

Programa de Pós-Graduação em Geociências

Mestrado e Doutorado - Porto Alegre

Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Instituto de Geociências

Departamento de Paleontologia e Estratigrafia

Pós-Graduação em Paleontologia

Padrão muscular da coxa de arcossauromorfos fósseis.

Aplicação do cladismo reverso e teste de hipóteses.

Volume I

(TEXTO)

Edio-Ernst Kischlat

Tese apresentada ao curso de pós-graduação em Paleontologia e Estratigrafia como pré-requisito para obtenção do título de Doutor em Ciências.

Orientador: Prof. (D.Sc.) Mário Costa Barberena

Co-Orientadora: Prof^a. (D.Sc.) Lígia Krause

BANCA EXAMINADORA:

Prof. (D.Sc.) César Leandro Schulz (UFRGS)

Prof. (D.Sc.) Ulisses Caramaschi (UFRJ)

Prof^a. (D.Sc.) Ana María Báez (UBA)

21 de Fevereiro de 2003

Kischlat, Edio-Ernst

Padrão muscular da coxa de arcossauromorfos fósseis: Aplicação do cladismo reverso e teste de hipóteses. / Edio-Ernst Kischlat. - Porto Alegre: UFRGS, 2003.

3v., xii+451p., 90fig., 28tab.

Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Instituto de Geociências. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil, 2003.

Orientador: Prof. (D.Sc.) Mário Costa Barberena

Co-Orientadora: Prof^a. (D.Sc.) Lúgia Krause

1. Paleontologia. 2. Archosauria. 3. Paleovertebrados.

I. Título.

CDD 567.97

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

RESUMO

A metodologia aqui denominada de “Cladismo Reverso” foi aplicada no estudo da musculatura da coxa dos tetrápodes coronais, objetivando o entendimento das origens e inserções musculares femorais e pélvicas de tecodôncios fósseis, mais especificamente em crocodilotársios e avemetatarsálios basais. A idéia central é de que um modelo plesiomórfico hipotético arcossauriano resulta da intersecção entre os modelos plesiomórficos hipotéticos aviário e crocodiliano, e a diferença encontrada entre ambos seria representativa de aquisições no intervalo Archosauria-Aves e Archosauria-Crocodylia. Da mesma forma, o modelo plesiomórfico hipotético sauriano é resultado da intersecção entre os modelos plesiomórficos hipotéticos lepidossauriano e arcossauriano, e as diferenças encontradas em ambos, representativa de aquisições nos intervalos Sauria-Lepidosauria e Sauria-Archosauria. As hipóteses propostas são então testadas em espécimens fósseis, procurando-se seguir seu padrão de diferenciação temporal através de hipóteses cladistas prévias.

Estruturas topográficas femorais e pélvicas foram relacionadas às origens e inserções musculares, procurando-se um entendimento homológico para aplicação em futuras análises filogenéticas. Especial atenção foi dado às estruturas comumente denominadas como “trocânteres”. Propostas prévias de reconstruções musculares utilizando formas fósseis foram discutidas e comparadas com o modelo proposto.

No que se refere à nomenclatura miológica, foi relacionada sua aplicação em cada grupo coronal, visando hipóteses de homologia e propostas de universalização nomenclatural. Grande parte da nomenclatura sistemática filogenética, principalmente dos intervalos Sauria-Aves e Sauria-Crocodylia, foi revista, com definições nodais e estemáticas, além de proposição de novos nomes. Regras nomenclaturais foram discutidas, também com novas propostas operacionais.

É descrito novo material triássico sul-rio-grandense, incluindo táxons dinossaurianos e crocodilotarsianos (*Karamuru vorax*, *tax.n.*), com comentários sobre os táxons relacionados, em especial a *Staurikosaurus*, *Guaibasaurus* e *Prestosuchus*. O modelo plesiomórfico hipotético miológico proposto é aplicado e considerações biomecânicas são feitas. Análises filogenéticas prévias são discutidas e alguns resultados são falseados.

ABSTRACT

The method named “Extant Phylogenetic Brackets Approach” is used in study of tetrapod thigh musculature, trying to understand the femoral and pelvic muscle origins and insertions in fossil thecodontians, mainly in basal crocodylotarsians and avemetatarsalians. The central idea is that an archosaurian hypothetical plesiomorphic model is the result of the intersection between the avian and crocodylian hypothetical plesiomorphic models, and the differences in both are acquisitions in the interval Archosauria-Aves and Archosauria-Crocodylia. In the same way, the saurian hypothetical plesiomorphic model is the result of the intersection between the lepidosaurian and archosaurian hypothetical plesiomorphic models, and the differences in both are acquisitions in the interval Sauria-Lepidosauria and Sauria-Archosauria. The hypothesis proposed are tested in fossil specimens, following their temporal differentiation pattern using previous cladistic hypothesis.

Femoral and pelvic topographic structures were related to muscle origins and insertions, trying a homologic knowledge for application in future phylogenetic analyses. Special attention was dealed to structures commonly denominated as “trochanters”. Previous proposals in myological reconstructions are discussed and compared with the proposed model.

In reference to myological nomