dângelo & Fattini (1998) tratam como movimentos angulares somente a “flexão” e a “extensão”, onde há uma diminuição ou um aumento, respectivamente, no ângulo entre os ossos envolvidos (FIGURA 26C–D). Com base nisto, esta categoria incluirá, no presente trabalho, também os movimentos de “abdução” (o ângulo entre o membro e o plano parasagital que passa pela cavidade articular da respectiva cintura aumenta) e “adução” (este

mesmo ângulo diminui) (FIGURA 26E–F), dos quais derivam as denominações “abduzida” e “aduzida”, extensamente referidas (para as posturas dos membros) ao longo do corpo desta tese.

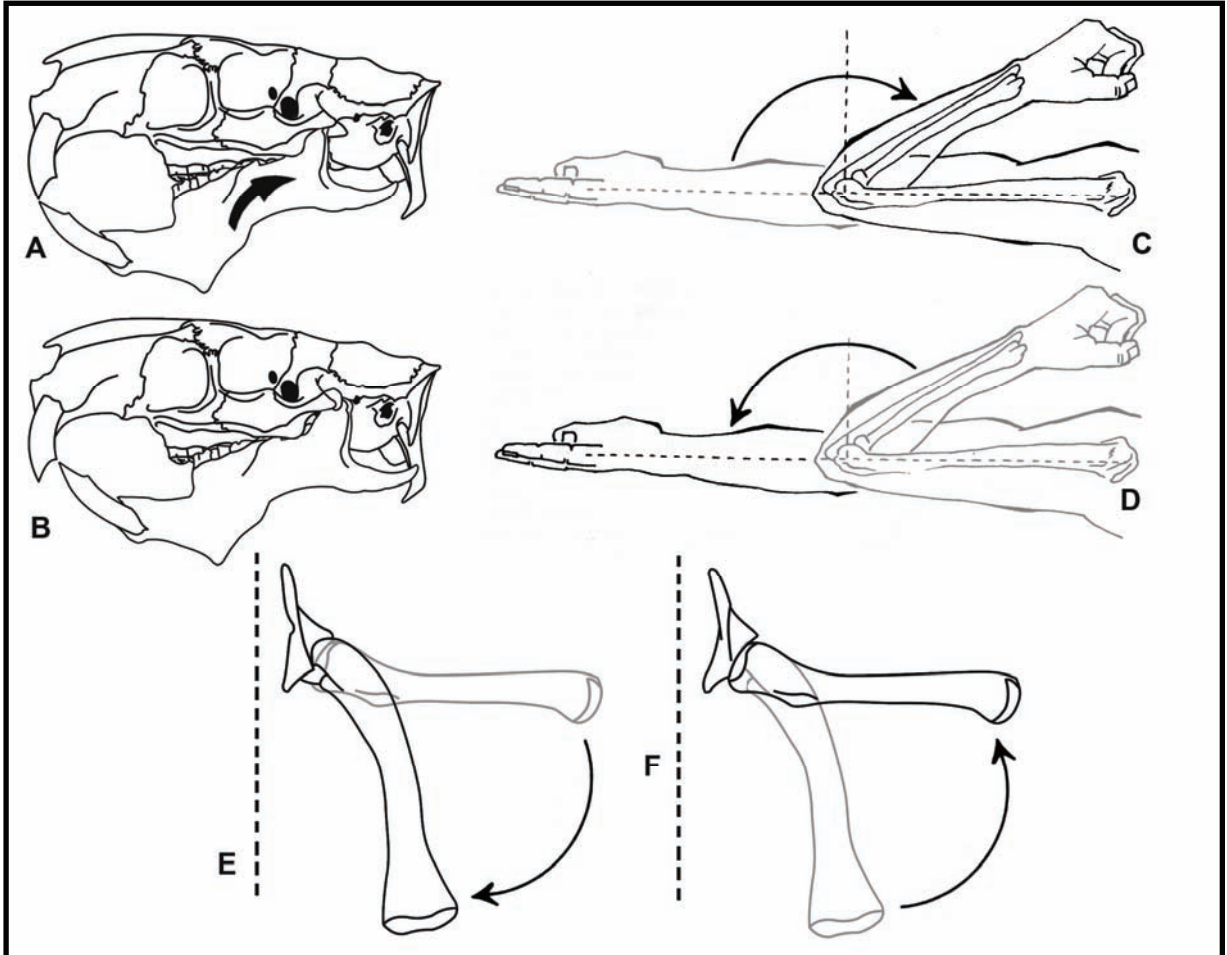


FIGURA 26. Principais movimentos articulares. A–B, sínclânio de *Myocastor*, em norma lateral esquerda; a seta indica o movimento linear da mandíbula em sentido posterior e dorsal, de A para B. C, flexão. D, extensão (para C–D o centro de rotação é a intersecção das duas linhas tracejadas; o plano de movimento é paralelo à folha e o eixo de rotação é perpendicular a ela; de Dângelo & Fattini, 1998). E, adução. F, abdução (para E–F, a linha tracejada é o plano sagital e o centro de rotação é a articulação do quadril; o plano e o eixo de movimento são os mesmos que em A; de Kemp, 1978).

Além dos movimentos supracitados, existe ainda, segundo Dângelo & Fattini (1998), a rotação propriamente dita, onde um osso gira ao redor de seu eixo longitudinal, como a “pronação” e a “supinação” (como quando giramos nosso antebraço para “dentro” e para “fora”). Estes movimentos serão pouco considerados neste trabalho, pois sua importância, em animais com uma postura mais ereta, é reduzida em relação aos demais movimentos acima apresentados.

Também podem ser tratados como dois movimentos distintos a protração e a retração dos membros, bastante significativas em animais com a postura aduzida. Por protração se entende a translação do membro (peitoral ou pélvico) em sentido anterior, enquanto que a retração consiste no movimento contrário, em sentido posterior, ambos ocorrendo em um plano aproximadamente parassagital. É importante perceber que estes dois últimos movimentos se referem exclusivamente ao sentido em que são realizados, mas são essencialmente diferentes no membro peitoral e no pélvico. No membro peitoral, a protração envolve a extensão da articulação do ombro e a retração sua flexão, enquanto que, no membro pélvico, ocorre o contrário.

3.6. METODOLOGIAS DE MANIPULAÇÃO DIGITAL

A maior parte do esqueleto de *Trucidocynodon riograndensis* foi escaneada em três dimensões ou tomografada, para a obtenção de versões digitais dos elementos de interesse. Crânio, mandíbula, a maioria das vértebras, o úmero e a ulna esquerdos e o fêmur e a tíbia direitos foram tomografados no Serviço de Radiologia do Hospital de Clínicas de Porto Alegre, RS, através do tomógrafo Siemens/Somation Plus 4, com as imagens sendo adquiridas na forma de cortes (*slices*) de 1mm, sem espaçamento *interslice*, 512x512 pixels, pixel (16bits) de 0,049mm², radiação de 140kV e corrente de 146mAs, nos planos transversal, sagital e coronal. As imagens tomografadas foram posteriormente processadas no software Mimics[®] versão 10.01 (Materialise n.v., 1992–2006).

Os demais ossos foram digitalizados através do Scanner Tridimensional a Laser de Ponto Digimill 3D[®] com uma resolução de 0,05mm. A malha de pontos obtida no escaneamento foi trabalhada no software Rhinoceros[®] (McNeel & Associates, 2006) que permitiu a elaboração de um modelo tridimensional em formato “STL” (estereolitografia ou, em inglês, “*stereolithography*”). Estes modelos STL são as unidades que permitem a manipulação dos ossos no ambiente digital, aqui procedida através do software Autodesk[®] Maya[®] versão 8.5 (Autodesk, 1997–2007).

Uma ferramenta muito utilizada no decorrer desta tese, obtida através do software Autodesk[®] Maya[®], foi a “renderização” dos modelos digitais em três dimensões [um manual com os procedimentos básicos do software, inclusive sobre a “renderização” é encontrado em Autodesk (2007)]. O processo de “renderização” consiste em captar a imagem apresentada no monitor do computador, gerando uma “fotografia” do objeto tridimensional na posição em que é exibido naquele momento.

3.7. ESTIMATIVAS DE MASSA

Para vários autores, a massa de um animal é um fator determinante [segundo Biewener (1989a), ficando atrás somente do meio em que vive o animal] às suas capacidades mecânicas e fisiológicas e, conseqüentemente, ao seu comportamento (*e.g.* Biewener, 1990, 2005; Blob, 2001; Egi, 2001; Hu, 2006; Smith, 2002; Wroe *et al.*, 2003). Além disso, a maioria dos modelos biomecânicos matemáticos requer, em algum momento, o conhecimento da massa do organismo (mesmo que aproximada) para sua resolução.

Smith (2002) abordou, particularmente, as dificuldades práticas à determinação da massa de organismos fósseis e os cuidados necessários durante a aplicação das estimativas obtidas. Egi (2001) e Borths (2008) assinalaram que, apesar de as medidas cranianas e dentárias serem as mais utilizadas nestes casos, são aquelas estimativas obtidas a partir dos ossos dos membros as mais confiáveis, uma vez que sua função de sustentação e sua maior participação nos processos locomotores fazem com que a relação entre sua estrutura e o tamanho corporal tornem-se variáveis mais relacionadas entre si. Assim, neste trabalho serão aplicados alguns cálculos que utilizam medidas de ossos dos membros e, em apenas um caso, da cintura escapular, na tentativa de obter a massa do espécime mais completo de cinodonte não-mamaliaforme analisado (o holótipo UFRGS PV-1051-T), embora também tenham sido testadas equações que utilizavam dados cranianos e de comprimento corporal total. Todas as medidas utilizadas para o cálculo da massa estimada para os espécimes correspondentes foram tomadas com Paquímetros Mitutoyo® de precisão de 0,02mm (de 15 cm e 60 cm).

Alexander *et al.* (1979 *apud* Hu, 2006) apresentaram a equação $C = a \cdot M^b$ para a estimativa de massa corporal baseada nas dimensões dos ossos longos (onde ‘C’ é o comprimento do osso do membro ou seu diâmetro, em mm, ‘M’ é a massa (em kg) e ‘a’ e ‘b’ são coeficientes específicos). Esta equação pode ser escrita em sua forma logarítmica e calibrada para ossos específicos:

$$\text{Equação (1): } \log M = (\log C_{fe} - \log 63) / 0,36$$

$$\text{Equação (2): } \log M = (\log C_{um} - \log 51) / 0,36$$

$$\text{Equação (3): } \log M = (\log D_{fe} - \log 5,2) / 0,36$$

$$\text{Equação (4): } \log M = (\log D_{um} - \log 4,9) / 0,38,$$

onde ‘C_{fe}’ é o comprimento do fêmur (em mm), ‘C_{um}’ o comprimento do úmero (em mm), ‘D_{fe}’ o diâmetro do fêmur (em mm) e ‘D_{um}’ o diâmetro do úmero (em mm).

Outra equação utilizada foi retirada de Blob (2001) e faz uma estimativa de massa a partir da área da cavidade glenóide peitoral, tendo sido aplicada pelo autor para o cálculo da massa corporal de diversos terápsidos não-mamalianos:

$$\text{Equação (5): } \log M = 1,171 + 1,180 \cdot \log \text{AGP},$$

onde ‘M’ é a massa (em g, devendo ser multiplicada por mil, para ser obtida em kg) e ‘AGP’ é a área da cavidade glenóide peitoral (do escapulocoracóide) (em mm²), calculada através da seguinte equação:

$$\text{Equação (6): } \text{AGP} = (\pi \cdot \text{GAP}_{\max} \cdot \text{GDV}_{\max}) / 4,$$

onde, ‘GAP_{max}’ é o comprimento anteroposterior máximo da glenóide peitoral (em mm) e ‘GDV_{max}’ é o comprimento dorso-ventral máximo da glenóide peitoral (em mm), assumindo-se um formato aproximadamente elíptico para a glenóide.

Alternativamente, embora tenha sido dito acima que os dados pós-cranianos proporcionam estimativas mais precisas, são apresentadas algumas equações que usam medidas cranianas e corporais. Dentre estas, se destaca a apresentada por van Valkenburgh (1990 *apud* Hu, 2006), $\log M = a \cdot \log C + b$, onde ‘C’ é uma variável dependente e ‘a’ e ‘b’ são coeficientes. Esta equação pode ser calibrada para variáveis específicas, por exemplo:

$$\text{Equação (7): } \log M = 3,13 \cdot \log C_{\text{cr}} - 5,59$$

$$\text{Equação (8): } \log M = 2,88 \cdot \log C_{\text{tc}} - 7,24,$$

onde ‘C_{cr}’ é o comprimento do crânio (em mm) e ‘C_{tc}’ é o comprimento total do corpo (sem a cauda) (em mm). ‘M’, a massa corporal, é expressa em kg.

Também já foram desenvolvidas algumas metodologias com uma natureza mais “gráfica”, como aquelas onde são calculadas as áreas e volumes de seções parassagitais e frontais de uma reconstrução corporal do animal de interesse (ver Henderson, 1999, e Motani, 2001). Estas técnicas, entretanto, só podem ser utilizadas se estiver disponível uma reconstrução fidedigna da anatomia corporal do fóssil, em especial quanto ao volume das partes moles, o que, muito freqüentemente, não acontece. Assim, estas técnicas não serão aplicadas neste trabalho.

3.8. MODELO BIOMECÂNICO

3.8.1. ESTRESSES ÓSSEOS

Um modelo biomecânico matemático desenvolvido por Blob (2001) será aplicado a *Trucidocynodon riograndensis*, visando avaliar alguns aspectos envolvidos na locomoção deste animal. Como os modelos prescindem de conhecimento sobre o ciclo locomotor e os tipos de progressões empregados (ver adiante), utilizando apenas a postura presumida dos membros, eles serão apresentados antes destes dois aspectos da locomoção.

De acordo com Blob (2001), os “modelos biomecânicos não são uma alternativa à morfologia funcional, mas, ao invés disso, uma abordagem complementar”. Isto quer dizer que, de alguma maneira, cada uma destas metodologias deve ter a capacidade de corroborar ou refutar as hipóteses erigidas pela outra. Este será o objetivo da aplicação do modelo neste caso em particular, avaliar se a postura inferida anteriormente, especificamente para o membro pélvico, é biomecanicamente plausível para *Trucidocynodon*.

Blob (2001) utilizou seu modelo para avaliar alguns aspectos envolvidos na locomoção dos terápsidos não-mamalianos [enquanto Kubo & Benton (2007) aplicaram o mesmo modelo, com algumas modificações, para arcossauros e obtiveram resultados semelhantes], como as cargas atuantes sobre os ossos longos dos membros, os estresses por elas provocados e a influência destes estresses na possibilidade ou impossibilidade de os membros adotarem determinadas posturas. Os cálculos avaliam quando as mudanças nos estresses sobre os ossos dos membros podem ter restringido a adoção de determinada postura locomotora, isto é, se dada postura sugerir a produção de estresses muito altos, ela pode ser tratada como “biomecanicamente improvável”, descartando seu uso regular (embora improvável não seja o mesmo que impossível, ou seja, que tal postura possa ter sido adotada de uma maneira “não regular”, em ocasiões menos usuais).

A premissa do modelo é a de que os ossos devem ser suficientemente fortes para atuar na locomoção ou irão falhar, embora haja um fator de segurança inerente às características do osso e às condições circundantes (Biewener, 1989b, 1990; Blob & Biewener, 1999, 2001; Kokshenev, 2007). Já foi referido anteriormente o fato de que há diferenças entre as forças atuantes em um membro mais abduzido em relação a um mais aduzido e também quanto à manutenção de um membro mais flexionado em oposição a um membro mais estendido. Isto decorre, principalmente, do fato de, em posturas mais aduzidas e com menos flexão nas articulações, os ossos ficarem mais alinhados em relação à componente vertical da “força de

reação do solo” (‘FRS’), que o substrato exerce sobre o membro quando este está apoiado (FIGURA 27A–B). Isto reduz os momentos de rotação sobre as articulações, bem como as forças musculares que devem contrabalançá-los e, conseqüentemente, os estresses ósseos.

Na realidade, isto é apenas parcialmente verdade, uma vez que é perfeitamente aplicável para aqueles animais onde a locomoção é baseada principalmente em uma postura aduzida dos membros. Para animais onde a postura abduzida contribui mais significativamente em alguns momentos da locomoção, como a maioria dos “lagartos” e os crocodilianos, o estresse sobre os ossos dos membros aumenta se uma postura mais aduzida é adotada (Blob, 2001) (FIGURA 27C–D).

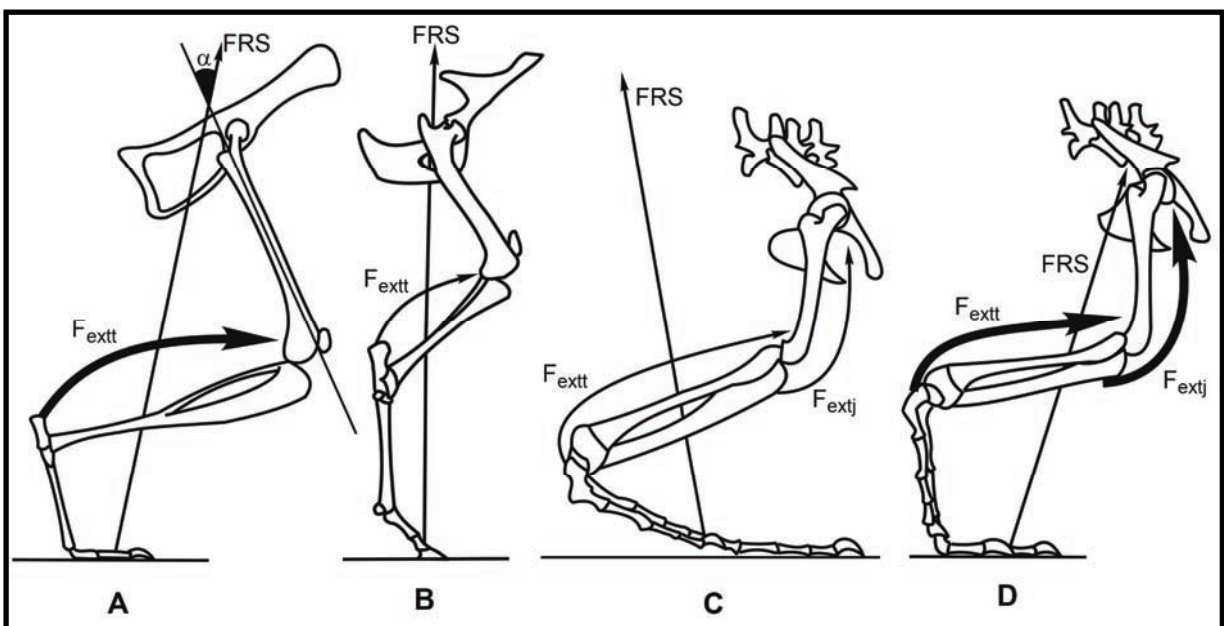


FIGURA 27. Posturas do membro pélvico e Força de Reação do Solo (FRS). Todos do lado direito, em norma lateral (de Blob, 2001). A, esquilo, com postura aduzida e articulações bastante flexionadas. B, cavalo, com postura aduzida e articulações menos flexionadas. C, iguana, com postura abduzida e articulações mais flexionadas (principalmente o tornozelo). D, iguana, com postura semi-aduzida e articulações menos flexionadas. ‘ F_{extt} ’ e ‘ F_{extj} ’ são as forças produzidas pelos músculos extensores do tornozelo e do joelho, respectivamente; ‘ α ’ é o ângulo entre a ‘FRS’ e o eixo longitudinal do fêmur (linha sobre o osso). Os vetores de força muscular espessados em A e D mostram que as forças são proporcionalmente maiores que em B e C, respectivamente. As imagens não estão em escala.

O modelo de Blob (2001) foi projetado justamente para avaliar se a magnitude dos estresses aos quais os ossos longos do membro pélvico estão submetidos é um parâmetro suficiente para aceitar ou rejeitar determinadas posturas do membro. Para isto, são calculados os picos de estresse na metade da diáfise femoral, onde os momentos de curvatura são maiores. Como os estresses são causados, principalmente, pela ‘FRS’ e pelas forças

musculares atuantes no membro, suas magnitudes e orientação devem ser estimadas (os tipos de estresse aos quais os ossos estão submetidos são apresentados na FIGURA 28).

A ‘FRS’ induz, principalmente, dois tipos de estresse: de compressão e de curvatura (FIGURAS 28A e 28C, respectivamente). A proporção entre estas duas formas de estresse é determinada pela orientação da força em relação ao osso, enquanto que sua magnitude depende da magnitude da própria força. Como o modelo assume que, em dado momento do ciclo locomotor (aquele onde os estresses atingem seu pico), o animal estará apoiado em somente um de seus membros, é possível atribuir à ‘FRS’ (expressa em Newtons, N) o mesmo valor do peso do animal, ou seja:

$$\text{Equação (9): } \text{FRS} = M \cdot g,$$

onde ‘M’ é a massa corporal estimada (em kg) e ‘g’ é a aceleração da gravidade (igual a $9,8 \text{ m.s}^{-2}$). A massa estimada utilizada foi uma média dos resultados mais coerentes obtidos através das Equações (1–8) (estes dados são apresentados na TABELA 1, na seção RESULTADOS E DISCUSSÃO).

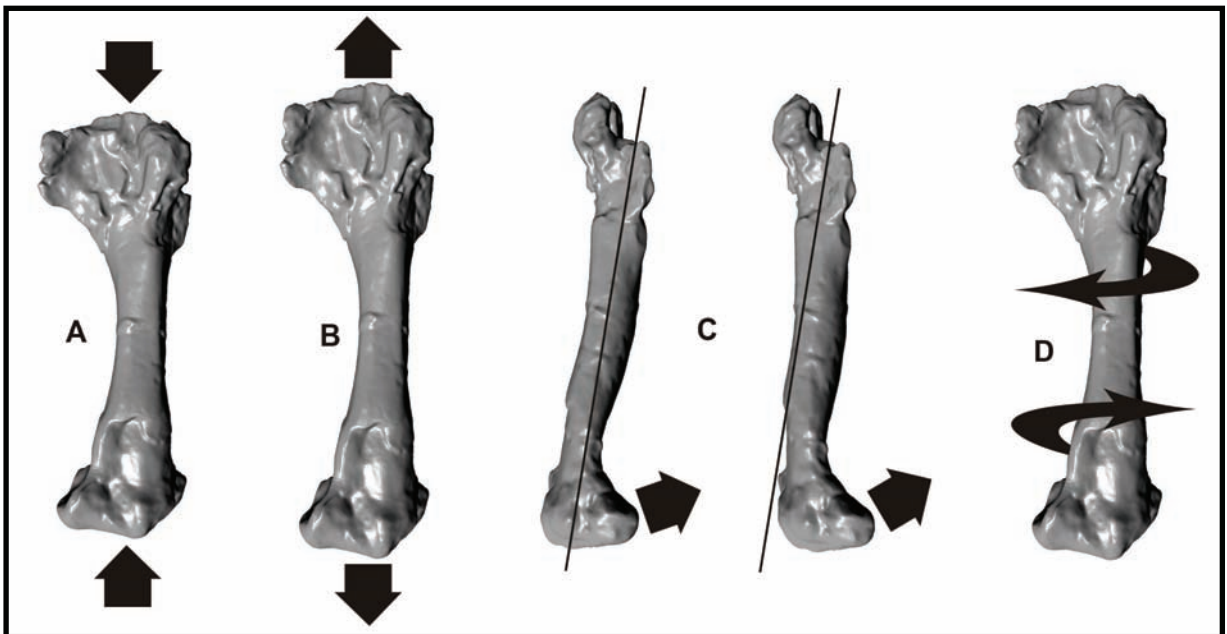


FIGURA 28. Tipos de estresses que podem afetar os ossos. As setas indicam o sentido do efeito da força sobre o osso. A, compressivo, que tende a encurtar o osso. B, tênsil (ou de tração), que tende a alongar o osso. C, de curvatura, que tende a “entortar” o osso. D, de torção, que tende a girar uma porção do osso em relação à outra.

Acima foi referido que a orientação da ‘FRS’ em relação aos ossos dos membros determina a relação entre os estresses de compressão e de curvatura sofridos por eles. Como cada um destes tipos de estresse depende, em última instância, das componentes da ‘FRS’, estas devem ser calculadas como se segue:

$$\text{Equação (10): } FRS_{ax} = FRS \cdot \cos \alpha$$

$$\text{Equação (11): } FRS_{tr} = FRS \cdot \sin \alpha,$$

onde, ‘ FRS_{ax} ’ é a componente paralela ao eixo longo do osso (axial) (em N), ‘ FRS_{tr} ’ a componente perpendicular ao eixo longo do osso (transversal) (em N) e ‘ α ’ o ângulo entre a ‘FRS’ e o eixo longitudinal do osso (não necessariamente o eixo de adução femoral) (em graus) (ver FIGURA 27).

Blob (2001) aponta que, durante a locomoção não-parassagital (abduzida) do iguana e do aligátor, a ‘FRS’ é quase vertical no momento do pico de estresse, sendo que uma orientação semelhante foi observada durante a locomoção parassagital de cavalos. Estes dados sugerem que a orientação da ‘FRS’ em relação ao membro depende mais da postura do membro do que da orientação absoluta da própria força. De uma maneira geral, quanto mais aduzida for a postura menor será ‘ α ’ e mais abaixo da horizontal o fêmur será postado, e vice-versa. No modelo de Blob (2001), as componentes da ‘FRS’ foram calculadas com ‘ α ’ variando de 10° a 70°, com incremento de 5° a cada estimativa, sendo a mesma metodologia aqui adotada (a TABELA 2, apresentada na seção RESULTADOS E DISCUSSÃO, mostra os resultados obtidos).

Outra assunção adotada no modelo aqui reproduzido é a de que as articulações estão em equilíbrio rotacional estático, isto é, que os momentos de rotação provocados pela ‘FRS’ ou por suas componentes, em dada articulação, são anulados por um momento em sentido oposto, causado pela musculatura do animal. Este equilíbrio é representado pela equação genérica $F_m = (FRS \cdot R_{FRS}) / r_m$, onde ‘ F_m ’ é a força muscular necessária para manter a junta em equilíbrio, ‘ R_{FRS} ’ é o braço de momento da ‘FRS’ em relação à articulação e ‘ r_m ’ é o braço de momento da força muscular que equilibra a ‘FRS’.

Os principais músculos que contribuem para este equilíbrio – e que tendem a provocar um estresse de curvatura sobre o fêmur – são os músculos extensores do joelho (principalmente o músculo quadríceps da coxa, que se insere majoritariamente na parte proximal da tíbia). Em vários animais, incluindo os mamíferos, entretanto, a ‘FRS’ não só

tende a flexionar o joelho, mas também o tornozelo. Este último movimento é, assim, contrabalançado pelos músculos extensores do tornozelo; uma vez que a maioria destes se origina na porção posterior do fêmur, acima do joelho, eles contribuem com a ‘FRS’ em sua tendência à flexão do joelho. Assim, o balanço das forças que podem provocar rotação (flexão ou extensão) no joelho é:

$$\text{Equação (12): } F_{\text{extj}} = [\text{FRS} \cdot R_{\text{FRS(joelho)}} + F_{\text{extt}} \cdot r_{\text{extt(joelho)}}] / r_{\text{extj(joelho)}},$$

onde, ‘ F_{extj} ’ é a força dos músculos extensores do joelho (em N), ‘ $R_{\text{FRS(joelho)}}$ ’ é o braço de momento da ‘FRS’ no joelho (o método estipula, a partir de dados obtidos em plataforma de força para animais recentes, que este braço de momento é de 0,012m, para animais menores, e de 0,024m, para animais maiores; assim, as forças e os estresses são calculados com as duas medidas), ‘ F_{extt} ’ é a força dos músculos extensores do tornozelo, ‘ $r_{\text{extt(joelho)}}$ ’ é o braço de momento dos extensores do tornozelo no joelho e ‘ $r_{\text{extj(joelho)}}$ ’ é o braço de momento dos extensores do joelho no joelho. Tanto ‘ $r_{\text{extj(joelho)}}$ ’ quanto ‘ $r_{\text{extt(joelho)}}$ ’ são estimados como metade da espessura dos côndilos femorais, em direção anteroposterior (FIGURA 29B). A estimativa da força exercida pelos extensores do tornozelo é obtida assim:

$$\text{Equação (13): } F_{\text{extt}} = [\text{FRS} \cdot R_{\text{FRS(torn)}}] / r_{\text{extt(torn)}},$$

onde, ‘ $r_{\text{extt(torn)}}$ ’ é o braço de momento dos extensores do tornozelo no tornozelo, estimado como a soma da metade do comprimento da superfície articular da tíbia (no plano de extensão-flexão do tornozelo) e do comprimento do tubérculo calcaneal (em m) e ‘ $R_{\text{FRS(torn)}}$ ’ é o braço de momento da ‘FRS’ no tornozelo (ou a distância do “centro de pressão do pé” até a articulação do tornozelo) (em m), dependente do comprimento do pé e de ‘ α ’ (e, por isso, calculado para cada ‘ α ’ testado), obtido por:

$$\text{Equação (14): } R_{\text{FRS(torn)}} = C_{\text{pé}} \cdot \{\text{sen}[40,361 - (0,242 \cdot \alpha)]\}^2,$$

onde ‘ $C_{\text{pé}}$ ’ é o comprimento do pé (do tornozelo à extremidade do dígito III, para cinodontes) (em m).

Os dados necessários à resolução das Equações (12–14) e as estimativas das forças musculares assim obtidas são apresentados na seção RESULTADOS E DISCUSSÃO, na TABELA 2.

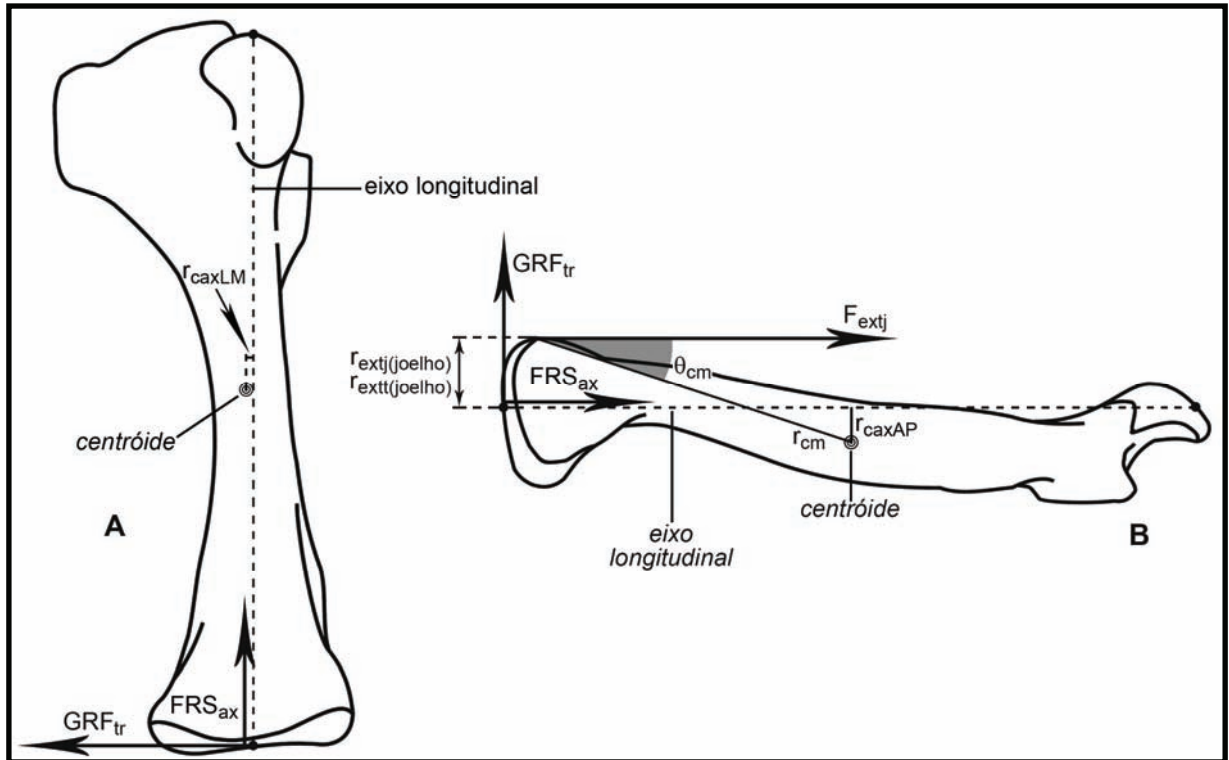


FIGURA 29. Dados femorais necessários à resolução do modelo biomecânico. A, anterior. B, medial (modificados de Blob, 2001). As setas são vetores de força; as abreviaturas aparecem no texto. O ângulo sombreado é ' θ_{cm} '. O eixo longitudinal passa pelo meio das superfícies articulares. O centróide é o centro geométrico em figuras não exatamente circulares (como a seção transversal do fêmur).

Tendo em mãos as forças musculares atuantes sobre o fêmur, é possível estimar os estresses aos quais o osso estaria sujeito. Os estresses são expressos em megapascals (MPa = 10^6 N/m²) e, por convenção, estresses tênses (ver FIGURA 28B) são positivos e estresses compressivos (ver FIGURA 28A) são negativos. Os estresses compressivos axiais (ao longo do eixo longitudinal do osso) no meio da diáfise femoral (σ_{coax}) são obtidos por:

$$\text{Equação (15): } \sigma_{coax} = - (F_{extj} \cdot \cos \theta_{ax} + FRS_{ax}) / A_{fe},$$

onde ' θ_{ax} ' é o ângulo entre a força dos músculos extensores do joelho e o eixo longo do fêmur (em graus), ' FRS_{ax} ' é a componente da 'FRS' atuando ao longo do eixo do fêmur (em N) e ' A_{fe} ' é a área da seção transversal do osso na metade de seu comprimento (somente da parte óssea, excluindo-se a cavidade medular) (em m²). Assume-se que a musculatura extensora do joelho exerça uma força paralela ao eixo longo do fêmur, logo $\theta_{ax} = 0^\circ$ (com cosseno igual a 1, permitindo que o termo seja omitido na equação). Como o fêmur de *Trucidocynodon* tem

uma seção não totalmente circular no meio de sua diáfise, ‘ A_{fe} ’ foi calculada através da seguinte equação (que é o cálculo da área de seções elípticas ou elipsóides):

$$\text{Equação (16): } A_{fe} = (\pi \cdot D_{feAP} \cdot D_{feLM} - \pi \cdot d_{feAP} \cdot d_{feLM}) / 4,$$

onde ‘ D_{feAP} ’ é o diâmetro anteroposterior do fêmur medido externamente no meio da diáfise, ‘ D_{feLM} ’ é o diâmetro lateromedial do fêmur medido externamente no meio da diáfise, ‘ d_{feAP} ’ é o diâmetro anteroposterior do canal medular do fêmur medido no meio da diáfise (através do corte observado em tomografia) e ‘ d_{feLM} ’ é o diâmetro lateromedial do canal medular do fêmur medido no meio da diáfise (através do corte observado em tomografia) (todos em m) (FIGURA 30A e TABELA 1). Os valores de ‘ σ_{coax} ’ então obtidos (para cada ‘ α ’) são apresentados na seção RESULTADOS E DISCUSSÃO, na TABELA 3.

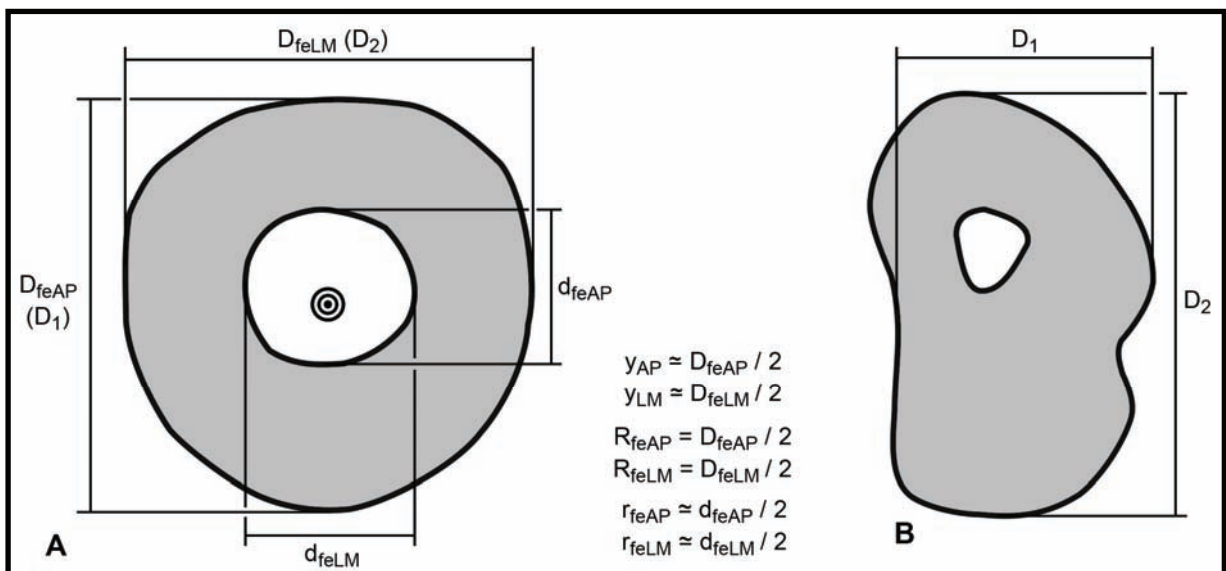


FIGURA 30. Seções transversais do fêmur e da tíbia na metade da diáfise. A, fêmur direito (os círculos concêntricos representam o centróide). B, tíbia direita (ambas as imagens provêm de tomografias do holótipo de *Trucidocynodon*). O córtex ósseo está colorido em cinza. Abreviaturas como no texto. Anterior para cima e lateral para a esquerda. As imagens não estão em escala.

Para o cálculo dos estresses de curvatura no meio da diáfise do fêmur é necessário conhecer os momentos de curvatura induzidos pela força dos músculos extensores do joelho no meio da diáfise femoral e em direção dorso-ventral (M_{cm}) (em Nm), que pode ser obtido por:

$$\text{Equação (17): } M_{cm} = F_{extj} \cdot (r_{cm} \cdot \text{sen } \theta_{cm}),$$

onde ' r_{cm} ' é o braço de momento da força produzida pelos músculos extensores (a distância entre o centróide, i.e. o centro geométrico em formas não exatamente circulares, na metade da diáfise do osso e o ponto de aplicação da força muscular sobre sua superfície) (em m) e ' θ_{cm} ' é o ângulo entre ' r_{cm} ' e a linha de ação do músculo (assumida como sendo paralela ao eixo longo do osso, como acima mencionado) (Blob, 2001). Medidas de ' θ_{cm} ' e ' r_{cm} ' são feitas com base no contorno dos ossos traçados a partir de imagens do fêmur em norma medial (FIGURA 29B). ' M_{cm} ' é calculado para cada ' α ' e para cada ' $R_{FRS(joelho)}$ ' (0,012m e 0,024m). Os resultados são apresentados na TABELA 2, na seção RESULTADOS E DISCUSSÃO.

Também devido à curvatura do osso, a ' FRS_{ax} ' induz um momento de curvatura (M_{cax}) (em Nm), calculado como se segue:

$$\text{Equação (18): } M_{cax} = FRS_{ax} \cdot r_{cax},$$

onde ' r_{cax} ' é o braço de momento da ' FRS_{ax} ' devido à curvatura do osso (em m). ' M_{cax} ' é calculado nas direções anteroposterior (M_{caxAP}) e lateromedial (M_{caxLM}). Medidas de ' r_{cax} ' são feitas com contornos de fotografias nas normas anterior e medial do fêmur (' r_{caxLM} ' e ' r_{caxAP} ', respectivamente) (FIGURA 29). Os resultados são mostrados na TABELA 2, na seção RESULTADOS E DISCUSSÃO.

A componente ' FRS_{tr} ' também produz um momento de curvatura na metade da diáfise femoral (M_{ctr}) (em Nm), calculado como:

$$\text{Equação (19): } M_{ctr} = FRS_{tr} \cdot C_{fe} / 2,$$

onde ' C_{fe} ' é o comprimento do fêmur (em m) (fornecido na TABELA 1, na seção RESULTADOS E DISCUSSÃO). Cada um destes momentos de curvatura provoca um estresse de curvatura (σ_c) na direção correspondente (' σ_{cm} ', ' σ_{caxAP} ', ' σ_{caxLM} ' e ' σ_{ctr} ') (em MPa), calculado como:

$$\text{Equação (20): } \sigma_c = M_c \cdot y / I,$$

onde ' M_c ' é o momento de curvatura correspondente (isto é, ' M_{cm} ', ' M_{caxAP} ', ' M_{caxLM} ' ou ' M_{ctr} '), ' y ' é a distância do eixo neutral de curvatura (onde não ocorre curvatura, assumido aqui como passando pelo centróide do fêmur) ao córtex ósseo no plano considerado (' y_{AP} '

para ‘ M_{cm} ’ e ‘ M_{caxAP} ’ e ‘ y_{LM} ’ para ‘ M_{caxLM} ’⁶ (em m) (FIGURA 30) e ‘ I ’ é o momento de inércia da seção do fêmur para curvatura sobre o eixo neutral (‘ I_{AP} ’ para ‘ M_{cm} ’ e ‘ M_{caxAP} ’ e ‘ I_{LM} ’ para ‘ M_{caxLM} ’) (em m^4). ‘ I ’ e ‘ y ’ são calculados em ambas as direções. ‘ I ’ é calculado da maneira que se segue:

$$\text{Equação (21): } I = \pi \cdot (R_{fe}^4 - r_{fe}^4) / 4,$$

onde ‘ R_{fe} ’ é o raio do fêmur (do centróide à superfície externa do córtex, na direção correspondente, anteroposterior ou lateromedial, ou seja, cerca de metade do diâmetro nesta direção) (em m) e ‘ r_{fe} ’ é o raio da cavidade medular do fêmur (do centróide à superfície interna do córtex, na direção correspondente, anteroposterior ou lateromedial, ou seja, cerca de metade do diâmetro da cavidade medular nesta direção) (FIGURA 30). Os resultados assim obtidos para as estimativas de estresse são apresentados na TABELA 3, na seção RESULTADOS E DISCUSSÃO.

Um aspecto peculiar se deve ao fato de que, uma vez que a orientação da curvatura é definida pela anatomia do animal, a orientação específica do ‘ M_{ctr} ’ depende do comportamento cinemático do membro e, logo, não pode ser diretamente obtida ou totalmente conhecida nos fósseis. Para atribuir uma maior confiabilidade ao seu modelo, Blob (2001) calculou, então, a estimativa mínima e a máxima do pico de estresse femoral, aplicando os extremos da orientação esperada para o ‘ M_{ctr} ’. Assim, se a ‘FRS’ é orientada verticalmente e o fêmur for impedido de sofrer rotação ao longo de seu eixo longitudinal, o ‘ M_{ctr} ’ irá induzir uma curvatura na mesma direção que a musculatura extensora do joelho (produzindo uma compressão na porção dorso-anterior do córtex). Neste caso, utiliza-se ‘ y_{AP} ’ e ‘ I_{AP} ’ na Equação (20), obtendo-se ‘ σ_{ctrAP} ’. Nesta situação obtém-se o estresse de curvatura líquido máximo (σ_{cmax}), calculado da maneira como se segue:

$$\text{Equação (22): } \sigma_{cmax} = [(\sigma_{cm} + \sigma_{ctrAP} + \sigma_{caxAP})^2 + \sigma_{caxLM}^2]^{0,5}$$

Por outro lado, se a ‘FRS’ for vertical e o fêmur sofrer uma rotação anteromedial de 90° sobre seu eixo longitudinal, o ‘ M_{ctr} ’ irá induzir uma curvatura na direção lateromedial. A

⁶ ‘ y ’ pode ser considerado como metade do diâmetro externo do fêmur no plano considerado (ver FIGURA 30) nos ossos perfeitamente circulares e com o centróide passando exatamente pelo centro geométrico da seção considerada. Como não é o caso do cinodonte analisado, os valores exatos de ‘ y ’ em ambas as direções consideradas são fornecidos na TABELA 1, na seção RESULTADOS E DISCUSSÃO. O mesmo ocorre com ‘ r_{fe} ’, usado na Equação (21).

equação (20) é resolvida então com a aplicação de ‘ y_{LM} ’ e ‘ I_{LM} ’, obtendo-se ‘ σ_{ctrLM} ’, utilizado no cálculo do estresse de curvatura líquido mínimo (σ_{cmin}):

$$\text{Equação (23): } \sigma_{cmin} = [(\sigma_{cm} + \sigma_{caxAP})^2 + (\sigma_{ctrLM} + \sigma_{caxLM})^2]^{0,5}$$

O estresse líquido ao qual está submetido o córtex ósseo pode ser expresso de duas formas, como estresse compressivo ou como estresse tênsil. No primeiro caso, os estresses de curvatura (‘ σ_{cmax} ’ e ‘ σ_{cmin} ’) recebem um sinal negativo (por convenção) e são somados ao estresse compressivo axial (‘ σ_{coax} ’, também negativo), resultando em estresses compressivos máximo (σ_{comax}) e mínimo (σ_{comin}), para ambos ‘ $R_{FRS(joelho)}$ ’ (0,012m e 0,24m). No caso de os estresses serem apresentados na forma tênsil, ‘ σ_{coax} ’ tem o sinal negativo mantido e é diminuído dos estresses de curvatura máximo e mínimo (positivos, por convenção), de onde são obtidos os estresses tênsis máximo (σ_{tmax}) e mínimo (σ_{tmin}), para ambos ‘ $R_{FRS(joelho)}$ ’. Todas as estimativas de estresses são apresentadas na TABELA 3, seção RESULTADOS E DISCUSSÃO.

3.8.2. ÍNDICE DE SIMETRIA NOS OSSOS DO MEMBRO

Além de estimar as forças atuantes no membro pélvico de vários terápsidos não-mamalianos, Blob (2001) ainda avaliou a mudança na forma da seção transversal do fêmur e da tíbia destes animais. O mesmo foi realizado neste trabalho sob a forma do que se tratou por “índice de simetria” do fêmur (IS_{fe}) e da tíbia (IS_{ti}). Este índice é calculado da seguinte maneira:

$$\text{Equação (24): } IS = D_1 / D_2,$$

onde ‘ D_1 ’ é o diâmetro anteroposterior do fêmur e lateromedial da tíbia na metade da diáfise e ‘ D_2 ’ é o diâmetro perpendicular a ‘ D_1 ’ na metade da diáfise do osso correspondente (lateromedial no fêmur e anteroposterior na tíbia) (FIGURA 30). As medidas podem ser tomadas em qualquer unidade, desde que igual para os dois diâmetros de um mesmo osso (as medidas são apresentadas na TABELA 1, na seção RESULTADOS E DISCUSSÃO).

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Na seção INTRODUÇÃO deste trabalho, as mudanças anatômicas ocorridas ao longo da linhagem dos sinápsidos e que poderiam estar relacionadas ao desenvolvimento de uma postura do tipo aduzido ou, pelo menos, semi-aduzido, e de um mecanismo locomotor compatível com este tipo de postura foram apresentadas. Teoricamente, é possível rastrear essas feições no esqueleto de qualquer sinápsido e atribuir a este animal um grau funcional correspondente.

Trucidocynodon riograndensis oferece uma boa oportunidade para que este processo seja efetuado com uma resolução bastante boa, uma vez que seu esqueleto está bastante completo e não foi significativamente afetado pelos processos diagenéticos.

4.1. ANATOMIA ÓSSEA

A breve descrição óssea que se segue é um requisito fundamental para a análise mecânica à qual *Trucidocynodon* será submetido. Nesta descrição, serão apresentados, essencialmente, os aspectos anatômicos funcionalmente mais relevantes e aqueles relacionados à musculatura associada. Os ossos das cinturas e dos membros peitoral e pélvico serão os elementos principais da descrição, com atenção secundária dispensada ao esqueleto axial. Nas FIGURAS 31–37 são apresentadas renderizações dos elementos digitalizados; fotografias do fóssil original são fornecidas no ANEXO 2 (PRANCHAS I–III).

4.1.1. VÉRTEBRAS E COSTELAS

A coluna vertebral de *Trucidocynodon riograndensis* mostra uma diferenciação regional mais nítida do que a observada em cinodontes menos avançados (ver ANEXO 2–PRANCHA I:C–Q). Podem ser observadas entre as vértebras pré-sacrais mais anteriores (“cervicais”), médias (“torácicas”) e posteriores (“lombares”) diferenças quanto ao tamanho do centro vertebral e quanto à orientação e forma do espinho neural, dos processos transversos e das zigapófises, além das óbvias especializações das vértebras sacrais e caudais. As zigapófises sugerem que os movimentos de oscilação laterolateral da coluna eram restritos e a mudança morfológica do espinho neural sugere que as necessidades funcionais eram distintas ao longo da coluna. Isto é condizente com uma locomoção baseada em membros aduzidos (ver Walker, 1987). As costelas mais posteriores mostram uma condição similar à observada

na região lombar da coluna dos mamíferos, isto é, são encurtadas, horizontalizadas, orientadas anteriormente e firmemente presas às vértebras (ver FIGURA 22C–D e ANEXO 2–PRANCHA I:L).

4.1.2. CINTURA E MEMBRO PEITORAL

A cintura peitoral é composta por todos os elementos primitivos para os cinodontes: escapulocoracóide, clavícula e interclavícula. A interclavícula (FIGURA 31A–B e ANEXO 2–PRANCHA II:E–F) é um osso anteroposteriormente encurtado, com um tubérculo mediano e ventral, que separa as duas áreas onde se fixam as clavículas e pode ter separado, parcialmente, as massas musculares direita e esquerda da região. As superfícies para as clavículas são amplas e totalmente abertas, sem nenhuma parede óssea (exceto a protuberância mediana já citada) que impedisse algum movimento clavicular. A clavícula (FIGURA 31C–F e ANEXO 2–PRANCHA II:C–D), apesar de bem desenvolvida, não é muito robusta. Este osso tem uma placa medial, que se associa com a interclavícula, e uma extremidade lateral, que recebe o acrômio do escapulocoracóide. As extremidades da clavícula são unidas por um corpo alongado e delgado.

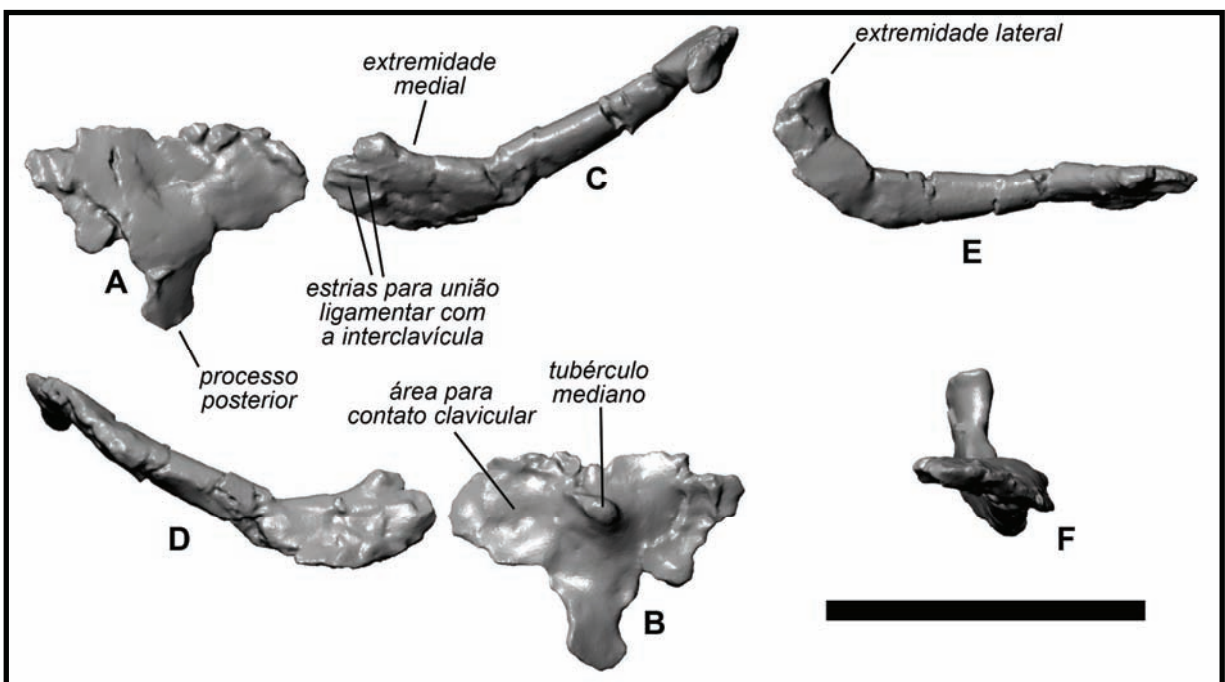



FIGURA 31. Interclavícula e clavícula direita de *Trucidocynodon riograndensis*. As imagens são renderizações do modelo digital em 3D. A–B, interclavícula, em normas dorsal e ventral. C–F, clavícula direita, em normas dorsal, ventral, anterior e lateral, respectivamente. Escala = 5cm. 

O escapulocoracóide (FIGURA 32 e ANEXO 2–PRANCHA II:A–B) mostra uma escápula com uma fossa infra-espinhosa bem marcada, delimitada anteriormente pela eversão da margem cranial do osso em sentido lateral. O acrômio é consideravelmente mais alongado que na maioria dos cinodontes não-mamaliaformes. Na margem caudal da escápula, dorsalmente à cavidade glenóide, há um tubérculo bem definido para a origem de uma das cabeças do *musculus triceps brachii* (músculo tríceps do braço). A placa coracoidal é reduzida, embora esteja longe de ser vestigial, sendo importante à origem de parte da musculatura da região. A cavidade glenóide é rasa e sua orientação é mais lateroventral do que posteroventral, embora movimentos do escapulocoracóide em relação ao tronco possam ter alterado sua orientação relativa em alguns momentos do deslocamento. Não é provável que os escapulocoracóides direito e esquerdo tenham se encontrado na linha sagital, uma vez que as longas clavículas parecem ter mantido-os afastados.

O úmero (FIGURA 33 e ANEXO 2–PRANCHA II:G–H) é relativamente esbelto, sem uma grande expansão nas extremidades proximal e distal. A cabeça umeral é levemente arredondada e deslocada dorso-posteriormente. A crista deltopeitoral é bastante extensa, se estendendo até a metade do comprimento do osso e formando um ângulo de cerca de 90° em relação ao eixo que passa pela cabeça e pela tuberosidade menor (embora este ângulo possa ter sido maior). Na face lateral da crista deltopeitoral há uma crista proeminente para a inserção do *m. teres minor* (músculo redondo menor); perto da cabeça, na superfície caudal, há outra crista para a origem de uma das cabeças do *m. triceps brachii* e, medialmente a esta última, mais uma crista para a inserção do *m. teres major* (músculo redondo maior). A área de inserção do *m. latissimus dorsi* (músculo grande dorsal) é delimitada por estas duas cristas. Distalmente, a crista ectepicondilar é bem desenvolvida, o que sugere uma musculatura extensora do carpo e dos dígitos bem desenvolvida. A crista entepicondilar é menor que a ectepicondilar. A tróclea e o capítulo, onde se articulam a ulna e o rádio, respectivamente, estão bastante próximos e são arredondados.

O rádio e a ulna (FIGURA 34 e ANEXO 2–PRANCHA II:I–J) são bastante delgados e alongados. A ulna tem uma crista ulnar bastante pronunciada, a qual deve ter sobreposto parcialmente o rádio na região mais distal destes ossos. O processo olécrano da ulna é bastante grande.

O aspecto funcionalmente mais relevante na mão de *Trucidocynodon* é o fato de as superfícies articulares para a ulna e o rádio nos ossos carpais ulnar e radial, respectivamente, serem um pouco deslocadas caudalmente, o que poderia sugerir um leve grau de digitigradia na mão deste animal.

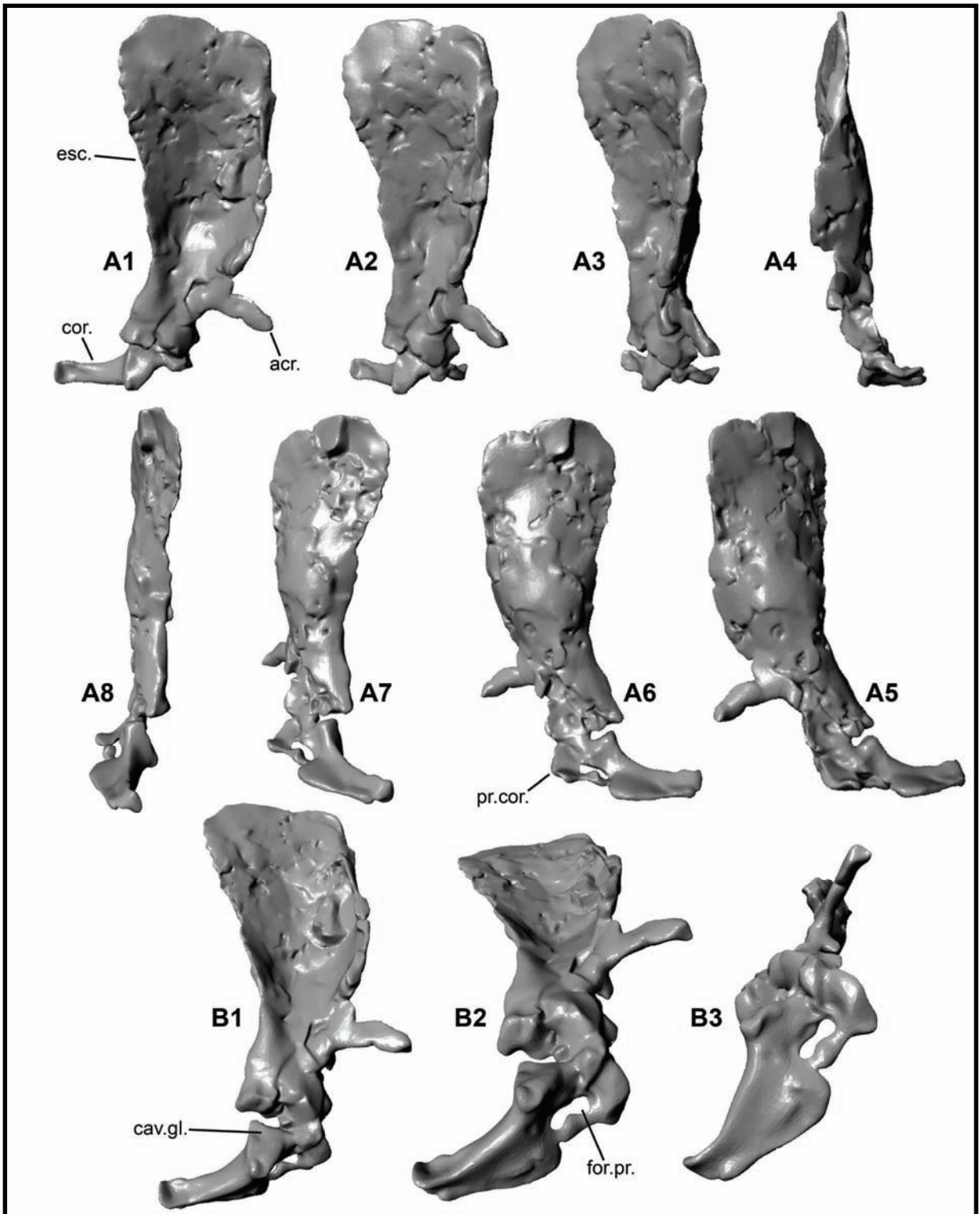



FIGURA 32. Escapulocoracóide direito de *Trucidocynodon riograndensis*. As imagens são renderizações do modelo digital em 3D. A1–A8, rotação em torno de um eixo vertical em sentido horário, partindo de uma norma lateral (A1). B1–B3, rotação em torno de um eixo horizontal, aproximadamente anteroposterior, partindo de uma norma dorsal (B1) até uma norma ventral (B3). Abreviaturas na LISTA DE ABREVIATURAS (ANEXO 1). A altura total em A1 é de cerca de 12 cm. 

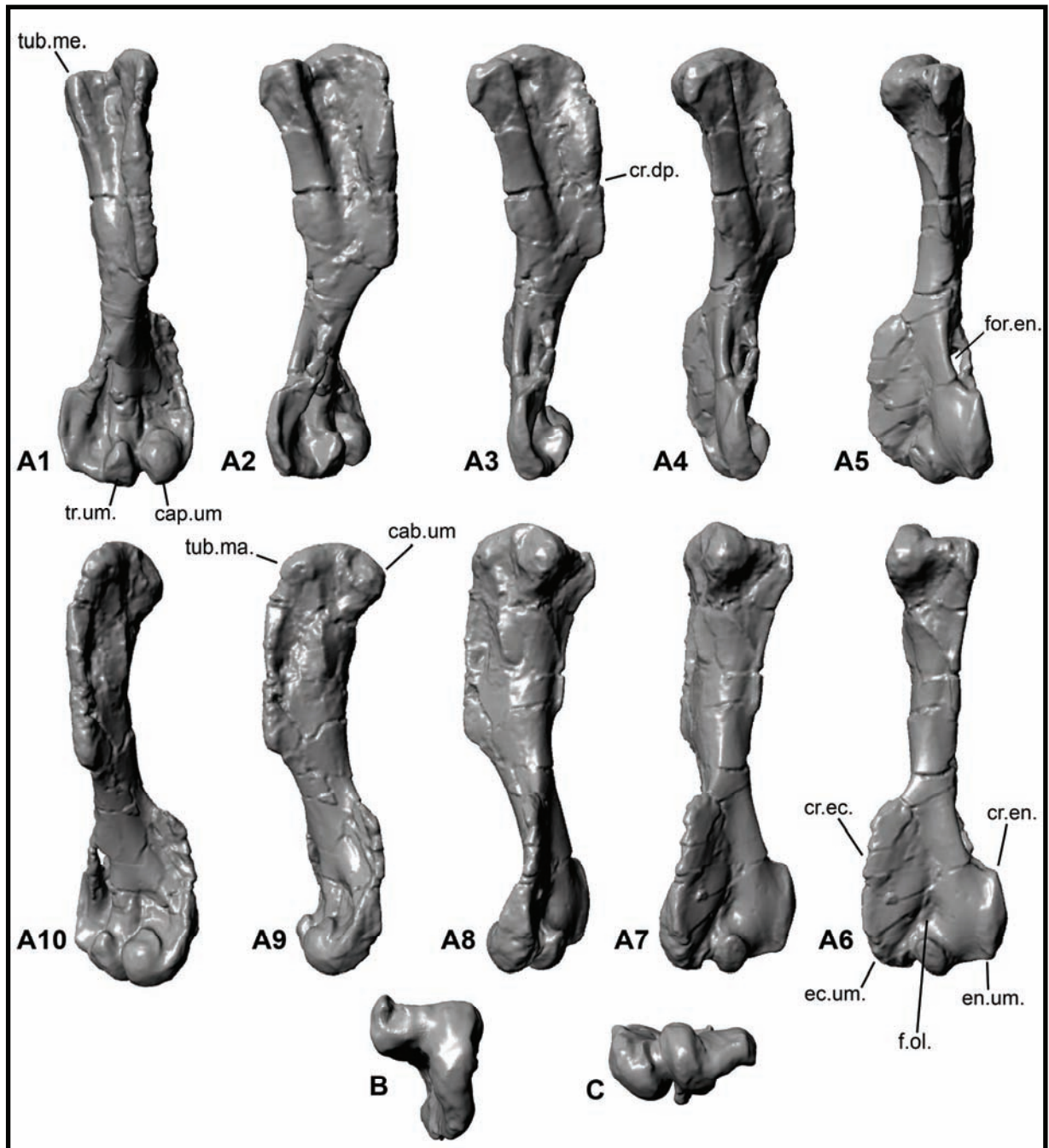



FIGURA 33. Úmero esquerdo de *Trucidocynodon riograndensis*. As imagens são renderizações do modelo digital em 3D. A1–A10, rotação em torno de um eixo vertical em sentido horário, partindo de uma norma anterior (A1). B, norma proximal. C, norma distal. Abreviaturas na LISTA DE ABREVIATURAS (ANEXO 1). O comprimento total em A1 é de cerca de 13,5 cm. 

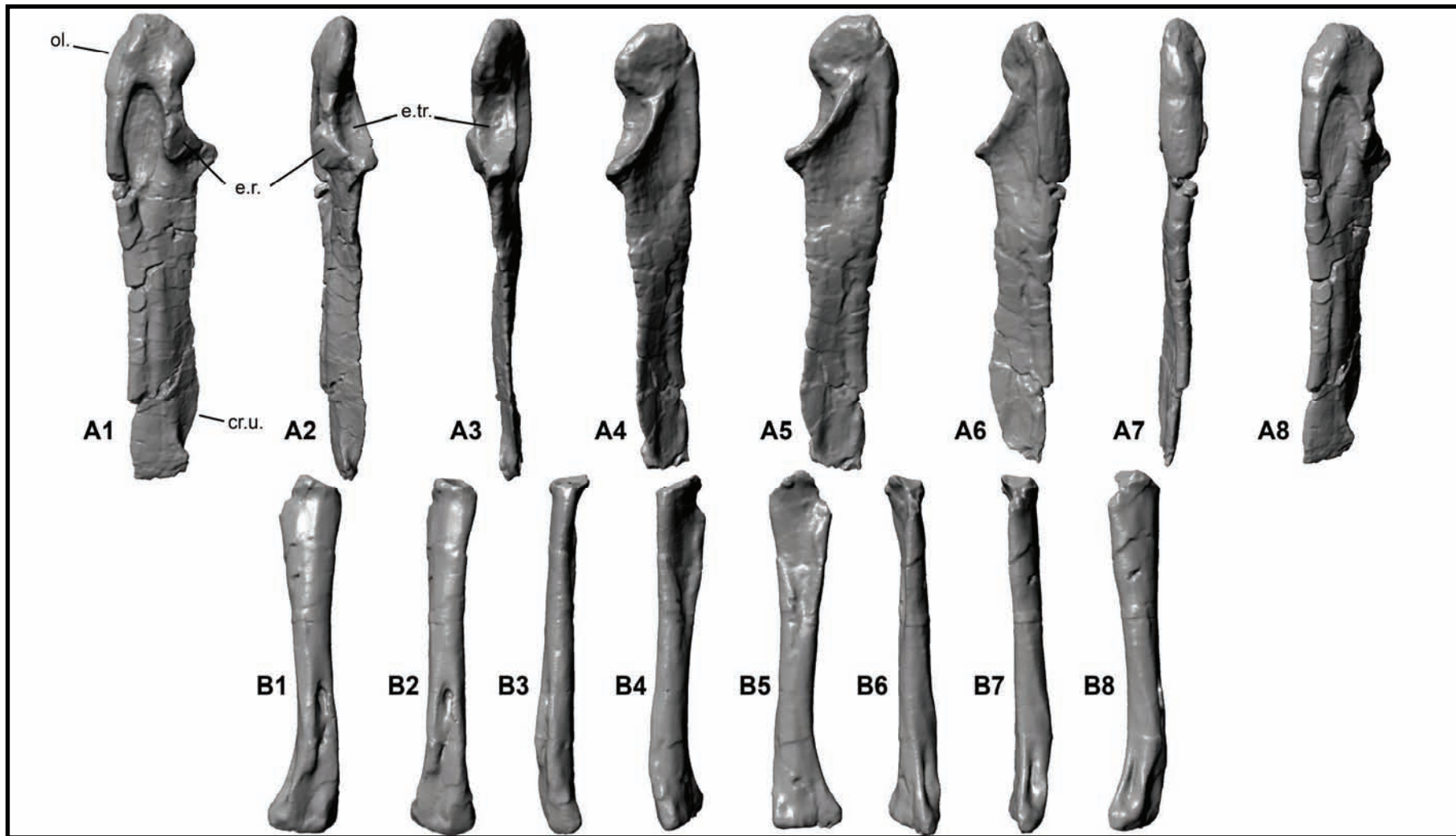



FIGURA 34. Rádio e ulna direitos de *Trucidocynodon riograndensis*. As imagens são renderizações do modelo digital em 3D. A1–A8, ulna; rotação em torno de um eixo vertical em sentido horário, partindo de uma norma lateral (A1). B1–B8, rádio; mesma rotação que A. Abreviaturas na LISTA DE ABREVIATURAS (ANEXO 1). O comprimento total em A1 é de cerca de 14 cm. 

4.1.3. CINTURA E MEMBRO PÉLVICO

A cintura pélvica (FIGURA 35 e ANEXO 2–PRANCHA III:A–B) mostra alguns aspectos funcionais importantes, como o alongamento em sentido anterior da região pré-acetabular do ílio em relação à região pós-acetabular e a orientação posterior e horizontal do ísquio, bastante similar ao dos mamíferos mais generalizados. O reforço supra-acetabular do ílio é bastante conspícuo e a fenestra obturadora é ampla. Embora não muito bem preservado, o púbis se mostra anteroposteriormente curto.

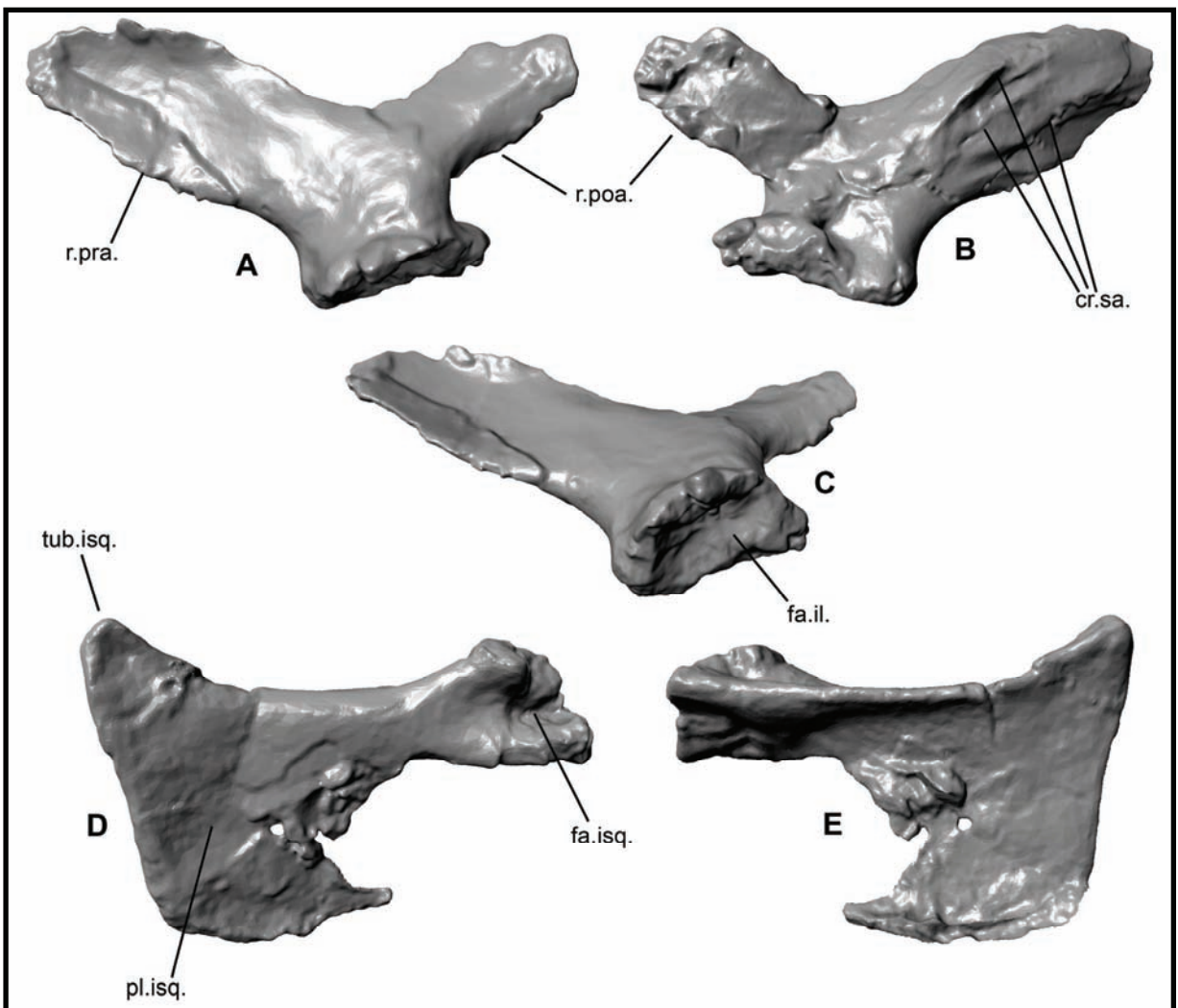



FIGURA 35. Ílio e ísquio de *Trucidocynodon riograndensis*. As imagens são renderizações do modelo digital em 3D. A–C, ílio esquerdo, em normas lateral, medial e lateroventral, respectivamente. D–E, ísquio direito, em normas lateral e medial. Abreviaturas na LISTA DE ABREVIATURAS (ANEXO 1). O comprimento total em A é de 8 cm. 

O fêmur (FIGURA 36 e ANEXO 2–PRANCHA III:C–D) é alongado e delgado. A cabeça femoral é arredondada e deslocada medial e dorsalmente. O trocanter maior é uma

ampla plataforma com a margem lateral evertida dorsalmente. O trocanter menor também é bem desenvolvido e situado medioventralmente. Distalmente, os côndilos são bem definidos e com a superfície articular invadindo a parte mais distal do osso. A fossa popliteal é bastante ampla, avançando pela face posterior do fêmur em direção à metade da diáfise. Tíbia e fíbula (FIGURA 37 e ANEXO 2–PRANCHA III:E–F) também são alongadas e delgadas, sem feições morfológicas muito notáveis. No pé, as feições funcionalmente mais significativas são o tubérculo calcaneal bem desenvolvido e a sobreposição parcial entre astrágalo e calcâneo (ver ANEXO 2–PRANCHA III:G–H).

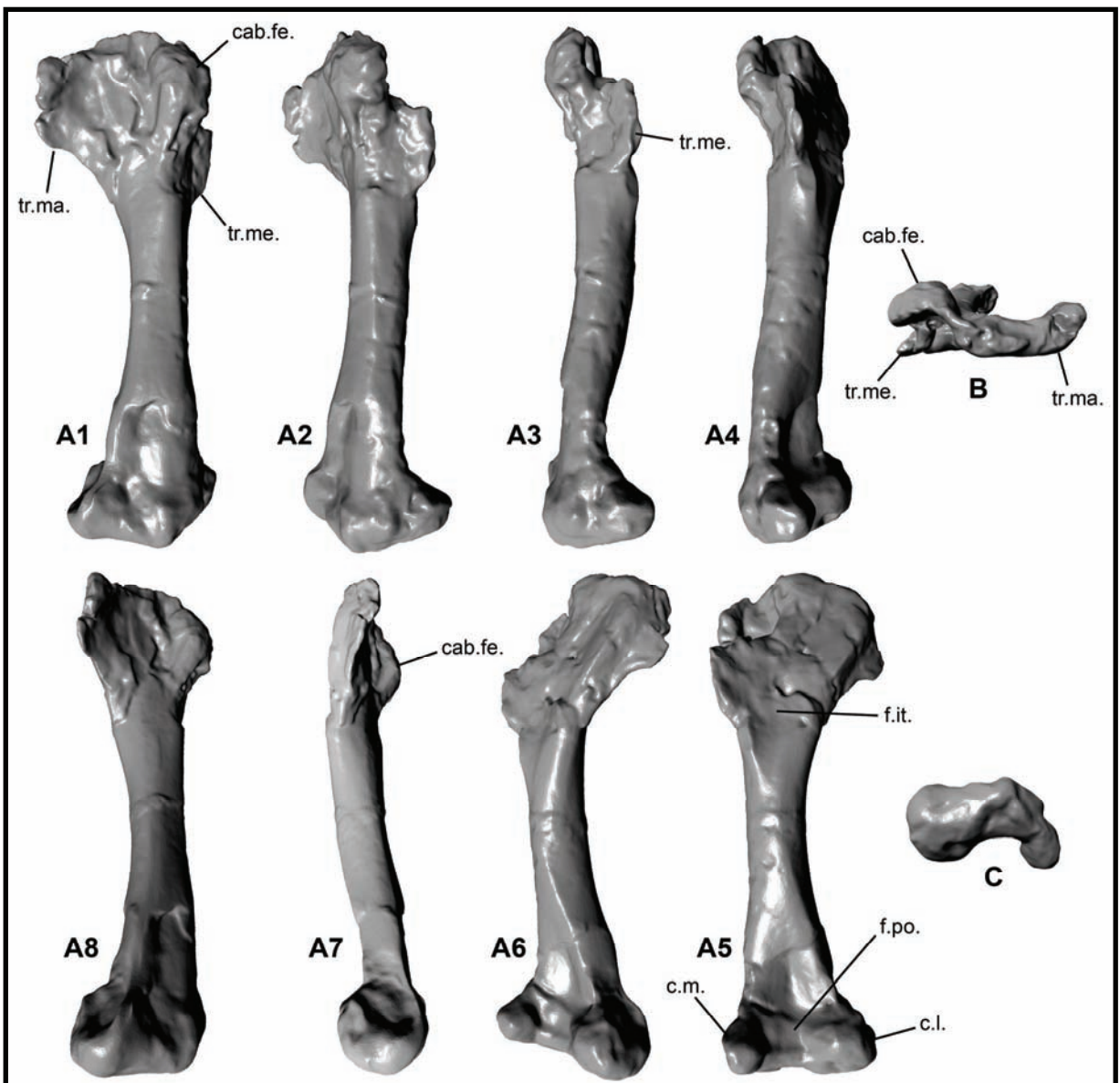



FIGURA 36. Fêmur direito de *Trucidocynodon riograndensis*. As imagens são renderizações do modelo digital em 3D. A1–A8, rotação em torno de um eixo vertical em sentido horário, partindo de uma norma anterior (A1). B, norma proximal. C, norma distal. Abreviaturas na LISTA DE ABREVIATURAS (ANEXO 1). O comprimento total em A1 é de cerca de 12,5 cm. 

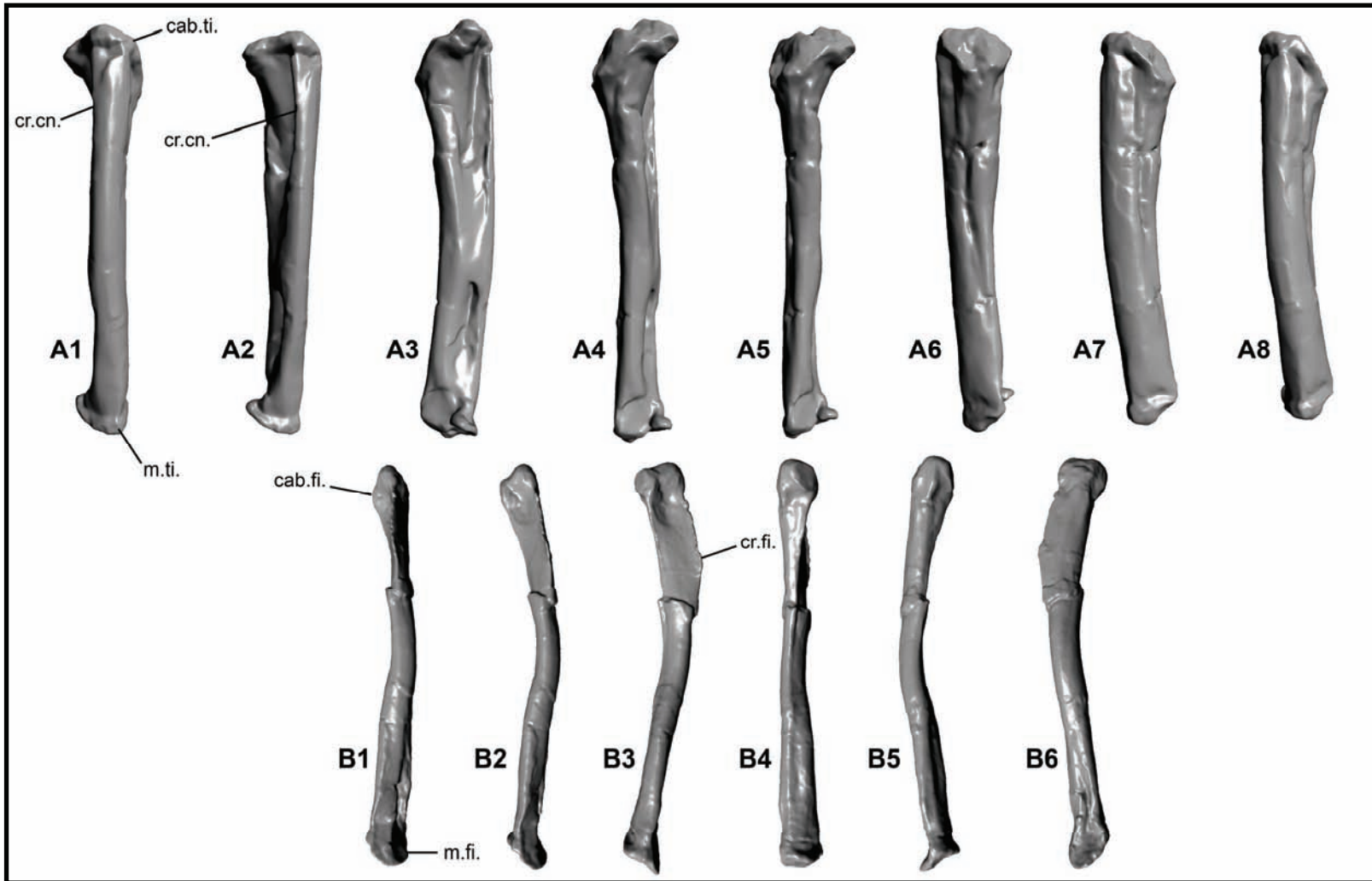



FIGURA 37. Tíbia e fíbula direitas de *Trucidocynodon riograndensis*. As imagens são renderizações do modelo digital em 3D. A1–A8, tíbia; rotação em torno de um eixo vertical em sentido anti-horário, partindo de uma norma anterior (A1). B1–B6, fíbula; mesma rotação que A. Abreviaturas na LISTA DE ABREVIATURAS (ANEXO 1). O comprimento total em A1 é de cerca de 12 cm. 

4.2. ANATOMIA MUSCULAR INFERIDA

Segundo Elftman (1929), a morfologia dos músculos é definida por três fatores primários. O primeiro deles reside na localização de seus sítios de origem e inserção, os quais, de maneira geral, estão dispostos visando a maior vantagem mecânica possível. O segundo fator, menos importante aqui e de difícil (ou inalcançável) avaliação em táxons extintos, é a premissa de que o comprimento e o número das fibras musculares devem ser compatíveis com o encurtamento que o músculo contraído sofrerá e com a força que deverá produzir, respectivamente. Por fim, um terceiro aspecto determinante à forma muscular são as relações entre músculos adjacentes, o que impede que cada músculo tenha a morfologia teoricamente ideal se estivesse isolado, devido à interferência dos músculos vizinhos.

Os músculos listados a seguir são apenas aqueles que desempenham alguma função de sustentação corporal ou locomotora, geralmente associados às cinturas e aos membros peitoral e pélvico e, mais raramente, ao esqueleto axial. Nos momentos oportunos, alguns músculos adicionais serão apresentados, juntamente com suas respectivas áreas de origem e inserção. A listagem destes músculos, especialmente no que se refere à condição presente nos cinodontes não-mamaliaformes, é baseada principalmente no trabalho de Gregory & Camp (1918), onde foi detalhada a musculatura inferida para *Cynognathus*. Aqui, optou-se pela nomenclatura adotada para os mamíferos [seguindo, sempre que possível, a *Nomina Anatomica Veterinaria*; ver Getty (1986) e Schaller (1992)]. Os músculos serão referidos ao longo do texto através de seus nomes em latim, nos quais se baseiam as abreviaturas que aparecem nas legendas das figuras. No primeiro momento em que os músculos forem apresentados, serão fornecidos também seus nomes vernaculares, em português. Uma lista com as abreviaturas dos nomes dos músculos é apresentada na LISTA DE ABREVIATURAS (ANEXO 1).

Junto com o nome do músculo, são apresentados seus sítios de origem (ponto mais proximal; ver discussão abaixo) (“OR”) e inserção (ponto mais distal; ver discussão abaixo) (“IN”). Dângelo & Fattini (1998) optaram por chamar de origem a porção do músculo fixa ao osso que não sofre deslocamento e de inserção a porção que se prende ao osso que se desloca; como decorrência desta definição, o ponto que é a origem em um movimento poderá ser considerado a inserção em movimentos onde o osso móvel seja outro. A adoção de tal critério poderia levar a ambigüidades e a erros de interpretação durante a leitura do texto, além de tornar necessária, a todo o momento, a apresentação de explicações adicionais. Assim, segue-se aqui a definição de Elftman (1929), onde o ponto (ou pontos) de fixação proximal é considerado a origem do músculo e o ponto (ou pontos) de fixação distal, sua inserção.

Serão apresentados somente os músculos cuja principal função é locomotora, ou seja, aqueles com origem ou inserção nas cinturas peitoral e pélvica e/ou nos respectivos membros. A função primária do músculo é apresentada ao final de sua descrição. Devido ao fato de a cauda de *Trucidocynodon* ter sido longa e delgada e, assim, provavelmente, não ter contribuído significativamente à locomoção, diferentemente do que acontece em animais com cauda mais robusta e locomoção baseada em ondulação lateral do corpo, a musculatura associada a esta parte do corpo não será apresentada.

4.2.1. MÚSCULOS ASSOCIADOS À CINTURA E AO MEMBRO PEITORAL

As áreas de origem e inserção da musculatura associada à cintura e ao membro peitoral são apresentadas nas FIGURAS 38–40. As informações abaixo apresentadas foram compiladas de Abdala, V. *et al.* (2006), Carrier *et al.* (2006), Getty (1986), Gregory & Camp (1918), Haines (1939, 1950), Howell (1937a, 1937b), Jenkins (1971b), Jenkins & Weijs (1979), Landsmeer (1979), McEvoy (1982), Morato (2006), Reed (1951), Romer (1922, 1956), Schaller (1992), Sun & Li (1985), Taylor (1978) e Williams *et al.* (2007).

M. trapezius, m. trapézio (mtr). OR: parietal, ligamento nugal, espinho neural das vértebras do tronco e superfície dorsal das costelas mais anteriores. IN: margem anterior da escápula, perto do acrômio, no acrômio e na clavícula. Eleva e avança o ombro (FIGURA 38).

M. omotransversarius (ou *m. omotrachelius*), m. omotransversal (motr). OR: processo transversal do atlas. IN: porção dorsal da margem cranial da escápula. Quando o pescoço está fixo, puxa o ombro cranialmente (FIGURA 38).

M. latissimus dorsi, m. grande dorsal (mld). OR: fáscia toracolombar e duas ou três últimas costelas torácicas. IN: tuberosidade maior do úmero perto do *m. teres major*. Flexiona a articulação do ombro (FIGURA 39).

M. rhomboideus, m. rombóide (mrh). OR: ligamento sobre o espinho neural das vértebras cervicais. IN: ângulo dorsal (vertebral) anterior da escápula. Eleva o ombro e o leva cranialmente em direção ao tronco (FIGURA 38).

M. pectoralis superficialis, m. peitoral superficial (mps). OR: linha mediana da interclavícula (estendendo-se até o esterno). IN: na porção mais distal da crista deltopeitoral do úmero. Aduz o membro peitoral (FIGURA 39).

M. pectoralis profundus, m. peitoral profundo (mpp). OR: linha mediana do esterno. IN: tuberosidade menor do úmero, com uma porção passando sobre o *m. biceps brachii* (ver adiante) até a tuberosidade maior e algumas fibras caudais mais distalmente no úmero. Aduz o

membro peitoral, puxando o tronco cranialmente quando o membro está avançado e tocando o substrato ou estendendo o ombro quando o membro está livre (FIGURA 39).

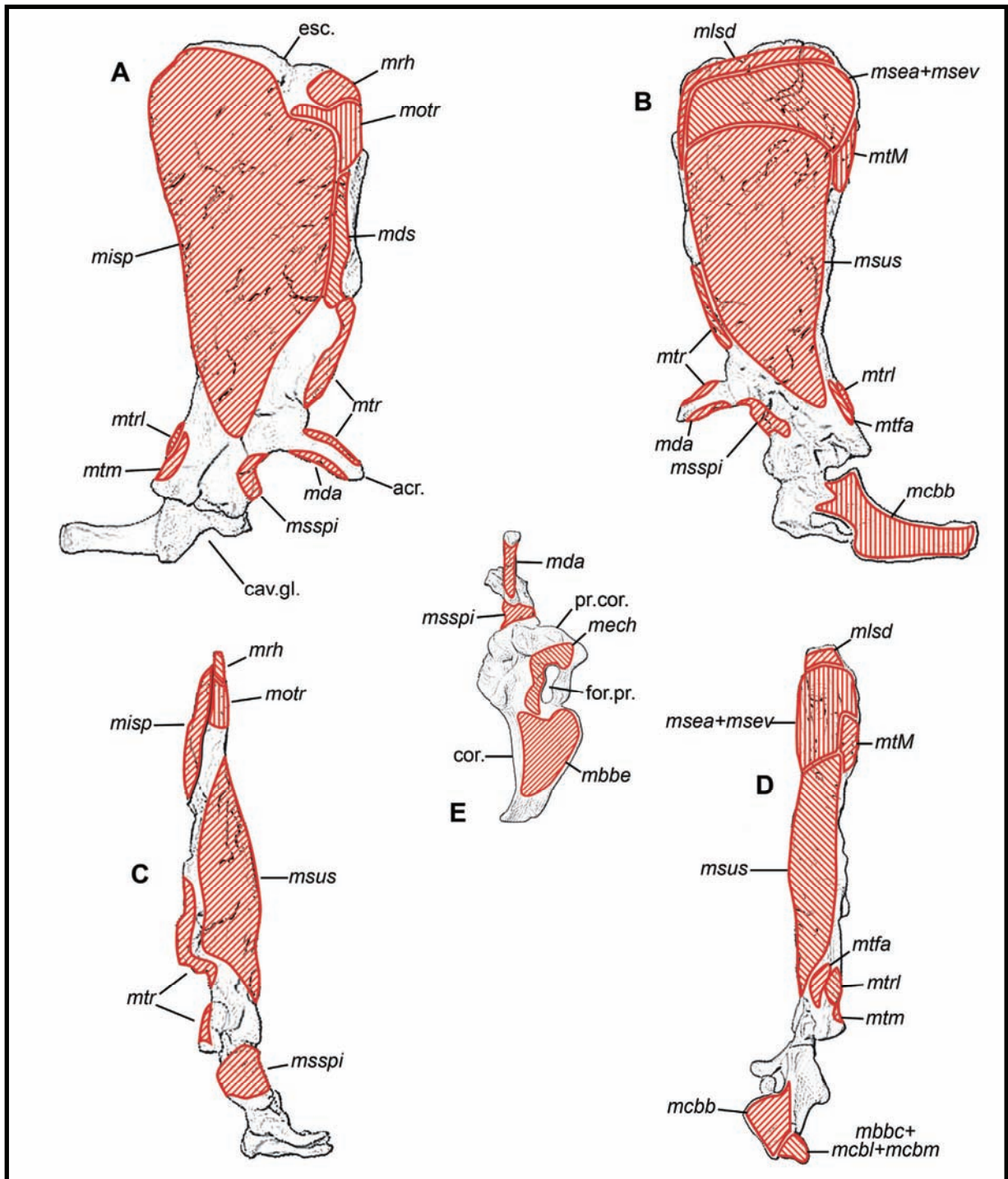


FIGURA 38. Áreas de origem e inserção muscular no escapulocoracóide de *Trucidocynodon riograndensis*. Escapulocoracóide direito em normas lateral (A), medial (B), anterior (C), posterior (D) e ventral (E). Abreviaturas na LISTA DE ABREVIATURAS (ANEXO 1).

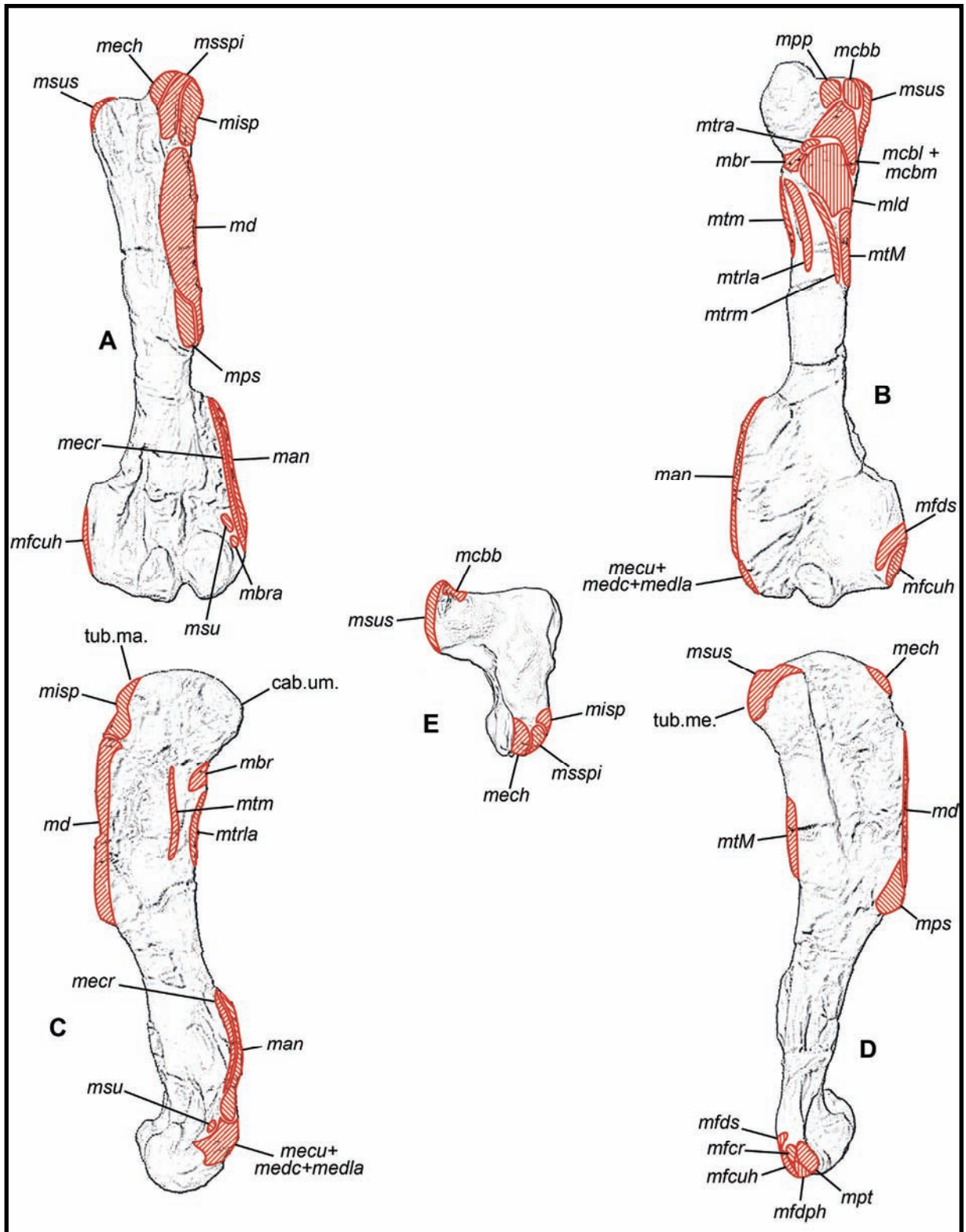


FIGURA 39. Áreas de origem e inserção muscular no úmero de *Trucidocynodon riograndensis*. Úmero esquerdo em normas anterior (A), posterior (B), lateral (C), medial (D) e proximal (E). Abreviaturas na LISTA DE ABREVIATURAS (ANEXO 1).

M. serratus ventralis, m. serrátil ventral (msev). OR: processo transverso das cinco últimas vértebras cervicais e porção média das primeiras costelas do tronco. IN: face serrátil da escápula (quinto dorsal da superfície medial da escápula), abaixo da inserção do *m. levator scapulae dorsalis* e dorsal ao *m. subscapularis*. Age como um tirante para o corpo quando o membro está fixo no substrato [participa do mecanismo de “tipóia muscular” (e.g. Carrier *et al.*, 2006; English, 1978)] (FIGURA 38).

M. serratus anterior, m. serrátil anterior (msea). OR: última costela cervical até mais ou menos a décima costela truncal. IN: face serrátil da escápula, junto com o *m. serratus ventralis*, abaixo da inserção do *m. levator scapulae dorsalis* e dorsal ao *m. subscapularis*. Age no suporte do membro peitoral (na “tipóia muscular”) e também na função respiratória (movendo as costelas) (FIGURA 38).

M. levator scapulae dorsalis, m. elevador dorsal da escápula (mlsd). OR: processo transverso das vértebras cervicais. IN: margem dorsal da superfície interna da escápula e parte de sua margem anterior. Mesma função dos *mm. serratus ventralis* e *anterior* (FIGURA 38).

M. deltoideus, m. deltóide (md). OR: dois quintos anteriores da margem externa da borda vertebral da escápula, passando para a superfície externa (*pars scapularis*, mds), margem posteroventral do acrômio (*pars acromialis*, mda) e clavícula (*pars clavicularis*, mdc). IN: crista deltopeitoral do úmero. Flexiona a articulação do ombro (FIGURAS 38–39).

M. teres minor, m. redondo menor (mtm). OR: possivelmente de uma depressão na superfície posterior da escápula, perto da tuberosidade para o tendão da cabeça longa do *m. triceps brachii*. IN: crista na face lateral da crista deltopeitoral, lateralmente à inserção do *m. brachialis* e da cabeça lateral do *m. triceps brachii*. Flexiona a articulação do ombro (FIGURAS 38–39).

M. teres major, m. redondo maior (mtM). OR: quarto dorsal da parte interna da borda axilar da escápula. IN: superfície dorso-posterior do úmero, sobre uma crista medial à inserção do *m. latissimus dorsi* e da cabeça medial do *m. triceps brachii*. Flexiona a articulação do ombro (FIGURAS 38–39).

M. subscapularis, m. subescapular (msus). OR: grande parte da superfície medial da escápula, abaixo da inserção dos *mm. serrati anterior* e *ventralis*. IN: tuberosidade menor. Age essencialmente como um ligamento colateral da articulação do ombro (FIGURAS 38–39).

M. coracobrachialis, m. coracobraquial (mcb). OR: extremidade distal (caudal) da placa coracoidal (*mm. coracobrachiales longus*, mcbl, e *medius*, mcbm) e superfície interna dorsal do coracóide e superfície adjacente da escápula (*m. coracobrachialis brevis*, mcbb).

IN: face posterior do úmero, medialmente à cabeça umeral (mcbl e mcbm) e na tuberosidade menor (mcbb). Aduz o membro e atua na fase final de extensão do ombro (FIGURAS 38–39).

M. infraspinatus, m. infra-espinhal (misp). OR: fossa infraespinhosa da escápula. IN: tuberosidade maior do úmero. Age essencialmente como um ligamento colateral da articulação do ombro (FIGURAS 38–39).

M. supraspinatus, m. supra-espinhal (msspi). OR: fossa rugosa, medioventralmente ao acrômio. IN: tuberosidade maior do úmero. Estende a articulação do ombro (FIGURAS 38–39).

M. epicoracohumeralis, m. epicoracoumeral (mech)⁷: superfície ventral do coracóide e pré-coracóide, ao redor do forame pré-coracóide. IN: tuberosidade maior do úmero. Estende a articulação do ombro (FIGURAS 38–39).

M. biceps brachii, m. bíceps braquial (mbb). OR: porção posteromedial da superfície ventral da placa coracoidal (parcialmente no pré-coracóide) (*caput epicoracoidalis*, cabeça epicoracoidal, mbbe) e margem externa da extremidade distal do coracóide (*caput coracoidalis*, cabeça coracoidal, mbbc). IN: dois tendões nas tuberosidades ulnar e radial. Estende a articulação do ombro e flexiona o cotovelo (FIGURAS 38 e 40).

M. brachialis, m. braquial (mbr). OR: face caudal do úmero, distal à cabeça umeral. IN: junto com o *m. biceps brachii* na tuberosidade do rádio, ocupando o sulco do músculo braquial (canal bicipital). Flexiona o cotovelo (FIGURAS 39–40).

M. triceps brachii, m. tríceps do braço (mtri). OR: tuberosidade na borda caudal da escápula, logo acima da cavidade glenóide (*caput longum*, cabeça longa, mtrl), crista na face caudal do úmero, laterodistalmente à inserção do *m. latissimus dorsi* (*caput mediale*, cabeça medial, mtrm), face laterocaudal do úmero, entre a inserção do *m. teres minor* e a origem da cabeça medial do *m. triceps brachii* (*caput laterale*, cabeça lateral, mtrla) e distalmente à cabeça do úmero (*caput accessorium*, cabeça acessória, mtra). IN: processo olécrano da ulna. Estende a articulação do cotovelo e, em menor extensão, flexiona o ombro (FIGURAS 38–40).

M. anconeus, m. ancônio (man). OR: crista ectepicondilar e ectepicôndilo umeral. IN: ao longo da superfície lateral da extremidade proximal da ulna. Estende o cotovelo (FIGURAS 39–40).

⁷ O nome deste músculo e de parte do músculo seguinte que contêm o prefixo “epicoraco” fazem referência ao osso nomeado “epicoracóide”. A homologia deste elemento em tetrápodos mais primitivos com os elementos coracoidais dos sinápsidos é confusa (ver Vickaryous & Hall, 2006) e aqui, embora o prefixo seja mantido, as áreas que se referiam ao “epicoracóide” são transferidas para o pré-coracóide do cinodonte analisado.

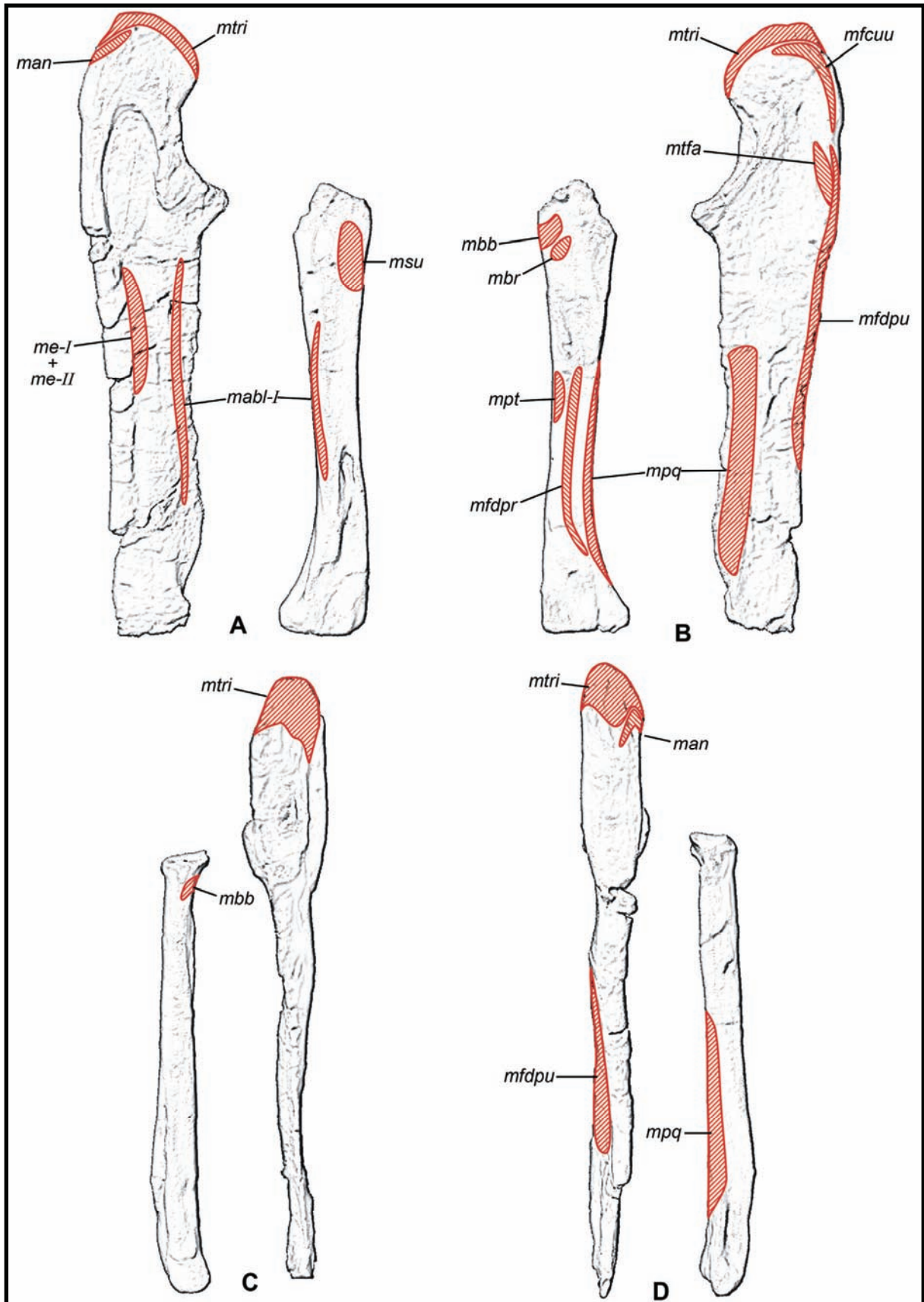


FIGURA 40. Áreas de origem e inserção muscular no rádio e na ulna de *Trucidocynodon riograndensis*. Rádio e ulna direitos em normas lateral (A), medial (B), anterior (C) e posterior (D). Abreviaturas na LISTA DE ABREVIATURAS (ANEXO 1).

M. tensor fasciae antebrachii, m. tensor da fásia do antebraço (mtfa). OR: ao longo da superfície médio-caudal da cabeça longa do *m. triceps brachii*, na escápula. IN: processo olécrano da ulna e fásia antebraquial. Estende o cotovelo (FIGURAS 38 e 40).

M. pronator teres, m. pronador redondo (mpt). OR: entepicôndilo do úmero. IN: borda medial do rádio, proximalmente à sua parte média. Promove a pronação do antebraço (gira o rádio em relação à ulna) (FIGURAS 39–40).

M. flexor carpi radialis, m. flexor radial do carpo (mfcr). OR: no úmero, caudal à inserção do *m. pronator teres*. IN: através de um tendão que se divide e se insere no lado palmar das porções proximais dos metacarpais II–III. Flexiona o carpo e os dígitos. (FIGURA 39).

M. flexor digitorum superficialis, m. flexor superficial dos dígitos (mfds). OR: caudal à inserção do *m. flexor carpi radialis*, como um forte tendão na porção mais caudal do entepicôndilo. IN: o tendão se divide em quatro partes, próximo ao carpo, para os dígitos II–V que se inserem nas extremidades proximais da superfície palmar das falanges médias. Flexiona os dígitos (FIGURA 39).

M. flexor carpi ulnaris, m. flexor ulnar do carpo (mfcu). OR: entepicôndilo umeral (*caput humerale*, cabeça umeral, mfcuh) e extremidade proximal da ulna (*caput ulnare*, cabeça ulnar, mfcuu). IN: pisiforme. Flexiona o carpo (FIGURAS 39–40).

M. flexor digitorum profundus, m. flexor profundo dos dedos (mfdp). OR: entepicôndilo umeral (*caput humerale*, cabeça umeral, mfdph), porção médio-caudal do rádio (*caput radiale*, cabeça radial, mfdpr) e margem caudal da ulna (*caput ulnare*, cabeça ulnar, mfdpu). IN: através de tendões que se unem e chegam à articulação metacarpofalangeal, à porção mais distal da falange proximal e à falange média. Flexiona os dígitos (FIGURAS 39–40).

M. pronator quadratus, m. pronador quadrado (mpq). OR: superfície anterolateral da ulna, voltada para o rádio. IN: fibras correm distal e medialmente, da ulna em direção ao rádio, ocupando o espaço entre estes ossos. Promove a pronação do antebraço (FIGURA 40).

M. supinator, m. supinador (msu). OR: porção distal da crista ectepicondilar do úmero. IN: superfície dorsal do quarto proximal do rádio. Promove a supinação do antebraço (desfaz o movimento de pronação) (FIGURAS 39–40).

M. brachioradialis, m. braquiorradial (mbra). OR: crista ectepicondilar do úmero. IN: sobre o rádio. Promove a supinação do antebraço e flexiona a articulação do cotovelo (FIGURA 39).

M. extensor carpi radialis, m. extensor radial do carpo (mecr). OR: crista ectepicondilar do úmero. IN: bifurca-se em dois tendões que se inserem dorsalmente nos metacarpais II–III. Estende o carpo (FIGURA 39).

M. extensor digitorum communis, m. extensor comum dos dedos (medc). OR: porção distal da crista ectepicondilar do úmero e do ectepicôndilo. IN: distalmente ao carpo, o tendão do músculo se divide em quatro partes, que se inserem no processo extensor da falange distal dos dígitos II–V. Estende os dígitos (FIGURA 39).

M. extensor digitorum lateralis, m. extensor lateral dos dedos (medla). OR: no ectepicôndilo umeral e na tuberosidade lateral do rádio. IN: dois tendões que se unem aos tendões do *m. extensor digitorum communis*, nos metacarpais, falanges proximais e falanges médias dos dígitos III–V. Estende os dígitos (FIGURA 39).

M. extensor carpi ulnaris, m. extensor ulnar do carpo (mecu). OR: ectepicôndilo umeral. IN: no pisiforme e na porção proximal do metacarpal V. Estende o carpo (FIGURA 39).

As linhas de ação dos músculos acima referidos aparecem nas FIGURAS 41–43. As FIGURAS 44 e 45 trazem reconstruções musculares da região cérvico-torácica e do membro peitoral, baseadas em uma condição próxima à observada em um mamífero generalizado.

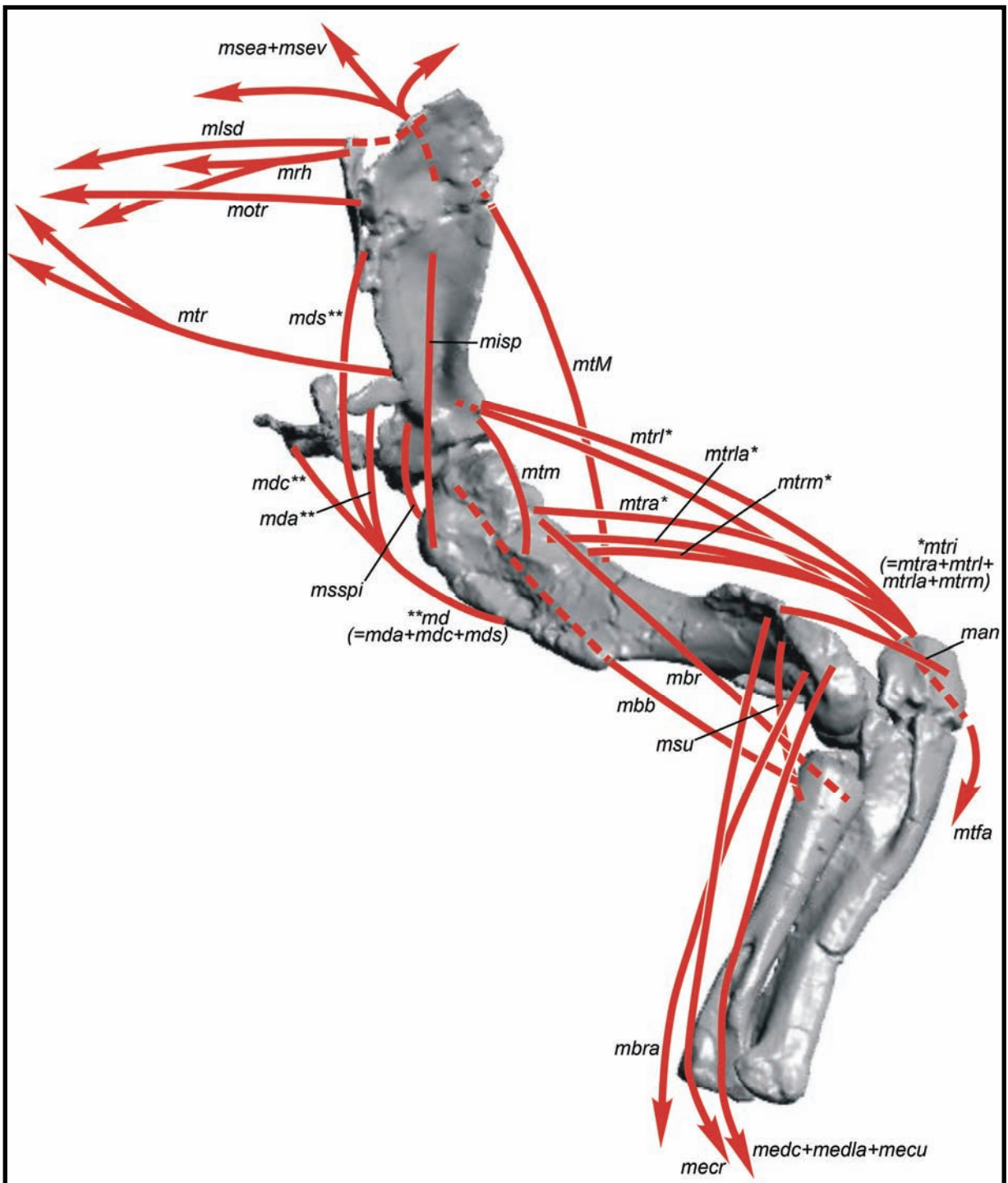


FIGURA 41. Linhas de ação muscular na cintura e no membro peitoral de *Trucidocynodon riograndensis* (parte 1). Membro esquerdo em norma lateral. Linhas tracejadas indicam que o músculo é encoberto pelo osso naquele trecho; as setas indicam que a outra extremidade do músculo se fixa a um elemento não figurado (outro osso ou uma fáschia muscular). As abreviaturas marcadas com asterisco são partes de um músculo (explicação na própria figura). Abreviaturas na LISTA DE ABREVIATURAS (ANEXO 1).

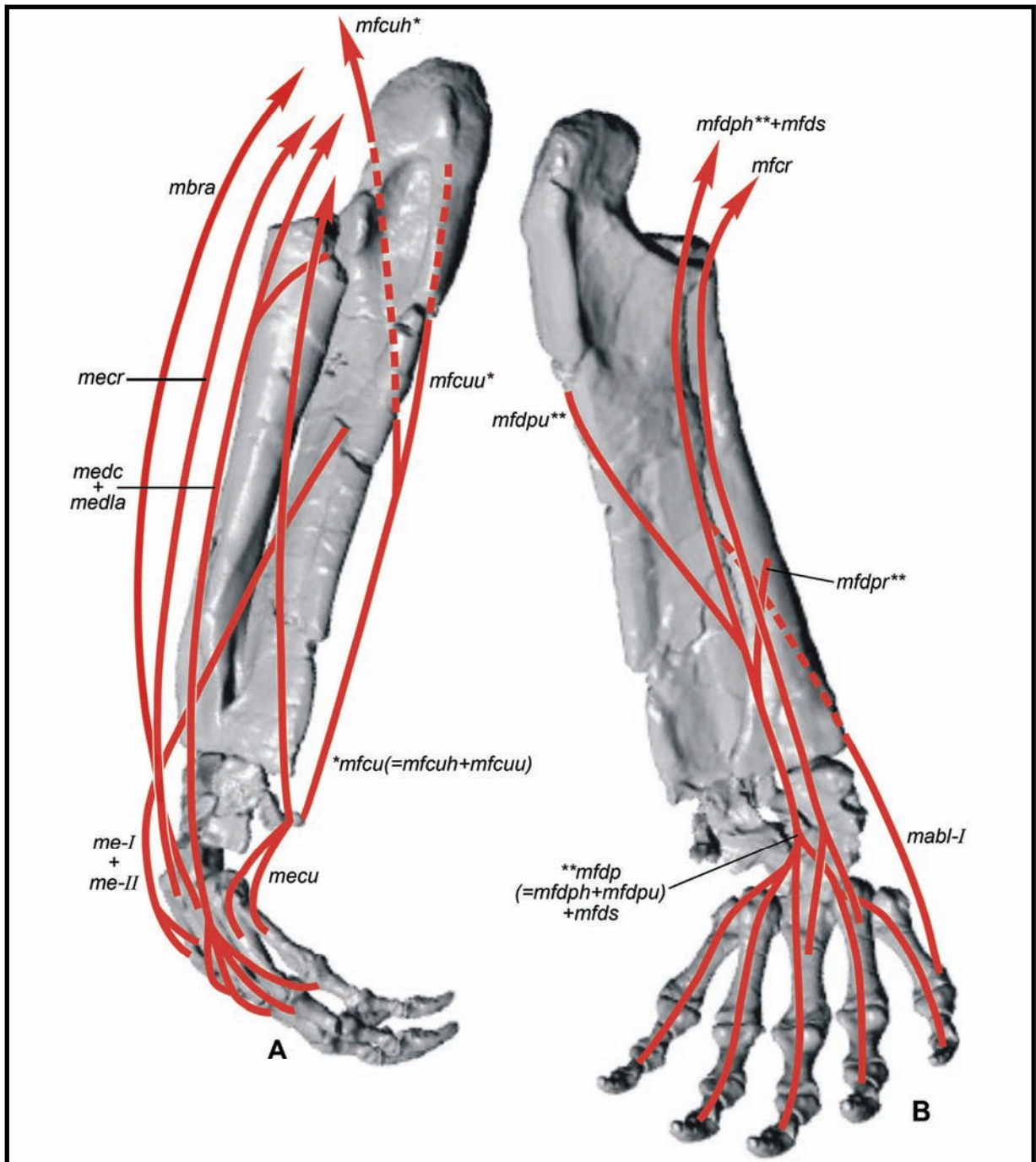


FIGURA 43. Linhas de ação muscular no antebraço e na mão de *Trucidocynodon riograndensis*. Membro esquerdo em norma lateral e levemente posterior (A) e medial e palmar (B). Linhas tracejadas indicam que o músculo é encoberto pelo osso naquele trecho; as setas indicam que a outra extremidade do músculo se fixa a um elemento não figurado (outro osso ou uma fásia muscular). As abreviaturas marcadas com asterisco são partes de um músculo (explicação na própria figura). Abreviaturas na LISTA DE ABREVIATURAS (ANEXO 1).

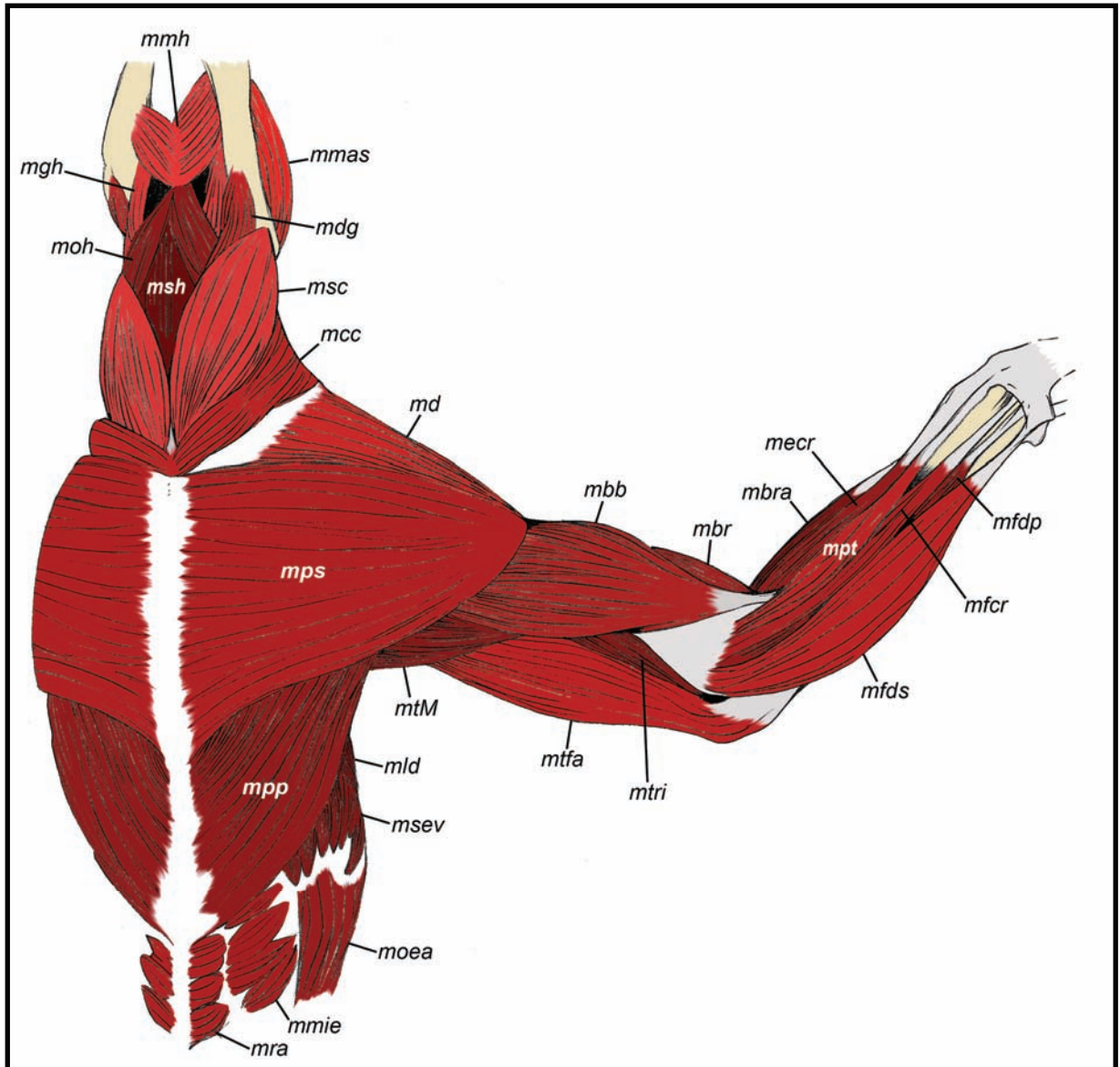


FIGURA 45. Reconstrução muscular do membro peitoral e áreas adjacentes de *Trucidocynodon riograndensis* (parte 2). Observado ventral (tronco) e medialmente (membro). A maior parte da musculatura cutânea superficial e dos músculos do lado direito do corpo não foram representados. Músculos não referidos no texto não têm função locomotora significativa. Abreviaturas na LISTA DE ABREVIATURAS (ANEXO 1).

4.2.2. MÚSCULOS ASSOCIADOS À CINTURA E AO MEMBRO PÉLVICO

As FIGURAS 46–48 apresentam as áreas de origem e de inserção da musculatura associada à cintura e ao membro pélvico. As informações abaixo apresentadas foram tomadas, principalmente, de Gambaryan & Averianov (2001), Getty (1986), Gregory & Camp (1918), Jenkins (1971*b*), Kemp (1980*a*), Landsmeer (1979), Lewis (1963), McEvoy (1982), Morato (2006), Oliveira & Schultz (2006), Payne *et al.* (2005), Reed (1951), Romer (1922, 1956) e Schaller (1992).

M. iliopsoas, m. iliopsoas (mip). OR: margem anterior do ílio, acima do acetábulo, invadindo medialmente o púbis, e algumas vértebras da região. IN: trocanter menor do fêmur. Flexiona a articulação do quadril e gira o membro lateralmente (FIGURAS 46–47).

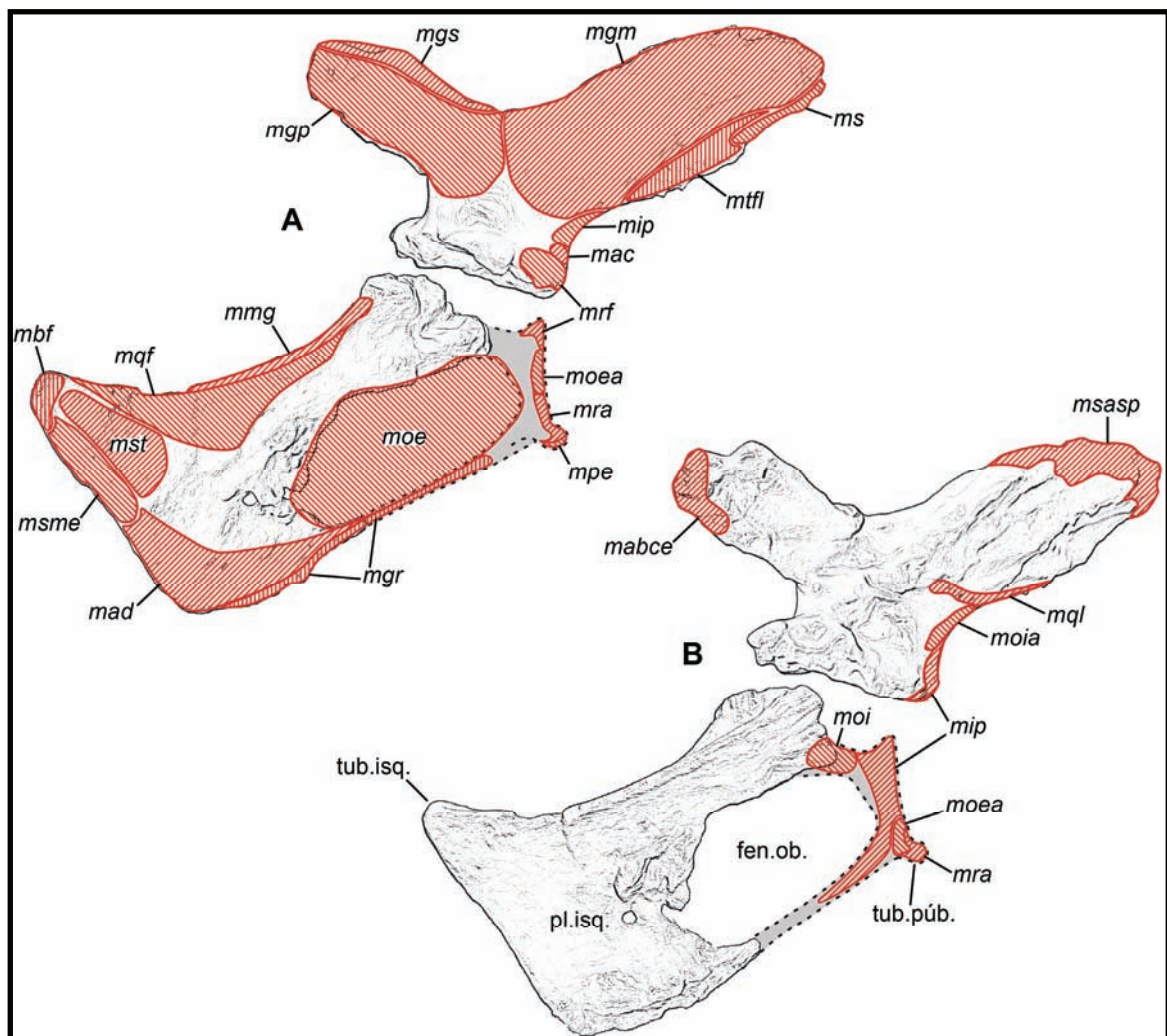


FIGURA 46 Áreas de origem e inserção muscular na cintura pélvica de *Trucidocynodon riograndensis*. Ramo direito da cintura, com o púbis e parte do ísquio reconstruídos (área sombreada em cinza), em normas lateral (A) e medial (B). Abreviaturas na LISTA DE ABREVIATURAS (ANEXO 1).

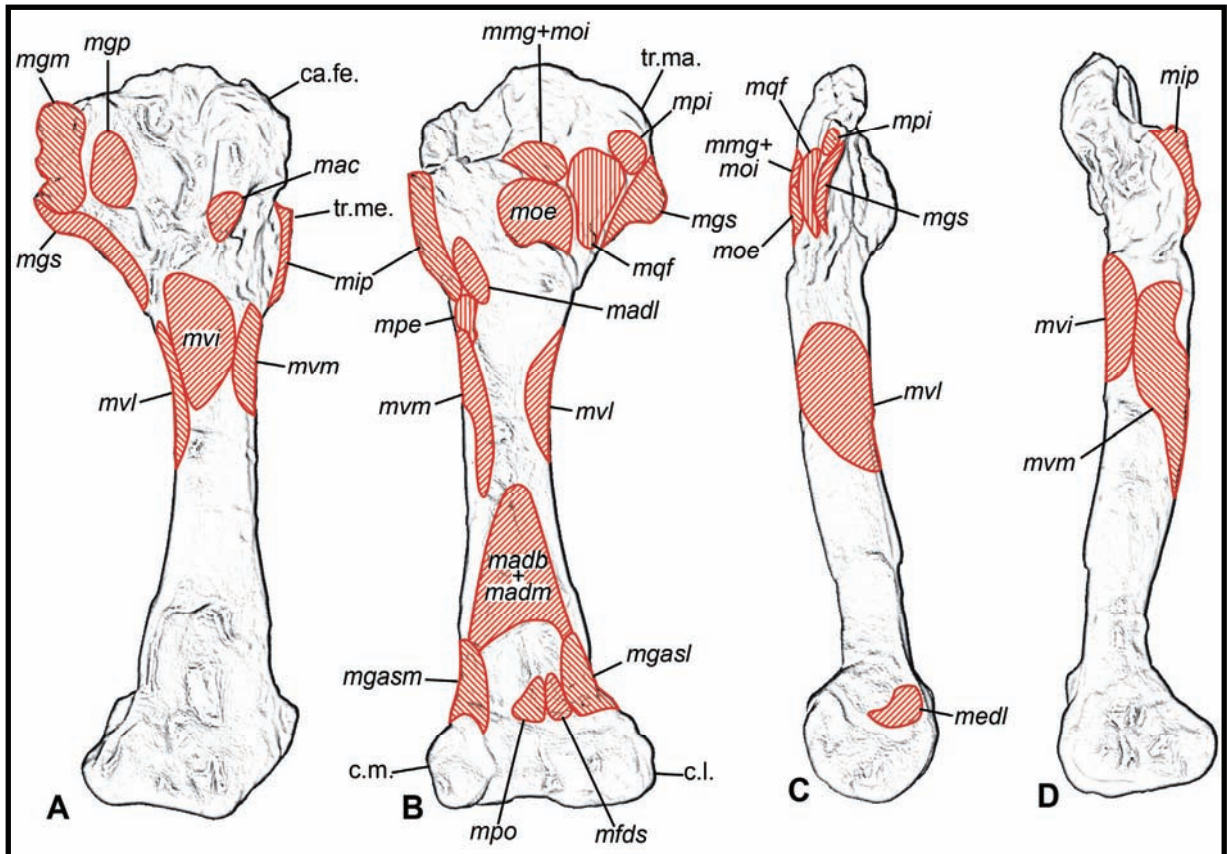


FIGURA 47. Áreas de origem e inserção muscular no fêmur de *Trucidocynodon riograndensis*. Fêmur direito em normas anterior (A), posterior (B), lateral (C) e medial (D). Abreviaturas na LISTA DE ABREVIATURAS (ANEXO 1).

M. pectineus, m. pectíneo (mpe). OR: tubérculo púbico. IN: face caudal do fêmur, distalmente ao trocanter menor. Aduz a coxa e gira o membro lateralmente (FIGURAS 46–47).

M. quadriceps femoris, m. quadríceps da coxa (mqfe). OR: quatro porções, do tubérculo púbico (*m. rectus femoris*, m. reto do fêmur, mrf) e das superfícies medial (*vastus medialis*, vasto medial, mvm), anterior (*vastus intermedius*, vasto intermédio, mvi) e lateral do fêmur (*vastus lateralis*, vasto lateral, mvl). IN: um único tendão (que pode envolver a patela) na tuberosidade cranial da tíbia. Estende o joelho e flexiona o quadril (FIGURAS 46–48).

M. articularis coxae, m. articular do quadril (mac). OR: na margem cranial do ílio, acima do acetábulo. IN: superfície cranial do fêmur, distalmente à cabeça femoral. Flexiona a articulação do quadril (FIGURAS 46–47).

M. sartorius, m. sartório (ms). OR: margem anteroventral da porção pré-acetabular do ílio. IN: lado medial da cabeça da tíbia, principalmente na fáscia crural. Flexiona a articulação do quadril, estende o joelho e aduz o membro (FIGURA 46).

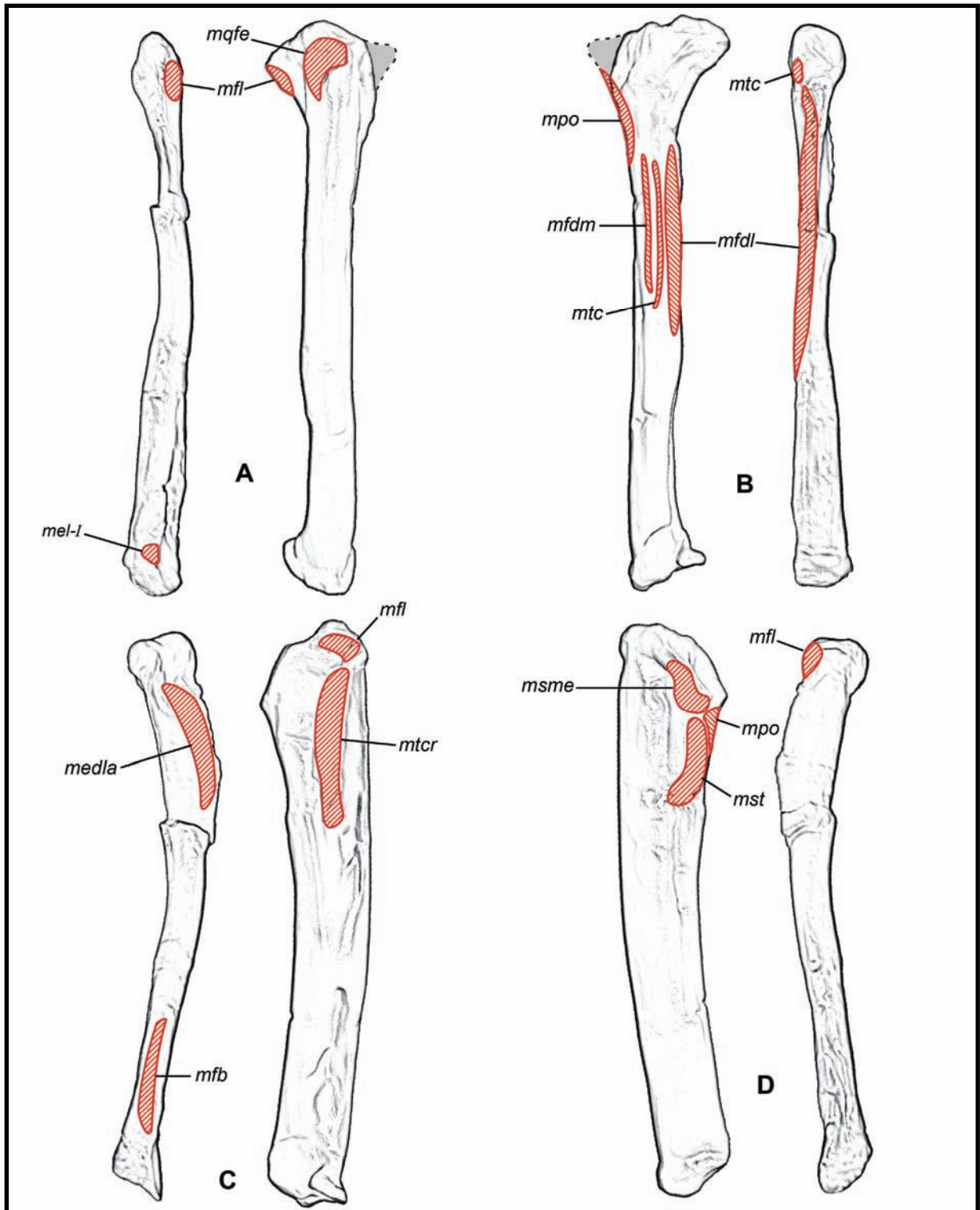


FIGURA 48. Áreas de origem e inserção muscular na tíbia e na fíbula de *Trucidocynodon riograndensis*. Tíbia (com a porção medial da extremidade proximal reconstruída e sombreada em cinza) e fíbula direitas em normas anterior (A), posterior (B), lateral (C) e medial (D). Abreviaturas na LISTA DE ABREVIATURAS (ANEXO 1).

M. biceps femoris, m. bíceps femoral (mbf). OR: tuberosidade isquiática. IN: fásia sobre a fíbula e a tíbia (fásia crural), podendo alcançar o tendão calcaneal comum. Estende o

quadril e flexiona o joelho quando o membro está livre e estende o quadril, o joelho e o tornozelo quando o membro sustenta peso (FIGURA 46).

M. semitendinosus, m. semitendinoso (mst). OR: superfície externa do ísquio, perto da tuberosidade isquiática. IN: superfície lateral da extremidade proximal da tíbia. Estende o quadril e flexiona o joelho quando o membro está livre e estende o quadril, o joelho e o tornozelo quando o membro sustenta peso (FIGURAS 46 e 48).

M. semimembranosus, m. semimembranoso (msme). OR: tuberosidade isquiática. IN: lado medial da cabeça da tíbia, podendo se estender até o *m. gastrocnemius*. Estende o quadril e aduz o membro (FIGURAS 46 e 48).

M. gracilis, m. grácil (mgr). OR: todo comprimento da face ventral da sínfise isquiopúbica. IN: na fáscia crural, no lado medial da tíbia perto da cabeça tibial, podendo enviar uma faixa tendinosa para o tendão calcanear comum. Aduz o membro e pode estender a articulação do quadril e do tornozelo. (FIGURA 46).

M. adductor, m. adutor (mad). OR: porção posteroventral da superfície lateral da placa isquiática. IN: superfície medial (*m. adductor longus*, m. adutor longo, madl, e *m. adductor magnus*, m. grande adutor, madm) e médio-ventral do fêmur, perto do côndilo medial (*m. adductor brevis*, m. adutor curto, madb). Aduz o membro e flexiona o quadril (FIGURAS 46–47).

M. obturatorius externus, m. obturador externo (moe). OR: face ventral da placa puboisquiática, cobrindo ventralmente a fenestra obturadora. IN: fossa intertrocantérica do fêmur. Atua como girador lateral do membro (FIGURAS 46–47).

M. quadratus femoris, m. quadrado femoral (mqf). OR: borda dorsal do ísquio, invadindo a superfície lateral, desde perto do acetábulo até a tuberosidade isquiática. IN: fossa intertrocantérica do fêmur. Gira o fêmur lateroposteriormente (promove a supinação do membro) e abduz o membro e estende a articulação do quadril (FIGURAS 46–47).

Mm. gemelli, mm. gêmeos (mmg). OR: margem dorsal do ísquio. IN: fossa intertrocantérica do fêmur, proximal à inserção do *m. obturatorius externus*. Estende a articulação do quadril (FIGURAS 46–47).

M. obturatorius internus, m. obturador interno (moi). OR: internamente ao acetábulo, perto da sutura puboisquiática. IN: na fossa intertrocantérica do fêmur, junto com os *mm. gemelli*. Promove a supinação do membro (FIGURAS 46–47).

M. tensor fasciae latae, m. tensor da fáscia lata (mtfl). OR: porção anteroventral da superfície lateral da região pré-acetabular do ílio. IN: lâmina muscular em forma de leque que

se fixa na fáscia lata, usualmente na metade da coxa. Tensiona a fáscia lata e, assim, flexiona a articulação do quadril e pode estender o joelho (por sua inserção na patela) (FIGURA 46).

M. gluteus superficialis, m. glúteo superficial (mgs). OR: espinhos das vértebras sacrais posteriores e caudais anteriores e porção mais dorsal da superfície lateral da região pós-acetabular do ílio. IN: na porção distal da margem lateral do trocanter maior, na face dorsal do fêmur e invadindo a face ventral. Estende a articulação do quadril e abduz o membro (FIGURAS 46–47).

M. gluteus medius, m. glúteo médio (mgm). OR: face lateral da porção pré-acetabular do ílio. IN: na face dorsal do fêmur, na porção mais lateral do trocanter maior. Estende a articulação do quadril e abduz o membro (FIGURAS 46–47).

M. gluteus profundus, m. glúteo profundo (mgp). OR: superfície lateral da região pós-acetabular do ílio. IN: na face dorsal do fêmur, sobre o trocanter maior e medialmente à inserção do *m. gluteus medius*. Estende a articulação do quadril e abduz o membro (FIGURAS 46–47).

M. piriformis, m. piriforme (mpi). OR: processo transversal das vértebras sacrais mais posteriores e caudais mais anteriores e ligamento sacrotuberal. IN: face ventral do trocanter maior, proximalmente às inserções dos *mm. gluteus superficialis* e *quadratus femoris*. Estende a articulação do quadril e abduz o membro (FIGURA 47).

M. tibialis cranialis, m. tibial cranial (mtcr). OR: ao longo da superfície lateral proximal da tíbia. IN: através de um tendão na face dorsal do metatarsal I. Flexiona o tornozelo (FIGURA 48).

M. extensor digitorum longus, m. extensor longo dos dedos (medl). OR: fossa extensora do fêmur (depressão na face lateral do côndilo lateral). IN: por meio de quatro tendões, terminando nas falanges distais dos dígitos II–V. Estende o joelho e os dígitos e flexiona o tornozelo (FIGURA 47).

M. fibularis longus, m. fibular longo (mfl). OR: côndilo lateral da tíbia e cabeça da fíbula. IN: passa lateralmente pelo tarso e se insere na superfície plantar das extremidades proximais dos metatarsais. Flexiona o tornozelo e pode promover pronação da perna (FIGURA 48).

M. extensor digitorum lateralis, m. extensor lateral dos dedos (medla). OR: terço proximal da face lateral da fíbula. IN: através de um tendão que se une distalmente ao tendão do *m. extensor digitorum longus* do dígito V. Flexiona o tornozelo e estende e abduz o dígito V (FIGURA 48).

M. fibularis brevis, m. fibular curto (mfb). OR: distal à parte média da face lateral da fíbula. IN: extremidade proximal do metatarsal V. Flexiona a articulação do tornozelo (FIGURA 48).

M. gastrocnemius, m. gastrocnêmio (mgas). OR: dividida em duas porções, na face posterior do fêmur, acima dos côndilos medial (*caput mediale*, cabeça medial, mgasm) e lateral (*caput laterale*, cabeça lateral, mgasl). IN: as duas porções se unem, distalmente, e formam a porção principal do tendão calcaneal comum, que se insere na tuberosidade calcaneal. Flexiona o joelho e estende o tornozelo (FIGURA 47).

M. flexor digitorum superficialis, m. flexor superficial dos dedos (mfd). OR: profundamente à cabeça lateral do gastrocnêmio, na fossa popliteal do fêmur. IN: na tuberosidade calcaneal, através do tendão calcaneal comum, dividindo-se distalmente em tendões para os dígitos II–V. Flexiona o joelho, estende o tornozelo e flexiona os dígitos (FIGURA 47).

M. popliteus, m. poplíteo (mpo). OR: fossa popliteal do fêmur. IN: metade medial do terço proximal da tíbia. Basicamente, flexiona o joelho (FIGURAS 47–48).

Mm. flexores digitorum profundi, mm. flexores profundos dos dígitos (mmfdp). OR: região média da tíbia e da fíbula (*m. flexor digitorum lateralis*, m. flexor lateral dos dígitos, mfdl) e da tíbia (*m. flexor digitorum medialis*, m. flexor medial dos dígitos, mfdm). IN: na face plantar das falanges médias dos dígitos, por tendões separados. Estendem o tornozelo e flexionam os dígitos (FIGURA 48).

M. tibialis caudalis, m. tibial caudal (mtc). OR: face caudal da extremidade proximal da fíbula e face caudal da porção média da tíbia. IN: tendão terminando nos ligamentos mediais do tarso. Estende o tornozelo (FIGURA 48).

Tendo calcaneus communis, tendão calcaneal comum (tcc). Consiste na confluência dos tendões dos *mm. gastrocnemius* e *flexor digitorum superficialis* e, em menor extensão, dos *mm. semitendinosus*, *gracilis* e *biceps femoris*.

As linhas de ação dos músculos desta região aparecem nas FIGURAS 49–51. A FIGURA 52 traz uma reconstrução muscular da região “lombar” (parte posterior do tronco), do membro pélvico e da base da cauda, baseada na anatomia de um mamífero generalizado.

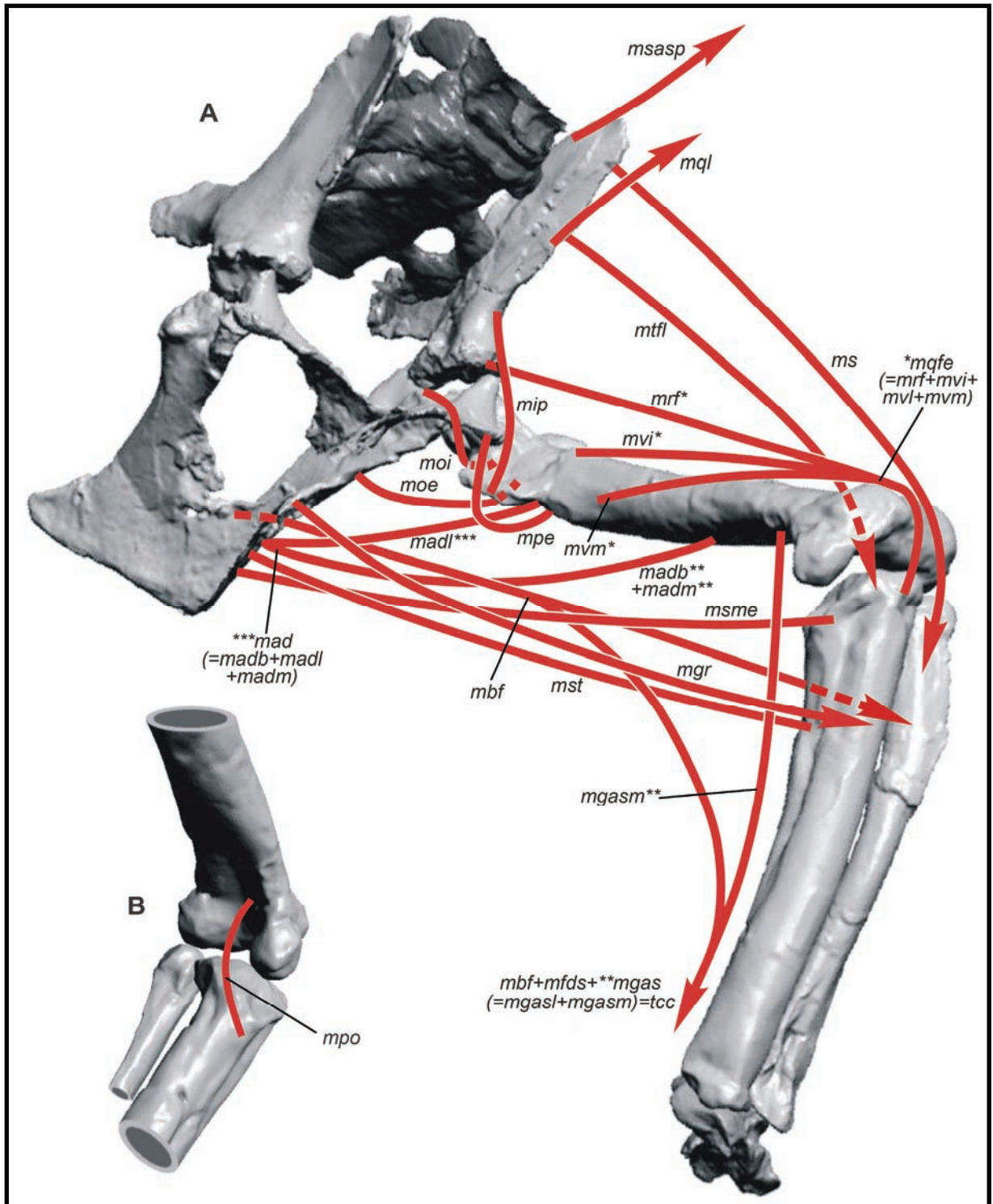


FIGURA 50. Linhas de ação muscular na cintura e no membro pélvico de *Trucidocynodon riograndensis* (parte 2). Membro esquerdo em norma médio-ventral (A) e detalhe da região do joelho em norma posteromedial (B). Linhas tracejadas indicam que o músculo é encoberto pelo osso naquele trecho; as setas indicam que a outra extremidade do músculo se fixa a um elemento não figurado (outro osso ou uma fásia muscular). As abreviaturas marcadas com asterisco são partes de um músculo (explicação na própria figura). Abreviaturas na LISTA DE ABREVIATURAS (ANEXO 1).

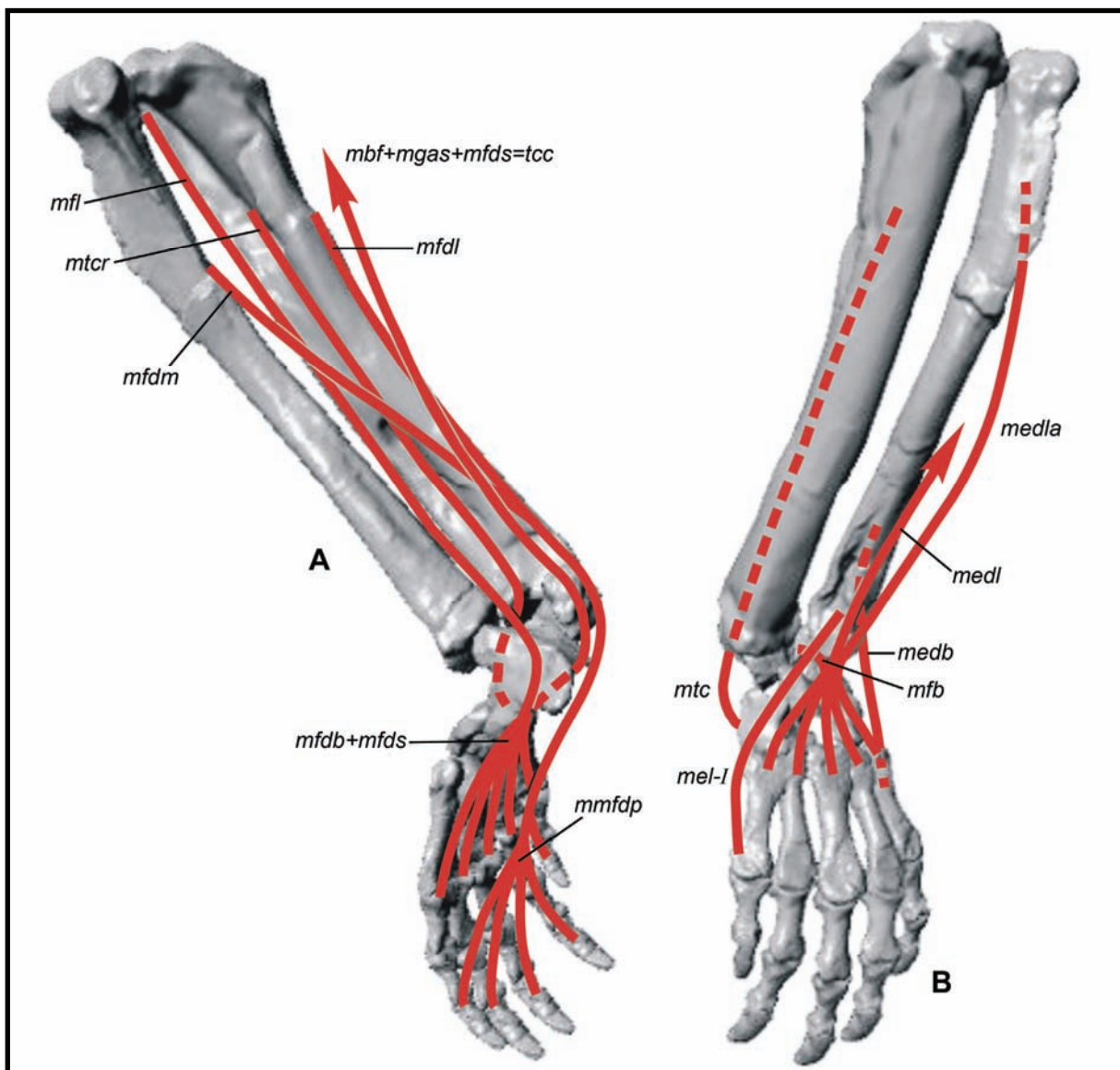


FIGURA 51. Linhas de ação muscular na perna e no pé de *Trucidocynodon riograndensis*. Membro esquerdo em normas lateroposterior (A) e anteromedial (B). Linhas tracejadas indicam que o músculo é encoberto pelo osso naquele trecho; as setas indicam que a outra extremidade do músculo se fixa a um elemento não figurado (outro osso ou uma fásia muscular). Abreviaturas na LISTA DE ABREVIATURAS (ANEXO 1).

Além dos trabalhos acima citados, baseados na musculatura dos mamíferos e em alguns aspectos específicos para os cinodontes não-mamaliaformes, referências às homologias entre a musculatura mamaliana e dos demais tetrápodos, para as cinturas e os membros peitoral e pélvico, podem ser encontradas em Abdala, V. *et al.* (2008), Ashley-Ross (1992), Carrano & Hutchinson (2002), Cracraft (1971), Darevsky & Salomatina (1989), Goslow *et al.* (1989), Gregory & Camp (1918), Haines (1939, 1950), Holmes (1977), Hutchinson & Gatesy (2000), Hutchinson *et al.* (2005), Jenkins (1993), Jenkins & Goslow (1983), Kischlat (2003), McKittrick (1991), Romer (1922, 1923a, 1923b, 1956), Smith *et al.* (2006), Walthall & Ashley-Ross (2006) e Zaaf *et al.* (1999), dentre outras.

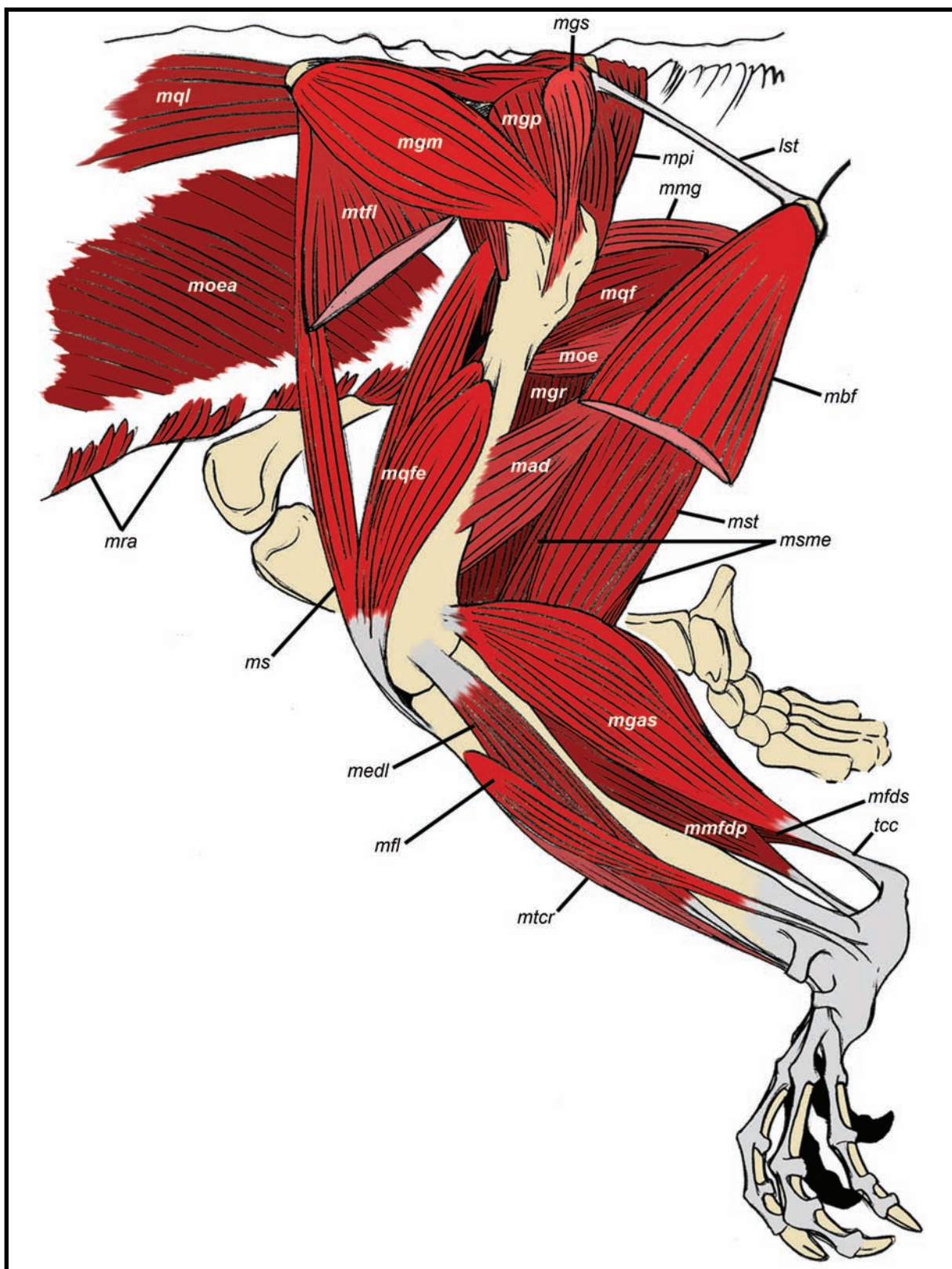


FIGURA 52. Reconstrução muscular do membro pélvico e áreas adjacentes de *Trucidocynodon riograndensis*. Observado a partir do lado esquerdo do corpo. A maior parte da musculatura cutânea superficial e os músculos do lado direito do corpo não foram representados. Músculos não referidos no texto não têm função locomotora significativa. Os músculos *mbf* e *mtfi* estão seccionados. Abreviaturas na LISTA DE ABREVIATURAS (ANEXO 1).

4.3. MECÂNICA POSTURAL E LOCOMOTORA

4.3.1. FUNCIONAMENTO DAS ARTICULAÇÕES DAS CINTURAS E MEMBROS: LIBERDADE DE MOVIMENTO E RESTRIÇÕES MUSCULARES

Segundo Blob (2001) e Kemp (1978), um dos maiores problemas em relação ao exame da postura dos tetrápodos extintos é o fato de ele quase sempre requerer a análise funcional das articulações. Isto, na realidade, não seria um problema tão grande se, quase sempre, as superfícies articulares ou outras estruturas que refinam os movimentos articulares não estivessem mal preservadas. Este problema recorrente no registro fóssil gera a necessidade de reconstruir estes detalhes para que a amplitude de movimento das juntas seja avaliada com certa precisão.

Outro fator de interferência ao comportamento postural e locomotor é o padrão de distribuição muscular, normalmente, particular a cada animal. Segundo Elftman (1929), a disposição dos pontos de origem e inserção é fortemente influenciada pela eficiência mecânica requerida do sistema músculo-esquelético. Assim, os músculos são dispostos de maneira a promover movimentos entre as peças ósseas do modo mais eficaz possível; para avaliar isto, é necessário reconhecer, mesmo que superficialmente, algumas propriedades dos músculos, como sua capacidade de contração. Como o enfoque neste trabalho é essencialmente mecânico e passa pela interação entre os sistemas esquelético e muscular, o aspecto mais relevante da contração muscular é a alteração no comprimento dos músculos, o que promove, efetivamente, os movimentos durante a locomoção. Assim, antes de se estabelecer a amplitude de movimento de cada articulação em particular, algumas breves considerações sobre o funcionamento muscular serão apresentadas.

Schmidt-Nielsen (2002) dividiu as contrações musculares em dois tipos básicos: contrações isométricas e contrações isotônicas (embora tenha reconhecido que em um organismo vivo seja difícil observar as “formas puras” de ambos os tipos). O primeiro caso se refere àquelas contrações onde o comprimento do músculo não varia, logo, não são produzidos momentos de rotação nas articulações, enquanto que o segundo tipo, as contrações isotônicas, é caracterizado por alterações no comprimento do músculo e, conseqüentemente, a produção de movimentos entre os ossos. Durante uma contração isotônica, assume-se que o comprimento do músculo pode ser reduzido até cerca de um terço de seu comprimento em estado de relaxamento, segundo Dângelo & Fattini (1998) e Schmidt-Nielsen (2002), embora

alguns autores (*e.g.* Elftman, 1929) tenham dito que o comprimento do músculo contraído pode chegar a até um sexto daquele do músculo relaxado.

Aqui, assume-se que o limite de contração do músculo seja de um terço de seu comprimento quando em estado relaxado; este é um parâmetro importante, pois define quando um músculo deixa de ser eficiente, ou seja, quando atingir sua contração máxima. Neste momento, o movimento cessa a não ser que seja assumido por um músculo diferente, cuja posição permita uma atuação efetiva sobre a articulação.

Outra consideração importante a ser feita é uma distinção mecânica básica entre os músculos quanto à “qualidade” do movimento produzido durante sua contração; de maneira muito simplificada, os músculos podem estar adaptados a produzir “movimentos potentes” ou “movimentos rápidos”. Quanto maior for a relação entre o braço de alavanca (ou braço de momento) onde a força muscular é aplicada e o braço de alavanca oposto (como no caso de o primeiro ser maior que o segundo, por exemplo) mais potente e lento será o movimento produzido; se a situação for a inversa, com uma razão baixa entre estes braços de alavanca (o primeiro sendo muito curto em relação ao segundo, por exemplo), o movimento será menos potente, mas a velocidade desenvolvida será maior (por exemplo, se o olécrano da ulna é longo em relação ao restante do osso, o músculo tríceps, que ali se insere, produzirá um movimento potente e lento, mas se o olécrano for curto em relação ao restante da ulna, o movimento produzido por esse músculo será mais veloz e menos potente) (Elftman, 1929; Hildebrand, 1995). Assim, ao reconstruir a musculatura de um táxon extinto, a proporção entre os braços de alavanca onde a força muscular é aplicada e o braço de alavanca oposto permite inferir se o músculo estava mais adaptado a produzir movimentos potentes ou movimentos velozes, um aspecto que determinaria parte da ecologia do organismo (no caso, aquela que lida com alguns aspectos da interação entre o organismo e o meio onde vive).

Como apresentado nestes poucos parágrafos, vários fatores (a morfologia das superfícies articulares, a interferência dos músculos uns sobre os outros, os limites de contração característicos do tecido muscular e as relações entre os braços de alavanca do sistema analisado) influenciam o grau de liberdade de movimentos em uma articulação qualquer. Isto quer dizer que as restrições impostas pela anatomia óssea e muscular devem ser levadas em consideração quando o objetivo da análise exigir o conhecimento da mecânica articular, já que o ideal teórico pode ser impraticável devido a algum destes fatores apresentados.

4.3.1.1. CINTURA E MEMBRO PEITORAL: INTERCLAVÍCULA-CLAVÍCULA, CLAVÍCULA-ESCAPULOCORACÓIDE, OMBRO E COTOVELO

O contato entre a interclavícula e a clavícula nos cinodontes é feito através de um recesso na face ventral da primeira, por meio de uma união, provavelmente, ligamentosa (tecido fibroso), tendo em vista as estrias presentes na face dorsal da porção clavicular que contactaria a interclavícula. Em alguns cinodontes, como *Procynosuchus* (Broom, 1948; Kemp, 1980b) e *Exaeretodon* (Bonaparte, 1963), a concavidade interclavicular que recebe a clavícula é consideravelmente profunda, uma provável herança dos terápsidos mais ancestrais, como terocefálios e gorgonópsios (Broom, 1930; Romer, 1956), e a articulação interclavícula-clavícula deve ter sido, possivelmente, praticamente imóvel (FIGURA 13A). Por outro lado, em outros cinodontes, como *Chiniquodon* (Abdala, 1996; Romer & Lewis, 1973), *Thrinaxodon* (Jenkins, 1971b) e o próprio *Trucidocynodon*, a superfície interclavicular para a clavícula é mais rasa e a articulação entre estes ossos deve ter sido um pouco mais móvel, devido à elasticidade do material interarticular. Assim, se *Trucidocynodon* apresentasse alguma mobilidade nesta articulação, ela deve ter ocorrido, principalmente, em um plano horizontal, em direção ântero-posterior (crânio-caudal; com os movimentos podendo ser chamados, de certa forma, de protração, para frente, e retração, para trás), permitindo que o conjunto escapulocoracóide-membro peitoral oscilasse para frente e para trás, aumentando levemente o comprimento do passo no membro peitoral (FIGURA 53).

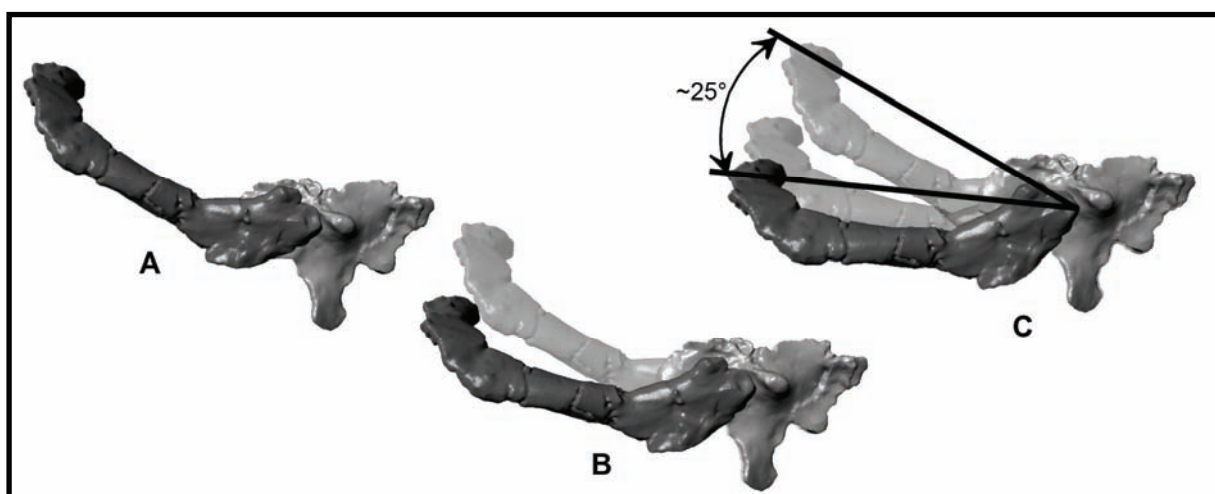


FIGURA 53. Movimentos na articulação clavícula-interclavícula de *Trucidocynodon riograndensis*. Norma ventral, mostrando somente a clavícula direita. Movimento em sentido posterior, aqui chamado “retração”, da posição de A (“protraída”) até a posição em C (“retraída”), com uma fase intermediária (B). O movimento de C para A, logo, é a “protração”. A amplitude de movimento, em C, é apenas aproximada.

A maior parte do movimento entre a clavícula e a interclavícula deve ter sido promovida de maneira passiva, ou seja, ter sido um resultado dos movimentos do conjunto formado pelo escapulocoracóide e pelo membro peitoral, estes sim, gerados pela atividade dos músculos com inserção na cintura e no membro e com origem no tronco e, em menor grau, no pescoço e na cabeça, como o trapézio, o omotransversal, o rombóide, os peitorais e o grande dorsal, entre outros.

Nos cinodontes não-mamaliaformes a articulação entre a clavícula e o escapulocoracóide se dá através de um canal raso na face látero-caudal da extremidade distal da clavícula que recebe o processo acrômio da escápula. Os sinápsidos mais primitivos, entretanto, não possuíam um acrômio bem desenvolvido e a clavícula se articulava de maneira bem mais firme ao escapulocoracóide, ao longo de grande parte da metade inferior de sua margem cranial, como observado nos “pelicossauros”, terocefálios e gorgonópsios (FIGURAS 13A, 14A e 14H) (Broom, 1930; Romer, 1956). Este padrão foi mantido nos cinodontes mais primitivos, como *Procynosuchus*, com a adição de algumas modificações que aumentaram um pouco a mobilidade da articulação, permitindo que o escapulocoracóide sofresse uma leve rotação sobre a clavícula (Kemp, 1980b). Cinodontes progressivamente mais avançados, incluindo *Trucidocynodon*, mostram redução e gracilização em suas clavículas, além de um alongamento do acrômio, indicando uma mobilidade ainda mais significativa nesta articulação (FIGURA 17B) (*e.g.* Jenkins, 1971b, 1974; Jenkins & Parrington, 1976; Romer & Lewis, 1973; Sues & Jenkins, 2006). A condição mais acentuada deste processo se dá em alguns mamíferos onde a clavícula é dramaticamente reduzida ou perdida e a escápula pode oscilar livre e amplamente, contribuindo de maneira importante ao comprimento do passo (*e.g.* English, 1978).

Em de *Trucidocynodon riograndensis*, os movimentos desta região devem ter sido mais complexos do que na articulação anterior, entre a interclavícula e as clavículas, além de promovidos mais ativamente pela musculatura associada, mesmo que não muito significativamente. Devem ter ocorrido movimentos no plano horizontal em direção ântero-posterior (ao redor de um eixo vertical), fazendo com que a face lateral da escápula fosse orientada ora mais lateralmente, ora mais látero-posteriormente (chamados aqui, de “adução horizontal” e “abdução horizontal”, devido ao plano em que ocorrem) (FIGURA 54A). Possivelmente, ocorreram, também, movimentos em um plano parassagital com direção ântero-posterior (em um eixo horizontal), deslocando o eixo longitudinal do escapulocoracóide para frente e para trás (aqui chamados de “protração” e “retração”, respectivamente) (FIGURA 54B). Por fim, deve ter havido um terceiro par de movimentos,

em um plano frontal e com direção lateromedial (também ao redor de um eixo horizontal), fazendo com que o escapulocoracóide adquirisse uma orientação ora totalmente vertical, ora mais inclinada em sentido lateral (aqui tratados por “adução vertical” e “abdução vertical”) (FIGURA 54C). O primeiro e o terceiro pares de movimentos devem ter permitido ajustes finos na postura do membro durante o ciclo locomotor, enquanto que o segundo deve ter contribuído mais significativamente com o aumento do comprimento do passo no membro peitoral, projetando-o para frente.

A articulação do ombro, entre escapulocoracóide e úmero, é, certamente, mais complexa nos cinodontes não-mamaliaformes do que as juntas até então comentadas. Além de a natureza (sinovial) da articulação presumir uma grande mobilidade, a forma das superfícies articulares dos ossos envolvidos também é um indício disto. Enquanto que nos sinápsidos mais primitivos a cavidade glenóide e a cabeça do úmero são complexas, com uma morfologia que deve ter restringido os movimentos umerais ao plano horizontal (FIGURA 13A–C) (*e.g.* Haines, 1952), nos terápsidos, inclusive nos cinodontes, elas se tornam mais simples, com a cavidade glenóide se tornando um amplo entalhe que recebe a cabeça umeral, agora mais arredondada (FIGURAS 13A–C e I–J e 14A–D).

Em *Trucidocynodon riograndensis*, a articulação do ombro mostra estas feições que caracterizam esta mobilidade aumentada. O funcionamento mais provável e aqui apresentado é baseado em um úmero posicionado de maneira semi-aduzida, já que a condição da tuberosidade menor impede que ele seja mais aduzido. A mobilidade desta articulação deve ter envolvido simultaneamente a translação ântero-posterior [isto é, flexão (ou a retração do membro) e extensão (ou protração)], movimentos de adução e abdução e a rotação propriamente dita do úmero ao redor de seu eixo longitudinal.

De maneira resumida, o movimento começaria com a extensão do ombro, a partir de uma condição totalmente flexionada (ou retraída, quando a extremidade distal do úmero aponta para trás), com o úmero traçando um arco em sentido cranial e ventral de modo que seu eixo longitudinal, por fim, ficasse alinhado com o eixo do escapulocoracóide (extensão máxima ou protração máxima). Simultaneamente a esta trajetória em arco, o úmero seria abduzido até cerca da metade do movimento e aduzido na parte final do ciclo, além de ocorrer a já mencionada rotação do úmero, embora menos significativa (FIGURA 55).

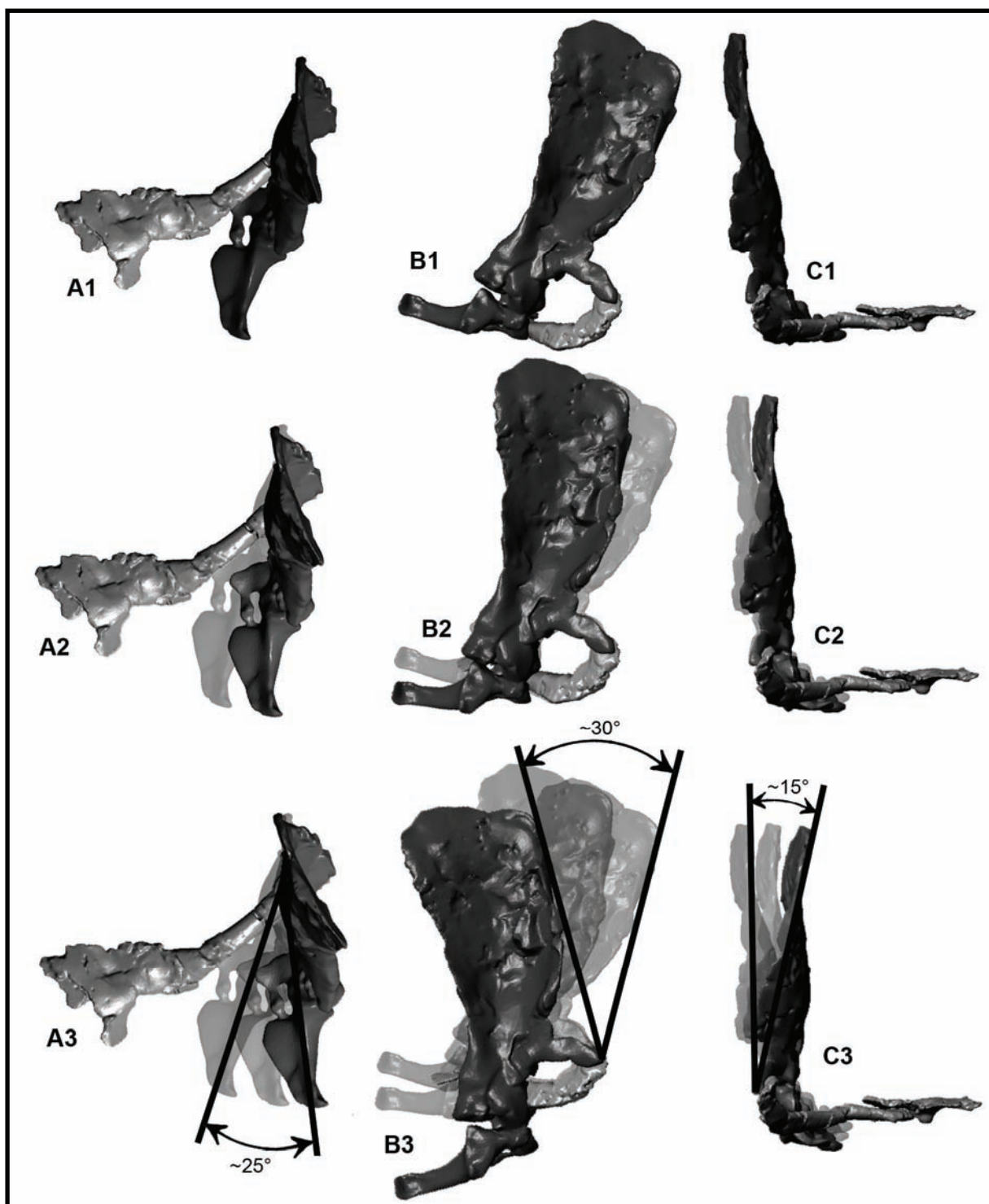


FIGURA 54. Movimentos na articulação escapulocoracóide-clavícula de *Trucidocynodon riograndensis*. Mostradas a interclavícula e a clavícula e o escapulocoracóide direitos. A1–A3, norma dorsal, movimento de “abdução horizontal” (a placa coracoidal se afasta da linha mediana do corpo). B1–B3, norma lateral, movimento de “retração” do escapulocoracóide. C1–C3, norma anterior, movimento de “adução vertical” (a escápula se aproxima da linha mediana do corpo). Os movimentos inversos aparecem no texto. A amplitude dos movimentos é apenas aproximada.

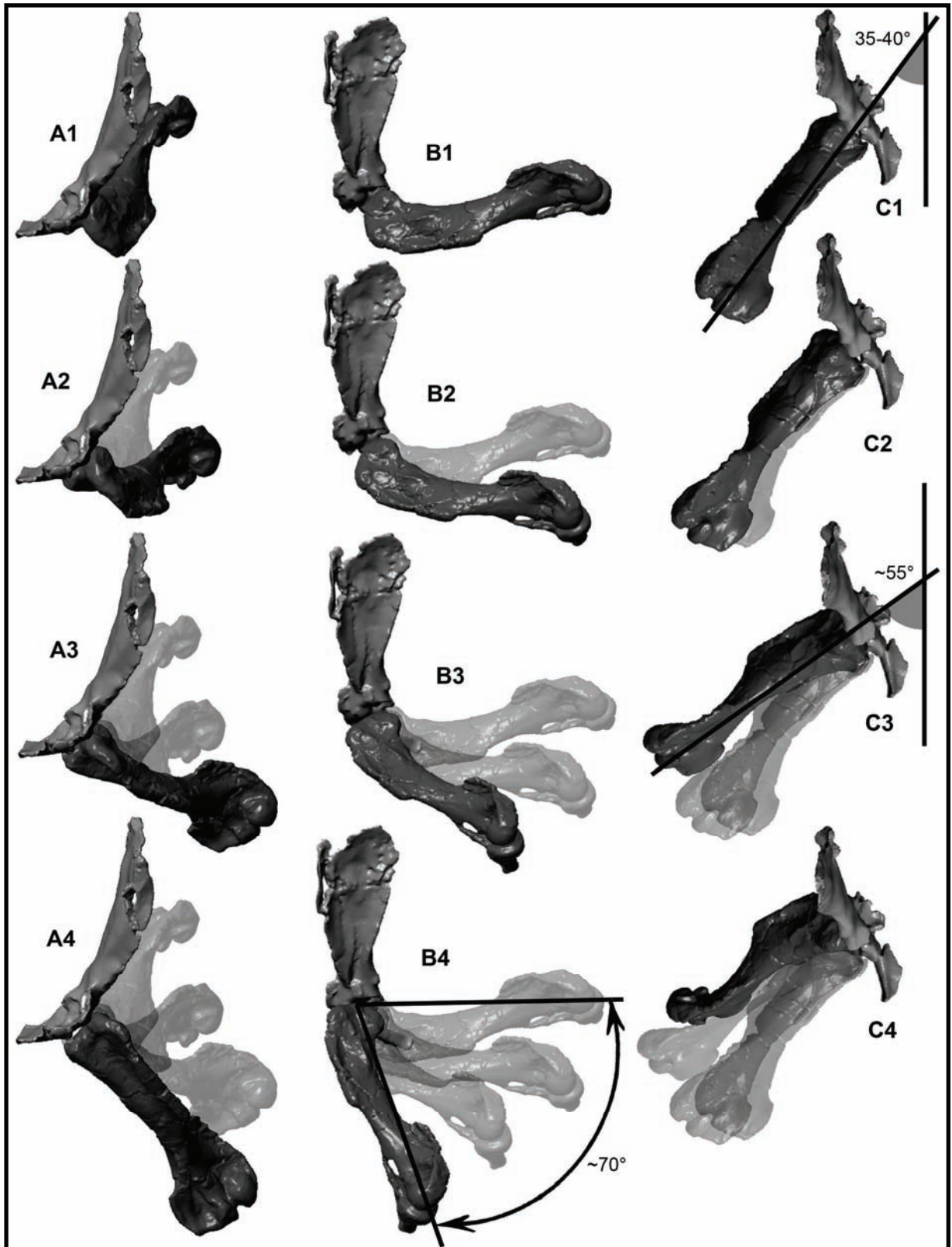


FIGURA 55. Movimentos na articulação úmero-escapulocoracóide (ombro) de *Trucidocynodon riograndensis*. Mostrados o escapulocoracóide e o úmero esquerdos. A1–A4, visto a partir do plano cranial. B1–B4, vistos a partir do plano lateral esquerdo. C1–C4, vistos a partir do plano dorsal. Os ângulos em C representam o mínimo (C1) e o máximo (C3) de abdução umeral propostos aqui (a linha vertical é o plano sagital). O movimento geral é a protração umeral (a partir da posição totalmente retraída em A1, B1 e C1). Os ângulos em C e a amplitude dos movimentos são apenas aproximados.



A articulação do cotovelo, entre úmero e rádio-ulna, é mais simples do que o ombro e, juntamente com seu funcionamento, serão discutidos os movimentos entre o rádio e a ulna, uma vez que, funcionalmente, toda esta área está conectada. Nos “pelicossauros” e terápsidos não-cinodontes as facetas articulares umerais para o rádio e a ulna (capítulo e tróclea, respectivamente) ainda eram nitidamente separadas (FIGURAS 13C e 14B), o que sugere maior mobilidade entre o rádio e a ulna. Assim, enquanto o membro peitoral tocava o solo e o corpo era impulsionado para frente, o cotovelo se comportava de maneira complexa, com uma grande participação dos movimentos entre o rádio e a ulna (pronação e supinação). Os movimentos de extensão e flexão do conjunto rádio-ulna sobre o úmero, por sua vez, devem ter contribuído de maneira mais modesta, como acontece em animais atuais que usam uma postura abduzida (Haines, 1946; Landsmeer, 1981, 1983).

Nos cinodontes não-mamaliaformes, um processo de confluência entre o capítulo e a tróclea umerais começa a se desenvolver, culminando com a presença de uma superfície articular única nos mamíferos e em alguns cinodontes não-mamaliaformes avançados. *Trucidocynodon* não é tão avançado quanto estes últimos animais referidos, mas seu úmero tem tróclea e capítulo bastante próximos um do outro. Além disto, o rádio e a ulna se mantêm próximos um do outro ao longo de todo seu comprimento e se cruzam em sua extremidade distal. Esta relação entre rádio e ulna sugere que os movimentos de pronação e supinação entre eles eram mais restritos e deveriam servir para ajustes finos durante a locomoção (ou outra atividade), e que o principal papel locomotor nesta região deve ter sido desempenhado pelos movimentos de flexão e extensão do cotovelo (FIGURA 56).

A possibilidade de que flexão e extensão fossem muito pronunciadas no cotovelo é reforçada pela extensão das superfícies articulares do capítulo e, mais nitidamente, da tróclea desde a face ântero-ventral do úmero até sua face dorso-posterior, de tal maneira que o eixo longitudinal do rádio-ulna poderia praticamente se alinhar com o do úmero. De fato, a presença de uma incipiente fossa do olécrano dorsalmente à tróclea, na face posterior do úmero, mostra que a extensão da articulação poderia ser tão acentuada de modo que o olécrano se encaixasse nesta área. Além da flexão e extensão e da pronação e supinação acima mencionadas, é provável que o eixo longitudinal do conjunto rádio-ulna sofresse, à medida que o cotovelo fosse flexionado, um leve deslocamento em sentido lateral (ver FIGURA 56A).

Como já citado anteriormente, o membro peitoral desempenha, principalmente, uma função de sustentação, ficando a responsabilidade de gerar o impulso locomotor a cargo do membro pélvico. Assim, a articulação do pulso não tem uma importância funcional tão grande

a do tornozelo, e será apenas brevemente abordada. Um aspecto importante é a presença de um pisiforme bastante grande, que fornece um braço de alavanca significativo para a musculatura flexora do carpo (e dos dígitos, em parte), cuja contração poderia gerar um pouco de impulso para frente pouco antes do momento em que o membro fosse retirado do substrato (embora não tanto quanto no membro pélvico).

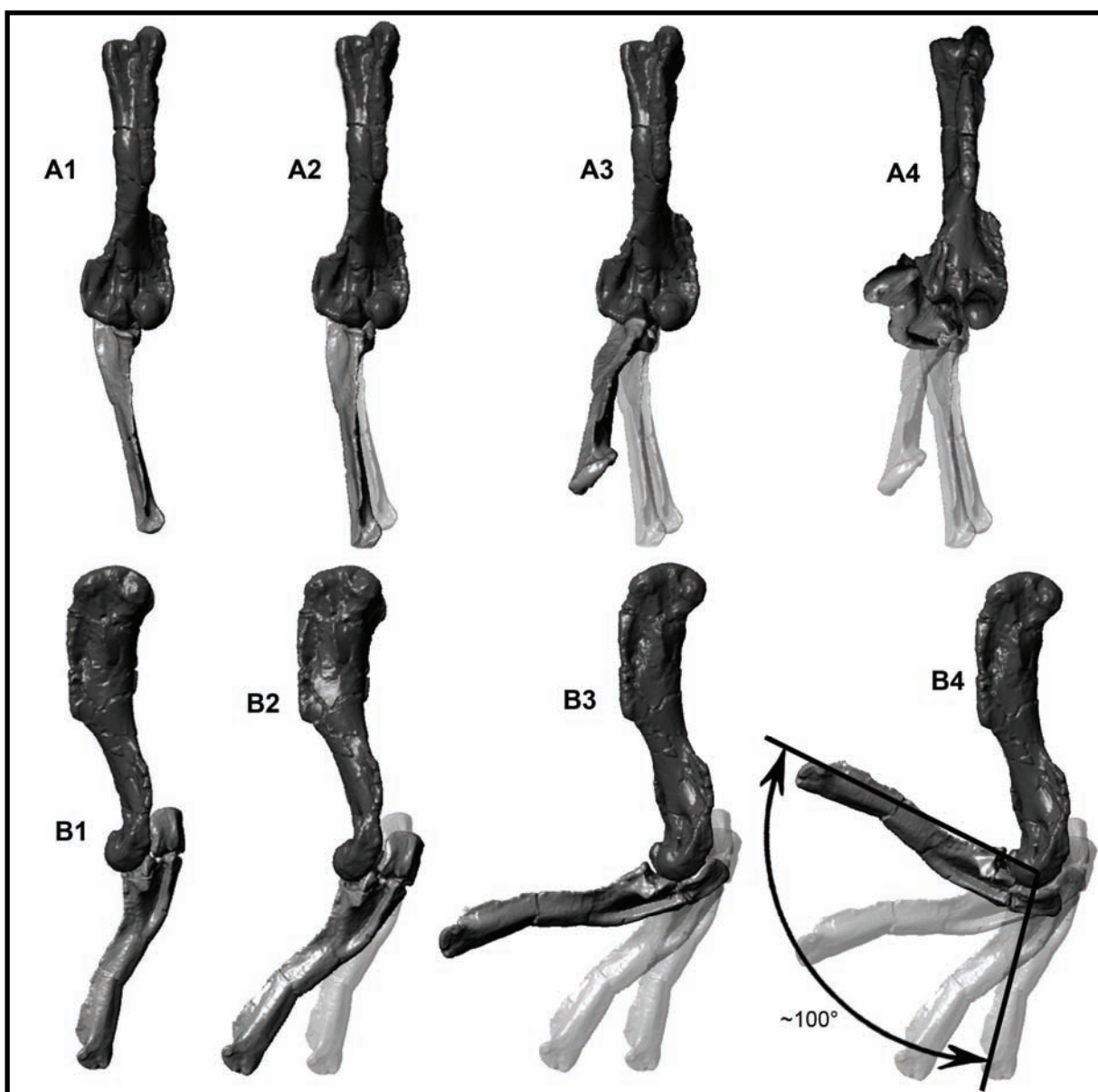



FIGURA 56. Movimentos na articulação úlna-úmero (cotovelo) de *Trucidocynodon riograndensis*. Mostrados o úmero e a ulna esquerdos (o rádio foi omitido). A1–A4, vistos a partir do plano anterior. B1–B4, vistos a partir do plano lateral esquerdo. O movimento mostrado é o de flexão, a partir de uma posição totalmente estendida (A1 e B1) até a posição totalmente flexionada (A4 e B4). A amplitude do movimento é apenas aproximada. 

Outra feição que pode ter algum significado funcional importante é o fato de a superfície articular proximal do radial (o osso carpal que contata o rádio) ter uma orientação levemente posterior e não totalmente dorsal como em outros cinodontes (*e.g.* Jenkins, 1971*b*). Assim, há alguma possibilidade de a mão deste animal não ter sido totalmente plantígrada, mas ter atingido pelo menos um grau incipiente de digitigradia [ou semi-plantigradia; ver Carrano (1997) para uma discussão sobre o *continuum* postural nos pés, mas aplicável às mãos, dos mamíferos e dificuldades semânticas com condições intermediárias às categorias ‘plantígrado’, ‘digitígrado’ e ‘ungulígrado’ *stricto sensu*].

4.3.1.2. CINTURA E MEMBRO PÉLVICO: QUADRIL, JOELHO E TORNOZELO

Obviamente, não há movimentos significativos à locomoção entre a cintura pélvica e o sacro. Da mesma maneira, a própria cintura é, funcionalmente, uma unidade rígida, com o ílio, ísquio e púbis fortemente associados ou fusionados entre si e com o ramo esquerdo da cintura fixo à sua contraparte direita através de uma sínfise puboisquiática bastante firme, às vezes ossificada, o que representa a condição em *Trucidocynodon*.

A articulação do quadril, entre a cintura pélvica e o fêmur, por outro lado, é de importância fundamental ao comportamento locomotor. Nela se desenvolve grande parte dos movimentos que determinam a amplitude do passo e o padrão primário de deslocamento do animal. Muitos terápsidos mais primitivos, como já mencionado anteriormente em várias ocasiões, apresentam seu fêmur disposto de uma maneira próxima ao observado nos “pelicossauros”, ou seja, praticamente paralelo em relação ao substrato e quase perpendicular ao eixo longitudinal do corpo (Blob, 2001; Jenkins, 1971*b*) (FIGURAS 12J e 13I). Nos terápsidos mais avançados, incluindo cinodontes como *Trucidocynodon*, o fêmur é mais aduzido (*i.e.* o ângulo entre os eixos longitudinais do fêmur e do tronco diminui) e deprimido (*i.e.* sua extremidade distal é deslocada para baixo do plano horizontal que passa pelo acetábulo) (Blob, 2001; Jenkins, 1971*b*), caracterizando a postura aduzida definida anteriormente.

A mudança na postura femoral envolve modificações fundamentais no acetábulo e no fêmur. Como já mencionado, o deslocamento com membros do tipo abduzido produz uma forte componente lateral das forças produzidas pelos músculos e pela ondulação lateral do tronco. Esta componente lateral sofre uma reação por parte do substrato que, de acordo com a Terceira Lei de Newton (Bonjorno *et al.*, 1985), é de igual magnitude, mesma direção e sentido oposto (medial) à força original. A reação do solo sobre o fêmur e, por consequência,

sobre o tronco, é resistida pela condição fixa da cintura pélvica em relação à coluna e serve como um impulso inicial ao deslocamento do membro do outro lado do corpo, juntamente com a propagação do ciclo ondulatório ao longo da coluna vertebral (FIGURA 57A).

Em animais onde a postura dos membros é mais aduzida e o membro se aproxima cada vez mais de uma condição ereta, a componente lateral não é tão grande, dando lugar a componentes dirigidas primariamente para trás e para baixo. A componente posterior é balanceada com uma reação em sentido anterior, que é a responsável efetiva pela locomoção, enquanto que a componente ventral provoca uma reação vertical para cima (FIGURA 57B). É justamente esta reação em sentido dorsal a principal responsável por algumas modificações importantes no acetábulo. Enquanto animais com membros abduzidos têm acetábulos rasos e sem uma margem muito pronunciada, naqueles onde a postura é mais aduzida, o acetábulo é mais profundo e sua margem é mais elevada lateralmente, com o surgimento do chamado reforço supra-acetabular, dorsalmente, e, em alguns casos, de um reforço pré-acetabular, anteriormente. Aparentemente, tanto o aprofundamento do acetábulo quanto o surgimento dos “reforços peri-acetabulares” são artifícios mecânicos que visam impedir o “descarrilamento” da cabeça femoral. Em *Trucidocynodon*, pelo menos o reforço supra-acetabular é bem desenvolvido.

Além destas modificações acetabulares, a lâmina ilíaca também fornece algumas informações sobre o comportamento locomotor mais provável, em especial no desenvolvimento de sua região pré-acetabular. Em animais com uma locomoção baseada em membros abduzidos (observe o ílio do “pelicossauro”, na FIGURA 13F), esta região praticamente não mostra nenhum grau de desenvolvimento, o que remete à presença de uma musculatura capaz de promover a translação do fêmur em direção ântero-posterior no plano horizontal. Por outro lado, quando a locomoção é fundamentada em membros aduzidos, a musculatura da região pélvico-femoral é modificada, com o desenvolvimento acentuado de uma organização muscular “tipicamente mamaliana”, em especial com a diferenciação dos glúteos (ver Kemp, 1980a). Osteologicamente, a presença destes músculos glúteos é evidenciada pela redução progressiva da porção pós-acetabular da lâmina ilíaca (alongada nos “pelicossauros”; FIGURA 13F) e pelo alongamento de sua região pré-acetabular, que, como já mencionado, ocorre incipientemente em gorgonópsios e terocefálios (FIGURAS 14D e 14K), mais acentuadamente em alguns cinodontes não-mamaliaformes (FIGURA 17E) e completamente (isto é, com a perda ou redução muito acentuada da área pós-acetabular da lâmina ilíaca) em cinodontes mais avançados [e.g. tritilodontídeos (FIGURA 17F) e mamaliaformes (FIGURA 18G)] e dicinodontes (FIGURA 16A).

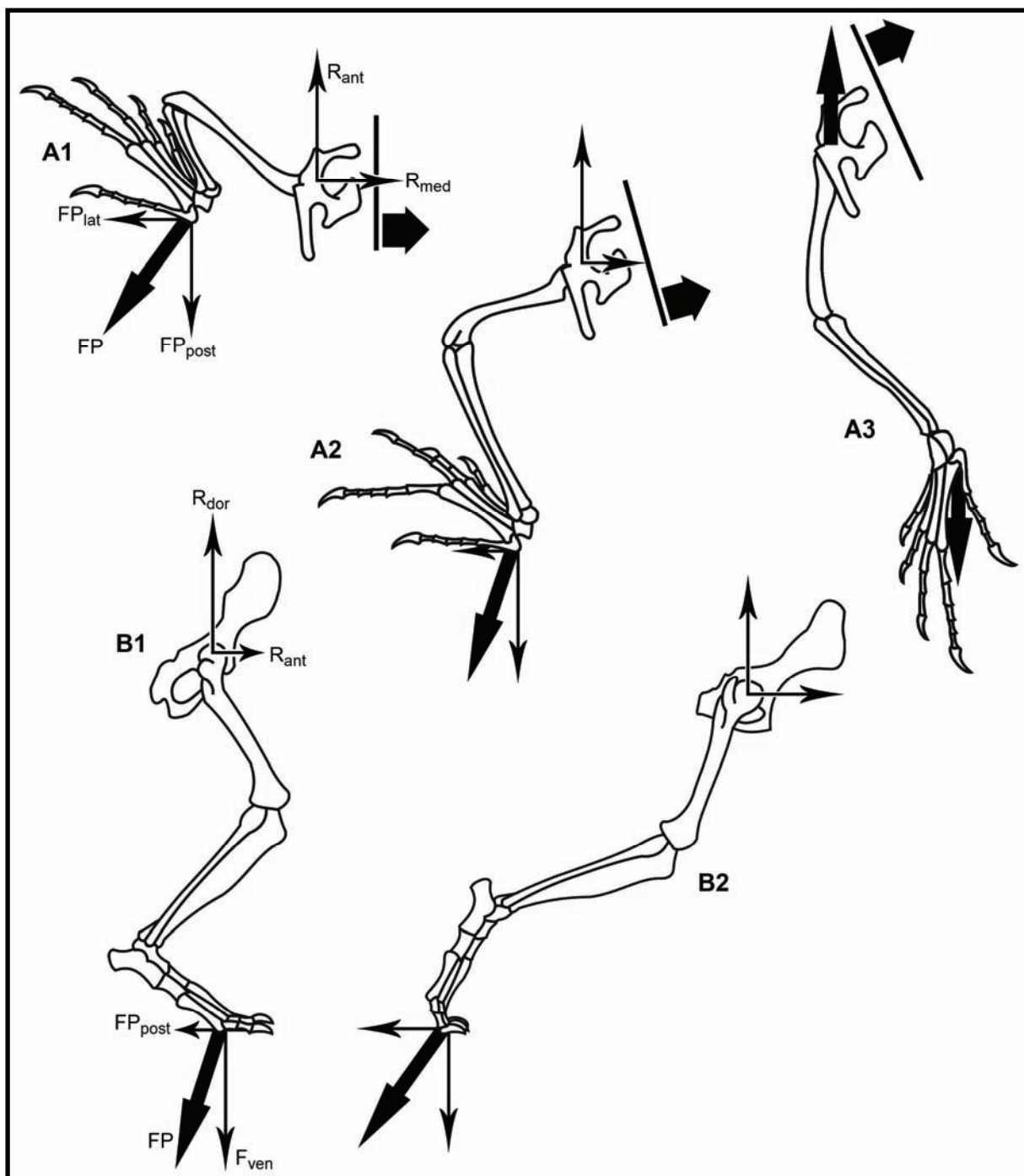


FIGURA 57. Reações da força propulsora sobre o membro pélvico. A1–A3, retração do membro de um lagarto, em norma dorsal (Brinkman, 1981; Rewcastle, 1983). B1–B2, retração do membro de um mamífero, em norma lateral (van de Graaf *et al.*, 1982). ‘FP’, ‘FP_{lat}’, ‘FP_{post}’ e ‘FP_{ven}’ são a força propulsora e suas componentes lateral, posterior e ventral, respectivamente, e ‘R_{med}’, ‘R_{ant}’ e ‘R_{dor}’ são as respectivas reações a estas componentes (obviamente, em sentido oposto). Em A, a linha medial à pelve é a linha mediana do corpo e a seta ao seu lado indica a direção da rotação provocada.

Trucidocynodon tem a área pré-acetabular do ílio consideravelmente mais ampla que a porção pós-acetabular (FIGURA 35A), uma morfologia concordante com o desenvolvimento

ao menos parcial de uma musculatura glútea diferenciada. De maneira complementar, o fêmur deste cinodonte tem as feições sugestivas de uma postura mais aduzida em seu membro pélvico, como o deslocamento medial e dorsal da cabeça femoral, o alongamento e gracilização da diáfise e côndilos com a superfície articular distal e posteriormente orientada (FIGURA 36).

Assim, os movimentos descritos a seguir serão aqueles possibilitados por uma postura semi-aduzida a aduzida. Os principais movimentos na articulação do quadril seriam, sem dúvida, a flexão (ou protração, isto é, o movimento do fêmur em sentido anterior) e extensão (ou retração, o movimento contrário, em sentido posterior). Estes movimentos devem ter ocorrido simultaneamente a movimentos de abdução e adução, em um plano frontal e com direção látero-medial, embora bem mais discretos que os primeiros (FIGURA 58).

A região do joelho dos sinápsidos mais primitivos deve ter sido sítio de movimentos de flexão e extensão, entre o fêmur e o conjunto tíbia-fíbula, além de pronação e supinação entre a tíbia e a fíbula, aproximadamente da mesma maneira que o mencionado para o rádio e a ulna no padrão mais primitivo [Rewcastle (1980) aponta a importância destes últimos movimentos em lagartos atuais]. Todos estes movimentos devem ter sido responsáveis por pequenos ajustes posturais durante a fase em que o membro tocava o substrato e na preparação para o próximo contato, deixando a maior parte da importância locomotora, em especial na determinação do comprimento do passo, para os movimentos do fêmur sobre a cintura. Em animais com a postura mais aduzida, como *Trucidocynodon*, o joelho contribuiu mais ao deslocamento, sendo bastante efetivo no aumento do comprimento da passada. Os côndilos lateral e medial do fêmur têm suas superfícies articulares estendidas desde a região póstero-ventral até a área mais ântero-ventral da extremidade distal do osso, permitindo que haja considerável flexão e extensão no plano parassagital, em direção ântero-posterior. Pouco ou nenhum movimento adicional deve ter ocorrido na articulação do joelho e movimentos entre a tíbia e a fíbula também devem ter sido insignificantes (FIGURA 59).

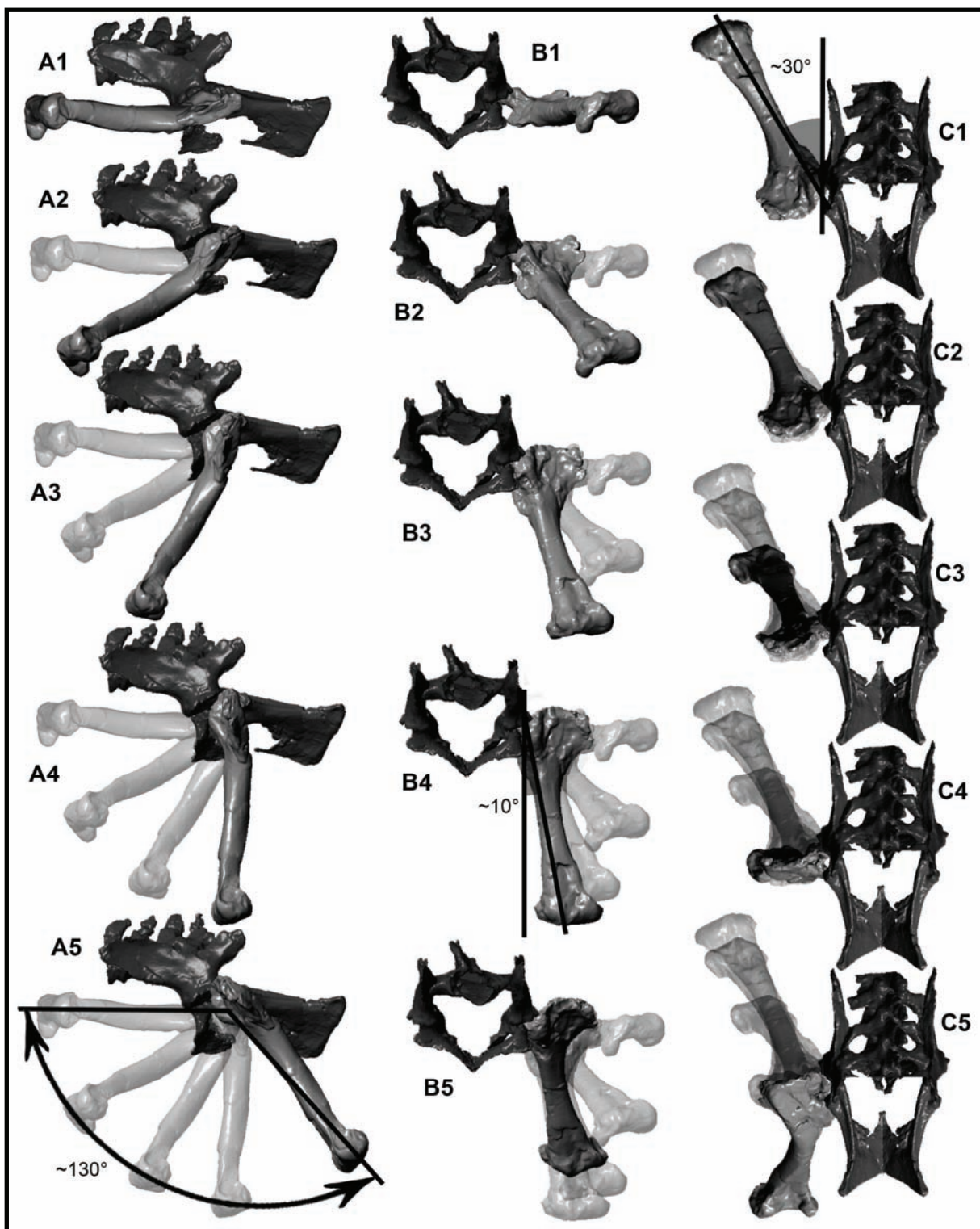


FIGURA 58. Movimentos na articulação fêmur-cintura pélvica (quadril) de *Trucidocynodon riograndensis*. Mostrados parte do sacro, a cintura pélvica e o fêmur esquerdo. A1–A5, norma lateral. B1–B5, vistos a partir do plano anterior. C1–C5, vistos a partir do plano dorsal. Os ângulos em B4 e C1 representam o máximo e o mínimo de adução femoral, respectivamente, propostos aqui (a linha vertical é o plano parassagital que passa pelo acetábulo). O movimento geral é o de retração femoral (a partir da posição totalmente protraída em A1, B1 e C1). Os ângulos em B4 e C1 e a amplitude dos movimentos são apenas aproximados.

A região do joelho dos sinápsidos mais primitivos deve ter sido sítio de movimentos de flexão e extensão, entre o fêmur e o conjunto tíbia-fíbula, além de pronação e supinação entre a tíbia e a fíbula, aproximadamente da mesma maneira que o mencionado para o rádio e a ulna no padrão mais primitivo [Rewcastle (1980) aponta a importância destes últimos movimentos em lagartos atuais]. Todos estes movimentos devem ter sido responsáveis por pequenos ajustes posturais durante a fase em que o membro tocava o substrato e na preparação para o próximo contato, deixando a maior parte da importância locomotora, em especial na determinação do comprimento do passo, para os movimentos do fêmur sobre a cintura. Em animais com a postura mais aduzida, como em *Trucidocynodon*, o joelho contribui mais ao deslocamento, sendo bastante efetivo no aumento do comprimento da passada. Os côndilos lateral e medial do fêmur têm suas superfícies articulares estendidas desde a região póstero-ventral até a área mais ântero-ventral da extremidade distal do osso, permitindo que haja considerável flexão e extensão no plano parasagital, em direção ântero-posterior. Pouco ou nenhum movimento adicional deve ter ocorrido na articulação do joelho e movimentos entre a tíbia e a fíbula também devem ter sido insignificantes (FIGURA 59).

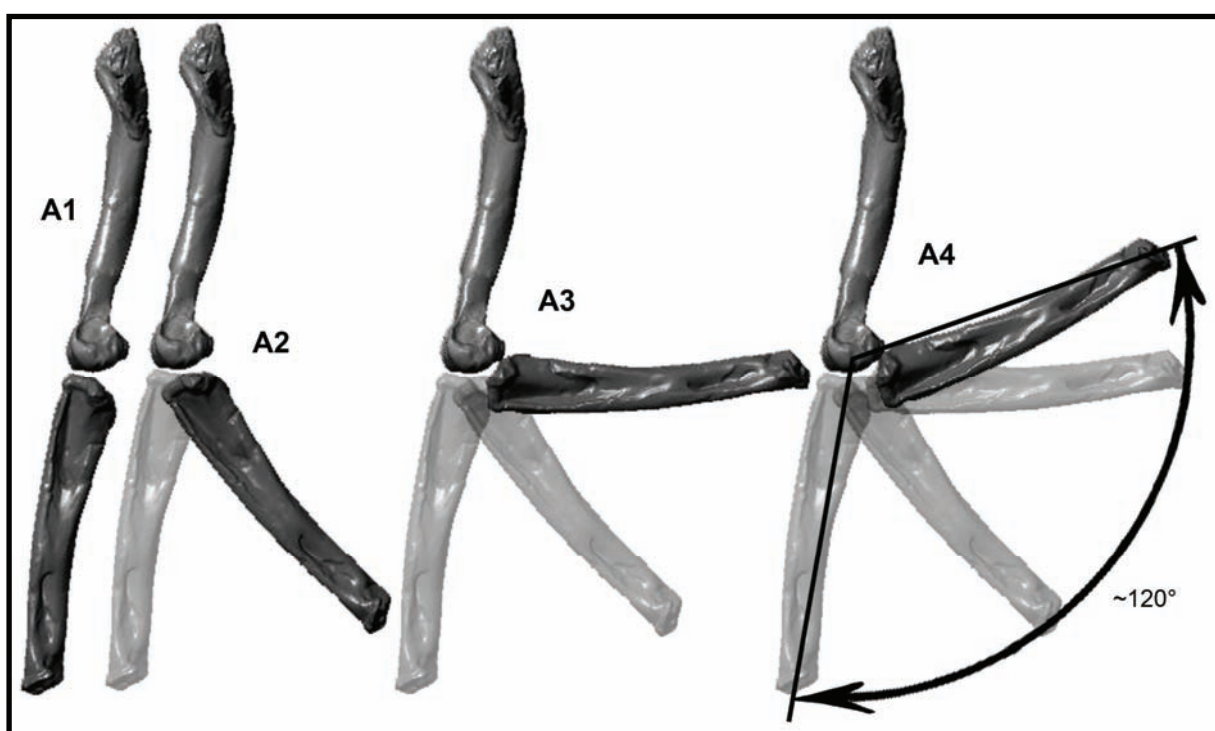



FIGURA 59. Movimentos na articulação tíbia-fêmur (joelho) de *Trucidocynodon riograndensis*. Mostrados fêmur e tíbia esquerdos (a fíbula é omitida), em norma lateral. O movimento inicia em uma posição totalmente estendida (A1) e acaba no máximo de flexão proposto aqui (A4). A amplitude do movimento é apenas aproximada. 

Outra articulação bastante importante durante a locomoção é o tornozelo, entre tibia-fíbula e o tarso. Esta região é importante não só ao funcionamento do pé em si, mas interfere também nas interações entre tibia e fíbula. Nos sinápsidos menos avançados, o tornozelo foi uma região com mobilidade acentuada; além da presença óbvia dos movimentos entre as extremidades distais da tibia com o astrágalo e da fíbula com o calcâneo, estes dois ossos tarsais se moviam entre si. Esta complexidade articular era necessária uma vez que o pé deveria sofrer uma rotação enquanto estava fixo no solo à medida que o restante do membro era avançado (Isidro & Vazquez, 2006).

Nas linhagens mais avançadas de sinápsidos o calcâneo inicia um processo de sobreposição em relação ao astrágalo, migrando para a superfície dorsal deste último (veja a condição dos “pelicossauros”, na FIGURA 13I, e nos cinodontes, na FIGURA 17I–K). Embora este processo só seja “concluído” nos mamíferos, duas implicações funcionais já podem ser extrapoladas para animais onde a sobreposição é apenas parcial, como *Trucidocynodon*: (1) o contato entre astrágalo e calcâneo é menos móvel e (2) o pé pode funcionar como uma alavanca, sofrendo flexão e extensão, com um centro de rotação situado no contato entre os conjuntos tibia-fíbula e astrágalo-calcâneo (Isidro & Vazquez, 2006). A diminuição da complexidade de movimentos no tornozelo funciona bem em membros com postura aduzida, onde a flexão e a extensão acima citadas ocorrem basicamente no plano parasagital e em direção dorso-ventral, como parece ter sido o caso de *Trucidocynodon* (FIGURA 60).

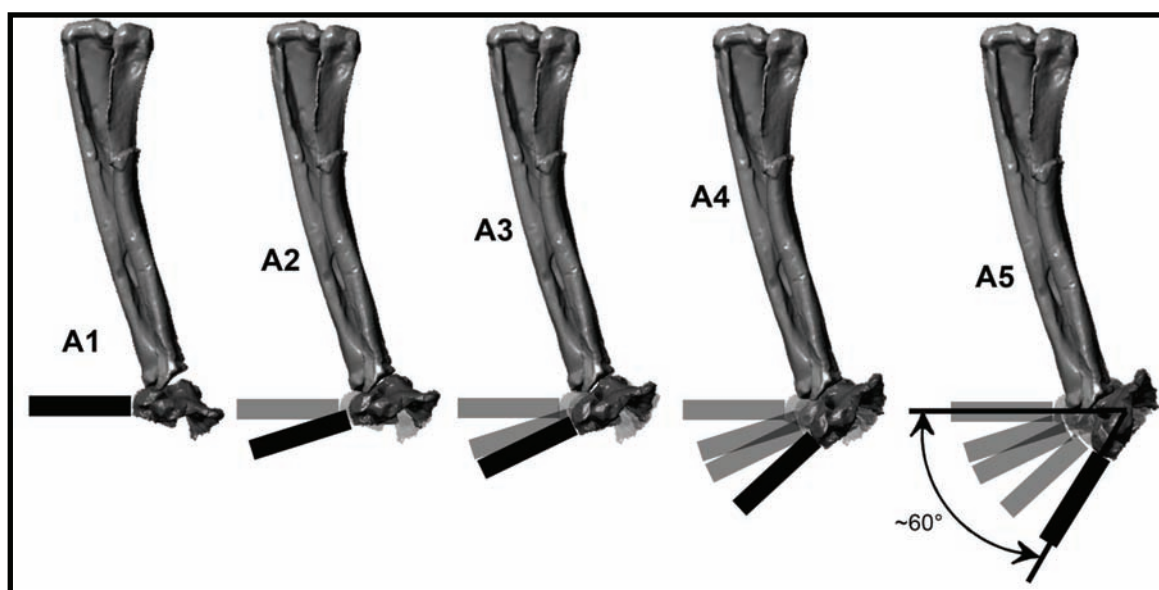


FIGURA 60. Movimentos na articulação tibia e fíbula-tarso (tornozelo) de *Trucidocynodon riograndensis*. Mostrados tibia e fíbula e astrágalo e calcâneo esquerdos em norma lateral (o eixo do restante do pé é representado pela barra negra). O movimento começa na condição totalmente flexionada (A1) e acaba na posição de máxima extensão (A5). A amplitude do movimento é apenas aproximada.

4.3.2. POSTURA

Como discutido acima, as articulações do membro pélvico de *Trucidocynodon* indicam que ele deve ter atuado de maneira bastante aduzida. Assim, as inferências sobre sua postura e seu comportamento locomotor serão, de agora em diante, baseadas nesta condição e uma modelagem do tipo abduzido não será considerada [embora posturas deste tipo sejam testadas quando o modelo biomecânico de Blob (2001) for aplicado]. No membro peitoral, entretanto, a articulação do ombro não deve ter permitido uma postura tão aduzida, mesmo com alguns possíveis ajustes realizados por movimentos entre os ossos da cintura peitoral. Por outro lado, uma postura totalmente abduzida também é descartada e, assim, esta região do corpo será tratada como semi-aduzida.

Segundo Jenkins (1971a), a presença de uma abdução, mesmo que leve, no membro peitoral sugere que o animal não seja totalmente cursorial, isto é, não adaptado a deslocamentos muito extensos, ao menos entre os mamíferos. Nesse trabalho, o autor menciona que a variação na abdução do úmero vai de 10°, no musaranho arborícola (um Scandentia), até cerca de 90°, na équidna (um Prototheria, ou monotremado) (em relação ao plano sagital), mas que o mais corriqueiro é uma variação entre 10° e 30° em relação a um plano parassagital. Pela conformação sugerida neste trabalho, *Trucidocynodon riograndensis* deve ter mantido o seu úmero a cerca de 40° em relação ao plano parassagital durante o repouso (FIGURA 55C1), embora a abdução possa ter sido maior em alguns momentos durante o deslocamento (como na FIGURA 55C3). Na FIGURA 61 os membros peitorais são apresentados em uma postura de repouso (com o animal parado e em pé sobre as quatro patas), onde são mostrados os ângulos de abdução umeral e em cada articulação abordada anteriormente (exceto naquelas entre os ossos da cintura peitoral).

Jenkins (1971a) fala também da disposição do fêmur nestes mamíferos não-cursoriais, atribuindo a eles uma variação entre 20° e 50° na adução femoral (em relação ao plano sagital). Esta variação se sobrepõe àquela experimentada pelos crocodilianos quando variam sua postura durante a “caminhada alta” (do inglês “*high walk*”), com adução de cerca de 35°, e a “caminhada baixa” (em inglês “*belly walk*”; mais corretamente “caminhada de barriga”, em alusão ao contato do ventre com o solo), com uma adução de cerca de 70° (Reilly & Blob, 2003; Reilly & Elias, 1998). Como citado anteriormente, *Trucidocynodon* tem anatomia óssea que indica uma postura bastante aduzida no membro pélvico e a reconstrução da postura mais provável do membro é feita com o fêmur disposto cerca de 25° em relação ao plano parassagital, se aproximando dos valores mais baixos acima referidos (FIGURA 62). Na

FIGURA 63 são apresentadas reconstruções do esqueleto pós-craniano de *Trucidocynodon riograndensis*.

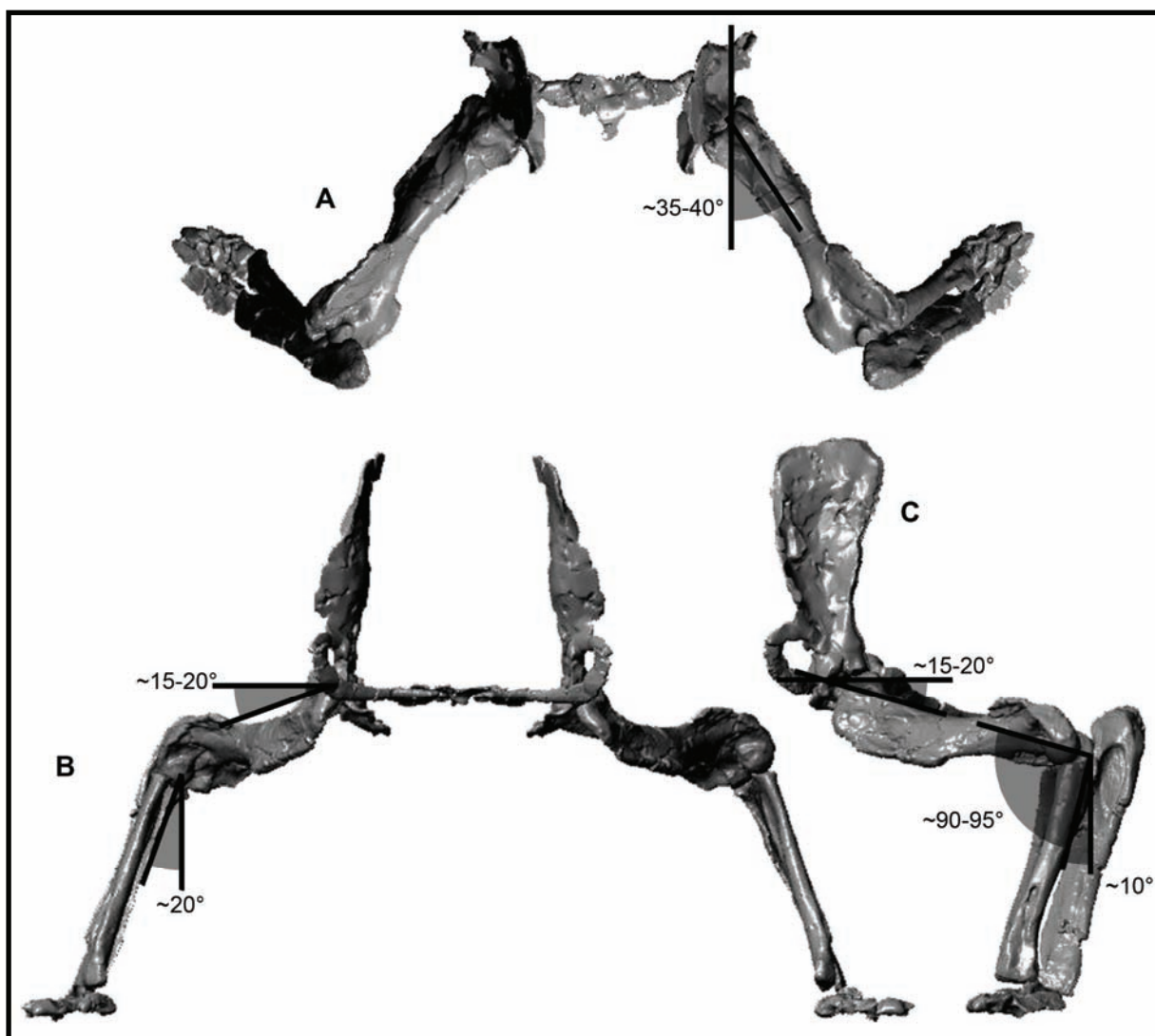


FIGURA 61. Reconstrução da cintura e dos membros peitorais de *Trucidocynodon riograndensis*. Posição de repouso. A, em norma dorsal (anterior para cima). B, em norma anterior. C, em norma lateral esquerda (em todas foram omitidos metacarpais e falanges). Em A aparece o ângulo de abdução umeral; em B aparecem os ângulos de depressão umeral (em relação ao plano horizontal que passa pela glenóide peitoral) e entre o eixo de rádio-ulna e o plano parassagital que passa pelo cotovelo; em C aparecem os ângulos de depressão umeral, de flexão no cotovelo e entre o eixo de rádio-ulna e o plano frontal que passa pelo cotovelo. Os ângulos são aproximados.

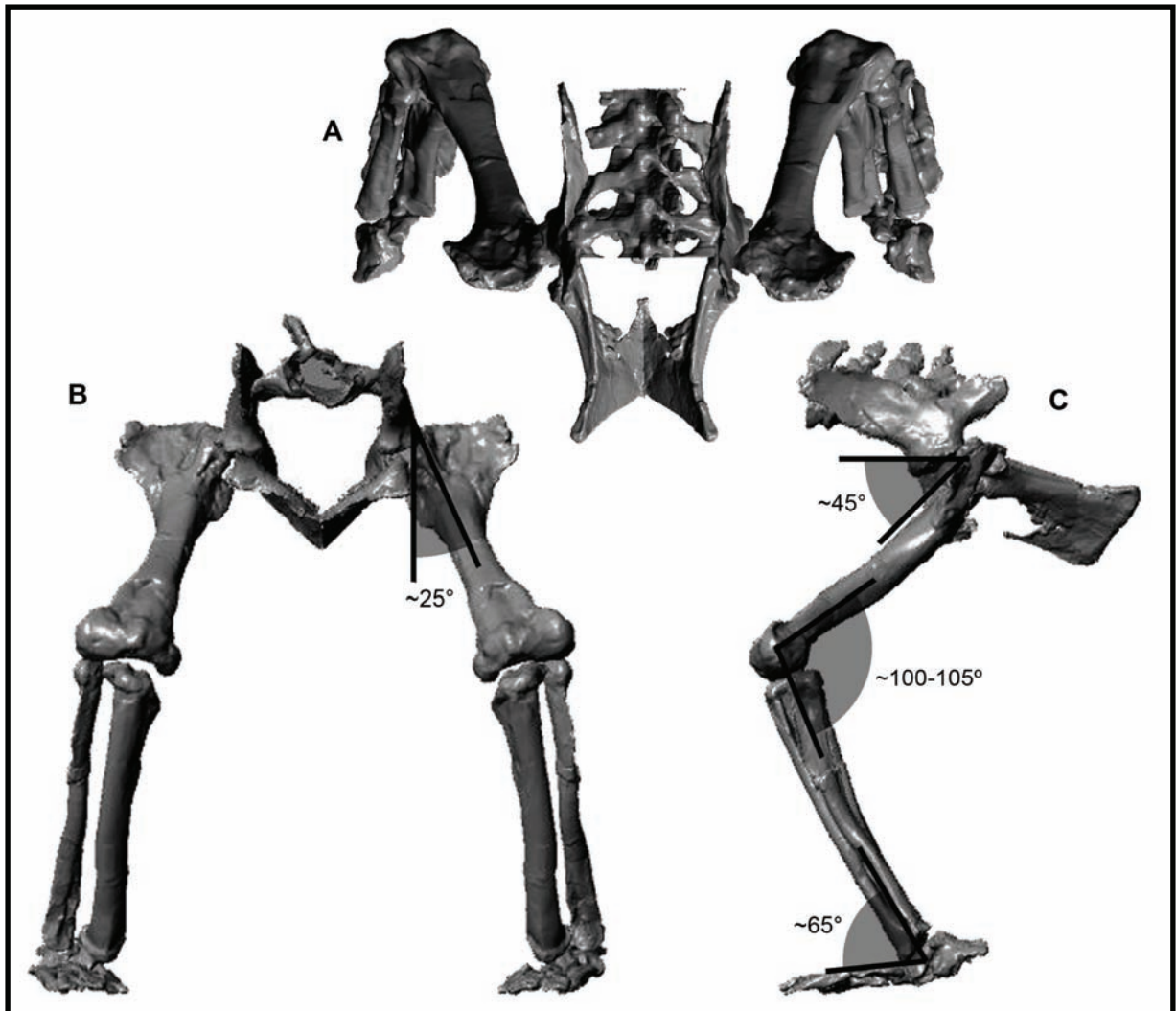



FIGURA 62. Reconstrução da cintura e dos membros pélvicos de *Trucidocynodon riograndensis*. Posição de repouso. A, norma dorsal (anterior para cima). B, norma anterior. C, norma lateral esquerda (em todas foram omitidas as falanges). Em B aparece o ângulo de adução femoral; em C aparecem os ângulos de depressão femoral (em relação ao plano horizontal), de flexão no joelho e de flexão no tornozelo. Os ângulos são aproximados. 

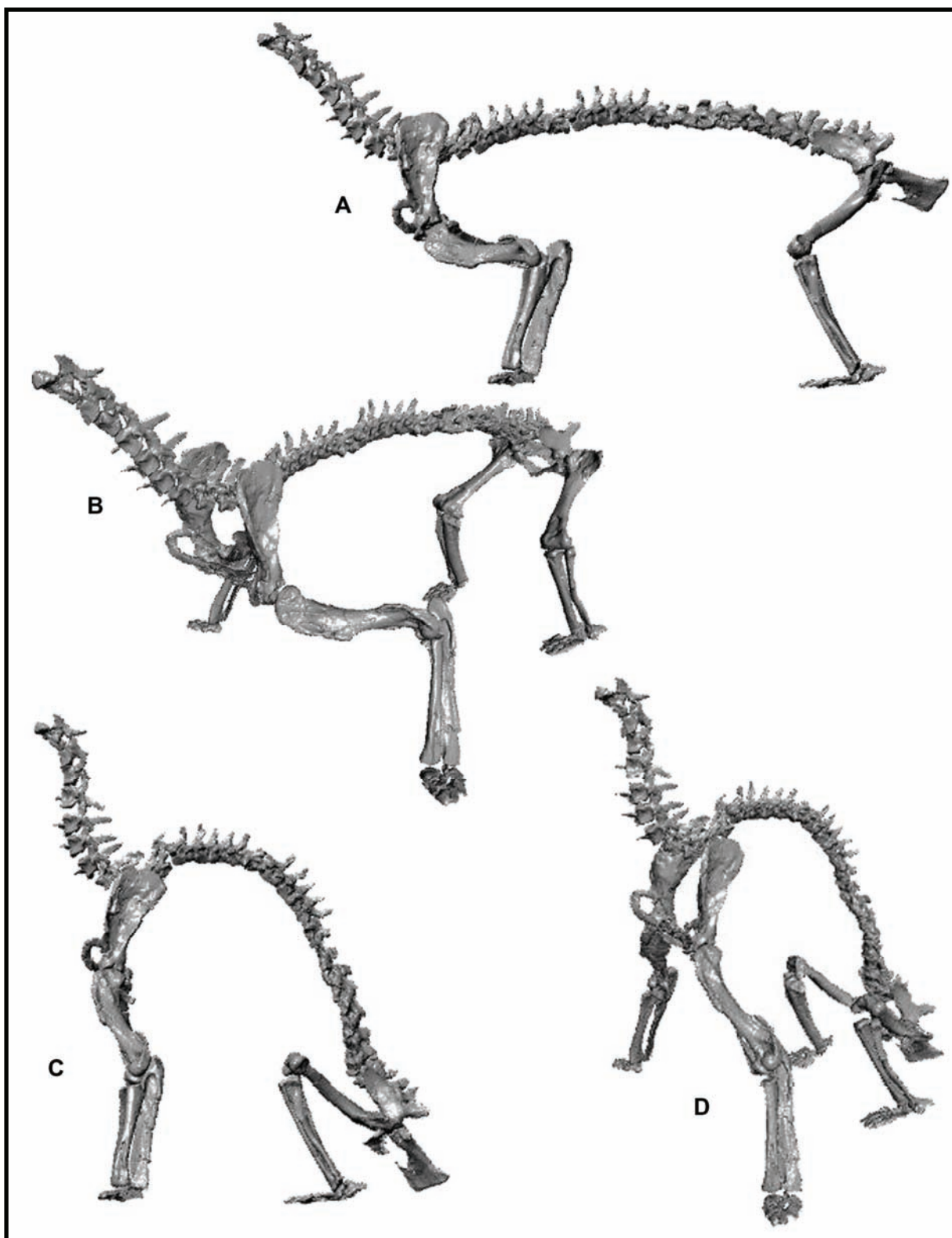



FIGURA 63. Reconstrução do esqueleto pós-craniano de *Trucidocynodon riograndensis*. A–B, posição de repouso, com os membros como nas FIGURAS 61–62, em normas lateral esquerda e anterolateral esquerda, respectivamente. C–D, as mesmas normas que em A–B, mas em uma posição de repouso “sentado”, com o membro peitoral mais estendido e o pélvico mais flexionado. Algumas vértebras foram replicadas e em todas as imagens são omitidos os metacarpais, falanges, a maior parte das costelas e as vértebras caudais. 

4.3.3. LOCOMOÇÃO

O item anterior, tratando da postura mais provável para o cinodonte em questão, é apenas uma etapa preparatória para o entendimento das capacidades locomotoras deste animal. Segundo vários autores (*e.g.* Biewener, 1989*a*, 1989*b*; Blob, 2001; Blob & Biewener, 1999, 2001; Day & Jayne, 2007), a postura dos membros é um dos fatores que mais influencia os padrões de movimento, a atividade muscular que contribui com a propulsão e a maneira como as cargas são distribuídas sobre os ossos dos membros. Quando o membro é aduzido, com suas articulações sendo deslocadas para perto do plano parassagital que passa pela respectiva cintura, os esforços musculares que evitam o colapso do membro são reduzidos e o mesmo acontece com as forças que tendem a curvar os ossos ao longo de seu eixo longitudinal, uma vez que as cargas atuando sobre eles tendem a adquirir uma natureza mais compressiva. Além disso, a adução dos membros praticamente elimina a presença de qualquer estresse decorrente de cargas que causam torção nos ossos (Blob & Biewener, 1999, 2001) (estes tipos de estresse foram mostrados na FIGURA 28).

A estimativa da magnitude dos diferentes tipos de estresse (compressivo, torsionais e de curvatura) (ver FIGURA 28) permite, assim, que se atribua a determinado animal a postura mais provável para seus membros. Aqui, foi aplicado o modelo biomecânico proposto por Blob (2001), para avaliar os estresses atuantes sobre o fêmur de terápsidos não-mamíferos durante o momento onde o estresse deve ter atingido seu pico. As estimativas de estresse obtidas podem, então, ser confrontadas com os dados anatômicos e suas prévias interpretações funcionais. Além disso, o comportamento da distribuição das forças (e estresses por elas gerados) durante a locomoção tem influência na forma do esqueleto, especialmente na dos ossos longos. Assim, também foi avaliada a morfologia das seções transversais do fêmur e da tíbia, comparando os resultados com aqueles obtidos por Blob (2001), a partir de uma série de terápsidos não-mamíferos.

4.3.3.1. MODELO BIOMECÂNICO: ESTRESSES ÓSSEOS

Como mencionado anteriormente, na seção MATERIAL E MÉTODOS, a TABELA 1 apresenta a maioria dos dados necessários à resolução do modelo biomecânico desenvolvido por Blob (2001) e aplicado aqui a *Trucidocynodon riograndensis*, inclusive os dados requeridos às estimativas de massa corporal (a maior parte das medidas aparece nas FIGURAS 29–30).

TABELA 1. Medidas necessárias à resolução do modelo biomecânico de Blob (2001). Todas são referentes ao espécime UFRGS PV-1051-T. Como as medidas são apresentadas em diversas unidades, estas são apresentadas ao lado dos respectivos valores. As abreviaturas são aquelas apresentadas na seção MATERIAL E MÉTODOS. As estimativas de massa marcadas com asterisco (*) foram descartadas e não utilizadas no cálculo da massa média.

Medida		Equação	Massa(kg)
C_{fe}	127,7mm	(1)	7,11*
C_{um}	134,9mm	(2)	14,91
D_{feLM}^1	14,7mm	(3)	17,10
D_{feAP}^2	14,2mm	(4)	15,25
D_{fe} médio	14,45mm	(5) E	11,75
D_{umLM}^3	13,8mm	(5) D	12,77
d_{feLM}^4	6,0mm	(5) M	12,26
d_{feAP}	4,5mm	(7)	33,45*
R_{feAP} (= y_{AP})	0,0071m	(8)	14,33
R_{feLM} (= y_{LM})	0,00735m		Média 14,05
r_{feAP}	0,0034m		
r_{feLM}	0,002m		Peso (=FRS) 137,69N
D_{ti}^5 (LM)	10,4mm		
D_{ti} (AP)	16,6mm		
C_{cr}	187,5mm		
C_{tc}^6	823mm		
$C_{pé}$	0,098m		
r_{extj} (joelho)	0,02m		
r_{extt} (joelho)	0,02m		
r_{extt} (torn)	0,02m		
r_{cm}	0,0495m		
r_{caxAP}	0,006m		
r_{caxLM}	0,0017m		
GAP_{max}	17,2mm ² (E) ⁷	21,5mm ² (D) ⁷	19,35mm ² (M) ⁷
GDV_{max}	21,2mm ² (E)	18,2mm ² (D)	19,7mm ² (M)
AGP	286,38mm ² (E)	307,32mm ² (D)	299,39mm ² (M)
A_{fe}	1,427 x 10 ⁻⁴ m ²		
I_{AP}	1,8908 x 10 ⁻⁹ m ⁴		
I_{LM}	2,2795 x 10 ⁻⁹ m ⁴		
θ_{cm}	20°		

¹ – ‘LM’ significa “em direção látero-medial”.

² – ‘AP’ significa “em direção ântero-posterior”.

³ – O diâmetro ântero-posterior do úmero é aumentado pela porção mais distal da crista deltopeitoral e, por isso, não foi utilizado, bem como a estimativa de massa correspondente.

⁴ – ‘ d_{fe} ’ é o diâmetro da cavidade medular do fêmur, na direção correspondente, aplicado na Equação (16).

⁵ – ‘ D_{ti} ’ é o diâmetro da tíbia, utilizado na Equação (24).

⁶ – Embora não especificado no trabalho de Hu (2006), é provável que ‘ C_{tc} ’ não leve em consideração o comprimento da cauda, o que parece ser coerente com a estimativa de massa muito alta (aqui descartada) obtida quando esta foi considerada.

⁷ – ‘E’, do lado esquerdo do corpo; ‘D’, do lado direito; ‘M’, valor médio.

Os dados da TABELA 1 são suficientes para que sejam calculadas as componentes transversal e axial da força de reação do solo, apresentadas na TABELA 2. De posse dos momentos de curvatura obtidos e apresentados na TABELA 2, foi possível estimar os estresses aos quais o fêmur de *Trucidocynodon* estaria submetido durante a locomoção, mostrados na TABELA 3. Na TABELA 4 estes resultados são comparados àqueles obtidos por Blob (2001) para vários terápsidos não-mamaliaformes.

Como pode ser observado na TABELA 4, as estimativas dos estresses compressivo e tênsil experimentados pelo fêmur de *Trucidocynodon* mostram uma tendência geral de aumentar à medida que ‘ α ’ se aproxima de 70° , isto é, quando o membro adota uma postura mais abduzida [para ambos ‘ $R_{FRS(joelho)}$ ’ aplicados]. Esta tendência pode ser mais bem observada nos gráficos apresentados na FIGURA 64 e, embora não signifique de maneira definitiva que o animal adotasse posturas mais aduzidas durante seus deslocamentos, sua associação com as feições anatômicas citadas anteriormente e atribuídas a um comportamento postural e locomotor mais aduzidos sugere que isto fosse o mais provável.

Blob (2001) ressaltou que o valor de α não está perfeitamente relacionado ao ângulo de adução femoral ($r^2 = 0,551$), mas que de uma maneira aproximada podem ser relacionados através de:

$$\text{Equação (25): } y = 77,064 - 1,086 \cdot x,$$

onde ‘ y ’ representa α (em graus) e ‘ x ’ é o ângulo do eixo femoral em relação à horizontal (em graus).

A maioria dos estresses tênses e compressivos, para ambos ‘ $R_{FRS(joelho)}$ ’, mostrou seus menores valores quando ‘ α ’ ficou entre $10-20^\circ$. Desta maneira o ângulo de depressão do fêmur em relação à horizontal ficou perto de $50-60^\circ$, o que equivale a dizer que deveria ser postado entre $30-40^\circ$ do plano parassagital. Levando-se em consideração que a relação entre estes dois ângulos não é exata, pode-se atribuir uma postura ainda mais aduzida, como postulado pela análise morfo-funcional apresentada anteriormente.

TABELA 2. Componentes da 'FRS', forças musculares e momentos de curvatura. Os valores foram calculados para cada ' α '. O valor do braço de momento da força de reação do solo no joelho [$R_{FRS(joelho)}$] foi estabelecido em 0,012m e 0,024m e aparece ao lado de alguns parâmetros avaliados, entre parênteses; os demais braços de momento (R) também são medidos em metros. As forças (F) são fornecidas em N e os momentos (M) em N x m.

α	10°	15°	20°	25°	30°	35°	40°	45°	50°	55°	60°	65°	70°
FRS _{ax}	135,60	133,00	129,38	124,79	119,24	112,79	105,47	97,36	88,50	78,97	68,84	58,19	47,09
FRS _{tr}	23,91	35,64	47,09	58,19	68,84	78,97	88,50	97,36	105,47	112,79	119,24	124,79	129,38
R _{FRS(torn)}	0,037	0,035	0,033	0,031	0,029	0,027	0,025	0,024	0,022	0,020	0,018	0,017	0,015
F _{extt}	254,73	240,96	227,19	213,42	199,65	185,88	172,11	165,23	151,46	137,69	123,92	117,03	103,26
F _{extj} (0,012)	337,34	323,57	309,80	296,03	282,26	268,49	254,72	247,84	234,07	220,30	206,53	199,64	185,87
F _{extj} (0,024)	419,96	406,19	392,42	378,65	364,88	351,11	337,34	330,46	316,69	302,92	289,15	282,26	268,49
M _{cm} (0,012)	5,71	5,48	5,24	5,01	4,78	4,54	4,31	4,19	3,96	3,73	3,49	3,38	3,14
M _{cm} (0,024)	7,11	6,87	6,64	6,41	6,18	5,94	5,71	5,59	5,36	5,13	4,89	4,78	4,54
M _{caxAP}	0,8136	0,7980	0,7763	0,7487	0,7154	0,6767	0,6328	0,5841	0,5310	0,4738	0,4130	0,3491	0,2825
M _{caxLM}	0,2305	0,2261	0,2199	0,2121	0,2027	0,1917	0,1793	0,1655	0,1504	0,1342	0,1170	0,0989	0,0800
M _{ctr}	1,53	2,27	3,01	3,71	4,39	5,04	5,65	6,22	6,73	7,20	7,61	7,97	8,26

TABELA 3. Estimativas dos estresses atuando sobre o fêmur de *Trucidocynodon riograndensis*. Os valores foram calculados para cada ‘ α ’ e, quando necessário, para os dois valores do braço de momento da força de reação do solo no joelho [$R_{FRS_{joelho}}$] (0,012m e 0,024m). Os estresses (σ) são expressos em MPa (N/m²). Por convenção, estresses tênses recebem sinal positivo e estresses compressivos sinal negativo (o sinal dos estresses de curvatura varia conforme são utilizados para calcular estresses compressivos ou tênses, quando recebem os mesmos sinais convencionais).

α	10°	15°	20°	25°	30°	35°	40°	45°	50°	55°	60°	65°	70°
σ_{coax} (0,012)	-3,31	-3,20	-3,08	-2,95	-2,81	-2,67	-2,52	-2,42	-2,26	-2,09	-1,93	-1,80	-1,63
σ_{coax} (0,024)	-3,89	-3,78	-3,65	-3,53	-3,39	-3,25	-3,10	-2,99	-2,84	-2,67	-2,51	-2,38	-2,21
σ_{cm} (0,012)	21,44	20,58	19,67	18,81	17,95	17,03	16,18	15,73	14,87	14,01	13,10	12,69	11,79
σ_{cm} (0,024)	26,70	25,79	24,93	24,07	23,20	22,30	21,44	20,99	20,12	19,26	18,36	17,95	17,05
σ_{caxAP}	3,05	2,99	2,91	2,81	2,68	2,54	2,37	2,19	1,99	1,78	1,55	1,31	1,06
σ_{caxLM}	0,74	0,73	0,71	0,68	0,65	0,62	0,58	0,53	0,48	0,43	0,38	0,32	0,26
σ_{ctrAP}	5,74	8,52	11,30	13,93	16,48	18,92	21,21	23,36	25,27	27,04	28,57	29,93	31,02
σ_{ctrLM}	4,93	7,32	9,70	11,96	14,15	16,25	18,22	20,05	21,70	23,21	24,54	25,70	26,63
σ_{cmax} (0,012)	30,24	32,10	33,89	35,56	37,11	38,49	39,76	41,28	42,13	42,83	43,22	43,93	43,87
σ_{cmax} (0,024)	35,50	37,31	39,15	40,81	42,36	43,76	45,02	46,54	47,38	48,08	48,48	49,19	49,13
σ_{cmin} (0,012)	25,14	24,91	24,86	25,04	25,39	25,84	26,41	27,29	27,86	28,43	28,91	29,55	29,80
σ_{cmin} (0,024)	30,28	29,88	29,72	29,70	29,81	30,03	30,34	31,00	31,32	31,65	31,90	32,37	32,42
σ_{comax} (0,012)	-33,55	-35,30	-36,97	-38,51	-39,92	-41,16	-42,28	-43,70	-44,39	-44,92	-45,15	-45,73	-45,50
σ_{comax} (0,024)	-39,39	-41,09	-42,80	-44,34	-45,75	-47,01	-48,12	-49,53	-50,22	-50,75	-50,99	-51,57	-51,34
σ_{comin} (0,012)	-28,45	-28,11	-27,94	-27,99	-28,20	-28,51	-28,93	-29,71	-30,12	-30,52	-30,84	-31,35	-31,43
σ_{comin} (0,024)	-34,17	-33,66	-33,37	-33,23	-33,20	-33,28	-33,44	-33,99	-34,16	-34,32	-34,41	-34,75	-34,66
σ_{tmax} (0,012)	+26,93	+28,9	+30,81	+32,41	+34,30	+35,82	+37,24	+38,86	+39,87	+40,74	+41,29	+42,13	+42,24
σ_{tmax} (0,024)	+31,61	+33,53	+35,50	+37,28	+38,97	+40,51	+41,92	+43,55	+44,54	+45,41	+45,97	+46,81	+46,92
σ_{tmin} (0,012)	+21,83	+21,71	+21,78	+22,09	+22,58	+23,17	+23,89	+24,87	+25,60	+26,34	+26,98	+27,75	+28,17
σ_{tmin} (0,024)	+26,39	+26,10	+26,07	+26,17	+26,42	+26,78	+27,24	+28,01	+28,48	+28,98	+29,39	+29,99	+30,21

TABELA 4. Estresses femorais calculados para *Trucidocynodon riograndensis* e outros terápsidos. Exceto em relação a *Trucidocynodon*, os outros dados são de Blob (2001). São mostrados apenas os estresses para $\alpha = 10^\circ$ e $\alpha = 70^\circ$, para ambos valores de braço de momento da força de reação do solo no joelho [$R_{FRS(joelho)}$]. Todos os valores são expressos em MPa (N/m^2). Por convenção, estresses tênses recebem sinal positivo e estresses compressivos sinal negativo. ‘ Δ_{min} ’ e ‘ Δ_{max} ’ são as variações entre os estresses mínimo e máximo, respectivamente, para os extremos de postura (o valor menor em módulo diminuído do valor maior em módulo, independentemente de qual extremo represente). As setas para cima e para baixo, ao lado de ‘ Δ ’, representam a tendência global de os estresses aumentarem ou diminuïrem, respectivamente, com a adoção de posturas mais abduzidas (‘ α ’ se aproximando de 70°).

Táxon		$R_{FRS(joelho)} = 0,012m$				$R_{FRS(joelho)} = 0,024m$							
		$\alpha = 10^\circ$		$\alpha = 70^\circ$		Δ_{min}	Δ_{max}	$\alpha = 10^\circ$		$\alpha = 70^\circ$		Δ_{min}	Δ_{max}
		mín.	máx.	mín.	máx.			mín.	máx.	mín.	máx.		
<i>Lycaenops</i>	σ_{co}	-79,4	-92,3	-72,9	-112,0	6,5↓	19,7↑	-94,3	-107,0	-82,5	-127,0	11,8↓	20,0↑
	σ_t	+55,4	+68,3	+60,9	+100,0	5,5↑	31,7↑	+66,3	+79,3	+66,7	+111,0	0,4↑	31,7↑
Gorgonópsio indet.	σ_{co}	-47,0	-56,8	-40,7	-77,2	6,3↓	20,4↑	-54,5	-64,3	-45,5	-84,6	9,0↓	20,3↑
	σ_t	+35,1	+44,9	+35,0	+71,5	0,1↓	26,6↑	+41,0	+50,8	+38,3	+77,4	2,7↓	26,6↑
<i>Regisaurus jacobi</i>	σ_{co}	-45,6	-52,3	-41,5	-63,6	4,1↓	11,3↑	-63,9	-70,5	-56,0	-79,4	7,9↓	8,9↑
	σ_t	+36,0	+42,8	+35,7	+57,8	0,3↓	15,0↑	+50,9	+57,6	+46,8	+72,7	4,1↓	15,1↑
<i>Regisaurus</i> sp.	σ_{co}	-25,1	-27,8	-24,7	-35,0	0,4↓	7,2↑	-41,3	-44,1	-39,0	-51,2	2,3↓	7,1↑
	σ_t	+16,3	+19,1	+18,1	+28,3	1,8↑	9,2↑	+27,3	+30,1	+27,1	+39,3	0,2↓	8,2↑
<i>Procynosuchus</i>	σ_{co}	-41,2	-43,7	-29,2	-38,4	12,0↓	5,3↓	-54,1	-56,6	-40,6	-51,3	13,5↓	5,3↓
	σ_t	+33,6	+36,1	+24,8	+34,1	8,8↓	2,0↓	+44,4	+46,9	+34,1	+44,8	10,3↓	2,1↓
<i>Galesaurus</i> (1kg)	σ_{co}	-46,1	-48,6	-31,0	-41,4	15,1↓	7,2↓	-60,8	-63,4	-44,6	-56,2	16,2↓	7,2↓
	σ_t	+39,9	+42,5	+27,4	+37,9	12,5↓	4,6↓	+52,8	+55,4	+39,2	+50,8	13,6↓	4,6↓
<i>Luangwa</i>	σ_{co}	-56,9	-63,6	-60,3	-78,8	3,4↑	15,2↑	-78,0	-98,8	-77,6	-82,5	0,4↓	16,3↓
	σ_t	+46,2	+52,9	+53,8	+72,3	7,6↑	19,4↑	+65,8	+72,8	+66,9	+92,2	1,1↑	19,4↑
?Scalenodon	σ_{co}	-54,6	-59,2	-51,1	-65,0	3,5↓	5,8↑	-77,6	-82,5	-69,4	-88,3	8,2↓	5,8↑
	σ_t	+44,9	+49,5	+45,0	+58,8	0,1↑	9,3↑	+64,1	+68,9	+59,4	+78,3	4,7↓	9,4↑
<i>Trucidocynodon</i>	σ_{co}	-28,4	-33,5	-31,4	-45,5	3,0↑	12,0↑	-34,2	-39,4	-34,7	-51,3	0,5↑	11,9↑
	σ_t	+21,8	+26,9	+28,2	+42,2	6,4↑	15,3↑	+26,4	+31,6	+30,2	+46,9	3,8↑	15,3↑

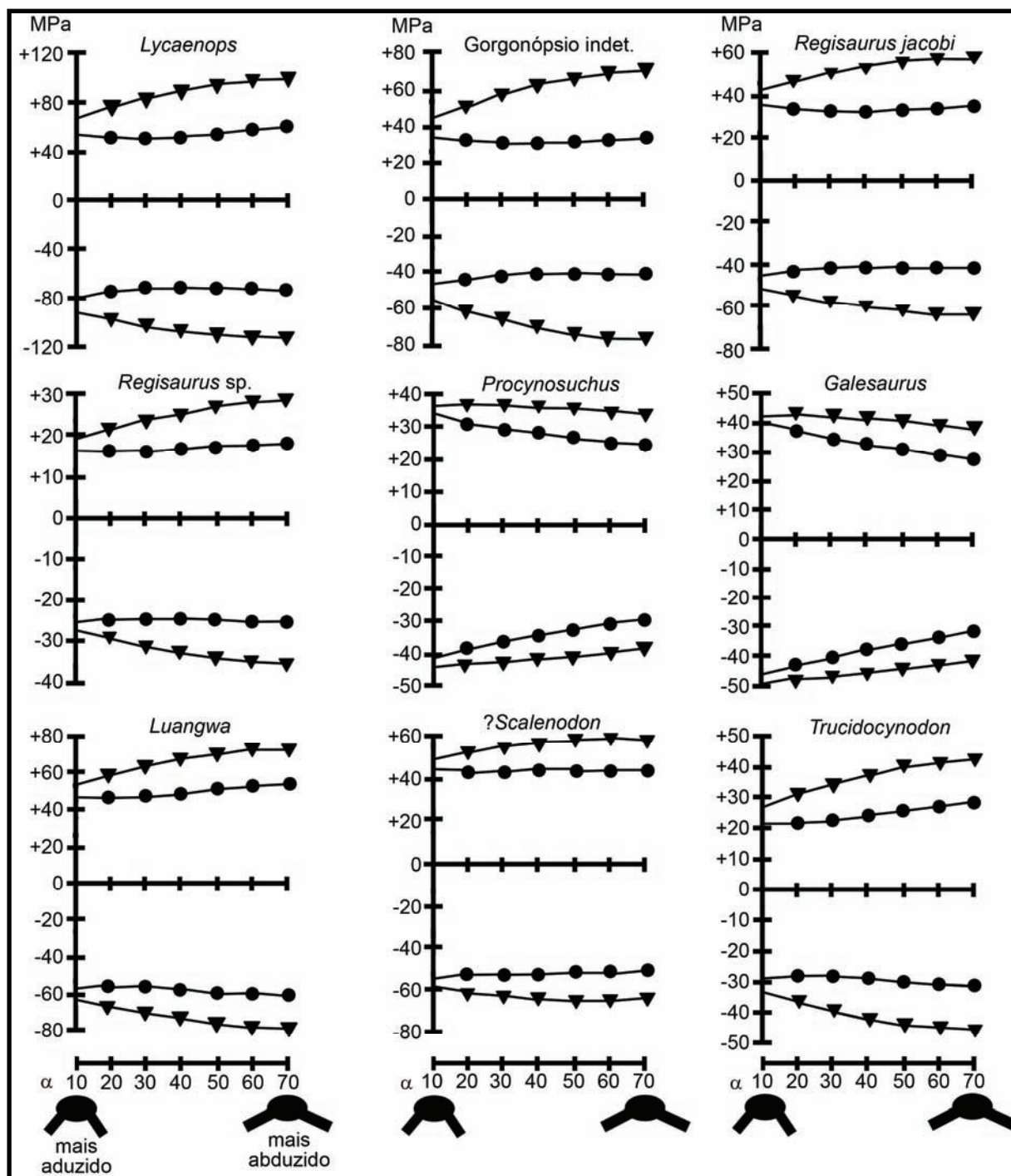


FIGURA 64. Estresses estimados sobre o fêmur de vários terápsidos. Exceto em relação a *Trucidocynodon*, os demais dados são de Blob (2001). São assinalados apenas os estresses em 'α' múltiplos de 10. Estresses compressivos estão abaixo do eixo horizontal (negativos) e tênses acima (positivos). ● = estimativas mínimas; ▼ = estimativas máximas.

Blob (2001) calculou as mudanças absolutas na magnitude das estimativas dos estresses compressivos e tênses, isto é, a diferença (Δ) entre os valores obtidos para os valores extremos de 'α' (10° e 70°), tanto para as estimativas mínimas (Δ_{\min}) quanto para as

máximas (Δ_{\max}) (TABELA 4). Estes valores também expressam a tendência geral de os estresses diminuírem ou aumentarem com a adoção de uma postura mais abduzida (α se aproximando de 70°). Com algumas exceções, como para as estimativas mínimas de estresse obtidas para gorgonópsios, terocefálios e cinodontes como *Procynosuchus* e *Galesaurus* e para as estimativas máximas destes cinodontes, os táxons restantes, ou seja, os demais cinodontes (incluindo *Trucidocynodon*), mostraram uma tendência à diminuição dos estresses gerados sobre o fêmur em posturas mais aduzidas. Gorgonópsios e terocefálios mostraram esta mesma tendência somente para as estimativas máximas (FIGURA 64).

Estes resultados e a atribuição de uma natureza “biomecanicamente implausível” a algumas magnitudes de estresse devem ser tomados com muito cuidado, uma vez que vários experimentos com espécies viventes mostram que os ossos dos tetrápodos, particularmente das aves e dos mamíferos, têm fatores de segurança que variam de dois a quatro, ou seja, são capazes de suportar de duas a quatro vezes os estresses a que usualmente estão sujeitos (Biewener, 1989b; Blob & Biewener, 1999, 2001; Kokshenev, 2007). Embora o momento em que se baseia a análise de Blob (2001), isto é, aquele em que um dos membros suporta toda massa corporal, seja aquele em que os picos de estresse sobre os ossos deste membro sejam atingidos, deve-se levar em conta que mesmo este pico de estresse é normal à locomoção. Assim, atividades menos usuais e mais “estressantes” aos ossos podem ocorrer, uma vez que os fatores de segurança acima mencionados garantirão a integridade mecânica do osso. Desta maneira, como nenhum dos táxons avaliados por Blob (2001) gerou resultados absurdos (segundo o autor, os maiores estresses calculados foram similares aos observados em mamíferos durante atividades mais extenuantes), é possível que tenham desenvolvido uma locomoção baseada nas posturas onde os estresses estimados fossem mais elevados.

Novamente, fica evidente a necessidade de que os resultados obtidos através dos modelos biomecânicos sejam confrontados com aquelas inferências realizadas a partir de uma análise morfo-funcional “pura” (sem necessidade de interpretação matemática), para que as observações obtidas a partir de uma abordagem sejam capazes de fundamentar (ou refutar) a outra. Nesta tese, os resultados calculados a partir do modelo biomecânico de Blob (2001) foram concordantes com o que foi inferido a partir da anatomia do esqueleto de *Trucidocynodon riograndensis*, isto é, a manutenção dos membros pélvicos em uma posição mais aduzida.

4.3.3.2. MODELO BIOMECÂNICO: ÍNDICE DE SIMETRIA DOS OSSOS DOS MEMBROS

Como mencionado anteriormente, Blob (2001) avaliou também as mudanças no formato da seção transversal do fêmur e da tíbia ao longo da evolução das diversas linhagens de terápsidos, já que, segundo este autor, este é um dos fatores mais determinantes à capacidade de um osso resistir às forças aplicadas sobre ele. Seu objetivo principal era avaliar a possibilidade de associar possíveis alterações na seção transversal destes ossos com os padrões de distribuição das forças experimentados por eles.

Nesta tese, o formato da seção transversal destes ossos é expresso sob a forma de um Índice de Simetria (IS). Para o fêmur e para a tíbia de *Trucidocynodon riograndensis*, o 'IS' foi 0,96 e 0,62, respectivamente (TABELA 1; FIGURA 65). De maneira simplificada, isto equivale a dizer que o fêmur tem uma seção transversal quase circular na metade do comprimento de sua diáfise, enquanto que a tíbia é bem mais comprimida látero-medialmente (já que $IS_{ti} = \text{diâmetro látero-medial} / \text{diâmetro ântero-posterior}$), na mesma região (ver também a FIGURA 29). Obviamente, as seções perfeitamente simétricas são aqueles onde $IS = 1$, isto é, os dois diâmetros medidos são iguais. Os resultados obtidos por Blob (2001) e sua avaliação perante uma das hipóteses filogenéticas proposta para os sinápsidos são apresentados na FIGURA 65.

Os cálculos de Blob (2001) mostraram que os formatos da seção transversal do fêmur e da tíbia dos “pelicossauros” não-Sphenacodontidae são bastante simétricos, embora a tíbia dos esfenacodontídeos seja mais comprimida em um de seus planos ($IS = 1,14$). A maioria das linhagens de terápsidos não-mamaliaformes avaliados por Blob (2001) mostrou seções mais assimétricas do que nos “pelicossauros” em geral. Exceto por *Procynosuchus* ($IS_{fe} = 1,18$), o fêmur dos cinodontes analisados por este autor mostraram seções quase simétricas (IS entre 0,99 e 1,02). *Trucidocynodon* tem um $IS_{fe} = 0,96$, o qual pode ser considerado condizente com o observado para os demais cinodontes. A tíbia dos cinodontes não-mamaliaformes, por sua vez, é marcadamente mais assimétrica que o fêmur (' IS_{ti} ' entre 0,61 e 0,80) e, novamente, o valor de 0,62 calculado para *Trucidocynodon* é concordante com o obtido por Blob (2001) para os táxons por ele avaliados.

De acordo com Blob (2001), o fêmur dos terápsidos não-mamaliaformes mais primitivos, como os gorgonópsios, era mais deprimido ântero-posteriormente do que o dos “pelicossauros” e, logo, a seção simétrica observada em terápsidos mais avançados teria sido

adquirida secundariamente (ou que a aquisição secundária, alternativamente, tenha sido a seção transversal assimétrica nos gorgonópsios).

Embora haja uma nítida mudança na postura e no regime de cargas experimentado pelo fêmur dos “pelicossauros” e dos terápsidos, os músculos relacionados ao fêmur se fixam ao redor da maior parte de sua circunferência (diferentemente da tíbia, onde as fixações musculares são mais restritas às superfícies flexora e extensora), o que favorece a manutenção de uma seção quase circular tanto naqueles sinápsidos mais primitivos (auxiliando ainda a resistência aos estresses de torção) quanto nos mais avançados, já que as forças musculares atuam em várias direções. Isto torna o fêmur menos suscetível do que a tíbia a mudanças mais drásticas no formato de sua seção transversal (Blob, 2001), como pode ser observado (com algumas exceções) na FIGURA 65.

	IS_{fe}	IS_{ti}	Postura inferida para o membro pélvico
Caseasauria*	1,02	0,99	abduzida
Ophiacodontidae	0,98	0,94	abduzida
Edaphosauridae	1,01	1,01	abduzida
Sphenacodontidae	0,91	1,14	abduzida
Biarmsuchia	0,86	--	? semi-aduzida/aduzida
Dinocephalia	0,43	0,86	aduzida em alguns grupos
Anomodontia	0,64	0,76	aduzida em alguns grupos
Gorgonopsia	0,72	0,59	semi-aduzida/aduzida
Therocephalia	0,90	0,64	semi-aduzida/aduzida
<i>Procynosuchus</i>	1,18	0,61	abduzida/semi-aduzida
<i>Galesaurus</i>	1,01	0,77	semi-aduzida/aduzida
<i>Thrinaxodon</i>	0,99	0,76	semi-aduzida/aduzida
Cynognathia**	0,99	0,64	não-abduzida
<i>Trucidocynodon</i>	0,96	0,62	não-abduzida/aduzida
Chiniquodontidae	1,02	0,80	não-abduzida/aduzida
<i>Probainognathus</i>	1,02	0,73	não-abduzida
Tritheledontidae	1,00	--	não-abduzida/aduzida
Mammaliaformes	1,00	0,74	não-abduzida/aduzida

FIGURA 65. Índices de simetria de fêmur e tíbia em várias linhagens de terápsidos. Exceto pelos dados referentes a *Trucidocynodon*, pelo triteledontídeo (*Irajatherium*) e pelo mamaliaforme (*Didelphis*), os demais índices são de Blob (2001), onde Caseasauria (*) foi tratado conjuntamente com os Varanopseidae e os Cynognathia (***) não foram desmembrados (o grupo inclui cinognatídeos, diademodontídeos e traversodontídeos, entre outros).

De acordo com Blob (2001), a compressão da tíbia no plano de flexão-extensão do joelho (compressão anteroposterior em animais com membros abduzidos e lateromedial naqueles com membros aduzidos) deve ter evoluído cedo na história dos terápsidos. Se for considerado que o primeiro animal a ter desenvolvido tal compressão ainda mantinha seus

membros em modo abduzido, esta seção assimétrica deve ter sido mais efetiva em resistir à tendência de curvatura do osso em sentido medial (em direção à linha mediana do corpo). Ao longo da linhagem dos cinodontes, a manutenção deste tipo de seção transversal na tíbia deve ter se devido ao fato de que, à medida que o membro pélvico se tornou mais aduzido, a tendência à curvatura da tíbia passou a ser maior em sentido posterior. Conseqüentemente, uma seção tibial látero-medialmente comprimida (a mudança se deve somente à re-orientação do membro) seria o modo mais eficaz do osso resistir a esta curvatura. Chama a atenção o fato apresentado por Blob (2001) de os “pelicossauros” manterem uma seção transversal quase simétrica em sua tíbia, mesmo com uma postura tipicamente abduzida. O autor explica isto devido ao fato de a anatomia do fêmur destes animais sugerir a presença de estresses de torção significativos no membro, os quais são mais bem resistidos por ossos (inclusive a tíbia) com seção mais simétrica.

Obviamente, a despeito da premissa teórica de que ossos com seção mais simétrica resistem melhor à torção, enquanto que aqueles cuja seção é mais assimétrica ou elíptica têm uma maior resistência à curvatura no sentido do raio maior desta elipse, esta relação não é perfeita e a distribuição destes dois padrões ao longo das linhagens de tetrápodos, por vezes, não obedece totalmente a lógica. Um exemplo, oferecido por Blob (2001), é o que acontece nos ossos dos membros posteriores de lagartos, os quais experimentam principalmente torção, e de alguns mamíferos carnívoros, que basicamente sofrem estresses de curvatura, onde não se observam diferenças significativas no formato da seção transversal. Assim, antes de se atribuir a determinado animal um comportamento interpretado a partir desta feição, deve-se procurar, em dada linhagem, uma constância na mudança do formato da seção transversal dos ossos dos membros que seja consistente com diferenças na habilidade de resistir às forças presentes durante a locomoção, para que, só assim, seja possível estabelecer uma relação mais clara entre estes dois aspectos.

4.3.3.3. CICLO LOCOMOTOR E PROGRESSÕES

Independentemente dos padrões de distribuição de forças e estresses sobre os ossos dos membros, é possível desenvolver discussões sobre a cinemática dos membros e sobre seu comportamento durante o ciclo locomotor. Por “ciclo locomotor” se entende o processo formado pela integração dos movimentos dos membros, capaz de prover ao animal o equilíbrio e o impulso necessários à locomoção (Elftman, 1929; Hildebrand, 1995). Aqui, inicialmente, será avaliado o comportamento dos membros peitoral e pélvico isoladamente e,

somente depois disto, a integração entre os movimentos dos quatro membros durante a locomoção será abordada, sob a forma daquilo que Hildebrand (*e.g.* 1995) chamou de “progressão”. A cinemática dos membros durante o ciclo locomotor, ou seja, a maneira como cada articulação se comporta, será baseada nas inferências realizadas anteriormente sobre as possibilidades de movimento e a amplitude destes movimentos para cada articulação. Os movimentos do esqueleto axial durante o ciclo locomotor não serão apresentados, embora possam contribuir em alguns aspectos da locomoção, como no comprimento do passo e na sincronia das passadas.

Elftman (1929) analisou os movimentos do membro pélvico durante a locomoção de alguns marsupiais. Suas observações, entretanto, podem ser extrapoladas para outros animais, como cinodontes não-mamaliaformes, e também ser aplicadas ao membro peitoral, com algumas adaptações. Segundo este autor, o ciclo de cada membro pode ser considerado como formado por duas partes ou “golpes” e cada um destes “golpes” pode ser subdividido em outras duas fases. Assim, o ciclo começa (o termo “começar” é arbitrário, uma vez que a análise do ciclo locomotor pode ter início em qualquer instante dele) com a (1) fase de apoio (“golpe propulsor”; do inglês “*stance phase*” ou “*propulsive stroke*”), que pode ser dividida em duas partes: (1a) o intervalo desde o instante em que a mão ou o pé toca o substrato (“*touchdown*”) até o momento em que o ponto de suporte esteja verticalmente alinhado com a glenóide peitoral ou com o acetábulo e (1b) todo tempo restante até a mão ou pé perder o contato com o solo (“*lift-off*”). Com o fim da fase de apoio, tem início a (2) fase de balanço (ou “golpe de recuperação”; do inglês “*swing phase*” ou “*recovery stroke*”), também dividida em duas partes: (2a) desde o momento final da fase de apoio (*i.e.* do *lift-off*) até que o centro de gravidade do membro se posicione verticalmente sob o acetábulo ou até que o membro peitoral inicie seu movimento em sentido anterior e (2b) o movimento de projeção anterior do membro para que a mão ou o pé atinja o substrato novamente (*i.e.* o próximo *touchdown*) (Elftman, 1929; Grillo, 2007; Schmidt, 2005) (FIGURA 66A). Como fica óbvio, o golpe de recuperação é nada mais do que a preparação para o próximo golpe propulsor, o qual é, efetivamente, incumbido de gerar o impulso locomotor (especialmente no membro pélvico). Quando cada um dos quatro membros do animal tiver passado pelo menos uma vez pelas fases de apoio e de balanço, o ciclo locomotor terá sido completado.

Durante o ciclo locomotor, a posição do centro de massa do membro é alterada, o que faz com que ocorra certa oscilação na energia mecânica envolvida na locomoção. Em deslocamentos a velocidades mais baixas (normalmente tratados como “caminhada”) (como aquele mostrado na FIGURA 66A) o centro de massa (CM) sai de uma posição mais elevada,

no final da fase (1a), até uma posição mais baixa, em sentido anterior, no final da fase (1b) (FIGURA 66B) e a energia mecânica se comporta segundo um mecanismo referido classicamente como um “pêndulo invertido” (Adamczyk & Kuo, 2009; Ahn *et al.*, 2004; Dickinson *et al.*, 2000; Farley & Ko, 2007; Parchman *et al.*, 2003; Reilly *et al.*, 2006).

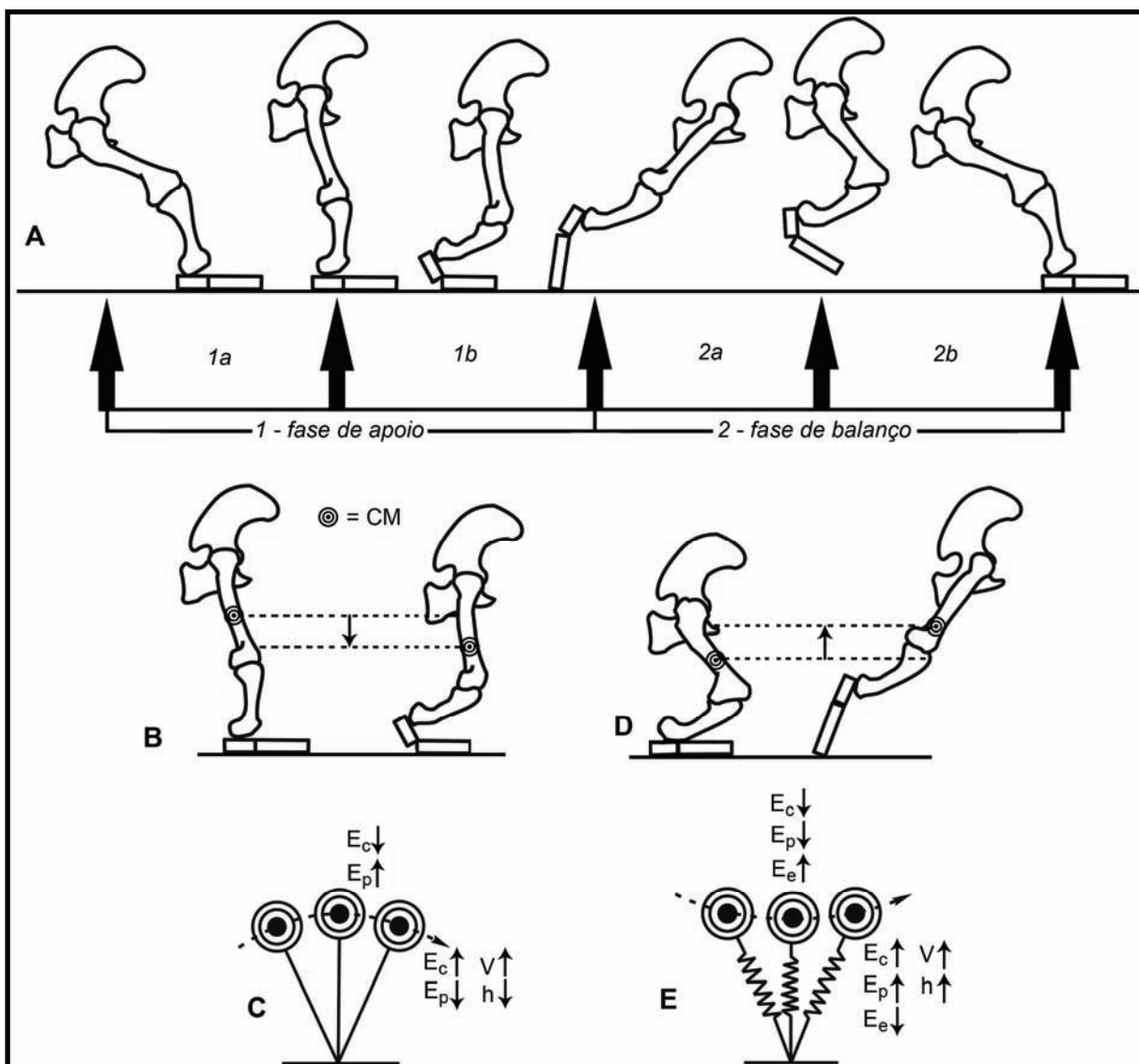


FIGURA 66. Fases do ciclo locomotor. A, divisão do ciclo locomotor, conforme descrito no texto (membro pélvico direito em norma lateral). B–C, comportamento do centro de massa (CM) e da energia mecânica em deslocamentos lentos. D–E, comportamento do centro de massa (CM) e da energia mecânica em deslocamentos mais rápidos. A–B e D, modificados de Fröbisch (2003); C e E, modificados de Dickinson *et al.* (2000). E_c , energia cinética; E_e , energia potencial elástica; E_p , energia potencial gravitacional; h , altura do CM em relação ao substrato; V , velocidade.

Neste modelo, assume-se que o ‘CM’ descreva uma trajetória em arco sobre o membro, fazendo com que a energia cinética (dependente da velocidade) atinja seu valor mínimo no momento em que o ‘CM’ está em seu ponto mais alto, onde a energia potencial

gravitacional (dependente da distância vertical em relação ao solo) é máxima. À medida que o ‘CM’ cai, a velocidade aumenta e a energia cinética cresce, com o conseqüente decréscimo na energia potencial gravitacional. Assim, as energias cinética e potencial gravitacional estão “fora-de-fase” (tradução livre para o termo em inglês “*out-of-phase*”) (Ahn *et al.*, 2004; Parchman *et al.*, 2003) (FIGURA 66C).

Quando o animal desenvolve velocidades maiores (comportamento tratado usualmente como “corrida”) o comportamento energético é essencialmente diferente e seus membros agem como “molas” (ou como um “pula-pula”) (Ahn *et al.*, 2004; Biewener & Daley, 2007; Dickinson *et al.*, 2000; Farley & Ko, 1997; Parchman *et al.*, 2003). Neste segundo modelo há mais flexão dos membros e o ‘CM’ atinge sua altura mínima durante a primeira metade da fase em que o membro toca o solo, à medida que o animal desacelera (FIGURA 66D). Aqui já há uma diferença fundamental entre o modelo anterior, já que tanto a energia cinética quanto a energia potencial gravitacional atingem seu mínimo ao mesmo momento (devido à desaceleração e ao deslocamento vertical para baixo do ‘CM’, respectivamente), estando “em-fase” (ou, do inglês, “*in-phase*”) (Ahn *et al.*, 2004; Parchman *et al.*, 2003). Além disso, há um terceiro tipo de energia mecânica envolvido, a energia potencial elástica. A inclusão desta variável no balanço energético acontece à medida que o membro é flexionado e os músculos e tendões armazenam energia elástica, que será liberada em seguida, na segunda metade da fase de apoio, estendendo o membro e elevando o ‘CM’ (Ahn *et al.*, 2004; Alexander, 2002b; Dickinson *et al.*, 2000) (FIGURA 66E).

O ciclo locomotor do membro peitoral de *Trucidocynodon* é apresentado na FIGURA 67, enquanto que na FIGURA 68 aparece o ciclo locomotor para o membro pélvico. Os ciclos peitoral e pélvico apresentados representam um deslocamento mais lento, do tipo caminhada, sendo que a principal diferença em relação a um deslocamento mais acelerado (não mostrado neste momento) reside na maior flexão dos membros durante a fase de apoio (ver adiante, quando for apresentado aquilo que se trata por “progressão”).

Hildebrand (1962, 1977, 1989a, 1995) apresentou o termo “progressão” para definir um comportamento particular, onde uma seqüência bem definida de movimentos dos membros é aplicada regularmente durante o deslocamento de um animal. Normalmente, a análise se restringe ao momento relativo em que cada membro toca o solo, à duração do contato de cada membro com o substrato (em relação ao tempo total de um ciclo locomotor) e à seqüência destes contatos, sendo comumente desconsideradas as contribuições do esqueleto axial, embora estas possam ter um papel importante (ver *e.g.* Dunbar *et al.*, 2004, 2008; Schilling & Hackert, 2006).

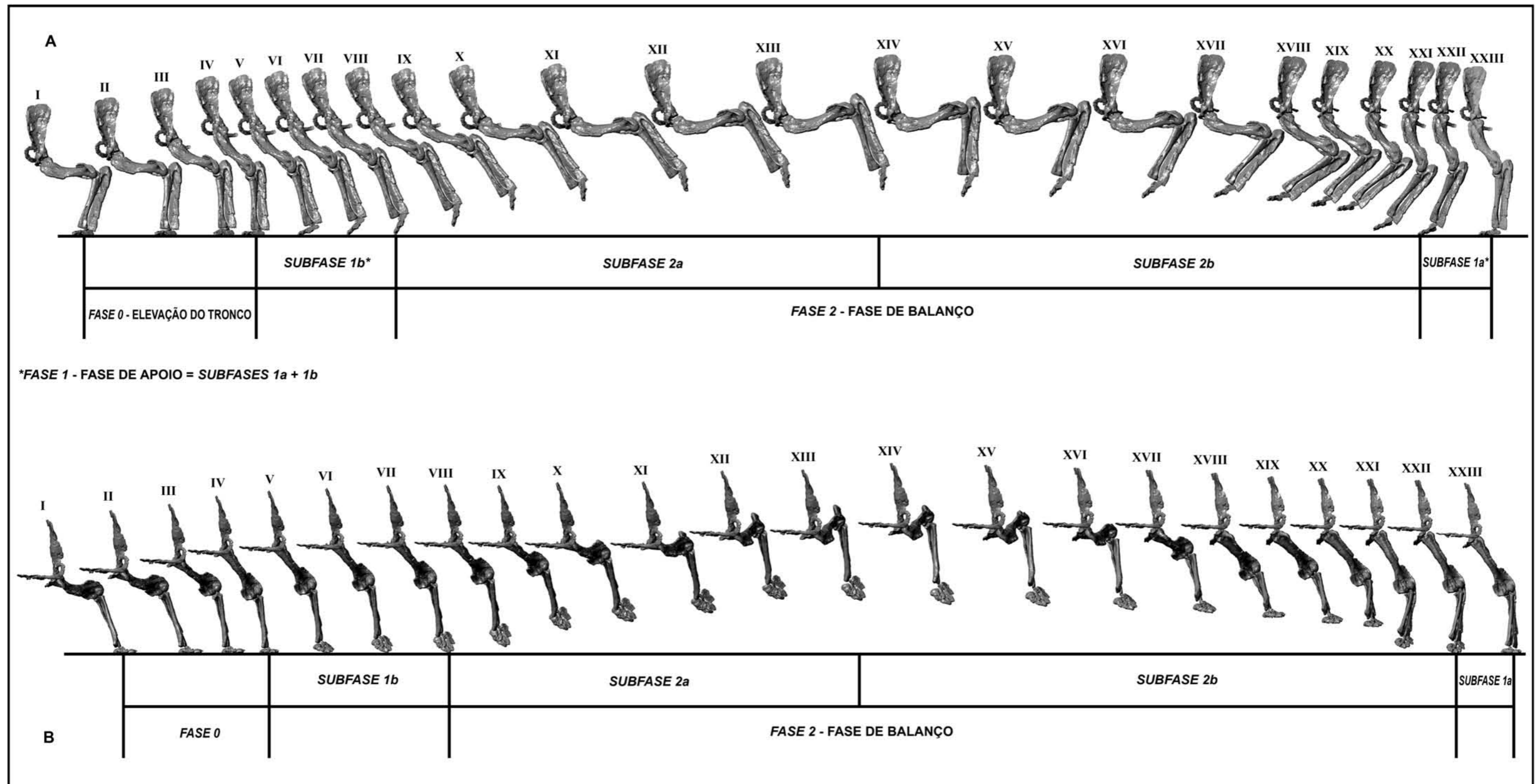


FIGURA 67. Ciclo locomotor do membro peitoral de *Trucidocynodon riograndensis*. São representados a interclavícula, a clavícula e o escapulocoracóide esquerdos e o membro esquerdo (os metacarvais e as falanges não são mostrados), em normas lateral (A) e cranial (B). Os “quadros” se sucedem no tempo da esquerda para a direita. Os algarismos romanos sobre cada imagem representam posições sucessivas no ciclo (uma pequena amostra das posições possíveis) e são os mesmos para A e B. A “Fase 0” representa o intervalo decorrido desde o abandono de uma posição de repouso (em I) até que o membro seja verticalizado (início da “Subfase 1b”, em IV), quando o ciclo propriamente dito “começa”. O movimento seguinte ao XXIII é o IV, pois a fase de repouso não ocorre entre dois ciclos sucessivos de um mesmo membro. O “tamanho” das fases não se refere à sua duração temporal exata. ■

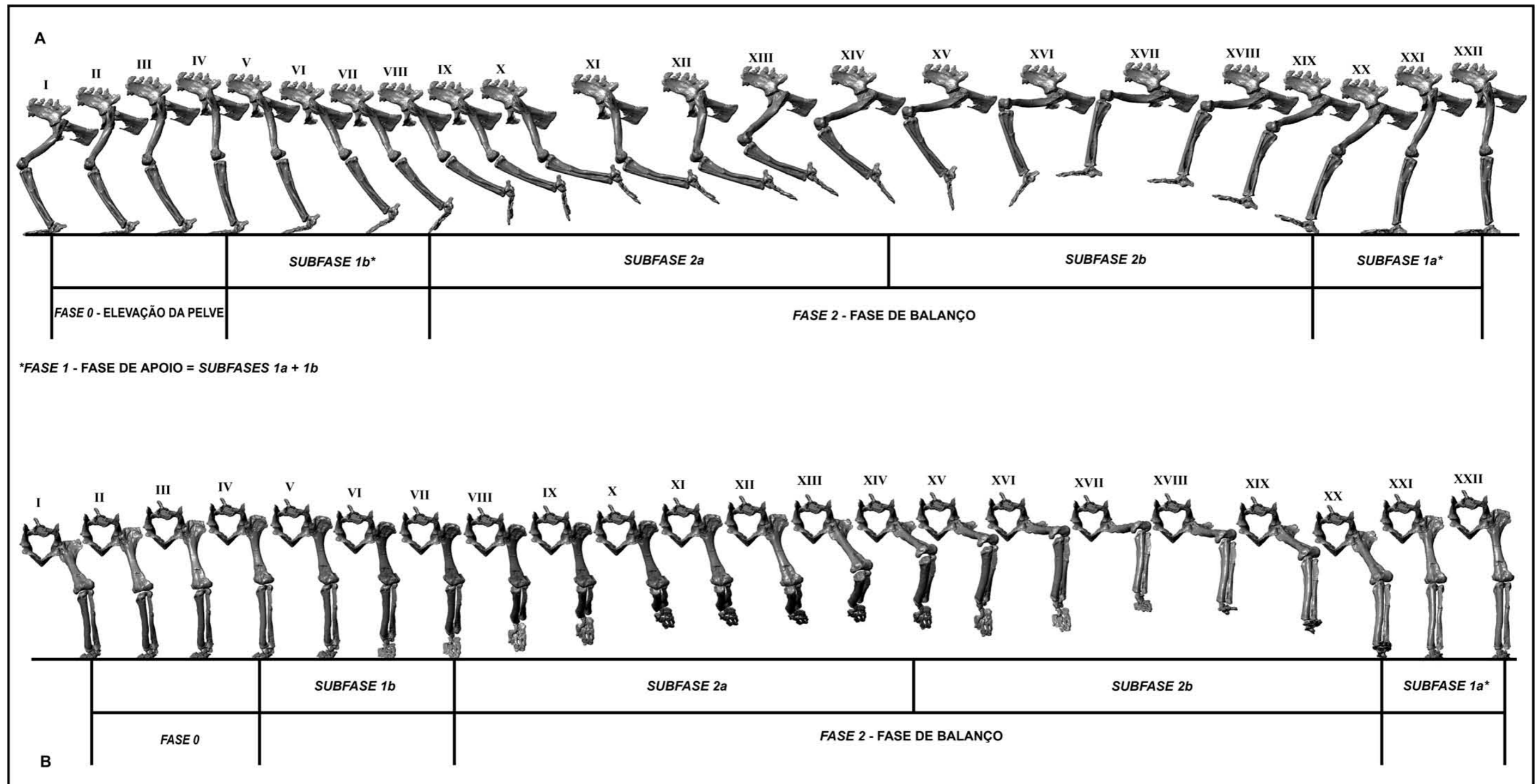



FIGURA 68. Ciclo locomotor do membro pélvico de *Trucidocynodon riograndensis*. São representados a cintura pélvica e os ossos do membro esquerdo (as falanges e alguns metatarsais não são mostrados), em normas lateral (A) e cranial (B). Os “quadros” se sucedem no tempo da esquerda para a direita. Os algarismos romanos sobre cada imagem representam posições sucessivas no ciclo (uma pequena amostra das posições possíveis) e são os mesmos para A e B. A “Fase 0” representa o intervalo decorrido desde o abandono de uma posição de repouso (em I) até que o membro seja verticalizado (início da “Subfase 1b”, em IV), quando o ciclo propriamente dito “começa”. O movimento seguinte ao XXII é o IV, pois a fase de repouso não ocorre entre dois ciclos sucessivos de um mesmo membro. O “tamanho” das fases não se refere à sua duração temporal exata. 

As progressões são tradicionalmente divididas em dois grupos principais: simétricas e assimétricas (Abourachid, 2003; Abourachid *et al.*, 2007; Hildebrand, 1989a, 1995; Schilling & Hackert, 2006). Progressões simétricas são aquelas onde o contato dos dois membros de um mesmo par (peitoral ou pélvico) são igualmente espaçados no tempo e são exemplificadas pela caminhada, pela andadura (a progressão empregada, normalmente, pelos camelídeos) e pelo trote. Nas progressões assimétricas, os membros de pelo menos um dos pares não contam o solo de maneira igualmente espaçada no tempo, como acontece no galope e nos saltos (FIGURA 69).

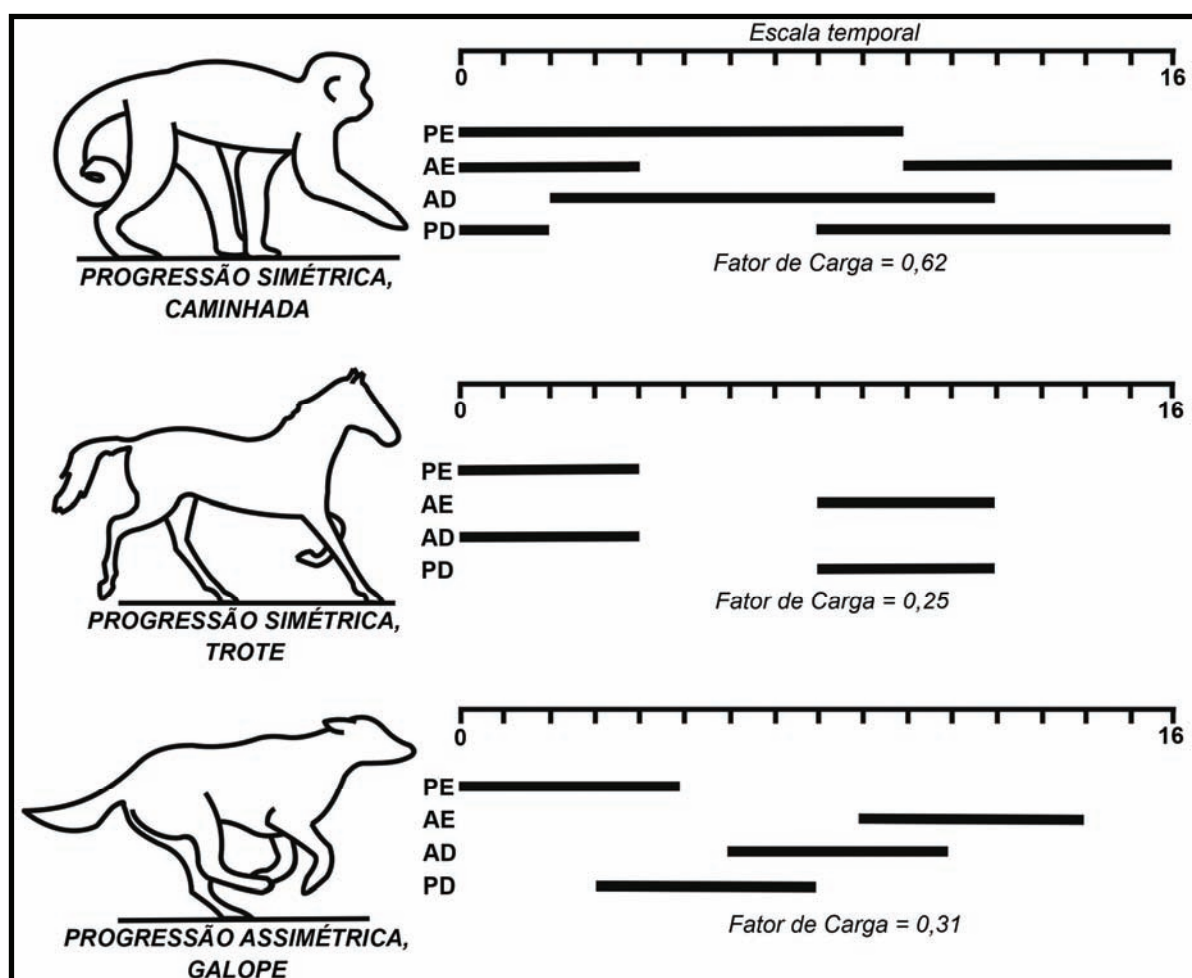


FIGURA 69. Progressões simétricas e assimétricas. As barras negras indicam o intervalo de tempo em que cada membro contata o substrato. AD, membro anterior (peitoral) direito; AE, membro anterior esquerdo; PD, membro posterior (pélvico) direito; PE, membro posterior esquerdo. Nas progressões simétricas as pisadas de um mesmo par de membros são igualmente espaçadas no tempo [por exemplo, na caminhada, 'PE' pisa em tempo ($t=0$) e passam-se oito unidades de tempo até que a pisada de 'PD' ocorra ($t=8$), passam-se então mais oito unidades de tempo até que 'PE' toque o substrato novamente ($t=0$) e assim por diante]. Nas progressões assimétricas não há esta igualdade temporal [no galope apresentado, 'PE' toca o solo em $t=0$ e passam-se três unidades de tempo até a pisada de 'PD' ($t=3$), mas para que 'PE' toque o solo novamente são necessárias treze unidades de tempo]. Modificado de Hildebrand (1995).

Um outro parâmetro prático importante na diferenciação das progressões é o chamado “fator de carga” (em inglês, “*duty factor*”), que representa a porção do ciclo na qual um dos membros, usado como referência, fica em contato com o solo (Ahn *et al.*, 2004; Alexander, 2002a). Por definição, progressões lentas, como a caminhada, são caracterizadas por fatores de carga maiores que 0,5 (ou 50% do ciclo), enquanto que fatores menores que 0,5 caracterizam deslocamentos mais velozes, como o trote e o galope (FIGURA 69). Os fatores de carga não são exatamente dependentes do tipo de progressão, isto é, fatores de carga mais baixos (característicos de deslocamentos mais velozes) podem aparecer em progressões simétricas ou assimétricas (veja os fatores de carga do trote e do galope apresentados na FIGURA 69). O contrário, entretanto, não é usual, ou seja, fatores de carga mais altos (típicos de deslocamentos lentos) parecem estar restritos a progressões simétricas.

Outro aspecto a ser avaliado durante a análise das progressões é a existência ou não de uma fase aérea, isto é, um intervalo de tempo onde o animal não esteja apoiado em nenhum de seus membros (Abourachid *et al.*, 2007; Hildebrand, 1995). Normalmente os deslocamentos mais velozes permitem o desenvolvimento de uma fase aérea, como aparece no trote ($t = 4$ a 8 e $t = 12$ a 16) e no galope ($t = 14$ a 16) mostrados na FIGURA 69.

Para contemplar a maior parte destas situações, dois ciclos locomotores integrando os movimentos dos quatro membros foram reconstruídos para *Trucidocynodon*. O primeiro caracteriza um movimento mais lento e com progressão simétrica do tipo caminhada (logo, com fator de carga maior que 0,5) e é mostrado na FIGURA 70. O segundo ciclo, apresentado na FIGURA 71, representa um deslocamento mais rápido e com progressão assimétrica do tipo galope (com fator de carga menor que 0,5).

Como comentado até aqui, os membros peitorais e pélvicos de *Trucidocynodon* são diferentes quanto à postura, sendo os primeiros mais abduzidos do que os últimos. Esta condição não deve ter interferido no desenvolvimento de uma “caminhada”, como a mostrada na FIGURA 70, uma vez que os membros pélvicos devem ter trabalhado livremente para gerar a maior parte do impulso locomotor e os membros peitorais terem sido os responsáveis por manter o tronco erguido e prover a manobrabilidade necessária, no que pode, inclusive, ter ajudado o fato de serem levemente mais abduzidos. A possibilidade de um “galope”, como o da FIGURA 71, entretanto, deve passar também por um estudo fisiológico que avaliasse as capacidades aeróbias deste animal, importantes em animais atuais que desenvolvem este tipo de deslocamento, embora as feições estruturais até agora avaliadas não tenham a capacidade de refutar tal hipótese.

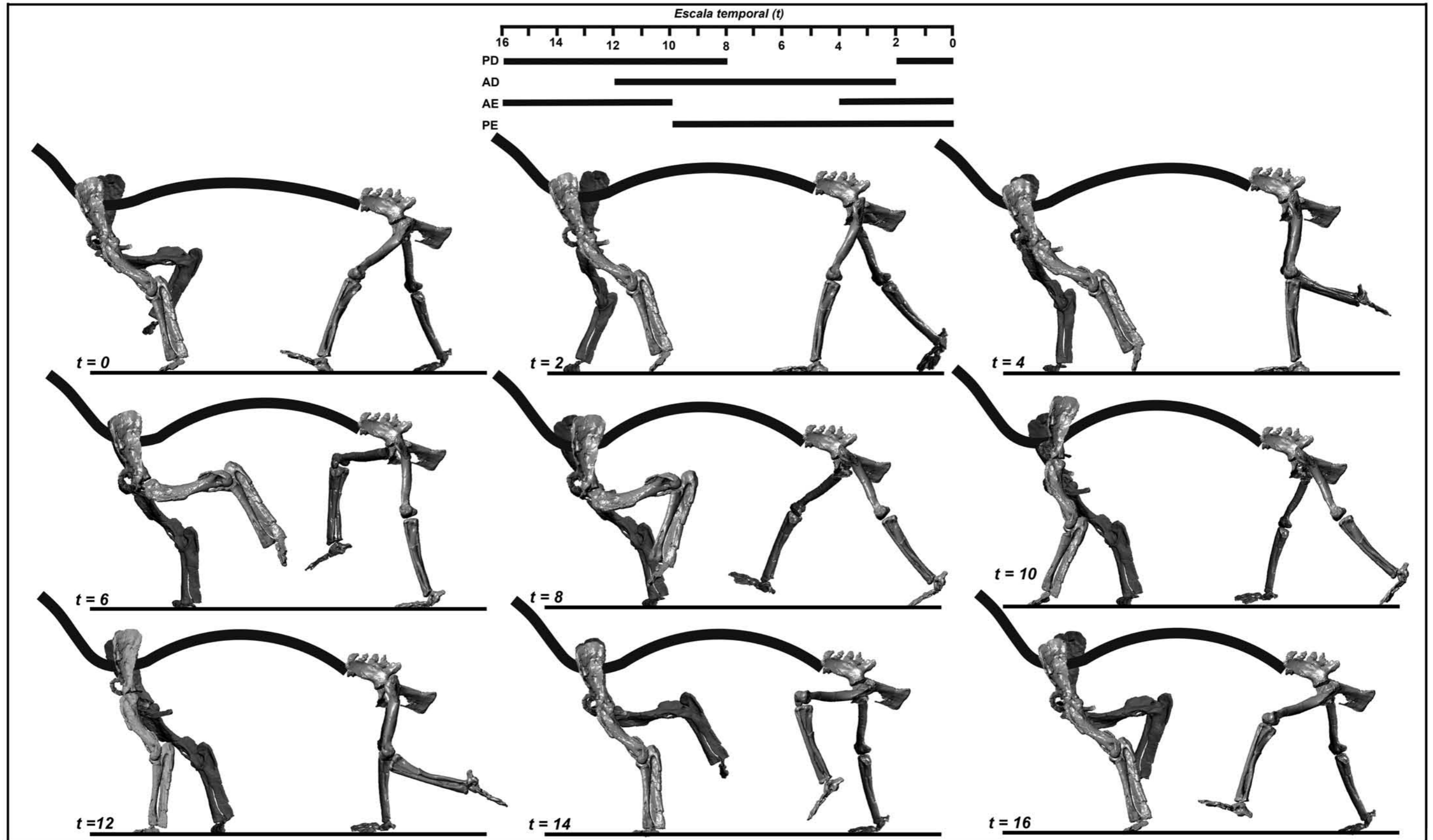


FIGURA 70. Progressão simétrica do tipo caminhada em *Trucidocynodon riograndensis*. Os quatro membros são mostrados a partir do lado esquerdo do corpo e a barra entre eles representa a coluna vertebral. A progressão mostrada no topo da imagem é a mesma da FIGURA 69 (caminhada) (com a escala temporal em sentido inverso), bem como as abreviaturas dos membros. A unidade de tempo é arbitrária.

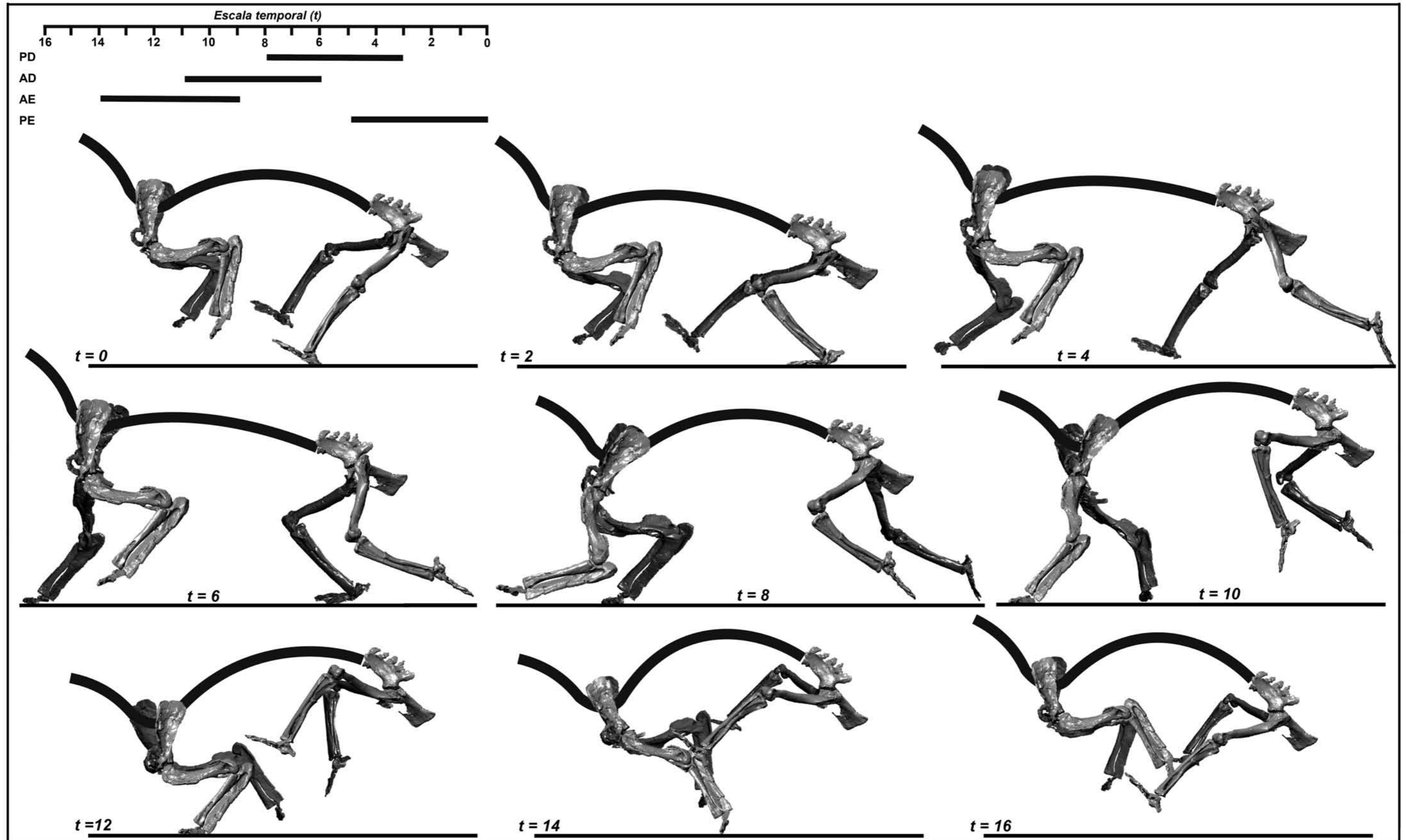


FIGURA 71. Progressão assimétrica do tipo galope em *Trucidocynodon riograndensis*. Os quatro membros são mostrados a partir do lado esquerdo do corpo e a barra entre eles representa a coluna vertebral. A progressão mostrada no topo da imagem é a mesma da FIGURA 69 (galope) (com a escala temporal em sentido inverso), bem como as abreviaturas dos membros. A unidade de tempo é arbitrária.

4.4. POSTURA E LOCOMOÇÃO EM OUTROS CINODONTES DO TRIÁSSICO SUL-AMERICANO

Outros cinodontes triássicos da América do Sul têm material pós-craniano suficientemente bem conhecido para que as observações feitas a partir de *Trucidocynodon riograndensis*, bastante completo, e sobre a evolução da postura e da locomoção dos cinodontes em geral possam ser transferidas para eles.

4.4.1. *EXAERETODON FRENGUELLII* E *EXAERETODON RIOGRANDENSIS*

O grande traversodontídeo *Exaeretodon frenguelli* (Formação Ischigualasto, Triássico Superior da Argentina) é, muito provavelmente, o cinodonte triássico cujo esqueleto é conhecido de forma mais completa. O material pós-craniano referente a este animal foi extensamente descrito por Bonaparte (1963) e é apresentado nas FIGURAS 72–73. A espécie brasileira, *E. riograndensis* (Formação Santa Maria, Triássico Superior), por sua vez, tem uma parcela menor de seu esqueleto conhecida, incluindo algumas vértebras, o rádio, a ulna e parte da cintura pélvica, descrita por Oliveira *et al.* (2007a) e com fêmur e tíbia ainda não publicados. Embora mostre algumas diferenças em relação à anatomia de *E. frenguelli*, o esqueleto pós-craniano da espécie brasileira deve ter funcionado de maneira similar. Assim, a maior parte das inferências realizadas a partir de agora será destinada ao táxon argentino, com base na observação de espécimes depositados no Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN), no Instituto Miguel Lillo de Tucumán (PVL) e no Museo de Ciencias Naturales de San Juan (PVSJ), bem como nos dados apresentados na publicação de Bonaparte (1963).

A cintura e o membro peitoral de *Exaeretodon* mostram feições anatômicas que o distinguem muito nitidamente do padrão assinalado para *Trucidocynodon*, o que é sugestivo de um comportamento postural e locomotor também distintos. A interclavícula e as clavículas de *E. frenguelli* (preservadas na posição articular em pelo menos um espécime) (FIGURA 72A–B) parecem ter se articulado de uma maneira mais firme do que em *Trucidocynodon* (ver FIGURA 31 e ANEXO 2–PRANCHA II:C–F), de modo que a possibilidade de movimentos mais evidentes entre estes ossos pode ser descartada. Também deve ter sido menos móvel a articulação entre a clavícula e o escapulocoracóide, o que é evidenciado pelo profundo sulco na extremidade lateral da clavícula, que deveria envolver o acrômio (FIGURA 72A e C). Este, por sua vez, embora longo, não atinge o desenvolvimento observado em *Trucidocynodon* (ver

FIGURA 32 e ANEXO 2–PRANCHA II:A–B). Como assinalado anteriormente, um acrômio mais alongado é indicativo de uma maior liberdade de movimentos nesta área (Kemp, 1980b, 1982).

O funcionamento da articulação do ombro também é diferente em relação ao proposto para *Trucidocynodon*. No escapulocoracóide, observa-se uma grande placa coracoidal (FIGURA 72D), sugerindo a fixação de uma musculatura “menos mamaliana” e adaptada a um membro menos aduzido, o que é, em parte, reforçado pela posição mais lateral da cavidade glenóide (FIGURA 72C–D), ao invés de levemente lateroposterior, como em *Trucidocynodon*, ver FIGURA 32).

A possibilidade de o membro peitoral ter atuado de maneira mais abduzida, com os principais movimentos do úmero ocorrendo em um plano mais horizontalizado, é reforçada pela anatomia deste osso (FIGURA 72E–F). Segundo Abdala (1999), o úmero dos cinodontes pode se apresentar sob a forma de dois padrões morfológicos. Um é caracterizado por um osso proporcionalmente curto, com as extremidades muito expandidas e com a crista deltopeitoral formando um ângulo muito grande em relação ao eixo longitudinal do úmero (por vezes maior que 100°). A segunda categoria compreende úmeros proporcionalmente mais alongados, com as extremidades menos expandidas e uma crista deltopeitoral mais “fechada”, ou seja, com um ângulo menor em relação ao eixo longitudinal do osso. Nitidamente, o úmero de *Trucidocynodon* pode ser alocado na segunda categoria (ver FIGURA 33 e ANEXO 2–PRANCHA II:G–H), enquanto que o de *Exaeretodon* pertence à primeira. Ainda segundo Abdala (1999), úmeros como o de *Exaeretodon* seriam mais efetivos à sustentação ativa do corpo em animais onde os membros peitorais não fossem totalmente aduzidos. Além disso, a cabeça umeral de *Exaeretodon* não é tão saliente dorso-posteriormente quanto em cinodontes onde a postura deve ter sido menos abduzida, como o próprio *Trucidocynodon*. Além disso, ambas as cristas epicondilares são muito desenvolvidas, sugerindo também uma postura mais abduzida.

O rádio e a ulna de *Exaeretodon* (FIGURA 72G) são ossos bastante robustos, sem a sobreposição das extremidades distais, como a que aparece em cinodontes como *Trucidocynodon*, sugerindo que os movimentos entre estes ossos fossem mais significativos. Além disso, o osso pisiforme (um dos ossos do carpo), que serve de alavanca à musculatura flexora da mão, é pouco desenvolvido. Estes dois aspectos sugerem que os movimentos de flexão e extensão do antebraço eram menos importantes no deslocamento do que os movimentos de pronação e supinação, um fato reforçado pela presença de grandes cristas epicondilares, como mencionado acima.

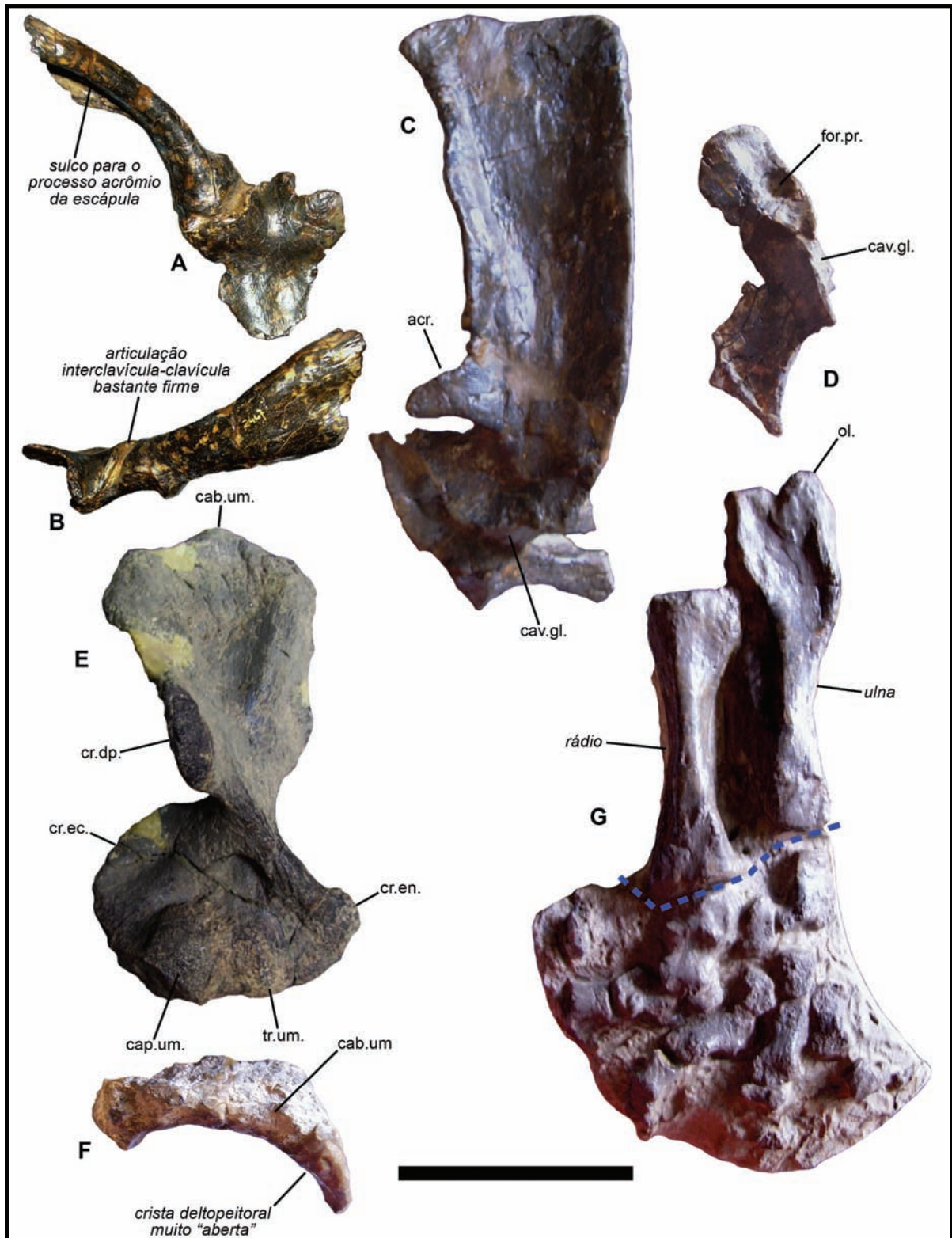


FIGURA 72. Cintura e membro peitoral de *Exaeretodon frenguelli*. A–B, interclavícula e clavícula esquerda (PVL-2467), em normas dorsal e cranial. C–D, escapulocoracóide esquerdo (PVL-2554), em normas lateral e ventral. E, úmero direito (PVSJ-702), em norma anterior. F, úmero esquerdo (PVL-2554), em norma proximal. G, rádio, ulna e mão esquerdos (PVL-2554), em norma látero-anterior (a linha azul mostra o limite antebráquio-mão) Abreviaturas na LISTA DE ABREVIATURAS (ANEXO 1). Escala = 10 cm.

Elementos da cintura peitoral não são conhecidos para *E. riograndensis*, bem como seu úmero, mas o rádio e a ulna deste táxon não mostram nenhuma diferença significativa em relação a *E. frenguelli* (Oliveira *et al.*, 2007a).

Na cintura e no membro pélvico de *Exaeretodon*, porém, o panorama é um pouco diferente em relação ao que ocorre nos elementos peitorais, com uma anatomia sugerindo a participação mais ativa do membro e sua atuação de maneira mais aduzida durante a locomoção. Toda a cintura pélvica de *Exaeretodon* mostra aspectos bastante derivados, como o grande alongamento da região pré-acetabular do ílio, em detrimento da região pós-acetabular, um acetábulo profundo, arredondado e com margens bastante salientes e uma placa pubo-isquiática deslocada posteriormente (FIGURA 73A). Esta morfologia é sugestiva de uma musculatura tipicamente “mamaliana”, com a provável diferenciação dos glúteos, efetivos em um deslocamento baseado na postura aduzida dos membros. Estas mesmas características, com leves modificações, são observadas em *Trucidocynodon* (ver FIGURA 35 e ANEXO 2–PRANCHA III:A–B), o qual teve seu membro pélvico modelado de modo aduzido. Embora a cintura pélvica de *E. riograndensis* não seja completamente conhecida, ílio e ísquio têm a mesma anatomia do táxon argentino (Oliveira *et al.*, 2007a).

O fêmur de *Exaeretodon* é relativamente alongado, com uma cabeça bastante arredondada e muito deslocada medial e, mais suavemente, dorsalmente, o trocanter maior é muito amplo e a superfície articular dos côndilos lateral e distal ocupa as áreas distal e póstero-ventral do osso (FIGURA 73B–C). Esta morfologia femoral é grandemente sugestiva de um comportamento aduzido para o membro pélvico (como proposto por Bonaparte, 1963) e, embora o fêmur de *Exaeretodon* seja mais robusto, não se afasta muito do observado em *Trucidocynodon* (ver FIGURA 36 e ANEXO 2–PRANCHA III:C–D). A tíbia e a fíbula, robustas, não mostram nenhuma feição que contrarie estas interpretações (FIGURA 73D). O conhecimento sobre o membro pélvico de *E. riograndensis* se restringe ao fêmur e à tíbia (FIGURA 73E–F), os quais não diferem muito dos de *E. frenguelli*.

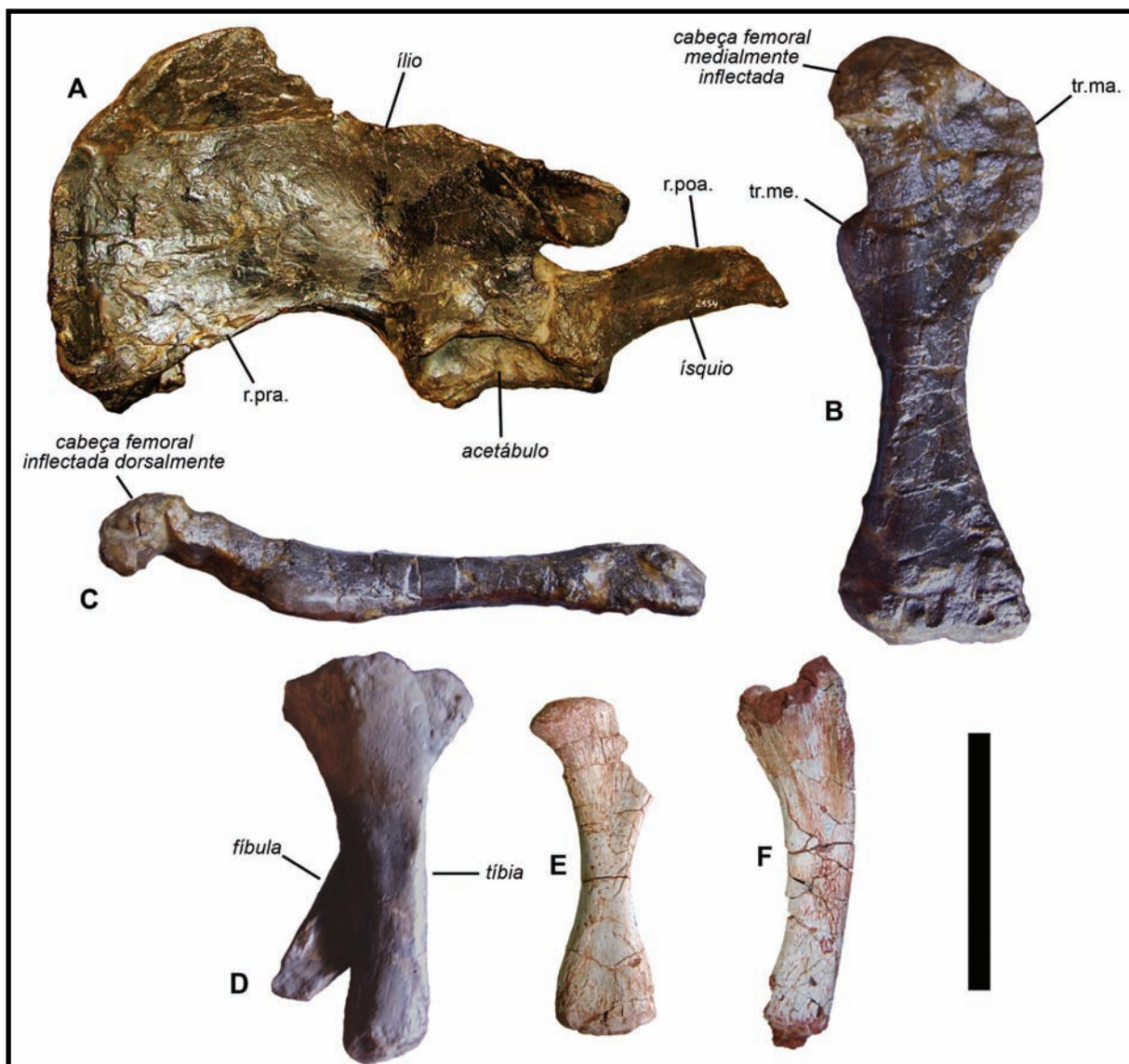


FIGURA 73. Cintura e membro pélvico de *Exaeretodon* spp. A–D, *E. frenguelli* (PVL-2554). E–F, *E. riograndensis*. A, ílio esquerdo, em norma lateral e levemente dorsal. B–C, fêmur esquerdo, em norma anterior e medial. D, tíbia e fíbula esquerdas, em norma medial. E, fêmur direito (provavelmente juvenil) (UFRGS PV-1174-T), em norma anterior. F, tíbia direita (UFRGS PV-1166-T), em norma lateral. Abreviaturas na LISTA DE ABREVIATURAS (ANEXO 1). Escala = 10 cm.

4.4.2. PASCUALGNATHUS POLANSKII

Outro traversodontídeo com o esqueleto pós-craniano bastante conhecido é *Pascualgnathus polanskii* (Formação Puesto Viejo, Triássico Inferior da Argentina), conforme apresentado por Bonaparte (1966b)⁸.

A cintura peitoral deste animal mostra algumas feições diferentes daquelas de *Exaeretodon* e de *Trucidocynodon*. Os aspectos mais importantes são a gracilização da clavícula, a redução dos coracóides e a orientação mais látero-posterior da cavidade glenóide peitoral (FIGURA 74B–C). O úmero de *Pascualgnathus* é alongado e delgado, se aproximando do segundo padrão morfológico acima referido, embora a extremidade distal seja consideravelmente expandida. A crista deltopeitoral, apesar de bastante grande, é orientada quase que perpendicularmente em relação ao eixo longitudinal do osso. Um aspecto notável é o grande deslocamento da cabeça umeral em sentido dorso-posterior (FIGURA 74D–E), mas, da mesma maneira que em *Trucidocynodon*, a tuberosidade menor do úmero impede que ele seja articulado de uma maneira mais aduzida. A ulna e o rádio são levemente sigmóides, mas a ulna é marcada por uma crista que, provavelmente, deve ter restringido a pronação e a supinação do antebraço (FIGURA 74F), mas não tanto quanto em *Trucidocynodon* (ver FIGURA 34A e ANEXO 2–PRANCHA II:I–J). Assim, de uma maneira geral, o membro peitoral de *Pascualgnathus* deve ter atuado de maneira mais aduzida que em *Exaeretodon*, em um grau semelhante ao de *Trucidocynodon*, com uma participação mais efetiva dos movimentos de flexão e extensão do cotovelo.

A cintura pélvica não é tão avançada quanto a de *Exaeretodon*, em especial na anatomia do ílio, o qual tem suas áreas pré e pós-acetabular com comprimento similar (FIGURA 74G), diferente da condição observada em *Trucidocynodon* (FIGURA 35 e ANEXO 2–PRANCHA III:A). A placa pubo-isquiática tem um desenvolvimento similar a *Exaeretodon*. No longo e delgado fêmur, são evidentes a orientação dorso-medial da cabeça femoral e a extensão das superfícies articulares dos côndilos sobre as áreas distal e pósterovertral do osso (FIGURA 74H–I). Esta morfologia da cintura e do membro pélvico sugere que o membro tenha desenvolvido algum grau de adução, embora, muito provavelmente, não tanto como em *Exaeretodon* e em *Trucidocynodon*.

⁸ Infelizmente, a maior parte do material referente a *Pascualgnathus* não foi encontrada na coleção da instituição depositária (Instituto Miguel Lillo, Argentina), tendo sido analisado apenas um espécime não tombado (PVL-s/nº) e pobremente preservado (FIGURA 74A). Assim, a maioria das informações apresentadas, bem como as ilustrações, provém do trabalho de Bonaparte (1966b).

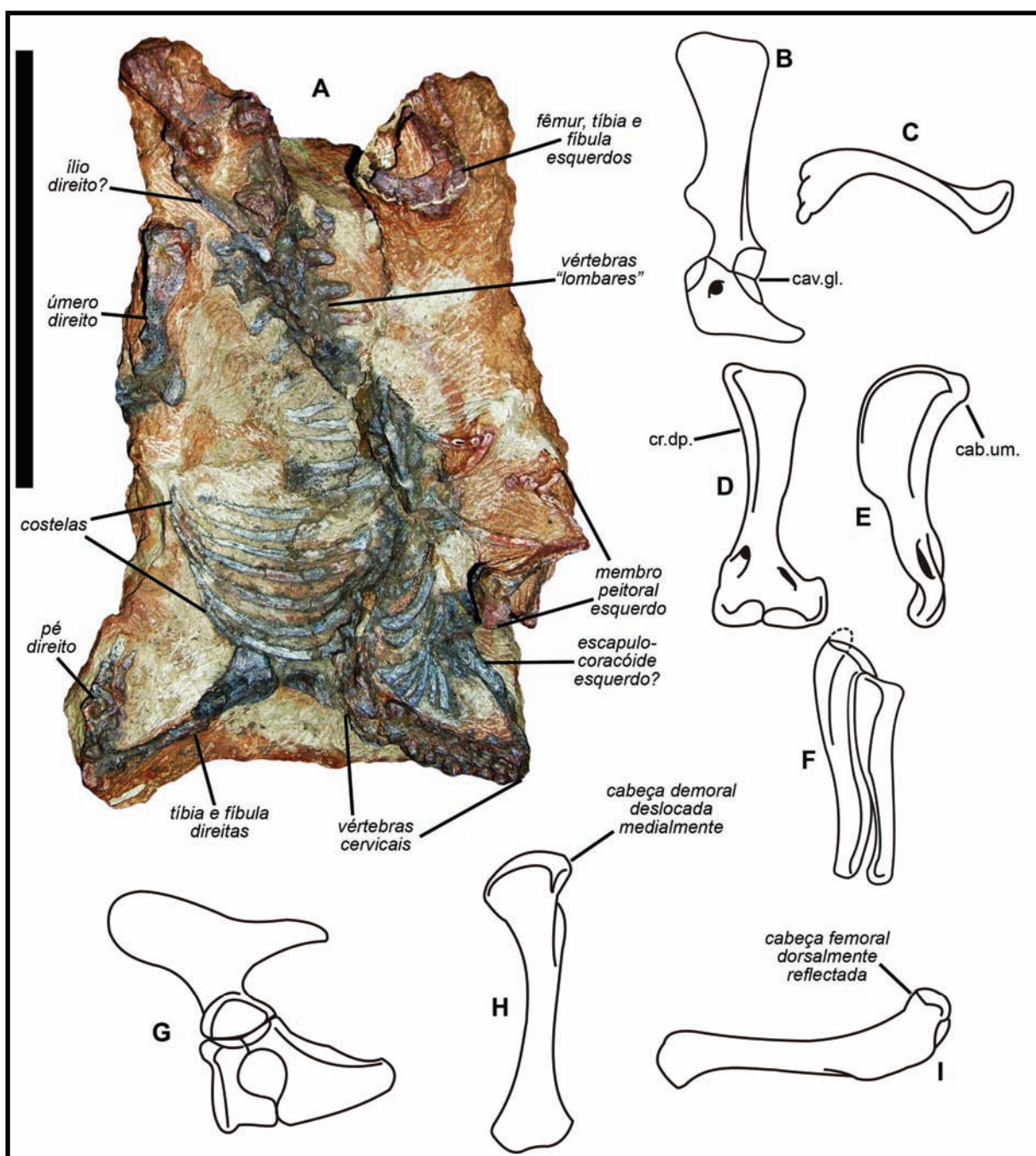


FIGURA 74. Esqueleto pós-craniano de *Pascualgnathus polanskii*. A, bloco contendo um esqueleto parcial (PVL-s/n°). B, escapulocoracóide esquerdo, em norma lateral. C, clavícula esquerda, em norma dorsal. D–E, úmero direito, em normas anterior e medial. F, rádio e ulna direitos, em norma lateral (a área tracejada representa o suposto processo olecrano da ulna). G, ramo esquerdo da cintura pélvica, em norma lateral. H–I, fêmur direito, em normas anterior e medial. Todos, exceto A, modificados de Bonaparte (1966b). Abreviaturas na LISTA DE ABREVIATURAS (ANEXO 1). Escala = 10 cm, somente para A, os demais não estão em escala.

4.4.3. MASSETOGNATHUS PASCUALI E MASSETOGNATHUS OCHAGAVIAE

Outro cinodonte cujo pós-crânio é consideravelmente bem conhecido é o traversodontídeo *Massetognathus pascuali*⁹ Romer, 1967 (Formação Chañares, Triássico Médio da Argentina), devido, em grande parte, ao trabalho de Jenkins (1970d).

Na cintura peitoral, é possível se observar uma placa coracoidal bastante desenvolvida, um acrômio escapular apenas moderadamente desenvolvido e uma cavidade glenóide levemente orientada posteriormente (FIGURA 75A), diferindo bastante do observado em *Trucidocynodon* (ver FIGURA 32 e ANEXO 2–PRANCHA II:A–B). As clavículas são bastante delgadas e longas e devem ter sido capazes de desenvolver alguma mobilidade em relação à interclavícula, embora restrita (FIGURA 75B). O úmero de *Massetognathus* tem uma morfologia que se aproxima mais do segundo padrão acima citado, com uma constituição mais leve e extremidades apenas moderadamente expandidas (FIGURA 75C–D), comparável à de *Trucidocynodon* (ver FIGURA 32 e ANEXO 2–PRANCHA II:G–H). O rádio e a ulna são levemente sigmóides e devem ter sido capazes de pronação e supinação moderadas (FIGURA 75E–F). Assim, apesar da morfologia levemente menos avançada do escapulocoracóide, *M. pascuali* deve ter postado seu membro peitoral em uma condição similar à observada em *Trucidocynodon*.

A cintura pélvica de *Massetognathus* (FIGURA 75G) mostra um ílio com a região pré-acetabular bem desenvolvida, com comprimento maior que a porção pós-acetabular, embora esta última ainda seja bastante grande, diferentemente de *Trucidocynodon*, cuja área pós-acetabular é marcadamente menor do que a área anterior da lâmina ilíaca (ver FIGURA 35 e ANEXO 2–PRANCHA III:A). O ísquio e o púbis formam uma ampla placa ventral, com algumas feições avançadas, como o desenvolvimento de uma fenestra obturadora grande, a horizontalização do ísquio e o encurtamento ântero-posterior do púbis. Além disto, o acetábulo é profundo e o reforço supra-acetabular é bastante saliente. Exceto pelo desenvolvimento da região pós-acetabular da lâmina ilíaca, todas estas feições são sugestivas de uma musculatura bastante próxima ao padrão mamaliano e da adoção de uma postura baseada em membros posteriores mais aduzidos, como em *Trucidocynodon*. A possibilidade de um comportamento locomotor baseado em membros pélvicos bastante aduzidos é

⁹ Embora a maioria do material pós-craniano atribuído ao gênero *Massetognathus* depositada no Instituto Miguel Lillo (PVL) não carregue uma determinação específica, muito provavelmente, o mesmo pode ser tratado como pertencente a *M. pascuali* (inclusive pela provável validade somente desta espécie, na Argentina), o que será seguido na análise aqui apresentada.

corroborada pela morfologia do fêmur, cuja cabeça é bastante hemisférica e deslocada medial e dorsalmente (FIGURA 75H–I) (ver Jenkins, 1970d)¹⁰.

M. ochagaviae (Formação Santa Maria, Triássico Médio do Brasil) tem conhecidos apenas pouco restos pós-cranianos tentativamente atribuídos a ele, como algumas vértebras, partes de fêmur, tíbia e fíbula e um pé direito parcial (Oliveira & Schultz, 2008).

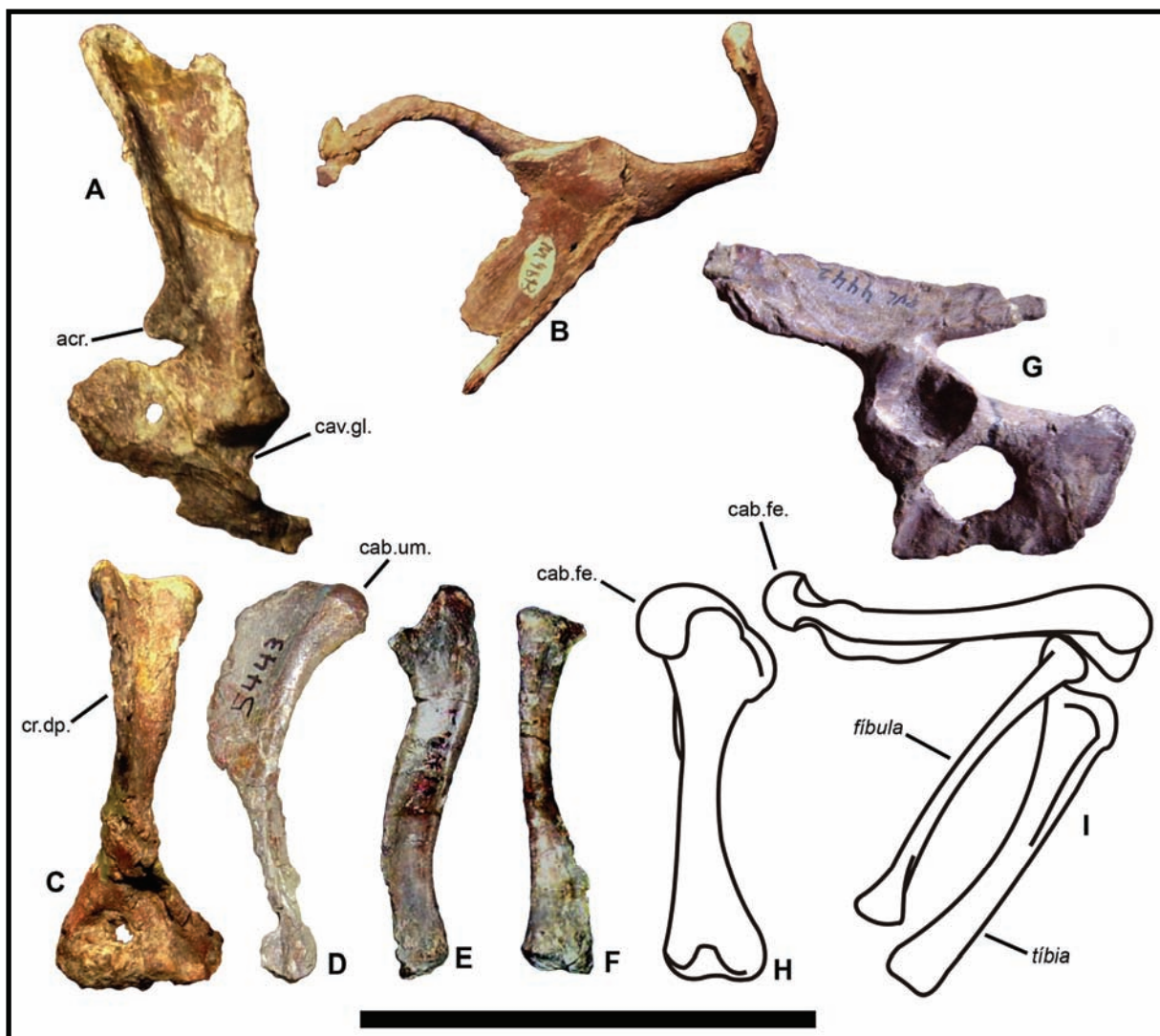


FIGURA 75. Esqueleto pós-craniano de *Massetognathus pascuali*. A, escapulocoracóide esquerdo (PVL-4613), em norma lateral. B, interclavícula e clavículas (PVL-4623), em norma dorsal. C–D, úmero direito, em normas anterior (PVL-4613) e medial (PVL-5443). E, ulna direita (PVL-5444), em norma medial. F, rádio esquerdo (PVL-5444), em norma lateral. G, ramo esquerdo da cintura pélvica (PVL-4442), em norma lateral. H, fêmur esquerdo, em norma anterior. I, fêmur, tíbia e fíbula direitas, em norma lateral (H–I, modificados de Jenkins, 1970d). Abreviaturas na LISTA DE ABREVIATURAS (ANEXO 1). Escala = 5 cm (A, G, E e F), 6 cm (B) e 8 cm (D e G); H e I não estão em escala.

¹⁰ Infelizmente, nenhum fêmur de *M. pascuali* foi observado diretamente nas coleções visitadas. Assim, as informações referentes a este osso são aquelas observadas na publicação de Jenkins (1970d).

4.4.4. *CHINIQUODON THEOTONICUS*

O chiniquodontídeo *Chiniquodon theotonicus* (Formação Santa Maria, Triássico Médio do Brasil, e Formação Chañares, Triássico Médio da Argentina) é outro cinodonte que tem grande parte de seu esqueleto pós-craniano conhecido. Parte das informações relativas ao táxon advém dos trabalhos de von Huene (1935–1942) e de Romer & Lewis (1973), com uma revisão mais recente tendo sido apresentada por Abdala (1996) e com alguma contribuição por parte de Oliveira *et al.* (2009a).

A interclavícula de *Chiniquodon* tem as áreas para articulação das clavículas muito abertas, o que deve ter permitido algum movimento entre estes ossos, embora as clavículas ainda sejam bastante amplas (FIGURA 76A). A placa coracoidal é grande em relação ao tamanho total do escapulocoracóide (FIGURA 76B–C). Embora haja alguma variação intraespecífica (ver Abdala, 1999), o úmero de *Chiniquodon* é robusto, com extremidades muito expandidas e com a crista deltopeitoral muito angulosa, representando muito bem o primeiro padrão morfológico já referido (FIGURA 76D–E). O rádio e a ulna são menos sigmóides que em *Massetognathus*, por exemplo, e devem ter sido capazes de realizar movimentos de pronação e supinação mais significativos, embora restritos parcialmente pela sobreposição distal entre estes ossos, um aspecto evidenciado pelo desenvolvimento moderado de uma crista ulnar (FIGURA 76F–G). Assim, de uma maneira geral, todo o membro peitoral deve ter atuado de um modo menos aduzido.

O ílio de alguns espécimes tem a região pós-acetabular mais alongada do que a área pré-acetabular, em um padrão menos avançado do que aquele observado na maioria dos cinodontes acima referidos, em especial *Exaeretodon* e *Trucidocynodon*. O acetábulo não é muito profundo e os reforços peri-acetabulares não são muito conspícuos (FIGURA 76H). O fêmur é consideravelmente delgado, com a cabeça deslocada dorsal e medialmente. Esta orientação medial da cabeça femoral é bastante notável em um espécime brasileiro (UFRGS PV-0146-T; Oliveira, 2006; Oliveira *et al.*, 2009a) (FIGURA 76I–J). Assim como no membro peitoral, *Chiniquodon* deve ter postado seus membros pélvicos de maneira pouco aduzida, principalmente devido à morfologia da cintura pélvica, ou ainda, ter sido capaz de se deslocar ora com os membros mais aduzidos, ora mais abduzidos, como proposto por Kemp (1978) para vários terápsidos avançados.

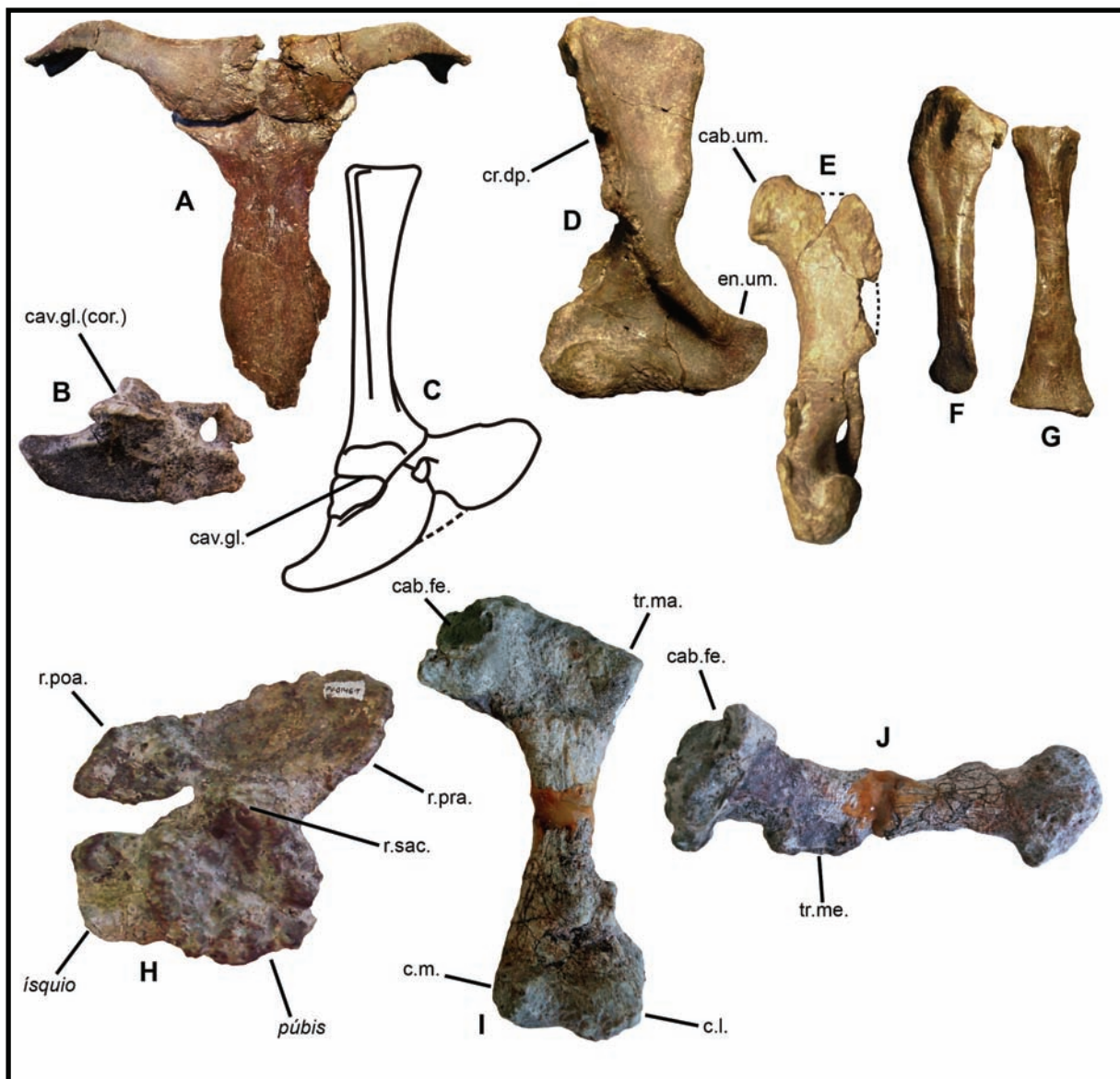


FIGURA 76. Esqueleto pós-craniano de *Chiniquodon theotonicus*. A, interclavícula e clavículas (PVL-3820), em norma ventral. B, placa coracoidal direita (PULR-0101), em norma lateral (com a porção mais anterior do pré-coracóide fraturada). C, escapulocoracóide direito, em norma lateral (Romer & Lewis, 1973). D–E, úmero direito (PVL-3820), em normas anterior e lateral. F, ulna direita (PVL-3820), em norma lateral. G, rádio direito (PVL-3820), em norma lateral. H, ramo direito da cintura pélvica (UFRGS PV-0146-T), em norma lateral (as porções ventrais do ísquio e do púbis não estão preservadas). I–J, fêmur esquerdo (UFRGS PV-0146-T), em normas anterior e medial. Abreviaturas na LISTA DE ABREVIATURAS (ANEXO 1). Escala = 5 cm (A–G, exceto C, que não está em escala) e 8 cm (H–J).

4.4.5. *PROZOSTRODON BRASILIENSIS*

Prozostrodon brasiliensis (Formação Santa Maria, Triássico Superior do Brasil) é um cinodonte carnívoro cujo pós-crânio é parcialmente conhecido, tendo sido apresentado por Bonaparte & Barberena (2001).

A clavícula deste cinodonte é muito parecida com aquela dos mamaliaformes mais primitivos, como *Morganucodon* (Jenkins & Parrington, 1976), isto é, alongada, delgada e curva (FIGURA 77A). A interclavícula é bastante alongada ântero-posteriormente, com longos ramos laterais e com as áreas para o contato claviclar amplas e abertas, o que deve ter permitido movimentos mais amplos entre estes ossos (FIGURA 77B). Já o úmero de *Prozostrodon* se aproxima mais do primeiro padrão morfológico já referido, robusto e com extremidades expandidas (FIGURA 77C–D), o que é sugestivo de uma postura não muito aduzida no membro peitoral.

Uma das feições mais avançadas do pós-crânio de *Prozostrodon* é a morfologia de seu ílio (FIGURA 77E), que atinge uma condição muito similar àquela observada nos primeiros mamaliaformes, onde a lâmina ilíaca é formada quase que exclusivamente pela região pré-acetabular. Também a placa puboisquiática é bastante avançada, dando espaço a uma grande fenestra obturadora (FIGURA 77F). O fêmur de *Prozostrodon* (FIGURA 77G–H) tem a cabeça bastante deslocada dorsal e, em menor grau, medialmente, sugerindo uma postura mais aduzida no membro pélvico. Os côndilos femorais não são perfeitamente ossificados, o que impede avaliar a extensão de suas superfícies articulares. A tíbia e a fíbula são alongadas e bastante esbeltas (FIGURA 77I). De maneira diferente do que deve ter ocorrido no membro peitoral, é provável que o membro pélvico de *Prozostrodon* atuasse de modo mais aduzido.

Outro cinodonte conhecido para o Triássico brasileiro e com parte de seu esqueleto pós-craniano preservada é *Therioherpeton cagnini* Bonaparte & Barberena, 1975 (Formação Santa Maria, Triássico Superior), apresentado por Bonaparte & Barberena (2001). O material referente a este cinodonte se encontra depositado na coleção do Museu Vicente Pallotti do Patronato Agrícola Antônio Alves Ramos (Santa Maria, RS, Brasil) e não foi alvo de uma preparação mais detalhada, que permitisse a observação de características adicionais em relação às apresentadas pelos supracitados autores. Além disto, os ossos melhor preservados, ílio e fêmur, apresentam uma morfologia similar a seus correspondente em *Prozostrodon* e, por isto, *Therioherpeton* não será aqui apresentado.

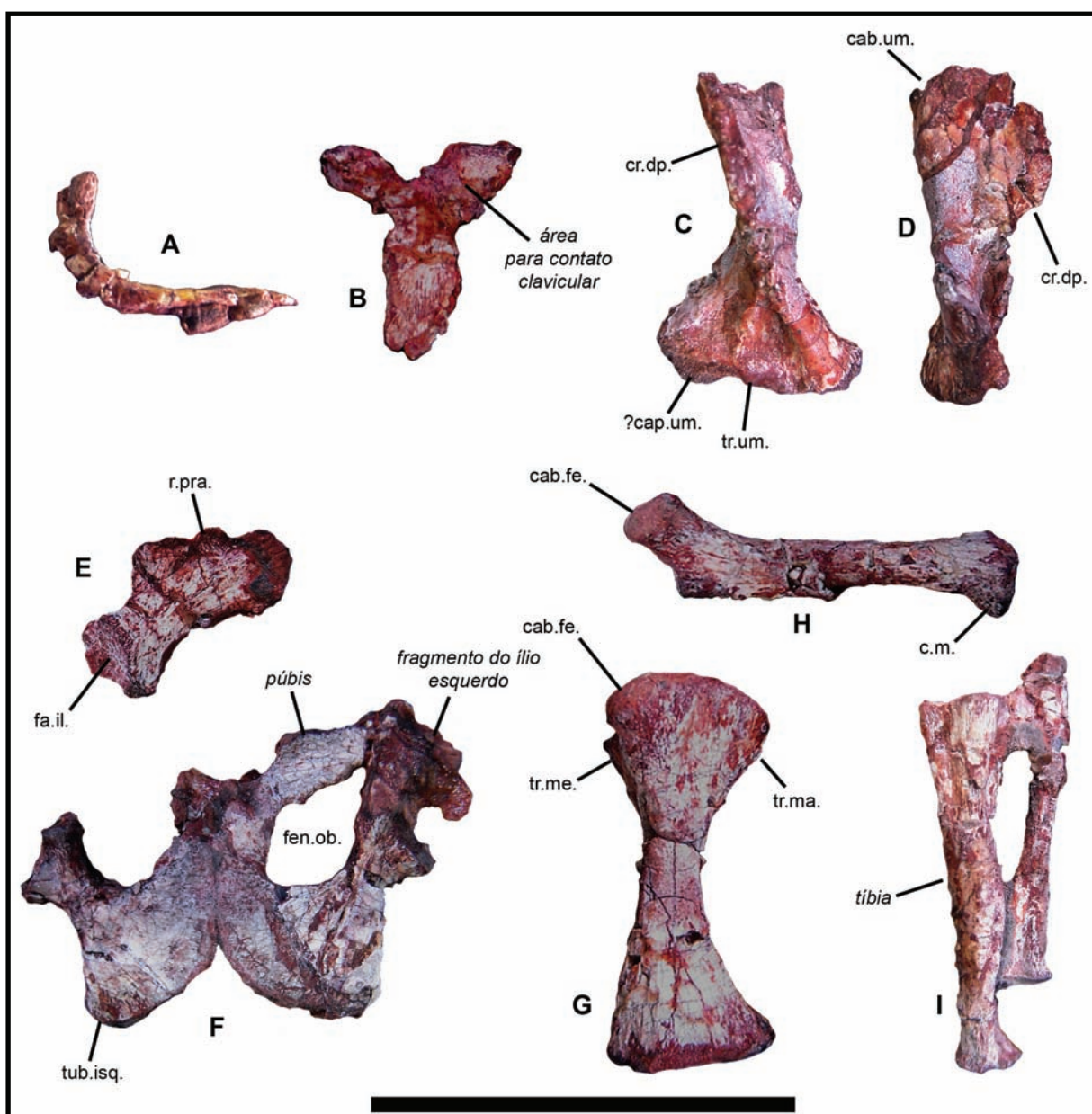


FIGURA 77. Esqueleto pós-craniano de *Prozostrodon brasiliensis*. Todos do espécime UFRGS PV-0248-T. A, clavícula, provavelmente direita, em norma cranial. B, interclavícula, em norma ventral. C–D, úmero direito, em normas cranial e lateral. E, ílio direito, em norma lateral. F, ísquios e púbis esquerdo, em norma ventral. G–H, fêmur esquerdo, em normas cranial e medial. I, tíbia e fíbula esquerdas, em norma cranial. Abreviaturas na LISTA DE ABREVIATURAS (ANEXO 1). Escala = 5 cm.

4.4.6. OUTROS CINODONTES

Obviamente, nem todos cinodontes do Triássico sul-americano foram contemplados na discussão acima apresentada. Muitos destes animais não têm restos pós-cranianos suficientemente conhecidos, em bom estado de preservação ou mesmo seguramente atribuíveis a eles, como acontece com os avançados *Brasilodon quadrangularis* Bonaparte *et al.*, 2003 e *Brasilitherium riograndensis* Bonaparte *et al.*, 2003 (ambos da “Formação Caturrita”, Triássico Superior do Brasil) e com vários cinodontes coletados no território argentino (*e.g.* *Rusconiiodon* e *Ecteninion*, entre outros).

Outros táxons, entretanto, têm em seus poucos restos pós-cranianos algumas feições interessantes e serão tratados em conjunto a partir de agora, já que podem ser feitas somente algumas poucas inferências funcionais a partir destes escassos elementos.

Um destes animais é *Cynognathus minor* (Formação Puesto Viejo, Triássico ?Inferior-?Médio da Argentina), cujo conhecimento acerca do pós-crânio é restrito a uma vértebra e a um úmero (FIGURA 78A–B) apresentados por Abdala (1999). Este osso mostra algumas diferenças em relação aos espécimes coletados na África, alguns dos quais apresentados por Jenkins (1971*b*) (FIGURA 78C–D), como a constituição mais delgada e as extremidades proximal e distal menos expandidas, o que sugere uma postura mais aduzida no membro peitoral, embora o não conhecimento da cintura peitoral e dos outros ossos do membro do táxon argentino não permita afirmar isto com total segurança.

Irajatherium hernandezii é um triteledontídeo (“Formação Caturrita”, Triássico Superior) cujo úmero e o fêmur foram apresentados por Martinelli *et al.* (2005) (também em Oliveira *et al.*, 2008). O úmero tem uma morfologia muito peculiar, com a extremidade distal notadamente mais expandida que a proximal, com as cristas epicondilares muito desenvolvidas e uma crista deltopeitoral bastante grande (FIGURA 78E–F), o que levou Martinelli *et al.* (2005) a atribuírem a este táxon um provável hábito escavador [de fato, estas feições são as adaptações genéricas dos animais escavadores-fossoriais, conforme apontado por Rose (1999)]. De qualquer modo, esta morfologia umeral sugere uma condição mais abduzida no membro peitoral.

O fêmur de *Irajatherium* (FIGURA 78G), por seu turno, é bastante delgado, com a cabeça deslocada dorsal, mas não medialmente, o que sugere um membro pélvico não totalmente aduzido. Novamente, a ausência de conhecimento sobre a anatomia das cinturas e do restante dos elementos dos membros não permite que hipóteses mais consistentes sejam erigidas.

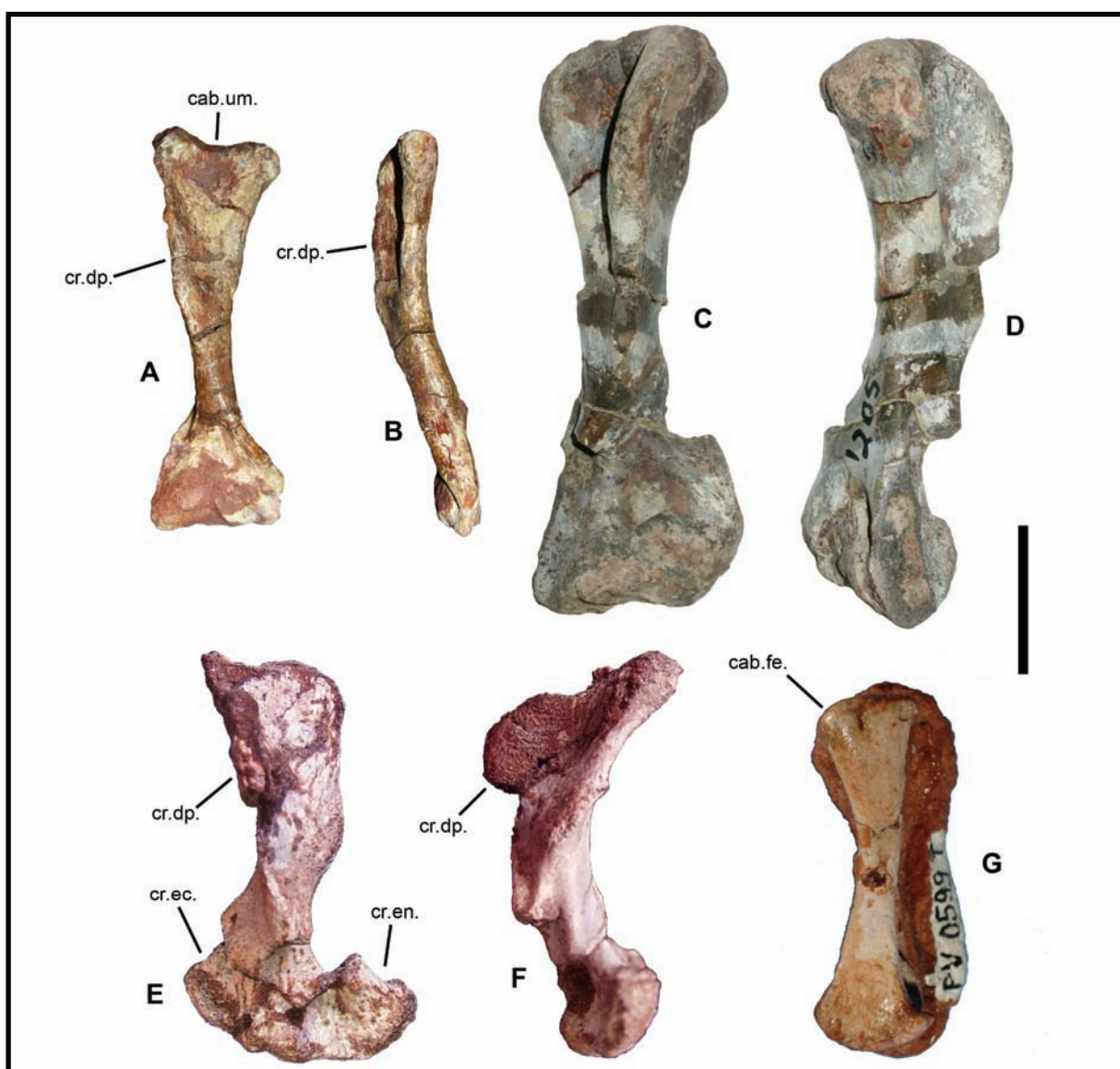


FIGURA 78. Elementos pós-cranianos de *Cynognathus* spp. e de *Irajatherium hernandezii*. A–B, úmero direito de *C. minor*, em normas cranial e medial (PVL-3859). C–D, úmero esquerdo de um espécime africano de *Cynognathus*, em normas cranial (levemente lateral) e medial (levemente caudal) (cortesia do Dr. F. Abdala). E–F, úmero direito de *I. hernandezii* (UFRGS PV-1068-T), em normas cranial e medial. G, fêmur esquerdo de *I. hernandezii* (UFRGS PV-0599-T), em norma cranial levemente lateral. Abreviaturas na LISTA DE ABREVIATURAS (ANEXO 1). Escala = 1 cm (E–G) e 5 cm (A–D).

5. CONCLUSÕES

A análise morfo-funcional e biomecânica apresentada neste trabalho, cujo objeto central foi *Trucidocynodon riograndensis*, produziu algumas informações relevantes sobre o funcionamento detalhado dos membros deste táxon e algumas inferências sobre a mecânica postural e locomotora de outros cinodontes do Triássico da América do Sul.

A literatura citada ao longo desta tese forneceu vários exemplos pontuais sobre algumas adaptações osteológicas observadas em tetrápodos não-sinápsidos, sinápsidos não-cinodontes e cinodontes e suas implicações funcionais. Parte das modificações que sugerem uma postura mais aduzida dos membros e um comportamento locomotor baseado em membros postados desta maneira foram observadas na breve análise osteológica apresentada em relação a *Trucidocynodon*. A primeira característica que permitiu afastar a possibilidade da adoção de uma locomoção baseada em membros abduzidos e oscilação lateral da coluna por parte deste cinodonte não se encontrava nos membros, mas em seu esqueleto axial, em particular, nas alterações vertebrais e costais que indicam a presença de uma ondulação dorsoventral da coluna mais acentuada que em sinápsidos basais.

Quando avaliados os membros deste cinodonte, foi possível observar que os apêndices peitorais e pélvicos (e as correspondentes cinturas) eram funcionalmente distintos entre si. Na cintura escapular, os aspectos mais relevantes foram a maior liberdade de movimentos entre o escapulocoracóide e a clavícula – atingida primariamente pelo alongamento do acrômio –, o grande desenvolvimento da lâmina escapular e a redução do tamanho da placa coracoidal. No úmero, foram notáveis o arredondamento da cabeça umeral, a gracilização da diáfise e a grande amplitude de suas superfícies articulares distais, que, associados à provável restrita capacidade de pronação-supinação entre rádio e ulna e ao grande processo olécrano desta última, sugerem a importância dos movimentos de flexão e extensão na articulação do cotovelo, consideravelmente mais importantes em membros não totalmente abduzidos. Não obstante, estes indicadores anatômicos não foram suficientes para atribuir ao membro peitoral de *Trucidocynodon* uma postura tão aduzida como inicialmente sugeriam. O maior impeditivo a isto foi a tuberosidade menor do úmero, cuja morfologia e posição impedem que o úmero seja posicionado em uma condição mais aduzida do que a apresentada nesta tese.

A morfologia da cintura e do membro pélvico, entretanto, sugeriu que *Trucidocynodon* poderia ter mantido seus membros posteriores em uma condição mais aduzida, em um grau semelhante ao observado em alguns mamíferos. Os principais indicativos anatômicos desta inferência funcional foram o grande desenvolvimento da região pré-acetabular do ílio, em

detrimento da região pós-acetabular, a rotação em sentido posterior da placa puboisquiática, o deslocamento dorsomedial da cabeça femoral, a extensão das superfícies articulares distais do fêmur e a sobreposição astragalocalcaneal. As informações anatômicas provindas da cintura pélvica indicaram, principalmente, a ocorrência de uma musculatura mais próxima à condição observada nos mamíferos, com o rearranjo dos músculos, tornando os movimentos de protração (*e.g.* mm. tensor da fáscia lata e quadríceps da coxa) e de retração (*e.g.* mm. glúteos, semitendinoso e semimembranoso) do membro mais eficientes quando este é postado em uma condição mais aduzida. No membro propriamente dito, a condição das superfícies articulares femorais e a relação mais firme entre astrágalo e calcâneo sugeriram que as articulações do quadril, joelho e tornozelo funcionariam majoritariamente em um plano parassagital, condizente com a postura mais aduzida no membro pélvico.

Com bastante segurança, foi possível afirmar que os membros de *Trucidocynodon riograndensis* funcionavam de maneira essencialmente diferente daquela como devem ter atuado os membros de sinápsidos mais primitivos (“pelicossauros”) e, em decorrência disto, a musculatura a eles associada também deve ter sido bastante diferente. Somando-se a isso, a semelhança observada entre os padrões de *Trucidocynodon* e dos mamíferos justifica o fato de a reconstrução muscular proposta nesta tese ter seguido, principalmente, a anatomia muscular mamaliana.

Com base na análise das principais feições osteológicas funcionalmente relevantes e na reconstrução muscular, as articulações do esqueleto apendicular de *Trucidocynodon* foram testadas, avaliando-se os tipos de movimentos que provavelmente ocorreram em cada uma delas e a amplitude dos mesmos. Na cintura e no membro peitoral, foram analisadas as articulações do ombro e do cotovelo, além das articulações entre a interclavícula e a clavícula e entre a clavícula e o escapulocoracóide, com participação secundária no processo locomotor. A possibilidade de movimento entre a interclavícula e a clavícula ficou restrita à oscilação anteroposterior desta última, em um movimento articular que deve ter sido responsável por promover pequenos ajustes no posicionamento do membro durante o deslocamento. O mesmo foi proposto para a articulação entre a clavícula e o escapulocoracóide, embora os movimentos nesta junta tenham mostrado uma maior complexidade em relação à articulação anterior.

O ombro e o cotovelo, por outro lado, foram as articulações que mostraram uma contribuição mais significativa na locomoção proposta para *Trucidocynodon*. Na articulação entre o escapulocoracóide e o úmero, os movimentos de protração e retração do úmero se mostraram os que mais contribuiriam no comprimento do passo, enquanto que os movimentos

de rotação do úmero e de adução/abdução umeral foram mais modestos. Quanto à adução umeral, embora a estrutura do úmero sugerisse, como mencionado anteriormente, que este osso pudesse ser postado de forma mais aduzida, a morfologia e a posição da tuberosidade menor do úmero impediram esta possibilidade, restringindo a adução umeral máxima a cerca de 35° em relação ao plano sagital. Mesmo com um membro peitoral não totalmente aduzido, a importância dos movimentos na articulação do cotovelo ficou evidenciada pela grande amplitude observada na flexão e na extensão desta articulação, além da ausência de qualquer outro movimento mais significativo.

Na cintura e no membro pélvico, as articulações avaliadas foram o quadril, o joelho e o tornozelo. Como já mencionado, a anatomia do membro e da cintura pélvica permitiram inferir que a postura preferencial do membro era bastante aduzida (cerca de 10° em relação ao plano sagital, em determinados momentos do deslocamento) e, conseqüentemente, que os principais movimentos nestas três articulações seriam consideravelmente restritos a um plano vertical, em direção anteroposterior. O desenvolvimento da área pré-acetabular do ílio sugeriu que a musculatura retratora do fêmur poderia ter atingido um grau de diferenciação próximo à condição mamaliana, em especial em relação aos músculos glúteos, o que seria esperado na locomoção baseada em membros aduzidos. De maneira semelhante, os côndilos femorais, hemisféricos e com a superfície articular partindo da área anterior do osso e atingindo a face posterior, sugeriram que a tíbia deveria ter sido capaz de transladar sobre o fêmur com uma amplitude bastante grande, essencialmente em direção anteroposterior, sem a ocorrência significativa de outros movimentos articulares. À articulação do tornozelo também foi atribuída uma importância funcional relevante na locomoção com membros aduzidos, principalmente devido às características que sugeriram que os movimentos principais fossem de extensão e flexão. Entre estas, as mais evidentes foram a sobreposição astrágalo-calcâneo e o alongamento da tuberosidade calcaneal.

Em relação ao membro pélvico, particularmente, um modelo biomecânico matemático (Blob, 2001) que calculou os picos de estresse atuantes sobre o fêmur durante a locomoção foi aplicado. O principal objetivo desta modelagem mecânica era comparar seus resultados com aqueles obtidos na análise funcional baseada na estrutura dos ossos da cintura e do membro pélvico e avaliar se as inferências tomadas com base nesta eram condizentes com os resultados obtidos no modelo. Para *Trucidocynodon*, todos os estresses calculados (estimativas mínimas e máximas para estresses dos tipos compressivo e tênsil) mostraram valores mais altos para posturas mais abduzidas, com os menores valores se encontrando nas situações onde a adução do fêmur se situava na faixa dos 30°-40° em relação ao plano sagital.

Embora isto não queira dizer, necessariamente, que posturas mais abduzidas seriam impraticáveis para este cinodonte, a concordância entre os resultados da modelagem biomecânica e as observações baseadas exclusivamente na anatomia óssea sugeriu fortemente que sua locomoção deveria se basear na manutenção, durante a maior parte do tempo, dos membros pélvicos em uma postura mais aduzida.

Complementarmente, o modelo biomecânico avaliou os formatos de seção transversal do fêmur e da tíbia, um aspecto associado às capacidades que um osso tem em resistir aos estresses aos quais é submetido. *Trucidocynodon* apresenta um fêmur praticamente simétrico em seção, enquanto que sua tíbia se mostra mais assimétrica, comprimida lateromedialmente, concordantemente com aqueles cinodontes analisados na modelagem de Blob (2001) e adaptados a um regime de cargas produzido por uma locomoção baseada em membros pélvicos semi-aduzidos a aduzidos.

Uma vez que a postura mais provável e os movimentos articulares mais significantes para os membros foram postulados, foi possível reconstruir o ciclo locomotor para os membros peitoral e pélvico, integrando os movimentos articulares propostos anteriormente. Como os ciclos, para cada par de membros, foram produzidos separadamente, o passo seguinte foi integrar os movimentos dos membros peitorais e pélvicos, sob a forma daquilo que Hildebrand (*e.g.* 1962) denominou “progressões”. Foram apresentadas duas progressões, uma caracterizando uma “caminhada”, simétrica, a baixas velocidades e com fator de carga maior que 0,5, e outra representando um “galope”, assimétrica, a velocidades mais altas e com fator de carga menor que 0,5. Como ambas as progressões foram baseadas em mamíferos com alguma capacidade cursorial, com membros peitorais e pélvicos bastante aduzidos, sua aplicabilidade a um cinodonte com membros peitorais semi-abduzidos e membros pélvicos mais aduzidos deve ser tomada com cuidado, principalmente quanto à possibilidade de *Trucidocynodon* ter sido capaz de realizar um deslocamento do tipo “galope”. A princípio, não haveria nenhum impeditivo osteológico que excluísse categoricamente a possibilidade de isto ter ocorrido, tanto que uma progressão do tipo “galope” foi produzida sem maiores problemas para este cinodonte. Entretanto, o galope dos mamíferos é sustentado também por outros aspectos de sua biologia, incluindo adaptações fisiológicas que permitem que estes animais mantenham por mais tempo seu metabolismo aeróbio, desejável em atividades locomotoras mais vigorosas como o “galope”. Uma vez que certos aspectos da biologia do cinodonte analisado (como parte de sua fisiologia) permanecem desconhecidos e não podem ser atingidos através dos procedimentos aqui adotados, o “galope” neste animal é uma questão que fica em aberto, mesmo que seja morfologicamente possível.

Trucidocynodon riograndensis é um dos poucos cujo esqueleto pós-craniano é extensamente conhecido e, muito provavelmente, o único para o qual uma análise funcional e mecânica como a apresentada aqui foi realizada. Graças, justamente, a este detalhamento quanto à funcionalidade pós-craniana deste animal, foi possível definir o seu “grau de avanço locomotor”, posicionando-o sobre uma “linha”, traçada desde os sinápsidos mais primitivos, os “pelicossauros”, até aqueles considerados os mais derivados, os mamíferos, e que representasse o espectro de posturas possíveis para os membros deste grupo tão diverso de tetrápodos (uma situação similar àquela observada na FIGURA 10, mas apenas com sinápsidos e não com toda a variedade de tetrápodos).

Como extensamente mencionado ao longo desta tese, os membros peitorais e pélvicos de *Trucidocynodon* não mostraram o mesmo grau de abdução-adução, o que indica que a adoção de uma postura mais aduzida em ambos os membros, como observado na maioria dos mamíferos, não se deu de maneira igual ao longo de sua evolução. Este fato, associado às inferências posturais realizadas para os outros táxons de cinodontes triássicos analisados (principalmente *Exaeretodon frenguelli*, *Pascualgnathus polanskii*, *Chiniquodon theotonicus* e *Prozostrodon brasiliensis*, onde os membros peitoral e pélvico são mais completamente conhecidos), mostra que o mesmo pode ser dito para o grupo dos cinodontes como um todo.

Estas últimas observações apontam que a evolução das características pós-cranianas na linhagem dos sinápsidos foi marcada por inúmeros eventos de diferenciação morfológica, sem que tais eventos respeitassem qualquer “ordem”. O desenvolvimento de posturas mais aduzidas nos membros parece ter evoluído inúmeras vezes em representantes dos grupos mais distintos (e, por vezes, filogeneticamente afastados) de sinápsidos, incluindo várias linhagens de cinodontes. Como outros tantos aspectos do grupo, este ponto particular é apenas uma pequena peça no enorme e complexo quebra-cabeça que representa a evolução dos cinodontes e que culminou com a situação observada nos mamíferos atuais. A contribuição oferecida por esta tese é modesta no que diz respeito a evolução do grupo como um todo, mas é um incentivo para que uma abordagem similar e mais global seja aplicada a outros cinodontes (inclusive àqueles que aqui foram apenas objeto de comparação com *Trucidocynodon riograndensis*), para que, desta maneira, o conhecimento sobre os cinodontes não-mamaliaformes e sobre seus remanescentes mamalianos seja incrementado.

6. REFERÊNCIAS

Obs.: nesta página são apresentados alguns exemplos de como são estruturadas as referências citadas ao longo do texto e/ou das figuras. Como este trabalho é de cunho paleontológico, foram aplicadas, com algumas modificações, as normas apresentadas pela Sociedade Brasileira de Paleontologia para a publicação de comunicações na Revista Brasileira de Paleontologia, o principal veículo brasileiro de divulgação científica específico para esta área. Referências com mais de dois autores (*et al.*) são organizadas pelo ano de publicação, independentemente do nome dos co-autores. A lista de referências em si é apresentada logo a seguir, a partir da página 166.

1) ARTIGOS DE PERIÓDICOS:

Abdala, F. 1996b. Redescrición del cráneo y reconsideración de la validez de *Cynognathus minor* (Eucynodontia-Cynognathidae) del Triásico Inferior de Mendoza. *Ameghiniana*, **33**(2):115–126.

2) DISSERTAÇÕES E TESES:

Kischlat, E.-E. 2003. *Padrão muscular da coxa de arcossauromorfos fósseis: aplicação do cladismo reverso e teste de hipóteses*. Programa de Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Tese de Doutorado, 3 vol., 451p.

3) TRABALHOS PUBLICADOS EM ANAIS DE EVENTOS:

Barberena, M.C.; Bonaparte, J.F. & Teixeira, A.M.S. 1987. *Thrinaxodon brasiliensis* sp. nov., a primeira ocorrência de cinodontes galessauros para o Triássico do Rio Grande do Sul. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 10, 1987. *Anais do...*, Rio de Janeiro, Sociedade Brasileira de Paleontologia, 67–76.

4) LIVROS:

Getty, R. 1986. *Anatomia dos animais domésticos*. 5ª ed. vol. 2. Rio de Janeiro, Guanabara Koogan, 2000p.

5) CAPÍTULO DE LIVRO:

Hopson, J.A. 1991. Systematic of the non-mammalian Synapsida and implications for patterns of evolution in synsapsids. p.635–693. In: Schultze, H.-P. & Trueb, L. (eds.). *Origins of the higher groups of tetrapods: controversy and consensus*. Ithaca, Comstock Publishing Associates, 724p.

6) SOFTWARE E MANUAIS DE SOFTWARE

Autodesk, Inc. (“Autodesk”), Copyright 1997–2007. *Autodesk® Maya®*. Ver. 8.5.

7) MATERIAL RETIRADO DA INTERNET (FONTES ON-LINE)

International Commission on Stratigraphy, 2009. *International Stratigraphic Chart*. International Union of Geological Sciences. Disponível em <<http://www.stratigraphic.org/upload/ISChart2009.pdf>>, acessado em 2 de dezembro de 2009.

- Abdala, F. 1996. *Los Chiniquodontoideos (Synapsida, Cynodontia) Sudamericanos*. Universidad Nacional de Tucumán, Tese de Doutorado, 381p.
- Abdala, F. 1999. Elementos postcraneanos de *Cynognathus* (Synapsida-Cynodontia) del Triásico Inferior de la Provincia de Mendoza, Argentina. Consideraciones sobre la morfología del húmero en cinodontes. *Revista Española de Paleontología*, **14**(1):13–24.
- Abdala, F. 2003. Galesaurid cynodonts from the Early Triassic of South Africa: another example of conflicting distribution of characters in non-mammalian cynodonts. *South African Journal of Science*, **99**:95–96.
- Abdala, F. 2007. Redescription of *Platycraniellus elegans* (Therapsida, Cynodontia) from the Lower Triassic of South Africa, and the cladistic relationships of eutheriodonts. *Palaeontology*, **50**(3):591–618.
- Abdala, F. & Giannini, N.P. 2000. Gomphodont cynodonts of the Chañares Formation: the analysis of an ontogenetic sequence. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **20**(3):501–506.
- Abdala, F. & Giannini, N.P. 2002. Chiniquodontid cynodonts: systematic and morphometric considerations. *Palaeontology*, **45**(6):1151–1170.
- Abdala, F. & Ribeiro, A.M. 2000. A new therioherpetid cynodont from the Santa Maria Formation (middle Late Triassic), Southern Brazil. *Geodiversitas*, **22**(4):589–596.
- Abdala, F. & Ribeiro, A.M. 2003. A new traversodontid cynodont from the Santa Maria Formation (Ladinian-Carnian) of Southern Brazil, with a phylogenetic analysis of Gondwanan traversodontids. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **139**(4):529–545.
- Abdala, F. & Sá-Teixeira, A.M. 2004. A traversodontid cynodont of African affinity in the South American Triassic. *Palaeontologia Africana*, **40**:11–22.
- Abdala, F. & Smith, R.M.H. 2009. A Middle Triassic cynodont fauna from Namibia and its implications for the biogeography of Gondwana. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **29**(3):837–851.
- Abdala, F.; Ribeiro, A.M. & Schultz, C.L. 2001. A rich cynodont fauna of Santa Cruz do Sul, Santa Maria Formation (middle-late Triassic), Southern Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, **11**:669–687.
- Abdala, F.; Barberena, M.C. & Dornelles, J. 2002a. A new species of the traversodontid cynodont *Exaeretodon* from the Santa Maria Formation (Middle/Late Triassic) of Southern Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **22**(2):313–325.

Abdala, F.; Dias-da-Silva, S. & Cisneros, J.C. 2002b. First record of non-mammalian cynodonts (Therapsida) in the Sanga do Cabral Formation (Early Triassic) of southern Brazil. *Palaeontologia Africana*, **38**:93–98.

Abdala, F.; Hancox, P.J. & Neveling, J. 2005. Cynodonts from the Uppermost Burgersdorp Formation, South Africa, and their bearing on the biostratigraphy and correlation of the Triassic *Cynognathus* Assemblage Zone. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **25**(1):192–199.

Abdala, F.; Neveling, J. & Welman, J. 2006. A new trirachodontid cynodont from the lower levels of the Burgersdorp Formation (Lower Triassic) of the Beaufort Group, South Africa and the cladistic relationships of Gondwanan gomphodonts. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **147**(3):383–413.

Abdala, F.; Damiani, R.; Yates, A. & Neveling, J. 2007. A non-mammaliaform cynodont from the Upper Triassic of South Africa: a therapsid Lazarus taxon? *Palaeontologia Africana*, **42**:17–23.

Abdala, F.; Rubidge, B.S. & van den Heever, J. 2008. The oldest therocephalians (Therapsida, Eutheriodontia) and the early diversification of Therapsida. *Palaeontology*, **51**(4):1011–1024.

Abdala, V.; Moro, S. & Flores, D.A. 2006. The flexor tendons in the didelphid manus. *Mastozoología Neotropical*, **13**(2):193–204.

Abdala, V.; Manzano, A.S. & Herrel, A. 2008. The distal forelimb musculature in aquatic and terrestrial turtles: phylogeny or environmental constraints. *Journal of Anatomy*, **213**(2):159–172.

Abourachid, A. 2003. A new way of analysing symmetrical and asymmetrical gaits in quadrupeds. *Comptes Rendus Biologies*, **326**(7):625–630.

Abourachid, A.; Herbin, M.; Hackert, R.; Maes, L. & Martin, V. 2007. Experimental study of coordination patterns during unsteady locomotion in mammals. *The Journal of Experimental Biology*, **210**(2):366–372.

Adamczyk, P.G. & Kuo, A.D. 2009. Redirection of the center-of-mass velocity during the step-to-step transition of human walking. *The Journal of Experimental Biology*, **212**(16):2668–2678.

Ahn, A.N.; Furrow, E. & Biewener, A.A. 2004. Walking and running in the red-legged running frog, *Kassina maculata*. *The Journal of Experimental Biology*, **207**(3):399–410.

Alexander, R.McN. 2002a. Stability and manoeuvrability of terrestrial vertebrates. *Integrative and Comparative Biology*, **42**(1):158–164.

- Alexander, R.McN. 2002*b*. Tendon elasticity and muscle function. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A*, **133**(4):1001–1011.
- Alexander, R.McN. 2003. Modelling approaches in biomechanics. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B*, **358**(1437):1429–1435.
- Alexander, R.McN.; Jayes, A.S.; Maloiy, G.M.O. & Wathuta, E.M. 1979. Allometry of limb bones of mammals from shrews (*Sorex*) to elephant (*Loxodonta*). *Journal of Zoology*, **189**:305–314.
- Alfaro, M.E.; Bolnick, D.I. & Wainwright, P.C. 2004. Evolutionary dynamics of complex biomechanical systems: an example using the four-bar mechanism. *Evolution*, **58**(3):495–503.
- Amalitzky, V. 1922. Diagnoses of new forms of vertebrates and plants from the Upper Permian of the North Dvinia. *Bulletin of the Academy of Science, Saint Petersburg*, **16**:329–340.
- Araújo, D.C. 1985. Sobre *Pareiasaurus americanus* sp. nov., do Permiano-Superior do Rio Grande do Sul, Brasil. I – Diagnose específica. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **57**:63–66.
- Artabe, A.E.; Morel, E.M. & Zamuner, A.B. (eds.). 2001. *El Sistema Triásico en la Argentina*. La Plata, Fundación Museo de La Plata “Francisco Pascasio Moreno”, 358p.
- Ashley-Ross, M.A. 1992. The comparative myology of the thigh and crus in the salamanders *Ambystoma tigrinum* and *Dicamptodon tenebrosus*. *Journal of Morphology*, **211**(2):147–163.
- Ashley-Ross, M.A. 1994*a*. Hindlimb kinematics during terrestrial locomotion in a salamander (*Dicamptodon tenebrosus*). *The Journal of Experimental Biology*, **193**(1):255–283.
- Ashley-Ross, M.A. 1994*b*. Metamorphic and speed effects on hindlimb kinematics during terrestrial locomotion in the salamander *Dicamptodon tenebrosus*. *The Journal of Experimental Biology*, **193**(1):285–305.
- Ashley-Ross, M.A. & Bechtel, B.F. 2004. Kinematics of the transition between aquatic and terrestrial locomotion in the newt *Taricha torosa*. *The Journal of Experimental Biology*, **207**(3):461–474.
- Ashley-Ross, M.A. & Gillis, G.B. 2002. A brief history of vertebrate functional morphology. *Integrative and Comparative Biology*, **42**(2):183–189.
- Ashley-Ross, M.A. & Lauder, G.V. 1997. Motor patterns and kinematics during backward walking in the Pacific giant salamander: evidence for novel motor output. *Journal of Neurophysiology*, **78**(6):3047–3060.

- Aulie, R.P. 1975. The origin of the idea of the mammal-like reptile. *The American Biology Teacher*, **37**(1):21–32.
- Autodesk, Inc. (“Autodesk”), Copyright 1997–2007. *Autodesk® Maya®*. Ver. 8.5.
- Autodesk, Inc. (“Autodesk”), 2007. *Autodesk® Maya®*. Ver. 8.5: *Getting started with Maya*. 684p.
- Bandyopadhyay, S. 1999. Gondwana Vertebrate Faunas of India. *Proceedings of the Indian National Science Academy*, **65A**(3):285–313.
- Barberena, M.C. 1977. Bioestratigrafia preliminar da Formação Santa Maria. *Pesquisas*, **7**:111–129.
- Barberena, M.C. 1981a. Novos materiais de *Traversodon stahleckeri* da Formação Santa Maria (Triássico do Rio Grande do Sul). *Pesquisas*, **14**:149–162.
- Barberena, M.C. 1981b. Uma nova espécie de *Massetognathus* (*Massetognathus ochagaviae*, sp. nov.) da Formação Santa Maria, Triássico do Rio Grande do Sul. *Pesquisas*, **14**:181–195.
- Barberena, M.C. 1998. *Australerpeton cosgriffi* n.g., n. sp., a Late Permian rhinesuchoid amphibian from Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **70**:125–137.
- Barberena, M.C.; Araújo, D.C. & Lavina, E.L. 1985. Late Permian and Triassic tetrapods of Southern Brazil. *National Geographic Research*, **1**(1):5–20.
- Barberena, M.C.; Bonaparte, J.F. & Teixeira, A.M.S. 1987. *Thrinaxodon brasiliensis* sp. nov., a primeira ocorrência de cinodontes galessauros para o Triássico do Rio Grande do Sul. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 10, 1987. *Anais do...*, Rio de Janeiro, Sociedade Brasileira de Paleontologia, 67–76.
- Barclay, O.R. 1946. The mechanics of amphibian locomotion. *The Journal of Experimental Biology*, **23**(2):177–203.
- Battail, B. 2007. Comments on the Late Permian cynodonts (Synapsida, Therapsida) from South Africa. *Palaeontologia Africana*, **42**:119.
- Baumel, J.J.; King, A.S.; Breazile, J.E.; Evans, H.E. & Berge, J.C.V. (eds.). 1993. *Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium*. 2ª ed. Cambridge, Nuttall Ornithological Club, Cambridge, 779p.
- Baur, G. & Case, E.C. 1899. The history of the Pelycosauria, with a description of the genus *Dimetrodon*, Cope. *Transactions of the American Philosophical Society*, **20**(1):5–62.

- Bennett, W.O.; Simons, R.S. & Brainerd, E.L. 2001. Twisting and bending: the functional role of salamander lateral hypaxial musculature during locomotion. *The Journal of Experimental Biology*, **204**(11):1979–1989.
- Berman, D.S. & Henrici, A.C. 2003. Homology of the astragalus and structure and function of the tarsus of Diadectidae. *Journal of Paleontology*, **77**(1):172–188.
- Biewener, A.A. 1989a. Mammalian terrestrial locomotion and size. *BioScience*, **39**(11):776–783.
- Biewener, A.A. 1989b. Scaling body support in mammals: limb posture and muscle mechanics. *Science*, **245**(4913):45–48.
- Biewener, A.A. 1990. Biomechanics of mammalian terrestrial locomotion. *Science*, **250**(4984):1097–1103.
- Biewener, A.A. 2005. Biomechanics consequences of scaling. *The Journal of Experimental Biology*, **208**(9):1665–1676.
- Biewener, A.A. & Daley, M.A. 2007. Unsteady locomotion: integrating muscle function with whole body dynamics and neuromuscular control. *The Journal of Experimental Biology*, **210**(17):2949–2960.
- Blob, R.W. 2001. Evolution of hindlimb posture in nonmammalian therapsids: biomechanical tests of paleontological hypotheses. *Paleobiology*, **27**(1):14–38.
- Blob, R.W. & Biewener, A.A. 1999. *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. *The Journal of Experimental Biology*, **202**(9):1023–1046.
- Blob, R.W. & Biewener, A.A. 2001. Mechanics of limb bone loading during terrestrial locomotion in the green iguana (*Iguana iguana*) and american alligator (*Alligator mississippiensis*). *The Journal of Experimental Biology*, **204**(6):1099–1122.
- Bock, W.J. 1968. Mechanics of one- and two-joint muscles. *American Museum Novitates*, **2319**:1–45.
- Bock, W.J. & Wahlert, G. von. 1965. Adaptation and the form-function complex. *Evolution*, **19**(3):269–299.
- Boggs, D.F. 2002. Interactions between locomotion and ventilation in tetrapods. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A*, **133**(2):269–288.
- Bohlin, B. 1945. The Jurassic mammals and the origin of the mammalian molar teeth. *Bulletin of the Geological Institute of the University of Upsala*, **31**:363–388.

- Bonaparte, J.F. 1962. Descripción del cráneo y mandíbula de *Exaeretodon frenguelli*, Cabrera y su comparación con Diademodontidae, Tritylodontidae y los cinodontes sudamericanos. *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicional de Mar del Plata*, **1**:135–202.
- Bonaparte, J.F. 1963. Descripción del esqueleto postcraneano de *Exaeretodon*. *Acta Geológica Lilloana*, **6**:5–53.
- Bonaparte, J.F. 1966a. *Chiniquodon* Huene (Therapsida – Cynodontia) en el Triásico de Ischigualasto, Argentina. *Acta Geológica Lilloana*, **8**:157–169.
- Bonaparte, J.F. 1966b. Una nueva “fauna” triásica de Argentina (Therapsida: Cynodontia Dicyodontia) consideraciones filogenéticas y paleobiogeográficas. *Ameghiniana*, **4**(8):243–296.
- Bonaparte, J.F. 1969a. *Cynognathus minor* n. sp. (Therapsida-Cynodontia). Nueva evidencia de vinculación faunística afro-sudamericana a principios del Triásico. In: COLOQUIO INTERNACIONAL SOBRE LA ESTRATIGRAFÍA Y LA PALEONTOLOGÍA DEL GONDWANA, 1, 1967. *Anales del...*, Mar del Plata, UNESCO, 273–281.
- Bonaparte, J.F. 1969b. Datos sobre la evolución paleoecológica en las Formaciones Triásicas de Ischigualasto-Villa Unión. *Acta Geológica Lilloana*, **10**(9):189–206.
- Bonaparte, J.F. 1969c. Dos nuevas “faunas” de reptiles Triásicos de Argentina. In: COLOQUIO INTERNACIONAL SOBRE LA ESTRATIGRAFÍA Y LA PALEONTOLOGÍA DEL GONDWANA, 1, 1967. *Anales del...*, Mar del Plata, UNESCO, 283–306.
- Bonaparte, J.F. 1970. Annotated list of the South American Triassic tetrapods. In: GONDWANA SYMPOSIUM, 2, 1970. *Proceedings and Papers*, Pretoria, International Union of Geological Sciences, 665–682.
- Bonaparte, J.F. 1972. *Cromptodon mamiferoides* gen. et sp. nov., Galesauridae de la Formación Río Mendoza, Mendoza, Argentina. (Therapsida-Cynodontia). *Ameghiniana*, **9**(4):343–353.
- Bonaparte, J.F. 1973. Edades/réptil para el Triásico de Argentina y Brasil. In: CONGRESO GEOLÓGICO ARGENTINO, 5, 1973. *Actas del...*, vol. 3, Buenos Aires, Asociación Geológica Argentina, 93–129.
- Bonaparte, J.F. 1980. El primer ictidosaurio (Reptilia-Therapsida) de América del Sur, *Chalimnia musteloides*, del Triásico Superior de La Rioja, Argentina. In: CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGÍA Y BIOESTRATIGRAFÍA, 2, Y CONGRESO LATINOAMERICANO DE PALEONTOLOGÍA, 1, 1978. *Actas del...*, vol. 1, Buenos Aires, Asociación Geológica Argentina, 123–133.

- Bonaparte, J.F. 1997. *El Triásico de San Juan-La Rioja Argentina y sus dinosaurios*. Buenos Aires, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, 190p.
- Bonaparte, J.F. & Barberena, M.C. 1975. A possible mammalian ancestor from the Middle Triassic of Brazil (Therapsida-Cynodontia). *Journal of Paleontology*, **49**(5):931–936.
- Bonaparte, J.F. & Barberena, M.C. 2001. On two advanced carnivorous cynodonts from the Late Triassic of Southern Brazil. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, **156**(1):59–80.
- Bonaparte, J.F.; Ferigolo, J. & Ribeiro, A.M. 2001. A primitive Late Triassic ‘ictidosaur’ from Rio Grande do Sul, Brazil. *Palaeontology*, **44**(4):623–635.
- Bonaparte, J.F.; Martinelli, A.G.; Schultz, C.L. & Rubert, R. 2003. The sister group of mammals: small cynodonts from the Late Triassic of Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **5**:5–27.
- Bonaparte, J.F.; Martinelli, A.G. & Schultz, C.L. 2005. New information on *Brasilodon* and *Brasilitherium* (Cynodontia, Probainognathia) from the Late Triassic of Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **8**(1):25–46.
- Bonaparte, J.F.; Soares, M.B. & Schultz, C.L. 2006. A new non-mammalian cynodont from the Middle Triassic of Southern Brazil and its implications for the ancestry of mammals. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, **37**:599–607.
- Bonjorno, R.F.S.A.; Bonjorno, J.R. & Bonjorno, V. 1985. *Física 1: cinemática vetorial, gravitação universal, dinâmica, estática, mecânica dos fluidos*. São Paulo, FTD, 320p.
- Boonstra, L.D. 1935. A note on the cynodont, *Glochinodontoides gracilis* Houghton. *American Museum Novitates*, **782**:1–6.
- Boonstra, L.D. 1936. The cranial morphology of some titanosuchid deinocephalians. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **72**:99–116.
- Borths, M. 2008. *Digging past the dinosaurs? Locomotor trends and mammalian survivorship at the K–Pg (Cretaceous/Paleogene) boundary*. Ohio State University, Tese (‘Senior Honors Thesis’), 44p.
- Botha, J.; Abdala, F. & Smith, R. 2007. The oldest cynodont: new clues on the origin and early diversification of the Cynodontia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **149**(3):477–492.
- Botha-Brink, J. & Abdala, F. 2008. A new cynodont record from the *Tropidostoma* Assemblage Zone of the Beaufort Group: implications for the early evolution of cynodonts in South Africa. *Palaeontologia Africana*, **43**:1–6.

- Botha-Brink, J. & Modesto, S.P. 2007. A mixed-age classed 'pelycosaur' aggregation from South Africa: earliest evidence of parental care in amniotes? *Proceedings of the Royal Society, B*, **274**(1627):2829–2834.
- Brainerd, E.L. & Owerkowicz, T. 2006. Functional morphology and evolution of aspiration breathing in tetrapods. *Respiratory Physiology & Neurobiology*, **154**(1–2):73–88.
- Bramble, D.M. 1989. Axial-appendicular dynamics and the integration of breathing and gait in mammals. *American Zoologist*, **29**(1):171–186.
- Bramble, D.M. & Jenkins, F.A., Jr. 1993. Mammalian locomotor-respiratory integration: implications for diaphragmatic and pulmonary design. *Science*, **262**(5131):235–240.
- Brink, A.S. 1955. A study on the skeleton of *Diademodon*. *Palaeontologia Africana*, **3**:3–39.
- Brink, A.S. 1957. On the skeleton of *Aneugomphius ictidoceps* Broom and Robinson. *Palaeontologia Africana*, **5**:29–37.
- Brink, A.S. 1958. Note on a new skeleton of *Thrinaxodon liorhinus*. *Palaeontologia Africana*, **6**:15–22.
- Brink, A.S. 1960. A new type of primitive cynodont. *Palaeontologia Africana*, **7**:119–154.
- Brink, A.S. 1963a. A new skull of the procynosuchid cynodont *Leavachia duvenhagei* Broom. *Palaeontologia Africana*, **8**:57–75.
- Brink, A.S. 1963b. On *Bauria cynops* Broom. *Palaeontologia Africana*, **8**:39–56.
- Brink, A.S. 1963c. Two cynodonts from the Ntawere Formation in the Luangwa Valley of Northern Rhodesia. *Palaeontologia Africana*, **8**:77–96.
- Brink, A.S. & Kitching, J.W. 1953. On *Leavachia duvenhagei* and some other procynosuchids in the Rubidge Collection. *South African Journal of Science*, **49**:313–317.
- Brinkman, D. 1981. The hind limb step cycle of *Iguana* and primitive reptiles. *Journal of Zoology, London*, **181**:91–103.
- Brito, I.M. 1979. *Bacias sedimentares e formações pós-paleozóicas do Brasil*. Rio de Janeiro, Interciência, 177p.
- Broili, F. & Schröder, J. 1934. Beobachtungen an Wirbeltieren der Karrooformation. II. Über den Cynodontier *Tribolodon frerensis* Seeley. *Sitzungsberichte der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftliche*, **1934**:163–177.

- Broili, F. & Schröder, J. 1936. Beobachtungen an Wirbeltieren der Karrooformation. XXII. Ein neuer Galesauridae aus der *Cynognathus*-Zone. *Sitzungsberichte der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftliche*, **1936**:269–282.
- Broom, R. 1915. Catalogue of types and figured specimens of fossil vertebrates in the American Museum of Natural History. II. Permian, Triassic and Jurassic reptiles of South Africa. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **25**(2):105–164.
- Broom, R. 1930. On the structure of the mammal-like reptiles of the sub-order Gorgonopsia. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B*, **218**:345–371.
- Broom, R. 1936. On the structure of the skull in the mammal-like reptiles of the Suborder Therocephalia. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B*, **226**(529):1–42.
- Broom, R. 1937. On the palate, occiput and hind foot of *Bauria cynops* Broom. *American Museum Novitates*, **946**:1–6.
- Broom, R. 1948. A contribution to our knowledge of the vertebrates of the Karroo Beds of South Africa. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, **61**:577–629.
- Byrne, F. 1940. Notes on the evolution of the mammal-like reptiles. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, **43**:291–296.
- Cabrera, A. 1943. El primer hallazgo de terápsidos en la Argentina. *Notas del Museo de La Plata, Paleontología*, **8**(55):317–331.
- Carrano, M.T. 1997. Morphological indicators of foot posture in mammals: a statistical and biomechanical analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **121**(1):77–104.
- Carrano, M.T. & Hutchinson, J.R. 2002. Pelvic and hindlimb musculature of *Tyrannosaurus rex* (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Morphology*, **253**(3):207–228.
- Carrier, D.R. 1987. The evolution of locomotor stamina in tetrapods: circumventing a mechanical constraint. *Paleobiology*, **13**(3):326–341.
- Carrier, D.R. 1996. Function of the intercostal muscles in trotting dogs: ventilation or locomotion? *The Journal of Experimental Biology*, **199**(7):1455–1465.
- Carrier, D.R. & Farmer, C.G. 2000a. The evolution of pelvic aspiration in archosaurs. *Paleobiology*, **26**(2):271–293.
- Carrier, D.R. & Farmer, C.G. 2000b. The integration of ventilation and locomotion in archosaurs. *American Zoologist*, **40**(1):87–100.
- Carrier, D.R.; Deban, S.M. & Fischbein, T. 2006. Locomotor function of the pectoral girdle ‘muscular sling’ in trotting dogs. *The Journal of Experimental Biology*, **209**:2224–2237.

- Carroll, R.L. 1988. *Vertebrate paleontology and evolution*. New York, W.H. Freeman and Company, 698p.
- Carter, D.R. & Beaupré, G.R. 2001. *Skeletal function and form: mechanobiology of skeletal development, aging, and regeneration*. Cambridge, Cambridge University Press, 318p.
- Case, E.C. 1903. The structure and relationships of the American Pelycosauria. *The American Naturalist*, **37**(434):85–102.
- Catuneanu, O.; Wopfner, H.; Eriksson, P.G.; Cairncross, B.; Rubidge, B.S.; Smith, R.M.H. & Hancox, P.J. 2005. The Karoo basins of south-central Africa. *Journal of African Earth Sciences*, **43**:211–253.
- Chatterjee, S. 1982. A new cynodont reptile from the Triassic of India. *Journal of Paleontology*, **56**(1):203–214.
- Chatterjee, S. 1983. An ictidosaur fossil from North America. *Science*, **220**(4602):1151–1153.
- Clark, J.M. & Hopson, J.A. 1985. Distinctive mammal-like reptile from Mexico and its bearing on the phylogeny of the Tritylodontidae. *Nature*, **315**:398–400.
- Clark, J.M.; Montellano, M.; Hopson, J.A.; Hernandez, R. & Fastovsky, D.E. 1994. An Early or Middle Jurassic tetrapod assemblage from the La Boca Formation, northeastern Mexico. p.295–302. In: Fraser, N.C. & Sues H.-D. (eds.). *In the shadow of the dinosaurs: Early Mesozoic tetrapods*. Cambridge, Cambridge University Press, 430p.
- Clemens, W.A. 1970. Mesozoic mammalian evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **1**:357–390.
- Colbert, E.H. 1970. A saurischian dinosaur from the Triassic of Brazil. *American Museum Novitates*, **2045**:1–39.
- Colbert, E.H. 1986. Therapsids in Pangaea and their contemporaries and competitors. p.133–145. In: Hotton, N., III; MacLean, P.D.; Roth, J.J. & Roth, E.C. (eds.). *The ecology and Biology of Mammal-like Reptiles*. Washington, Smithsonian Institution Press, 326p.
- Colbert, E.H. & Kitching, J.W. 1977. Triassic cynodont reptiles from Antarctica. *American Museum Novitates*, **2611**:1–30.
- Cox, C.B. 1968. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. IV. The dicynodont fauna. *Breviora*, **295**:1–27.
- Cracraft, J. 1971. The functional morphology of the hind limb of the domestic pigeon, *Columba livia*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **144**:175–268.

- Crompton, A.W. 1958. The cranial morphology of a new genus and species of ictidosauran. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **130**:183–216.
- Crompton, A.W. 1964. On the skull of *Oligokyphus*. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology*, **9**(4):67–82.
- Crompton, A.W. & Ellenberger, F. 1957. On a new cynodonts from the Molteno Beds and the origin of the tritylodontids. *Annals of the South African Museum*, **44**(1):1–15.
- Crompton, A.W. & Jenkins, F.A., Jr. 1973. Mammals from reptiles: a review of mammalian origins. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, **1**:131–155.
- Currie, B.S.; Colombi, C.E.; Tabor, N.J.; Shipman, T.C. & Montañez, I.P. 2009. Stratigraphy and architecture of the Upper Triassic Ischigualasto Formation, Ischigualasto Provincial Park, San Juan, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, **27**(1):74–87.
- Cys, J.M. 1967. Osteology of the pristerognathid *Cynariognathus platyrhinus* (Reptilia: Theriodontia). *Journal of Paleontology*, **41**(3):776–790.
- Damiani, R.; Modesto, S.; Yates, A. & Neveling, J. 2003. Earliest evidence of cynodont burrowing. *Proceedings of the Royal Society of London, B*, **270**(1525):1747–1751.
- Dângelo, J.G. & Fattini, C.A. 1998. Anatomia humana básica. Atheneu, São Paulo, 184p.
- Darevsky, I.S. & Salomatina, N.I. 1989. Notes on the hind limb structure in the salamander, *Paramesotriton deloustali*, and its mode of life. *Journal of Herpetology*, **23**(4):429–433.
- Darwin, C.R. 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of the favoured races in the struggle for life*. 1^a ed. London, John Murray, 502p.
- Datta, P.M. 2005. Earliest mammal with transversely expanded upper molar from the Late Triassic (Carnian) Tiki Formation, South Rewa Gondwana Basin, India. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **25**(1):200–207.
- Datta, P.M. & Das, D.P. 2001. *Indozostrodon simpsoni*, gen. et sp. nov., an Early Jurassic megazostrodonid mammal from India. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **21**(3):528–534.
- Datta, P.M.; Das, D.P. & Luo, Z.-X. 2004. A Late Triassic dromatheriid (Synapsida: Cynodontia) from India. *Annals of Carnegie Museum*, **73**(2):72–84.
- Day, L.M. & Jayne, B.C. 2007. Interspecific scaling of the morphology and posture of the limbs during the locomotion of cats (Felidae). *The Journal of Experimental Biology*, **210**(4):642–654.
- Deban, S.M. & Carrier, D.R. 2002. Hypaxial muscle activity during running and breathing in dogs. *The Journal of Experimental Biology*, **205**(13):1953–1967.

- Deban, S.M. & Schilling, N. 2009. Activity of trunk muscles during aquatical and terrestrial locomotion in *Ambystoma maculatum*. *The Journal of Experimental Biology*, **212**(18):2949–2959.
- Desui, M. 1991. On the origins of mammals. p.570–597. In: Schultze, H.-P. & Trueb, L. (eds.). *Origins of the higher groups of tetrapods: controversy and consensus*. Ithaca, Comstock Publishing Associates, 724p.
- De Vita, P.; Helseth, J. & Hortobagyi, T. 2007. Muscles do more positive than negative work in human locomotion. *The Journal of Experimental Biology*, **210**(19):3361–3373.
- Dias, E.V. & Barberena, M.C. 2001. A temnospondyl amphibian from the Rio do Rasto Formation, Upper Permian of Southern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **73**(1):135–143.
- Dias-da-Silva, S.; Marsicano, C. & Schultz, C.L. 2006. Rhytidosteid temnospondyls in Gondwana: a new taxon from the Lower Triassic of Brazil. *Palaeontology*, **49**(2):381–390.
- Dias-da-Silva, S.; Dias, E.V. & Schultz, C.L. 2009. First record of stereospondyls (Tetrapoda, Temnospondyli) in the Upper Triassic of Southern Brazil. *Gondwana Research*, **15**:131–136.
- Dickinson, M.H.; Farley, C.T.; Full, R.J.; Koehl, M.A.R.; Kram, R. & Lehman, S. 2000. How animals move: an integrative view. *Science*, **288**(5463):100–106.
- Dilkes, D.W. & Reisz, R.R. 1996. First record of a basal synapsid ('mammal-like reptile') in Gondwana. *Proceedings of the Royal Society of London, B*, **263**(1374):1165–1170.
- Dunbar, D.C.; Badam, G.L.; Hallgrímsson, B. & Vieilledent, S. 2004. Stabilization and mobility of the head and trunk in wild monkeys during terrestrial and flat-surface walks and gallops. *The Journal of Experimental Biology*, **207**(6):1027–1042.
- Dunbar, D.C.; Macpherson, J.M.; Simmons, R.W. & Zarcades, A. 2008. Stabilization and mobility of the head, neck and trunk in horses during overground locomotion: comparisons with humans and other primates. *The Journal of Experimental Biology*, **211**(24):3889–3907.
- Eaton, T.H., Jr. 1962. Adaptive features of the fore limb in primitive tetrapods and mammals. *American Zoologist*, **2**(2):157–160.
- Egi, N. 2001. Body mass estimates in extinct mammals from limb bone dimensions: the case of North American hyaenodontids. *Palaeontology*, **44**(3):497–528.
- Elftman, H.O. 1929. Functional adaptations of the pelvis in marsupials. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **58**:189–232.
- English, A.W. 1978. Functional analysis of the shoulder girdle of cats during locomotion. *Journal of Morphology*, **156**:279–292.

- Erickson, G.M. 2001. The bite of *Allosaurus*. *Nature*, **409**:987–988.
- Estes, R. 1961. Cranial anatomy of the cynodont reptile *Thrinaxodon liorhinus*. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, **125**(6):165–180.
- Evans, S.E. & Kermack, K.A. 1994. Assemblages of small tetrapods from the Early Jurassic of Britain. p.271–283. In: Fraser, N.C. & Sues H.-D. (eds.). *In the shadow of the dinosaurs: Early Mesozoic tetrapods*. Cambridge, Cambridge University Press, 430p.
- Fariña, R.A. 2001. Física y matemáticas para reconstruir la vida en el pasado. *Actas de Fisiología*, **6**:47–71.
- Farley, C.T. & Ko, T.C. 1997. Mechanics of locomotion in lizards. *The Journal of Experimental Biology*, **200**(16):2177–2188.
- Farmer, C.G. & Carrier, D.R. 2000. Ventilation and gas exchange during treadmill locomotion in the American alligator (*Alligator mississippiensis*). *The Journal of Experimental Biology*, **203**(11):1671–1678.
- Federative Committee on Anatomical Terminology, 1998. *Terminologia Anatomica: International Anatomical Terminology*. Stuttgart, George Thieme Verlag, 292p.
- Ferry-Graham, L.A.; Bolnick, D.I. & Wainwright, P.C. 2002. Using functional morphology to examine the ecology and evolution of specialization. *Integrative and Comparative Biology*, **42**(2):265–277.
- Fieler, C.L. & Jayne, B.C. 1998. Effects of speed on the hindlimb kinematics of the lizard *Dipsosaurus dorsalis*. *The Journal of Experimental Biology*, **201**(4):609–622.
- Fischer, M.S.; Krause, C. & Lilje, K.E. no prelo. Evolution of chameleon locomotion, or how to become arboreal as a reptile. *Zoology*.
- Fischer, M.S.; Schilling, N.; Schmidt, M.; Haarhaus, D. & Witte, H. 2002. Basic limb kinematics of small therian mammals. *The Journal of Experimental Biology*, **205**(9):1315–1338.
- Flynn, J.J.; Parrish, J.M.; Rakotosamimanana, B.; Simpson, W.F.; Whatley, R.L. & Wyss, A.R. 1999. A Triassic fauna from Madagascar, including early dinosaurs. *Science*, **286**(5440):763–765.
- Flynn, J.J.; Parrish, J.M.; Rakotosamimanana, B.; Ranivoharimanana, L.; Simpson, W.F. & Wyss, A.R. 2000. New traversodontids (Synapsida: Eucynodontia) from the Triassic of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **20**(3):422–427.

- Fourie, H. & Rubidge, B.S. 2007. The postcranial skeletal anatomy of the therocephalian *Regisaurus* (Therapsida: Regisauridae) and its utilization for biostratigraphic correlation. *Palaeontologia Africana*, **42**:1–16.
- Fourie, S. 1974. The cranial morphology of *Thrinaxodon liorhinus* Seeley. *Annals of the South African Museum*, **65**(10):337–400.
- Fröbisch, J. 2003. *Locomotion of Tetragonias njalilus (Therapsida: Anomodontia) - A functional analysis of the pelvic girdle and hind limb*. Mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Rheinsichen Friedrich-Wilhelms-Universität zu Bonn, Tese de Doutorado, 105p.
- Fröbisch, J. 2006. Locomotion in derived dicynodonts (Synapsida, Anomodontia): a functional analysis of the pelvic girdle and hind limb of *Tetragonias njalilus*. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **43**:1297–1308.
- Fröbisch, J. 2008. Global taxonomic diversity of anomodonts (Tetrapoda, Therapsida) and the terrestrial rock record across the Permian-Triassic boundary. *PLoS One*, **3**(11):1–14.
- Gambaryan, P.P. & Averianov, A.O. 2001. Femur of a morganucodontid mammal from the Middle Jurassic of Central Russia. *Acta Palaeontologica Polonica*, **46**(1):99–112.
- Gans, C. 1969. Functional components versus mechanical units in descriptive morphology. *Journal of Morphology*, **128**(3):365–368.
- Gans, C. 1988. Adaptation and the form: function relation. *American Zoologist*, **28**(2):681–697.
- Gasc, J.-P. 2001. Comparative aspects of gait, scaling and mechanics in mammals. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A*, **131**:121–133.
- Gatesy, S.M. 1991. Hind limb movements of the American alligator (*Alligator mississippiensis*) and postural grades. *Journal of Zoology, London*, **224**:577–588.
- Getty, R. 1986. *Anatomia dos animais domésticos*. 5^a ed. vol. 2. Rio de Janeiro, Guanabara Koogan, 2000p.
- Ginsburg, L. 1962. *Likhoelia ellenbergeri*, tritylodonte du Trias supérieur du Basutoland (Afrique du Sud). *Annales de Paléontologie*, **48**:177–194.
- Glase, J.C.; Zimmerman, M. & Brown, S.C. 1981. Biomechanical analysis of vertebrate skeletal systems. In: WORKSHOP-CONFERENCE OF THE ASSOCIATION OF BIOLOGY-LABORATORY EDUCATION, 2, 1981. *Proceedings of the...*, Dubuque, ABE, 121–150.

- Godefroit, P. 1999. New traversodontid (Therapsida: Cynodontia) teeth from the Upper Triassic of Habay-la-Vieille (southern Belgium). *Palaeontologische Zeitschrift*, **73**(3–4):385–394.
- Godefroit, P. & Battail, B. 1997. Late Triassic cynodonts from Saint-Nicolas-de-Port (north-eastern France). *Geodiversitas*, **19**(3):567–631.
- Goldstein, B. 1989. Functional morphology as a tool in general education. *American Zoologist*, **29**:353–362.
- Golonka, J. & Ford, D. 2000. Pangean (Late Carboniferous–Middle Jurassic) paleoenvironment and lithofacies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **161**:1–34.
- Goslow, G.E., Jr.; Dial, K.P. & Jenkins, F.A., Jr. 1989. The avian shoulder: an experimental approach. *American Zoologist*, **29**:287–301.
- Gow, C.E. 2001. A partial skeleton of the tritheledontid *Pachygenelus* (Therapsida: Cynodontia). *Palaeontologia Africana*, **37**:93–97.
- Gow, C.E. & Grine, F.E. 1979. An articulated skeleton of a small individual of *Diademodon* (Therapsida; Cynodontia). *Palaeontologia Africana*, **22**:29–34.
- Gow, C.E. & Hancox, P.J. 1993. First complete skull of the Late Triassic *Scalenodontoides* (Reptilia Cynodontia) from Southern Africa. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, **3**:161–168.
- Graaff, K.M., van de; Harper, J. & Goslow, G.E., Jr. 1982. Analysis of posture and gait selection during locomotion in the striped skunk (*Mephitis mephitis*). *Journal of Mammalogy*, **63**(4):582–590.
- Grant, T.R. 1984. *The Platypus*. Kensington, University of New South Wales Press, 76p.
- Gray, J. & Lissmann, H.W. 1946. The co-ordination of limb movements in the Amphibia. *The Journal of Experimental Biology*, **23**(2):133–142.
- Gregory, W.K. & Camp, C.L. 1918. Studies in comparative myology and osteology. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **38**:447–563.
- Grillo, O.N. 2007. *Miologia e biomecânica do membro posterior de Staurikosaurus pricei Colbert, 1970 (Dinosauria, Saurischia)*. Museu nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Dissertação de Mestrado, 253p.
- Haines, R.W. 1939. A revision of the extensor muscles of the forearm in tetrapods. *Journal of Anatomy*, **73**(2):211–233.

- Haines, R.W. 1946. A revision of the movements of the forearm in tetrapods. *Journal of Anatomy*, **80**(1):1–11.
- Haines, R.W. 1950. The flexor muscles of the forearm and hand in lizards and mammals. *Journal of Anatomy*, **84**(1):13–29.
- Haines, R.W. 1952. The shoulder joint of lizards and the primitive reptilian shoulder mechanism. *Journal of Anatomy*, **86**(4):412–422.
- Hall, B.K. 2003. Descent with modification: the unity underlying homology and homoplasy as seen through an analysis of development and evolution. *Biological Reviews*, **78**(3):409–433.
- Hammer, W.R. 1995. New therapsids from the Upper Fremouw Formation (Triassic) from Antarctica. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **15**(1):105–112.
- Hammer, W.R. & Smith, N.D. 2008. A tritylodont postcanine from the Hanson Formation of Antarctica. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **28**(1):269–273.
- Hammer, W.R.; Collinson, J.H. & Ryan, W.J., III. 1990. A new Triassic vertebrate fauna from Antarctica and its depositional setting. *Antarctic Science*, **2**(2):163–167.
- Hecht, M.K. 1991. *Araripesuchus* Price, 1959. p.342–347. In: Maisey, J.G. (ed.). *Santana Fossils: an illustrated atlas*. Neptune City, T.F.H. Publications Inc., 459p.
- Henderson, D.M. 1999. Estimating the masses and centers of mass of extinct animals by 3–D mathematical slicing. *Paleobiology*, **25**(1):88–106.
- Herbin, M.; Gasc, J.-P. & Renous, S. 2004. Symmetrical and asymmetrical gaits in the mouse: patterns to increase velocity. *Journal of Comparative Physiology, A*, **190**(11):895–906.
- Higham, T.E. & Jayne, B.C. 2004. Locomotion of lizards on inclines and perches: hindlimb kinematics of an arboreal specialist and a terrestrial generalist. *The Journal of Experimental Biology*, **207**(2):233–248.
- Hildebrand, M. 1962. Walking, running, and jumping. *American Zoologist*, **2**(2):151–155.
- Hildebrand, M. 1977. Analysis of asymmetrical gaits. *Journal of Mammalogy*, **58**(2):131–156.
- Hildebrand, M. 1988. Form and function in vertebrate feeding and locomotion. *American Zoologist*, **28**(2):727–738.
- Hildebrand, M. 1989a. The quadrupedal gaits of vertebrates. *BioScience*, **39**(11):766–775.
- Hildebrand, M. 1989b. Vertebrate locomotion: an introduction. *Bioscience*, **39**(11):764–765.

- Hildebrand, M. 1995. *Análise da estrutura dos vertebrados*. São Paulo, Atheneu, 700p.
- Hillenius, W.J. 1992. The evolution of nasal turbinates and mammalian endothermy. *Paleobiology*, **18**(1):17–29.
- Hillenius, W.J. 1994. Turbinates in therapsids: evidence for Late Permian origins of mammalian endothermy. *Evolution*, **48**(2):207–229.
- Holmes, R. 1977. The osteology and musculature of the pectoral limb of small captorhinids. *Journal of Morphology*, **152**(1):101–140.
- Hopson, J.A. 1964. The braincase of the advanced mammal-like reptile *Bienotherium*. *Postilla*, **87**:1–30.
- Hopson, J.A. 1969. The origin and adaptive radiation of mammal-like reptiles and nontherian mammals. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **167**:199–216.
- Hopson, J.A. 1984. Late Triassic traversodontid cynodonts from Nova Scotia and Southern Africa. *Palaeontologia Africana*, **25**:181–201.
- Hopson, J.A. 1985. Morphology and relationships of *Gomphodontosuchus brasiliensis* von Huene (Synapsida, Cynodontia, Tritylodontoidea) from the Triassic of Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, **1985**(5):285–299.
- Hopson, J.A. 1987. The mammal-like reptiles: a study of transitional fossils. *The American Biology Teacher*, **49**(1):16–26.
- Hopson, J.A. 1991. Systematic of the non-mammalian Synapsida and implications for patterns of evolution in synapsids. p.635–693. In: Schultze, H.-P. & Trueb, L. (eds.). *Origins of the higher groups of tetrapods: controversy and consensus*. Ithaca, Comstock Publishing Associates, 724p.
- Hopson, J.A. 1995. Patterns of evolution in the manus and pes of non-mammalian therapsids. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **15**(3):615–639.
- Hopson, J.A. & Crompton, A.W. 1969. Origin of mammals. p.15–72. In: Dobzhansky, T.; Hecht, M.K. & Steere, W.C. (eds.). *Evolutionary Biology*. vol. 3. New York, Appleton-Century-Crofts, 309p.
- Hopson, J.A. & Kitching, J.W. 2001. A probainognathian cynodont from South Africa and the phylogeny of nonmammalian cynodonts. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, **156**(1):5–35.
- Horovitz, I. 2000. The tarsus of *Ukhaatherium nessovi* (Eutheria, Mammalia) from the Late Cretaceous of Mongolia: an appraisal of the evolution of the ankle in basal therians. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **20**(3):547–560.

Hotton, N., III. 1986. Dicynodonts and their role as primary consumers. p.71–82. In: Hotton, N., III; MacLean, P.D.; Roth, J.J. & Roth, E.C. (eds.). *The ecology and Biology of Mammal-like Reptiles*. Washington, Smithsonian Institution Press, 326p.

Hotton, N., III. 1991. The Nature and Diversity of Synapsids: Prologue to the Origin of Mammals. p.598–634. In: Schultze, H.-P. & Treb, L. (eds.). *Origins of the higher groups of tetrapods: controversy and consensus*. Ithaca, Comstock Publishing Associates, 724p.

Howell, A.B. 1937a. Morphogenesis of the shoulder architecture. Part V. Monotremata. *The Quarterly Review of Biology*, **12**(2):191–205.

Howell, A.B. 1937b. Morphogenesis of the shoulder architecture. Part VI. Therian Mammalia. *The Quarterly Review of Biology*, **12**(4):440–463.

Hu, Y. 2006. *Postcranial morphology of Repenomamus (Eutriconodonta, Mammalia): implications for the higher-level phylogeny of mammals*. Graduate Faculty in Biology, The City University of New York, Tese de Doutorado, 405p.

Hu, Y.; Wang, Y.; Luo, Z. & Li, C. 1997. A new symmetrodont mammal from China and its implications for mammalian evolution. *Nature*, **390**:137–142.

Huene, F.F. von. 1935–1942. *Die Fossilen Reptilien des Südamerikanischen Gondwanalandes*. München, C.H. Beck'sche Verlag, 332p.

Huene, F.F. von. 1936. Lieferung 2. Cynodontia. p.83–160. In: Huene, F.F. von. *Die fossilen Reptilien des Südamerikanischen Gondwanalandes. Ergebnisse der Sauriergrabungen in Südbrasilien 1928/29*. München, C. H. Beck'sche Verlag, 332p.

Hutchinson, J.R. 2006. The evolution of locomotion in archosaurs. *Comptes Rendus Palevolution*, **5**:519–530.

Hutchinson, J.R. & Gatesy, S.M. 2000. Adductors, abductors, and the evolution of archosaur locomotion. *Paleobiology*, **26**(4):734–751.

Hutchinson, J.R.; Anderson, F.C.; Blemker, S.S. & Delp, S.L. 2005. Analysis of hindlimb muscle moment arms in *Tyrannosaurus rex* using a three dimensional musculoskeletal computer model: implications for stance, gait, and speed. *Paleobiology*, **31**(4):676–701.

Ijspeert, A.J. 1998. Locomotion, Vertebrate. p.1–6. In: Arbib, M.A. (ed.). *The handbook of brain theory and neural networks*. 2^a ed. Cambridge, MIT Press, 1308p.

International Commission on Stratigraphy, 2009. *International Stratigraphic Chart*. International Union of Geological Sciences. Disponível em <<http://www.stratigraphic.org/upload/ISChart2009.pdf>>, acessado em 1º de fevereiro de 2010.

International Committee on Veterinary Gross Anatomical Nomenclature, 2005. *Nomina Anatomica Veterinaria*. 5^a ed. Hanover, Published by the Editorial Committee, 166p.

Isidro, A. & Vazquez, M.T. 2006. Phylogenetic and ontogenetic parallelisms on talo-calcaneal superposition. *The Foot*, **16**:1–15.

Jenchen, U. & Rosenfeld, U. 2002. Continental Triassic in Argentina: response to tectonic activity. *Journal of South American Earth Sciences*, **15**(4):461–479.

Jenkins, F.A., Jr. 1970a. Anatomy and function of expanded ribs in certain edentates and primates. *Journal of Mammalogy*, **51**(2):288–301.

Jenkins, F.A., Jr. 1970b. Cynodont postcranial anatomy and the “prototherian” level of mammalian organization. *Evolution*, **24**(1):230–252.

Jenkins, F.A., Jr. 1970c. Limb movements in a monotreme (*Tachyglossus aculeatus*): a cineradiographic analysis. *Science*, **168**(3938):1473–1475.

Jenkins, F.A., Jr. 1970d. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. VII. The postcranial skeleton of the traversodontid *Massetognathus pascuali* (Therapsida, Cynodontia). *Breviora*, **352**:1–28.

Jenkins, F.A., Jr. 1971a. Limb posture and locomotion in the Virginia opossum (*Didelphis marsupialis*) and in other non-cursorial mammals. *Journal of Zoology, London*, **165**:303–315.

Jenkins, F.A., Jr. 1971b. The postcranial skeleton of African cynodonts: problems in the early evolution of the mammalian postcranial skeleton. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, **36**:1–216.

Jenkins, F.A., Jr. 1974. The movement of the shoulder in clavicate and a clavicate mammals. *Journal of Morphology*, **144**:71–84.

Jenkins, F.A., Jr. 1993. The evolution of the avian shoulder joint. *American Journal of Science*, **293**:253–267.

Jenkins, F.A., Jr. & Goslow, G.E., Jr. 1983. The functional anatomy of the shoulder of the Savannah monitor lizard (*Varanus exanthematicus*). *Journal of Morphology*, **175**(2):195–216.

Jenkins, F.A., Jr. & Parrington, F.R. 1976. The postcranial skeletons of the Triassic mammals *Eozostrodon*, *Megazostrodon* and *Erythrotherium*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B*, **273**(926):387–431.

Jenkins, F.A., Jr. & Weijs, W.A. 1979. The functional anatomy of the shoulder in the Virginia opossum (*Didelphis virginiana*). *Journal of Zoology, London*, **188**:379–410.

- Jenkins, F.A., Jr.; Crompton, A.W. & Downs, W.R. 1983. Mesozoic mammals from Arizona: new evidence on mammalian evolution. *Science*, **222**(4629):1233–1235.
- Jenkins, F.A., Jr.; Gatesy, S.M.; Shubin, N.H. & Amaral, W.W. 1997. Haramiyids and Triassic mammalian evolution. *Nature*, **385**:715–718.
- Kamiya, H.; Yoshida, T.; Kusuhashi, N. & Matsuoka, H. 2006. Enamel texture of the tritylodontid mammal-like reptile, occurred from the Lower Cretaceous in central Japan. *Materials Science and Engineering, C*, **26**:707–709.
- Kammerer, C.F.; Flynn, J.J.; Ranivoharimanana, L. & Wyss, A.R. 2008. New material of *Menadon besairiei* (Cynodontia: Traversodontidae) from the Triassic of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **28**(2):445–462.
- Kaye, F.T. & Padian, K. 1994. Microvertebrates from the Placerias Quarry: a window on Late Triassic vertebrate diversity in the American Southwest. p.171–196. *In: Fraser, N.C. & Sues H.-D. (eds.). In the shadow of the dinosaurs: Early Mesozoic tetrapods.* Cambridge, Cambridge University Press, 430p.
- Kemp, T.J.; Bachus, K.N.; Nairn, J.A. & Carrier, D.R. 2005. Functional trade-offs in the limb bones of dogs selected for running *versus* fighting. *The Journal of Experimental Biology*, **208**(18):3475–3482.
- Kemp, T.S. 1972. Whaitsiid Therocephalia and the origin of cynodonts. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B*, **264**(857):1–54.
- Kemp, T.S. 1978. Stance and gait in the hindlimb of a therocephalian mammal-like reptile. *Journal of Zoology, London*, **186**:143–161.
- Kemp, T.S. 1979. The primitive cynodont *Procynosuchus*: functional anatomy of the skull and relationships. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B*, **285**(1005):73–122.
- Kemp, T.S. 1980a. Aspects of the structure and functional anatomy of the Middle Triassic cynodont *Luangwa*. *Journal of Zoology, London*, **191**:193–239.
- Kemp, T.S. 1980b. The primitive cynodont *Procynosuchus*: structure, function and evolution of the postcranial skeleton. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B*, **288**(1027):217–258.
- Kemp, T.S. 1982. *Mammal-like reptiles and the origin of mammals*. London, Academic Press, 363p.

- Kemp, T.S. 1986. The skeleton of a baurioid theriocephalian therapsid from the Lower Triassic (*Lystrosaurus* Zone) of South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **6**(3):215–232.
- Kemp, T.S. 2005. *The origin and evolution of mammals*. New York, Oxford University Press, 331p.
- Kemp, T.S. 2006a. The origin and early radiation of the therapsid mammal-like reptiles: a palaeobiological hypothesis. *Journal of Evolutionary Biology*, **19**(4):1231–1247.
- Kemp, T.S. 2006b. The origin of mammalian endothermy: a paradigm for the evolution of complex biological structure. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **147**(4):473–488.
- Kermack, K.A.; Mussett, F. & Rigney, H.W. 1973. The lower jaw of *Morganucodon*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **53**(2):87–175.
- Kermack, K.A.; Mussett, F. & Rigney, H.W. 1981. The skull of *Morganucodon*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **71**(1):1–158.
- Kielan-Jaworowska, Z.; Cifelli, R.L. & Luo, Z.-X. 2004. *Mammals from the Age of Dinosaurs: origins, evolution, and structure*. New York, Columbia University Press, 630p.
- King, A.M.; Loiselle, D.S. & Kohl, P. 2004. Force generation for locomotion of vertebrates: skeletal muscle overview. *IEEE Journal of Oceanic Engineering*, **29**(3):684–691.
- Kischlat, E.-E. 2003. *Padrão muscular da coxa de arcossauromorfos fósseis: aplicação do cladismo reverso e teste de hipóteses*. Programa de Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Tese de Doutorado, 3 vol., 451p.
- Kitching, J.W.; Collinson, J.W.; Elliot, D.H. & Colbert, E.H. 1972. *Lystrosaurus* Zone (Triassic) Fauna from Antarctica. *Science*, **175**(4021):524–527.
- Koehl, M.A.R. 2003. Physical modeling in biomechanics. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B*, **358**(1437):1589–1596.
- Kokshenev, V.B. 2007. New insights into long-bone mechanics: Are limb safety factors invariable across mammalian species? *Journal of Biomechanics*, **40**:2911–2918.
- Kubo, T. & Benton, M.J. 2007. Evolution of hindlimb posture in archosaurs: limb stresses in extinct vertebrates. *Palaeontology*, **50**(6):1519–1529.
- Kühne, W.G. 1949. On a triconodont tooth of a new pattern from a fissure-filling in South Glamorgan. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **119**:345–350.
- Kühne, W.G. 1956. *The Liassic therapsid Oligokyphus*. London, British Museum (Natural History), 149p.

- Landsmeer, J.M.F. 1979. The extensor assembly in two species of opossum, *Philander opossum* and *Didelphis marsupialis*. *Journal of Morphology*, **161**(3):337–346.
- Landsmeer, J.M.F. 1981. Digital morphology in *Varanus* and *Iguana*. *Journal of Morphology*, **168**(3):289–295.
- Landsmeer, J.M.F. 1983. The mechanism of forearm rotation in *Varanus exanthematicus*. *Journal of Morphology*, **175**(2):119–130.
- Langer, M.C. 2000. The first record of dinocephalians in South America: Late Permian (Rio do Rasto Formation) of the Paraná Basin, Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **215**(1):69–95.
- Langer, M.C. 2005a. Studies on continental Late Triassic tetrapod biochronology. I. The type locality of *Saturnalia tupiniquim* and the faunal succession in south Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, **19**(2):205–218.
- Langer, M.C. 2005b. Studies on continental Late Triassic tetrapod biochronology. II. The Ischigualastian and a Carnian global correlation. *Journal of South American Earth Sciences*, **19**(2):219–239.
- Langer, M.C.; Ribeiro, A.M.; Schultz, C.L. & Ferigolo, J. 2007. The continental tetrapod-bearing Triassic of South Brazil. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, **41**:201–218.
- Lauder, G.V. 1990. Functional morphology and systematics: studying functional patterns in an historical context. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **21**:317–340.
- Lauder, G.V. 1991. Biomechanics and evolution: integrating physical and historical biology in the study of complex systems. p.1–20. In: Rayner, J.M.V. & Wootton, R.J. (eds.). *Biomechanics in evolution*. Cambridge, Cambridge University Press, 272p.
- Laurin, M. 1993. Anatomy and relationships of *Haptodus garnettensis*, a Pennsylvanian synapsid from Kansas. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **13**(2):200–229.
- Laurin, M. & Reisz, R.R. 1990. *Tetraceratops* is the oldest known therapsid. *Nature*, **345**:249–250.
- Laurin, M. & Reisz, R.R. 1996. The osteology and relationships of *Tetraceratops insignis*, the oldest known therapsid. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **16**(1):95–102.
- Lavina, E.L. 1983. *Procolophon pricei* sp. n., um novo réptil procolofonídeo do Triássico do Rio Grande do Sul. *Iheringia*, **9**:51–78.
- Lessertisseur, J. & Sigogneau, D. 1965. Sur l'acquisition des principales caractéristiques du squelette des mammifères. *Mammalia*, **29**(1):95–168.

- Lewis, G.E. 1986. *Nearctylodon broomi* the first Neartic tritylodont. p.295–303. In: Hotton, N., III; MacLean, P.D.; Roth, J.J. & Roth, E.C. (eds.). *The ecology and Biology of Mammal-like Reptiles*. Washington, Smithsonian Institution Press, 326p.
- Lewis, O.J. 1963. The monotreme cruro-pedal flexor musculature. *Journal of Anatomy*, **97**(1):55–63.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. 10^a ed. (reformata). vol. 1. Holmiae, Laurentii Salvii, 824p.
- Liu, J.; Rubidge, B. & Li, J. 2009. New basal synapsid supports Laurasian origin for therapsids. *Acta Palaeontologica Polonica*, **54**(3):393–400.
- Lucas, S.G. 1998. Global Triassic tetrapod biostratigraphy and biochronology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **143**(4):347–384.
- Lucas, S.G. & Luo, Z.-X. 1993. *Adelobasileus* from the Upper Triassic of West Texas: the oldest mammal. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **13**(3):309–334.
- Lucas, S.G.; Heckert, A.B.; Harris, J.D.; Seegis, D. & Wild, R. 2001. Mammal-like tooth from the Upper Triassic of Germany. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **21**(2):397–399.
- Luo, Z.-X. 1994. Sister-group relationships of mammals and transformations of diagnostic mammalian characters. p.98–128. In: Fraser, N.C. & Sues H.-D. (eds.). *In the shadow of the dinosaurs: Early Mesozoic tetrapods*. Cambridge, Cambridge University Press, 430p.
- Luo, Z.-X. & Sun, A.-L. 1993. *Oligokyphus* (Cynodontia: Tritylodontidae) from the Lower Lufeng Formation (Lower Jurassic) of Yunnan, China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **13**(4):477–482.
- Luo, Z.-X. & Wu, X.-C. 1994. The small tetrapods of the Lower Lufeng Formation, Yunnan, China. p.252–270. In: Fraser, N.C. & Sues H.-D. (eds.). *In the shadow of the dinosaurs: Early Mesozoic tetrapods*. Cambridge, Cambridge University Press, 430p.
- Luo, Z.-X.; Kielan-Jaworowska, Z. & Cifelli, R.L. 2002. In quest for a phylogeny of Mesozoic mammals. *Acta Palaeontologica Polonica*, **47**(1):1–78.
- Machado, C.B. & Kischlat, E.-E. 2003. Novo registro de Rhadinosaurs (Archosauriformes: Proterochampsia) para o Mesotriássico do Brasil. *Paleontologia em Destaque*, **44**:48.
- MacIntyre, G.T. 1967. Foramen pseudovale and quasi-mammals. *Evolution*, **21**(4):834–841.
- Macrini, T.E. 2006. *The evolution of endocranial space in mammals and non-mammalian cynodonts*. The University of Texas at Austin, Tese de Doutorado, 277p.

- Maisch, M.W.; Matzke, A.T. & Sun, G. 2004. A new tritylodontid from the Upper Jurassic Shishugou Formation of the Junggar Basin (Xinjiang, NW China). *Journal of Vertebrate Paleontology*, **24**(3):649–656.
- Martinelli, A.G. & Rougier, G. 2007. On *Chalimonia musteloides* (Eucynodontia: Tritheledontidae) from the Late Triassic of Argentina, and a phylogeny of Ictidosauria. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **27**(2):442–460.
- Martinelli, A.G.; Bonaparte, J.F.; Schultz, C.L. & Rubert, R. 2005. A new tritheledontid (Therapsida, Eucynodontia) from the Late Triassic of Rio Grande do Sul (Brazil) and its phylogenetic relationships among carnivorous non-mammalian eucynodonts. *Ameghiniana*, **42**(1):191–208.
- Martinelli, A.G.; de la Fuente, M.S. & Abdala, F. 2009. *Diademodon tetragonus* Seeley, 1984 (Therapsida: Cynodontia) in the Triassic of South America and its biostratigraphic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **29**(3):852–862.
- Martinez, R.N. & Forster, C.A. 1996. The skull of *Probelesodon sanjuanensis*, sp. nov., from the Late Triassic Ischigualasto Formation of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **16**(2):285–291.
- Martinez, R.N.; May, C.L. & Forster, C.A. 1996. A new carnivorous cynodont from the Ischigualasto Formation (Late Triassic, Argentina), with comments on eucynodont phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **16**(2):271–284.
- Materialise n.v., Copyright 1992–2006. *Mimics*. Ver. 10.01.
- Matthew, W.D. 1908. A four-horned pelycosaurian from the Permian of Texas. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **24**:183–185.
- McEvoy, J.S. 1982. Comparative myology of the pectoral and pelvic appendages of the North American porcupine (*Erethizon dorsatum*) and the prehensile-tailed porcupine (*Coendou prehensilis*). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **173**(4):337–421.
- McKittrick, M.C. 1991. Phylogenetic analysis of avian hindlimb musculature. *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan*, **179**:1–85.
- McNab, B.C. 1978. The evolution of endothermy in the phylogeny of mammals. *The American Naturalist*, **112**(983):1–21.
- McNeel, R. & Associates. 2006. *Rhinoceros*®. Ver. 3.0.

- Melo, T.P.; Soares, M.B. & Oliveira, T.V. 2009. Primeiro registro do traversodontídeo *Menadon* sp. (Flynn *et al.* 2000) na Biozona de Traversodontídeos da Formação Santa Maria, Triássico Médio do Rio Grande do Sul, Brasil. *In: PALEO RS, 2009. Resumos e Programação*, São João do Polêsine, Sociedade Brasileira de Paleontologia, 16.
- Mendrez, C.H. 1972. On *Cyrbasiodon boycei*, Broom 1931, (Cynodontia Procynosuchidae), from South Africa. *Palaeontologia Africana*, **14**:51–69.
- Milani, E.J. 2000. Geodinâmica Fanerozóica do Gondwana sul-ocidental e a evolução geológica da Bacia do Paraná. p.275–302. *In: Holz, M. & De Ros, L.F. (eds.). Geologia do Rio Grande do Sul*. Porto Alegre, CIGO/UFRGS, 445p.
- Minoprio, J.L. 1954. “Theriodonte” en el Triásico de Mendoza. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, **157**:31–37.
- Modesto, S.; Rubidge, B. & Welman, J. 1999. The most basal anomodont therapsid and the primacy of Gondwana in the evolution of anomodonts. *Proceedings of the Royal Society of London, B*, **266**:331–337.
- Morato, L. 2006. *Dinodontosaurus (Synapsida, Dicynodontia): reconstituições morfológicas e aspectos biomecânicos*. Programa de Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Dissertação de Mestrado, 158p.
- Morato, L.; Schultz, C.L.; Vega-Dias, C.; Silva, F.P. Kindlein, W., Jr. 2008. Discussing a myth: biomechanical comparisons between *Dinodontosaurus* (Synapsida, Dicynodontia) and extinct ground sloths. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, **66**(1):145–154.
- Motani, R. 2001. Estimating body mass from silhouettes: testing the assumption of elliptical body cross-sections. *Paleobiology*, **27**(4):735–750.
- Muir, G.D.; Gosline, J.M. & Steeves, J.D. 1996. Ontogeny of bipedal locomotion: walking and running in the chick. *Journal of Physiology*, **493**(2):589–601.
- Niklas, K.J. 1992. *Plant biomechanics: an engineering approach to plant form and function*. Chicago, University of Chicago Press, 607p.
- Novacek, M.J.; Rougier, G.W.; Wible, J.R.; McKenna, M.C.; Dashzeveg, D. & Horovitz, I. 1997. Epipubic bones in eutherian mammals from the Late Cretaceous of Mongolia. *Nature*, **389**:483–486.
- Oliveira, T.V. 2006. *Descrição osteológica de materiais pós-cranianos de dois cinodontes não-mamalianos do Meso/Neotriássico (Formação Santa Maria, Bacia do Paraná) do Rio Grande do Sul, Brasil*. Programa de Pós-graduação em Geociências, Dissertação de Mestrado, 137p.

Oliveira, T.V. & Schultz, C.L. 2005. A possível ocorrência de rotação atlanto-axial em *Exaeretodon* Cabrera, 1943 (Cynodontia: Traversodontidae). In: CONGRESSO LATINO-AMERICANO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 2, 2005. *Boletim de Resumos*, Rio de Janeiro, Museu Nacional, 194–196.

Oliveira, T.V. & Schultz, C.L. 2006. Reconstituição da musculatura pélvico-femoral de um cinodonte chiniquodontídeo da Formação Santa Maria (Meso/Neotriássico da Bacia do Paraná, RS, Brasil): inferências posturais e locomotoras. In: ENCONTRO DE PÓS-GRADUAÇÃO, 7, 2006. *Resumos do...* (CD), Pelotas, Universidade Federal de Pelotas.

Oliveira, T.V. & Schultz, C.L. 2007. La predominancia de *Exaeretodon* Cabrera, 1943 en una sección Triásica de Brasil y su probable correlación con el mismo evento en la porción mediana superior de la Formación Ischigualasto (Triásico de Argentina). *Ameghiniana*, **44**(4-Suplemento):14R.

Oliveira, T.V. & Schultz, C.L. 2008. A cynodont pes from Brazilian Middle Triassic (Santa Maria Formation, Therapsida Cenozoone): probable new data on *Massetognathus ochagaviae* Barberna, 1981. In: CONGRESO LATINOAMERICANO DE PALEONTOLOGÍA DE VERTEBRADOS, 3, 2008. *Libro de Resúmenes*, Neuquén, Universidad Nacional del Comahue, 185.

Oliveira, T.V.; Schultz, C.L. & Soares, M.B. 2006a. A evolução postural entre os sinápsidos: evidências a partir de cinodontes não-mamalianos do Triássico Sul-Rio-Grandense. *Paleontologia em Destaque*, **53**:35.

Oliveira, T.V. Schultz, C.L. & Soares, M.B. 2006b. Discussão sobre a ocorrência de homoplasias no esqueleto pós-craniano dos cinodontes não-mamalianos (Therapsida, Cynodontia). *Ciência e Natura*, **Edição Especial Agosto/2006**:36.

Oliveira, T.V.; Schultz, C.L. & Soares, M.B. 2007a. O esqueleto pós-craniano de *Exaeretodon riograndensis* Abdala *et al.* (Cynodontia, Traversodontidae), Triássico do Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **10**(2):79–94.

Oliveira, T.V.; Schultz, C.L. & Soares, M.B. 2007b. Un nuevo cinodonte carnívoro (Eucynodontia, Probainognathia) del Triásico tardío de Brasil (Cuenca de Paraná, Formación Santa Maria, Cenozona de Rhynchosauria). *Ameghiniana*, **44**(4-Suplemento): 15R.

Oliveira, T.V.; Soares, M.B. & Martinelli, A.G. 2008. New data on the Late Brazilian Triassic tritheledontid cynodont *Irajatherium hernandezi* Martinelli, Bonaparte, Schultz and Rubert, 2005. In: CONGRESO LATINOAMERICANO DE PALEONTOLOGÍA DE VERTEBRADOS, 3, 2008. *Libro de Resúmenes*, Neuquén, Universidad Nacional del Comahue, 186.

- Oliveira, T.V.; Schultz, C.L. & Soares, M.B. 2009a. A partial skeleton of *Chiniquodon* (Cynodontia, Chiniquodontidae) from the Brazilian Middle Triassic. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **12**(2):113–122.
- Oliveira, T.V.; Soares, M.B.; Schultz, C.L. & Rodrigues, C.N. 2009b. Um novo e peculiar cinodonte do Mesotriássico Sul-brasileiro (Formação Santa Maria). In: PALEO RS, 2009. *Resumos e Programação*, Sociedade Brasileira de Paleontologia, 15.
- Oliveira, T.V.; Soares, M.B. & Schultz, C.L. 2010. *Trucidocynodon riograndensis* gen. nov. et sp. nov. (Eucynodontia), a new cynodont from the Brazilian Upper Triassic (Santa Maria Formation). *Zootaxa*, **2382**:1–71.
- Olson, E.C. 1944. Origin of mammals based on the cranial morphology of therapsid suborders. *Special Papers of Geological Society of America*, **55**:1–136.
- Olson, E.C. 1959. The evolution of mammalian characters. *Evolution*, **13**(3):344–353.
- O'Reilly, J.C.; Summers, A.P. & Ritter, D.A. 2000. The evolution of the functional role of trunk muscles during locomotion in adult amphibians. *American Zoologist*, **40**(1):123–135.
- Osborn, H.F. 1898. The origin of the Mammalia. *The American Naturalist*, **32**(377):309–334.
- Osmólska, H.; Hua, S. & Buffetaut, E. 1997. *Gobiosuchus kielanae* (Protosuchia) from the Late Cretaceous of Mongolia: anatomy and relationships. *Acta Palaeontologica Polonica*, **42**(2):257–289.
- Owen, R. 1861. *Palaeontology, or a Systematic Summary of Extinct Animals and their Geological Relations*. Edinburgh, Adam and Charles Black, 463p.
- Owen, R. 1884. On the skull and dentition of a Triassic mammal (*Tritylodon longaevus*) from South Africa. *Quarterly Journal of the Geological Society, London*, **40**:146–152.
- Parchman, A.J.; Reilly, S.M. & Biknevicius, A.R. 2003. Whole-body mechanics and gaits in the gray short-tailed opossum *Monodelphis domestica*: integrating patterns of locomotion in a semi-erect mammal. *The Journal of Experimental Biology*, **206**(8):1379–1388.
- Parrington, F.R. 1934. On the cynodont genus *Galesaurus*, with a note on the functional significance of the changes in the evolution of the theriodont skull. *Annals and Magazine of Natural History*, **10**:38–67.
- Parrington, F.R. 1971. On the Upper Triassic mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B*, **261**(838):231–272.
- Parrish, M.J. 1987. The origin of crocodylian locomotion. *Paleobiology*, **13**(4):396–414.

- Paton, R.L. 1974. Lower Permian pelycosaurs from the English Midlands. *Palaeontology*, **17**(3):541–552.
- Payne, R.C.; Hutchinson, J.R.; Robilliard, J.J.; Smith, N.C. & Wilson, A.M. 2005. Functional specialisation of pelvic limb anatomy in horses (*Equus caballus*). *Journal of Anatomy*, **206**(6):557–574.
- Peterson, J.A. 1984. The locomotion of *Chamaeleo* (Reptilia: Sauria) with particular reference to the forelimb. *Journal of Zoology, London*, **202**:1–42.
- Piñeiro, G. & Ubilla, M. 2004. Unidades Permo-Triásicas en la Cuenca Norte: Paleontología y ambientes. p.35–51. In: Veroslavsky, G.; Ubilla, M. & Martínez, S. (eds.). *Cuencas sedimentarias de Uruguay: Geología, paleontología y recursos naturales. Mesozoico*. 2ª ed. Montevideo, D.I.R.A.C., S.U.G., 219p.
- Piñeiro, G.; Verde, M.; Ubilla, M. & Ferigolo, J. 2003. First basal synapsids (pelycosaurs) from the upper Permian-lower Triassic of Uruguay, South America. *Journal of Paleontology*, **77**(2):389–392.
- Piñeiro, G.; Rojas, A. & Ubilla, M. 2004. A new procolophonoid (Reptilia, Parareptilia) from the Upper Permian of Uruguay. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **24**(4):814–821.
- Piñeiro, G.; Marsicano, C. & Lorenzo, N. 2007. A new temnospondyl from the Permo-Triassic Buena Vista Formation of Uruguay. *Palaeontology*, **50**(3):627–640.
- Plotnick, R.O. & Baumiller, T.K. 2000. Invention by evolution: functional analysis in paleobiology. *Paleobiology*, **26**(4-supplement):305–323.
- Raugust, T. 2009. *Um novo registro de Chanaresuchus bonapartei Romer 1971 (Archosauriforme, Proterochampsidae) para o Triássico Médio Sul-rio-grandense e considerações acerca da sistemática de Proterochampsidae*. Programa de Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Dissertação de Mestrado, 140p.
- Ray, S. 2006. Functional and evolutionary aspects of the postcranial anatomy of dicynodonts (Synapsida, Therapsida). *Palaeontology*, **49**(6):1263–1286.
- Ray, S. & Chinsamy, A. 2003. Functional aspects of the postcranial anatomy of the Permian dicynodont *Diictodon* and their ecological implications. *Palaeontology*, **46**(1):151–183.
- Ray, S. & Chinsamy, A. 2004. *Diictodon feliceps* (Therapsida, Dicynodontia): bone histology, growth, and biomechanics. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **24**(1):180–194.
- Reed, C.A. 1951. Locomotion and appendicular anatomy in three soricoid insectivores. *American Midland Naturalist*, **45**(3):513–671.

- Reichel, M.; Schultz, C.L. & Soares, M.B. 2009. A new traversodontid (Therapsida, Eucynodontia) from the Middle Triassic Santa Maria Formation of Rio Grande do Sul, Brazil. *Palaeontology*, **52**(1):229–250.
- Reig, O.A. 1963. La presencia de dinosaurios saurisquios en los “Estratos de Ischigualasto” (Mesotriásico superior) de las provincias de San Juan y La Rioja (República Argentina). *Ameghiniana*, **3**:3–20.
- Reilly, S.M. & Blob, R.W. 2003. Motor control of locomotor hindlimb posture in the American alligator (*Alligator mississippiensis*). *The Journal of Experimental Biology*, **206**(23):4327–4340.
- Reilly, S.M. & Delancey, M.J. 1997. Sprawling locomotion in the lizard *Sceloporus clarkii*: quantitative kinematics of a walking trot. *The Journal of Experimental Biology*, **200**(4):753–765.
- Reilly, S.M. & Elias, J.A. 1998. Locomotion in *Alligator mississippiensis*: kinematic effects of speed and posture and their relevance to the sprawling-to-erect paradigm. *The Journal of Experimental Biology*, **201**(18):2559–2574.
- Reilly, S.M. & White, T.D. 2003. Hypaxial motor patterns and the function of epipubic bones in primitive mammals. *Science*, **299**(5605):400–402.
- Reilly, S.M. & White, T.D. 2009. Breathing with your belly: Abdominal exhalation, loco-ventilatory integration and size constraints on locomotion in small mammals. *Zoology*, **12**:161–168.
- Reilly, S.M.; McElroy, E.J.; Odum, A. & Hornyak, V.A. 2006. Tuataras and salamanders show that walking and running mechanics are ancient features of tetrapod locomotion. *Proceedings of the Royal Society, B*, **273**(1593):1563–1568.
- Reisz, R.R. 1986. *Handbook of paleoherpetology: Pelycosauria*. Stuttgart, Gustav Fischer Verlag, 102p.
- Reisz, R.R. 2005. *Oromycter*, a new caseid from the Lower Permian of Oklahoma. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **25**(4):905–910.
- Reisz, R.R.; Godfrey, S.J. & Scott, D. 2009. *Eothyris* and *Oedaleops*: do these Early Permian synapsids from Texas and New Mexico form a clade? *Journal of Vertebrate Paleontology*, **29**(1):39–47.
- Renous, S.; Gasc, J.-P.; Bels, V.L. & Wicker, R. 2002. Asymmetrical gaits of juvenile *Crocodylus johnstoni*, galloping Australian crocodyles. *Journal of Zoology, London*, **256**(3):311–325.

- Rewcastle, S.C. 1980. Form and function in lacertilian knee and mesotarsal joints; a contribution to the analysis of sprawling locomotion. *Journal of Zoology, London*, **191**:147–170.
- Rewcastle, S.C. 1983. Fundamental adaptations in the lacertilian hind limb: a partial analysis of the sprawling limb posture and gait. *Copeia*, **1983**(2):476–487.
- Ritter, D. 1992. Lateral bending during lizard locomotion. *The Journal of Experimental Biology*, **173**(1):1–10.
- Ritzmann, R.E.; Quinn, R.D. & Fischer, M.S. 2004. Convergent evolution and locomotion through complex terrain by insects, vertebrates and robots. *Arthropod Structure & Development*, **33**:361–379.
- Rodrigues, P.G. 2005. *Endotermia em cinodontes não-mamalianos: a busca por evidências osteológicas*. Programa de Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Dissertação de Mestrado, 133p.
- Rodrigues, P.G.; Schultz, C.L.; Soares, M.B. 2006. A comparative study of the cranial cavities of South American cynodonts from Triassic through CT scan: physiological and evolutionary implications. *Ameghiniana*, **43**(4-Suplemento):54R.
- Rodrigues, P.G.; Schultz, C.L.; Soares, M.B. 2007. Análisis de la morfología endocraneana de cinodontes triásicos con la utilización de tomografías computadas. *Ameghiniana*, **44**(4-Suplemento):38R.
- Rogers, R.R.; Swisher, C.C., III; Sereno, P.C.; Monetta, A.M.; Forster, C.A. & Martínez, R.N. 1993. The Ischigualasto tetrapod assemblage (Late Triassic, Argentina) and $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ dating of dinosaur origins. *Science*, **260**(5109):794–797.
- Romer, A.S. 1922. The locomotor apparatus of certain primitive and mammal-like reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **46**:517–606.
- Romer, A.S. 1923a. Crocodylian pelvic muscles and their avian and reptilian homologues. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **48**:533–552.
- Romer, A.S. 1923b. The pelvic musculature of saurischian dinosaurs. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **48**:605–617.
- Romer, A.S. 1956. *Osteology of the reptiles*. Chicago, The University of Chicago Press, 770p.
- Romer, A.S. 1967. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. III. Two new gomphodonts, *Massetognathus pascuali* and *M. teruggii*. *Breviora*, **264**:1–25.
- Romer, A.S. 1969a. Cynodont reptile with incipient mammalian jaw articulation. *Science*, **166**(3907):881–882.

- Romer, A.S. 1969b. The Brazilian Triassic cynodont reptiles *Belesodon* and *Chiniquodon*. *Breviora*, **332**:1–16.
- Romer, A.S. 1969c. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. V. A new chiniquodontid cynodont, *Probelesodon lewisi* – cynodont ancestry. *Breviora*, **333**:1–24.
- Romer, A.S. 1970. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. VI. A chiniquodontid cynodont with an incipient squamosal-dentary jaw articulation. *Breviora*, **344**:1–18.
- Romer, A.S. 1973. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XVIII. *Probelesodon minor*, a new species of carnivorous cynodont; Family Probainognathidae nov. *Breviora*, **401**:1–4.
- Romer, A.S. & Lewis, A.D. 1973. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XIX. Postcranial materials of the cynodonts *Probelesodon* and *Probainognathus*. *Breviora*, **407**:1–26.
- Rose, K.D. 1999. Burrowing adaptations in vertebrates. p.220–226. In: Singer, R. (ed.). *Encyclopedia of Paleontology*. 2 vol. Chicago, Fitzroy Dearborn Publishers, 1435p.
- Rowe, T. 1988. Definition, diagnosis, and origin of Mammalia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **8**(3):241–264.
- Rowe, T. 1993. Phylogenetic systematics and the early history of mammals. p.129–145. In: Szalay, F.S; Novacek, M.J. & McKenna, M.C. (eds.). *Mammal Phylogeny: Mesozoic Differentiation, Multituberculates, Monotremes, Early Therians, and Marsupials*. New York, Springer-Verlag, 249p.
- Rubidge, B.S. & Kitching, J.W. 2003. A new burnetiamorph (Therapsida: Biarmosuchia) from the Lower Beaufort Group of South Africa. *Palaeontology*, **46**(1):199–210.
- Rubidge, B.S. & Sidor, C.A. 2001. Evolutionary patterns among Permo-Triassic therapsids. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **32**:449–480.
- Rubidge, B.S. & Sidor, C.A. 2002. On the cranial morphology of the basal therapsids *Burnetia* and *Proburnetia* (Therapsida: Burnetiidae). *Journal of Vertebrate Paleontology*, **22**(2):257–267.
- Rubert, R.R. & Schultz, C.L. 2004. Um novo horizonte de correlação para o Triássico Superior do Rio Grande do Sul. *Pesquisas*, **31**:71–88.
- Russell, A.P. & Bels, V. 2001. Biomechanics and kinematics of limb-based locomotion in lizards: review, synthesis and prospectus. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A*, **131**(1):89–112.

- Rybczynski, N. 2000. Cranial anatomy and phylogenetic position of *Suminia getmanovi*, a basal anomodont (Amniota: Therapsida) from the Late Permian of Eastern Europe. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **130**:329–373.
- Sánchez-Villagra, M.R. & Maier, W. 2002. Ontogenetic data and the evolutionary origin of the mammalian scapula. *Naturwissenschaften*, **89**(10):459–461.
- Santa Ana, H.; Goso, C. & Daners, G. 2006. Cuenca Norte: Estratigrafía del Carbonífero-Pérmico. p.147–207. In: Veroslavsky, G.; Ubilla, M. & Martínez, S. (eds.). *Cuencas sedimentarias de Uruguay: Geología, paleontología y recursos naturales. Paleozoico*. Montevideo, D.I.R.A.C., 325p.
- Schaeffer, B. 1941. The pes of *Bauria cynops* Broom. *American Museum Novitates*, **1103**: 1–7.
- Schaller, O. 1992. *Illustrated veterinary anatomical nomenclature*. Stuttgart, Ferdinand Enkle Verlag, 614p.
- Schilling, N. 2005. Ontogenetic development of locomotion in small mammals – a kinematic study. *The Journal of Experimental Biology*, **208**(21):4013–4034.
- Schilling, N. & Hackert, R. 2006. Sagittal spine movements of small therians during asymmetrical gaits. *The Journal of Experimental Biology*, **209**(19):3925–3939.
- Schilling, N. & Petrovitch, A. 2006. Postnatal allometry of the skeleton in *Tupaia glis* (Scandentia: Tupaiidae) and *Galea musteloides* (Rodentia: Caviidae) – a test of the three-segment limb hypothesis. *Zoology*, **109**:148–163.
- Schmidt, M. 2005. Hind limb proportions and kinematics: are small primates different from other small mammals? *The Journal of Experimental Biology*, **208**(17):3367–3383.
- Schmidt-Nielsen, K. 2002. *Fisiologia animal: adaptação e meio ambiente*. 5ª ed. São Paulo, Livraria Santos Editora, 611p.
- Schultz, C.L. 1995. Subdivisão do Triássico do RS com base em macrofósseis: problemas e perspectivas. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia, Série Ciências da Terra*, **1**:25–32.
- Schultz, C.L. & Soares, M.B. 2006. Proposta de nova denominação para a Cenozona de Ictidosauria, do Triássico Superior (Formação Caturrita) do Rio Grande do Sul. *Ciência e Natura, Edição Especial Agosto/2006*:41.
- Schultz, C.L.; Scherer, C.M.S. & Barberena, M.C. 1994. Uma nova proposta de zoneamento estratigráfico para o Triássico Superior sul-rio-grandense. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 38, 1994. *Boletim de Resumos*, Sociedade Brasileira de Geologia, 107–108.

- Schultz, C.L.; Scherer, C.M.S. & Barberena, M.C. 2000. Biostratigraphy of the Southern Brazilian Middle-Upper Triassic. *Revista Brasileira de Geociências*, **30**(3):495–498.
- Seeley, H.G. 1894. Researches on the structure, organization, and classification of the fossil Reptilia. Part IX, Section 3. On *Diademodon*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B*, **185**:1029–1041.
- Seeley, H.G. 1895. Researches on the structure, organization, and classification of the fossil Reptilia. Part IX, Section 5. On the skeleton in new Cynodontia from the Karroo Rocks. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B*, **186**:59–148.
- Shubin, N.H.; Crompton, A.W.; Sues, H.-D. & Olsen, P.E. 1991. New fossil evidence on the sister-group of mammals and Early Mesozoic faunal distributions. *Science*, **251**(4997):1063–1065.
- Sidor, C.A. & Hancox, P.J. 2006. *Elliotherium kersteni*, a new tritheledontid from the Lower Elliot Formation (Upper Triassic) of South Africa. *Journal of Paleontology*, **80**(2):333–342.
- Sidor, C.A. & Hopson, J.A. 1998. Ghost lineages and “mammalness”: assessing the temporal pattern of character acquisition in the Synapsida. *Paleobiology*, **24**(2):254–273.
- Sidor, C.A. & Smith, R.M.H. 2004. A new galesaurid (Therapsida: Cynodontia) from the Lower Triassic of South Africa. *Palaeontology*, **47**(3):535–556.
- Sidor, C.A.; Hopson, J.A. & Keyser, A.W. 2004. A new burnetiamorph therapsid from the Teekloof Formation, Permian, of South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **24**(4):938–950.
- Sigogneau-Russell, D. & Hahn, G. 1994. Late Triassic microvertebrates from central Europe. p.197–213. In: Fraser, N.C. & Sues H.-D. (eds.). *In the shadow of the dinosaurs: Early Mesozoic tetrapods*. Cambridge, Cambridge University Press, 430p.
- Silva, L.R. & Cabreira, S.F. 2009. Novo achado de *Luangwa sudamericana* Abdala & Teixeira 2004 do Triássico Médio da Formação Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil. *Paleontologia em Destaque*, **62**:23–24.
- Simpson, G.G. 1928. *A catalogue of the Mesozoic Mammalia in the Geological Department of the British Museum*. London, British Museum, 215p.
- Simpson, G.G. 1929. *American Mesozoic Mammalia*. New Haven, Yale University Press, 171p.
- Simpson, G.G. 1935. The first mammals. *The Quarterly Review of Biology*, **10**(2):154–180.

Smith, N.C.; Wilson, A.M.; Jespers, K.J. & Payne, R.C. 2006. Muscle architecture and functional anatomy of the pelvic limb of the ostrich (*Struthio camelus*). *Journal of Anatomy*, **209**:765–779.

Smith, R.J. 2002. Estimation of body mass in paleontology. *Journal of Human Evolution*, **43**(2):271–287.

Stipanovic, P.N. & Marsicano, C.A. (eds.). 2002. *Léxico Estratigráfico de la Argentina. Triásico*. vol. 8. Buenos Aires, Asociación Geológica Argentina, 370p.

Sues, H.-D. 1985. First record of the tritylodontid cynodont *Oligokyphus* (Synapsida) from the Lower Jurassic of western North America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **5**(4):328–335.

Sues, H.-D. 1986a. Locomotion and Body Form in Early Therapsids (Dinocephalia, Gorgonopsia, and Therocephalia). p.61–70. *In*: Hotton, N., III; MacLean, P.D.; Roth, J.J. & Roth, E.C. (eds.). *The ecology and Biology of Mammal-like Reptiles*. Washington, Smithsonian Institution Press, 326p.

Sues, H.-D. 1986b. The skull and dentition of two tritylodontid synapsids from the Lower Jurassic of western North America. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, **151**(4):217–268.

Sues, H.-D. & Boy, J.A. 1988. A procynosuchid cynodont from Central Europe. *Nature*, **331**:523–524.

Sues, H.-D. & Jenkins, F.A., Jr. 2006. The postcranial skeleton of *Kayentatherium wellsi* from the Lower Jurassic Kayenta Formation of Arizona and the phylogenetic significance of postcranial features in tritylodontid cynodonts. p.114–152 *In*: Carrano, M.T.; Gaudin, T.J.; Blob, R.W. & Wible, J.R. (eds.). *Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds, and Reptiles*. Chicago, The University of Chicago Press, 547p.

Sues, H.-D. & Olsen, P.E. 1990. Triassic vertebrates of Gondwanan aspect from the Richmond Basin of Virginia. *Science*, **249**(4972):1020–1023.

Sues, H.-D.; Hopson, J.A. & Shubin, N.H. 1992. Affinities of *?Scalenodontoides plemmyridon* Hopson, 1984 (Synapsida: Cynodontia) from the Upper Triassic of Nova Scotia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **12**(2):168–171.

Sues, H.-D.; Olsen, P.E. & Kroehler, P.A. 1994. Small tetrapods from the Upper Triassic of the Richmond basin (Newark Supergroup), Virginia. p.161–170. *In*: Fraser, N.C. & Sues H.-D. (eds.). *In the shadow of the dinosaurs: Early Mesozoic tetrapods*. Cambridge, Cambridge University Press, 430p.

- Sues, H.-D.; Olsen, P.E. & Carter, J.G. 1999. A Late Triassic traversodont cynodont from the Newark Supergroup of North Carolina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **19**(2):351–354.
- Sumida, S.S. & Modesto, S. 2001. A phylogenetic perspective on locomotory strategies in early amniotes. *American Zoologist*, **41**:586–597.
- Sun, A.-L. 1980. Late Permian and Triassic terrestrial tetrapods of North China. [Traduzido do Chinês] *Vertebrata Palasiatica*, **18**(2):100–110.
- Sun, A.-L. 1984. Skull morphology of the tritylodontid genus *Bienotheroides* of Sichuan. *Scientia Sinica, B*, **27**(9):970–984.
- Sun, A.-L. & Cui, G. 1989. The discovery of a tritylodont from the Xinjiang Autonomous Region. [Traduzido do Chinês] *Vertebrata Palasiatica*, **27**(1):1–8.
- Sun, A.-L. & Li, Y. 1985. The postcranial skeleton of the Late tritylodontid *Bienotheroides*. [Traduzido do Chinês] *Vertebrata Palasiatica*, **23**(2):135–150.
- Szalay, F.S. 1993. Pedal evolution of Mammals in the Mesozoic: Tests for Taxic Relationships. In: Szalay, F.S; Novacek, M.J. & McKenna, M.C. (eds.). *Mammal Phylogeny: Mesozoic Differentiation, Multituberculates, Monotremes, Early Therians, and Marsupials*. New York, Springer-Verlag, 249p.
- Szalay, F.S; Novacek, M.J. & McKenna, M.C. (eds.). 1993. *Mammal Phylogeny: Mesozoic Differentiation, Multituberculates, Monotremes, Early Therians, and Marsupials*. New York, Springer-Verlag, 249p.
- Tatarinov, L.P. 1968. Morphology and systematics of the Northern Dvinia cynodonts (Reptilia, Therapsida; Upper Permian). *Postilla*, **126**:1–15.
- Tatarinov, L.P. & Matchenko, E.N. 1999. A find of an aberrant tritylodont (Reptilia, Cynodontia) in the Lower Cretaceous of the Kemerovo Region. *Paleontological Journal*, **33**:422–428.
- Taylor, B.K. 1978. The anatomy of the forelimb in the Anteater (*Tamandua*) and its functional implications. *Journal of Morphology*, **157**(3):347–368.
- Teixeira, A.M.S. 1982. Um novo cinodonte carnívoro (*Probelesodon kitchingi* sp. nov.) do Triássico do Rio Grande do Sul, Brasil. *Comunicações do Museu de Ciências PUCRGS*, **24**:1–31.
- Teixeira, A.M.S. 1987. Novas observações osteológicas e taxonômicas sobre *Massetognathus ochagaviae* Barberena, 1981 (Reptilia, Therapsida, Cynodontia). *Paula-Coutiana*, **1**:39–49.
- Thulborn, T. & Turner, S. 2003. The last dicynodont: an Australian Cretaceous relict. *Proceedings of the Royal Society of London, B*, **270**(1518):985–993.

- Ubilla, M.; Veroslavsky, G. & Martínez, S. 2004. El Mesozoico. p.13–34. In: Veroslavsky, G.; Ubilla, M. & Martínez, S. (eds.). *Cuencas sedimentarias de Uruguay: Geología, paleontología y recursos naturales. Mesozoico*. 2ª ed. Montevideo, D.I.R.A.C., S.U.G., 219p.
- Valen, L., van. 1960. Therapsids as mammals. *Evolution*, **14**(3):304–313.
- Valkenburgh, B., van. 1990. Skeleton and dental predictors of body mass in carnivores. p.181–205. In: Damuth, J. & MacFadden, B.J. (eds.). *Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implication*. Cambridge, Cambridge University Press, 397p.
- Valkenburgh, B., van. & Jenkins, I. 2002. Evolutionary patterns in the history of Permo-Triassic and Cenozoic synapsid predators. *Paleontological Society Papers*, **8**:267–288.
- Vázquez-Moliner, R.; Martin, T.; Fischer, M.S. & Frey, R. 2001. Comparative anatomical investigations of the postcranial skeleton of *Henkelotherium guimarotae* Krebs, 1991 (Eupantotheria, Mammalia) and their implications for its locomotion. *Zoosystematics and Evolution*, **77**(2):207–216.
- Vickaryous, M.K. & Hall, B.K. 2006. Homology of the reptilian coracoid and a reappraisal of the evolution and development of the amniote pectoral apparatus. *Journal of Anatomy*, **208**:263–285.
- Walker, W.F., Jr. 1971. A structural and functional analysis of walking in the turtle, *Chrysemys picta marginata*. *Journal of Morphology*, **134**(2):195–214.
- Walker, W.F., Jr. 1987. *Functional anatomy of the vertebrates: an evolutionary perspective*. Philadelphia, Saunders College Publishing, 781p.
- Walthall, J.C. & Ashley-Ross, M.A. 2006. Postcranial myology of the California newt, *Taricha torosa*. *The Anatomical Record, Part A*, **288A**:46–57.
- Watabe, M.; Tsubamoto, T. & Tsogtbaatar, K. 2007. A new tritylodontid synapsid from Mongolia. *Acta Palaeontologica Polonica*, **52**(2):263–274.
- Watson, D.M.S. 1917. The evolution of the tetrapod shoulder girdle and fore-limb. *Journal of Anatomy*, **52**(13):1–63.
- Wilkinson, M. 1999. Choosing and interpreting a tree for the oldest mammal. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **19**(1):187–190.
- Williams, S.B.; Wilson, A.M & Payne, C.R. 2007. Functional specialisation of the thoracic limb of the hare (*Lepus europeus*). *Journal of Anatomy*, **210**:491–505.
- Williams, T.L. 1981. Experimental analysis of the gait and frequency of locomotion in the tortoise, with a simple mathematical description. *Journal of Physiology*, **310**:307–320.

- Wilson, J.A. 2006. Anatomical nomenclature of fossil vertebrates: standardized terms or 'lingua franca'? *Journal of Vertebrate Paleontology*, **26**(3):511–518.
- Wroe, S.; Myers, T.; Seebacher, F.; Kear, B.; Gillespie, M.C. & Salisbury, S. 2003. An alternative method for predicting body mass: the case of the Pleistocene marsupial lion. *Paleobiology*, **29**(3):403–411.
- Young, C.-C. 1959. Note on the first cynodont from the *Sinokannemeyeria*-faunas in Shansi, China. *Vertebrata Palasiatica*, **3**(3):124–135.
- Young, C.-C. 1982. Two primitive mammals from Lufeng, Yunnan. p.21–25. In: Young, C.-C. *Selected Works of Yang Zhongjian*, Beijing, Science Press, 219p.
- Zaaf, A.; Herrel, A.; Aerts, P. & De Vree, F. 1999. Morphology and morphometrics of the appendicular musculature in geckoes with different locomotor habits (Lepidosauria). *Zoomorphology*, **119**:9–22.
- Zavattieri, A.M. & Arcucci, A.B. 2007. Edad y posición estratigráfica de los tetrápodos del Cerro Bayo de Potrerillos (Triásico), Mendoza, Argentina. *Ameghiniana*, **44**(1):133–142.
- Zerfass, H.; Lavina, E.L.; Schultz, C.L.; Garcia, A.J.V.; Faccini, U.F. & Chemale, F., Jr. 2003. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of Southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. *Sedimentary Geology*, **161**(1):85–105.
- Zerfass, H.; Chemale, F., Jr.; Schultz, C.L. & Lavina, E.L. 2004. Tectonics and sedimentation in Southern South America during Triassic. *Sedimentary Geology*, **166**(3–4):265–292.
- Zhang, F. 1984. The fossil record of Mesozoic mammals in China. [Traduzido do Chinês] *Vertebrata Palasiatica*, **22**(1):29–38.
- Zug, G.R. 1972. Anuran locomotion: structure and function. I. Preliminary observations on relation between jumping and osteometrics of appendicular and postaxial skeleton. *Copeia*, **1972**(4):613–624.
- Zug, G.R. 1974. Crocodilian galloping: an unique gait for reptiles. *Copeia*, **1974**(2):550–572.

7. ANEXOS

ANEXO 1. LISTA DE ABREVIATURAS

(nas legendas das FIGURAS, abreviaturas em *itálico* e sem pontuação são músculos e outras partes moles e abreviaturas em estilo normal e pontuadas são estruturas esqueléticas)

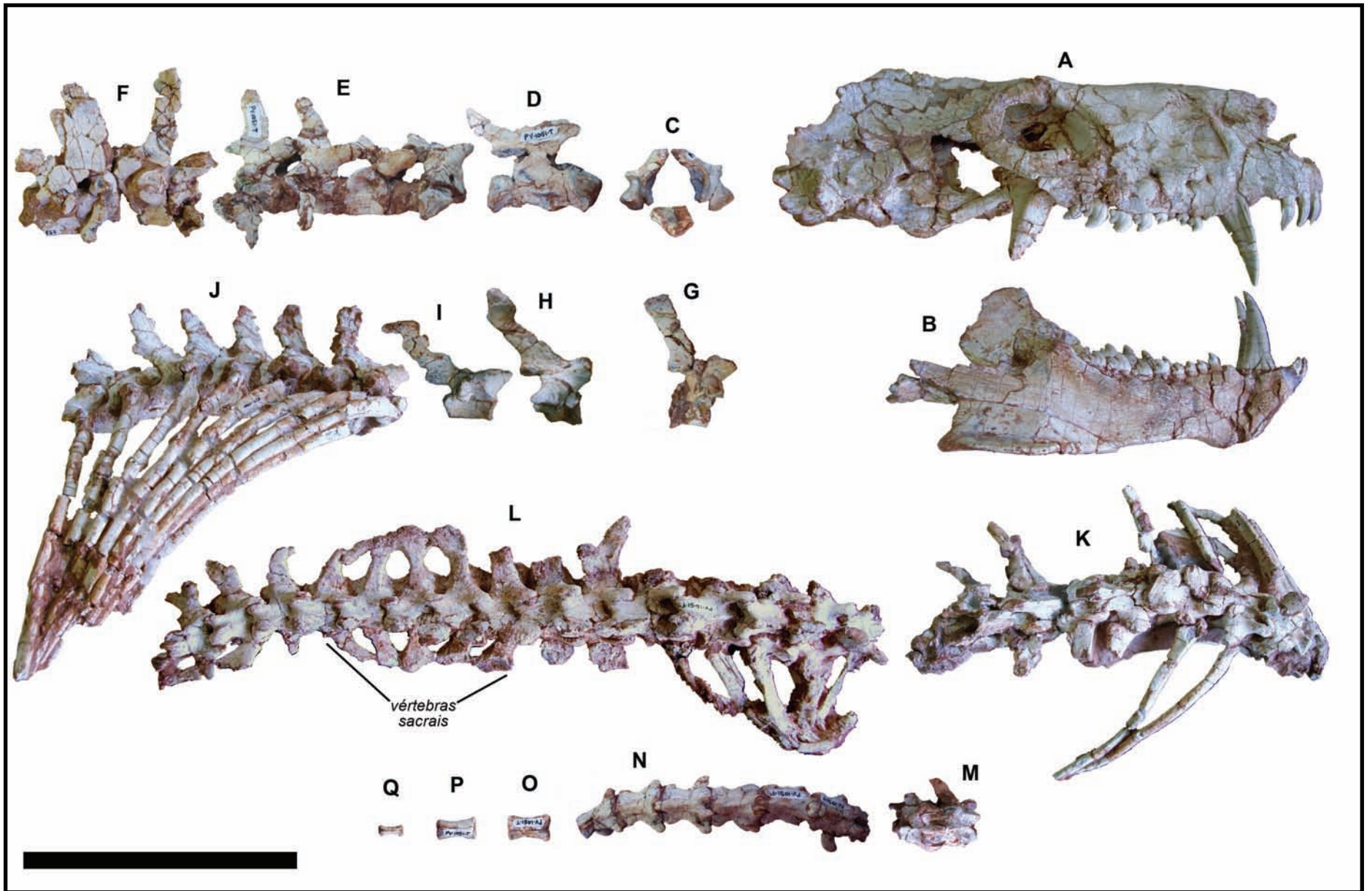
ac. – acetábulo	m. – maxilar
acr. – processo acrômio da escápula	m.fi. – maléolo fibular (lateral)
an. – angular	m.ti. – maléolo tibial (medial)
ast. – astrágalo	<i>mabce</i> – <i>m. abductor caudae externus</i>
c.l. – côndilo lateral do fêmur	<i>mabl-I</i> – <i>m. abductor digiti I longus</i>
c.m. – côndilo medial do fêmur	<i>mac</i> – <i>m. articularis coxae</i>
cab.fe. – cabeça femoral	<i>mad</i> – <i>m. adductor (madb+madl+madm)</i>
cab.fi. – cabeça fibular	<i>madb</i> – <i>m. adductor brevis</i> (parte <i>mad</i>)
cab.ti. – cabeça tibial	<i>madl</i> – <i>m. adductor longus</i> (parte <i>mad</i>)
cab.um. – cabeça umeral	<i>madm</i> – <i>m. adductor magnus</i> (parte <i>mad</i>)
cal. – calcâneo	<i>man</i> – <i>m. anconeus</i>
cap.um. – capítulo umeral	<i>mbb</i> – <i>m. biceps brachii (mbbc+mbbe)</i>
cav.gl. – cavidade glenóide do escapulocoracóide	<i>mbbc</i> – <i>m. biceps brachii (caput coracoidalis)</i>
cav.gl.(cor.) – faceta coracoidal da cavidade glenóide peitoral	(parte <i>mbb</i>)
clt. – cleitro	<i>mbbe</i> – <i>m. biceps brachii (caput epicoracoidalis)</i>
clv. – clavícula	(parte <i>mbb</i>)
cor. – coracóide (posterior)	<i>mbf</i> – <i>m. biceps femoris</i>
cr.cn. – crista cnemial	<i>mbr</i> – <i>m. brachialis</i>
cr.dp. – crista deltopeitoral	<i>mbra</i> – <i>m. brachioradialis</i>
cr.ec. – crista ectepicondilar do úmero	<i>mcb</i> – <i>m. coracobrachialis (mccb+mcbl+mcbm)</i>
cr.en. – crista entepicondilar do úmero	<i>mccb</i> – <i>m. coracobrachialis brevis</i> (parte <i>mcb</i>)
cr.fi. – crista fibular	<i>mcbl</i> – <i>m. coracobrachialis longus</i> (parte <i>mcb</i>)
cr.sa. – cristas para articulação com as costelas sacrais	<i>mcbm</i> – <i>m. coracobrachialis medius</i> (parte <i>mcb</i>)
cr.u. – crista ulnar	<i>mcc</i> – <i>m. cleidocephalicus</i>
d. – dentário	<i>mcom</i> – <i>m. complexus</i>
e. – epipterigóide	<i>md</i> – <i>m. deltoideus (mda+mdc+mds)</i>
e.r. – entalhe radial da ulna (para o rádio)	<i>mda</i> – <i>m. deltoideus pars acromialis</i> (parte <i>md</i>)
e.tr. – entalhe troclear da ulna (para o úmero)	<i>mdc</i> – <i>m. deltoideus pars clavicularis</i> (parte <i>md</i>)
ec.um. – ectepicôndilo umeral	<i>mds</i> – <i>m. deltoideus pars scapularis</i> (parte <i>md</i>)
en.um. – entepicôndilo umeral	<i>mdg</i> – <i>m. digastricus</i>
es. – esquamosal	<i>me-I</i> – <i>m. extensor digiti I</i>
esc. – escápula	<i>me-II</i> – <i>m. extensor digiti II</i>
esp.e. – espinho escapular	<i>mech</i> – <i>m. epicoracohumeralis</i>
f.ie. – fossa infra-espinhosa da escápula	<i>mecr</i> – <i>m. extensor carpi radialis</i>
f.it. – fossa intertrocantérica	<i>mecu</i> – <i>m. extensor carpi ulnaris</i>
f.ol. – fossa do olécrano	<i>medb</i> – <i>m. extensor digitorum brevis</i>
f.po. – fossa popliteal	<i>medc</i> – <i>m. extensor digitorum communis</i>
f.se. – fossa supra-espinhosa da escápula	<i>medl</i> – <i>m. extensor digitorum longus</i>
fa.il. – face acetabular do ílio	<i>medla</i> – <i>m. extensor digitorum lateralis</i>
fa.isq. – face acetabular do ísquio	<i>mel-I</i> – <i>m. extensor digiti I longus</i>
fen.ob. – fenestra obturadora	<i>mfb</i> – <i>m. fibularis brevis</i>
for.en. – forame entepicondilar	<i>mfc</i> – <i>m. flexor carpi radialis</i>
for.ob. – forame obturador	<i>mfcu</i> – <i>m. flexor carpi ulnaris (mfcuh+mfcuu)</i>
for.pr. – forame pré-coracóide	<i>mfcuh</i> – <i>m. flexor carpi ulnaris caput humerale</i>
icl. – interclavícula	(parte <i>mfcu</i>)
ip. – interparietal	<i>mfcuu</i> – <i>m. flexor carpi ulnaris caput ulnare</i>
j. – jugal	(parte <i>mfcu</i>)
<i>lst</i> – <i>ligamentum sacrotuberale</i>	<i>mfdb</i> – <i>m. flexor digitorum brevis</i>
	<i>mfdl</i> – <i>m. flexor digitorum lateralis</i>
	<i>mfdm</i> – <i>m. flexor digitorum medialis</i>

- mfdp* – *m. flexor digitorum profundus* (*mfdph*+
mfdpr+*mfdpu*)
mfdph – *m. flexor digitorum profundus caput*
humerales (parte *mfdp*)
mfdpr – *m. flexor digitorum profundus caput*
radiales (parte *mfdp*)
mfdpu – *m. flexor digitorum profundus caput*
ulnare (parte *mfdp*)
mfds – *m. flexor digitorum superficialis*
mfl – *m. fibularis longus*
mgas – *m. gastrocnemius*
mgasl – *m. gastrocnemius caput laterale* (parte
mgas)
mgasm – *m. gastrocnemius caput mediale* (parte
mgas)
mgh – *m. geniohyoideus*
mgm – *m. gluteus medius*
mgp – *m. gluteus profundus*
mgr – *m. gracilis*
mgs – *m. gluteus superficialis*
mip – *m. iliopsoas*
misp – *m. infraspinatus*
mlc – *m. longus capitis*
mld – *m. latissimus dorsi*
mloc – *m. longissimus capitis*
mlsd – *m. levator scapulae dorsalis*
mmas – *m. masseter*
mmfdp – *mm. flexores digitorum profundi*
mmg – *mm. gemelli*
mmh – *m. mylohyoideus*
mmie – *musculi intercostales interni*
moc – *m. obliquus capitis cranialis*
moe – *m. obturatorius externus*
moea – *m. obliquus externus abdominis*
moh – *m. omohyoideus*
moi – *m. obturatorius internus*
moia – *m. obliquus internus abdominis*
motr – *m. omotransversarius*
mpe – *m. pectineus*
mpg – *m. pterygoideus*
mpi – *m. piriformis*
mpo – *m. popliteus*
mpp – *m. pectoralis profundus*
mpq – *m. pronator quadratus*
mpps – *m. pectoralis superficialis*
mpt – *m. pronator teres*
mqf – *m. quadratus femoris*
mqfe – *m. quadriceps femoris* (*mrf*+*mvi*+*mvl*+
mvm)
mql – *m. quadratus lumborum*
mra – *m. rectus abdominis*
mrc – *m. rectus capitis ventralis*
mrf – *m. rectus femoris* (parte *mqfe*)
mrh – *m. rhomboideus*
ms – *m. sartorius*
msasp – *m. sacrospinalis*
msc – *m. sternocephalicus*
msea – *m. serratus anterior*
msev – *m. serratus ventralis*
msh – *m. sternohyoideus*
msme – *m. semimembranosus*
msspi – *m. splenius*
msspi – *m. supraspinatus*
mst – *m. semitendinosus*
msu – *m. supinator*
msus – *m. subscapular*
mtc – *m. tibialis caudalis*
mtcr – *m. tibialis cranialis*
mtem – *m. temporalis*
mtfa – *m. tensor fasciae antebrachii*
mtfl – *m. tensor fasciae latae*
mtM – *m. teres major*
mtm – *m. teres minor*
mtr – *m. trapezius*
mtra – *m. triceps brachii caput accessorium*
(parte *mtri*)
mtri – *m. triceps brachii* (*mtra*+*mtrl*+*mtrla*+
mtrm)
mtrl – *m. triceps brachii caput longum* (parte
mtri)
mtrla – *m. triceps brachii caput laterale* (parte
mtri)
mtrm – *m. triceps brachii caput mediale* (parte
mtri)
mvi – *m. vastus intermedius* (parte *mqfe*)
mvl – *m. vastus lateralis* (parte *mqfe*)
mvm – *m. vastus medialis* (parte *mqfe*)
ol – processo olécrano da ulna
p – parietal
p.f. – pós-frontal
p.o. – pós-orbital
pl – palatino
pl.isq. – placa isquiática
p.m. – pré-maxilar
pr.cor. – pré-coracóide
pr.f. – pré-frontal
q.j. – quadrado-jugal
r.poa. – região pós-acetabular da lâmina íliaca
r.pra. – região pré-acetabular da lâmina íliaca
r.sac. – reforço supra-acetabular
sesc. – cartilagem supra-escapular
tcc – *tendo calcaneus communis*
tr.4 – quarto trocanter do fêmur
tr.me. – trocanter menor do fêmur
tr.ma. – trocanter maior do fêmur
tr.um. – tróclea umeral
tub.isq. – tuberosidade isquiática
tub.ma. – tuberosidade maior do úmero
tub.me. – tuberosidade menor do úmero
tub.púb. – tubérculo púbico

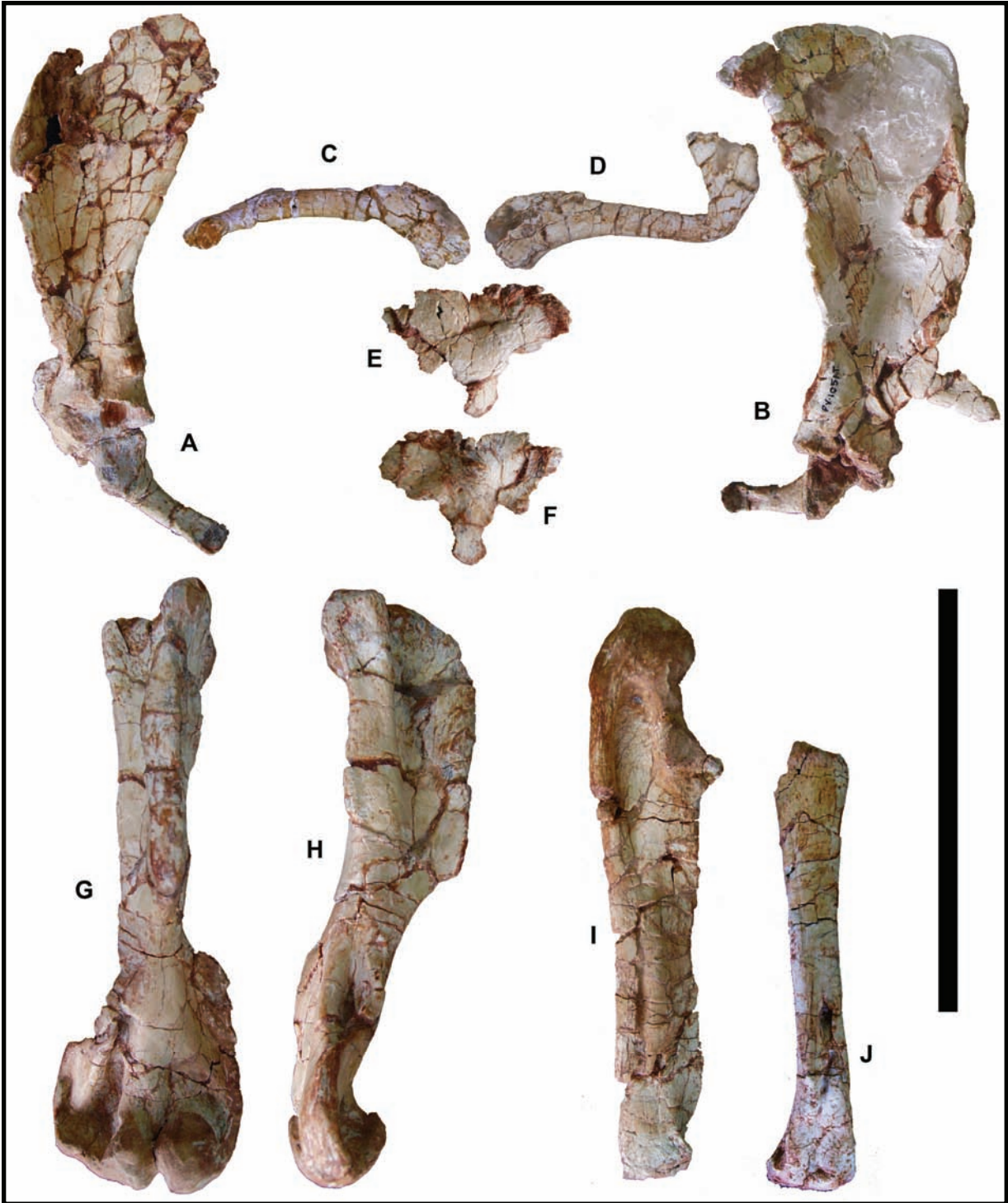
ANEXO 2. FOTOGRAFIAS DO HOLÓTIPO DE *TRUCIDOCYNODON RIOGRANDENSIS*

PRANCHA I. ESQUELETO AXIAL.	208
PRANCHA II. CINTURA E MEMBRO PEITORAL.	210
PRANCHA III. CINTURA E MEMBRO PÉLVICO.	212

PRANCHA I. ESQUELETO AXIAL. A, crânio. B, mandíbula. C, atlas. D, áxis. E, vértebras pré-sacrais (PS) 3 a 6. F, PS7 a PS9. G, PS10. H, PS12. I, PS13. J, PS14 a PS20 (metade anterior da vértebra). K, PS20 (metade posterior da vértebra) a PS25 e centros da PS26 e da PS27. L, arcos neurais da PS26 e da PS27 e PS28 a vértebra caudal 3. M, vértebras caudais 4 e 5. N, seqüência articulada de sete vértebras caudais médias a distais. O–Q, três vértebras caudais progressivamente mais distais isoladas. C em norma posterior, A–B e D–J em norma lateral direita e K–Q em norma dorsal. Escala = 10 cm.



PRANCHA II. CINTURA E MEMBRO PEITORAL. A, escapulocoracóide esquerdo, em norma lateral. B, escapulocoracóide direito, em norma lateral. C, clavícula esquerda, em norma dorsal. D, clavícula direita, em norma dorsal. E-F, interclavícula, em normas dorsal e ventral. G-H, úmero esquerdo, em normas cranial e medial. I, ulna direita, em norma lateral. J, rádio esquerdo, em norma lateral. Escala = 10 cm.



PRANCHA III. CINTURA E MEMBRO PÉLVICO. A, ílio esquerdo, em norma lateral. B, ísquios, em norma ventral. C–D, fêmur direito, em normas anterior e medial. E, fíbula direita, em norma anterior. F, tíbia direita, em norma anterior. G, calcâneo direito, em norma dorsal (anterior para baixo). H, calcâneo direito, em norma dorsal (anterior para baixo). I, restante do pé direito (exceto alguns elementos do metatarso e dos dígitos), em norma dorsal (anterior para baixo). Escala = 10 cm.

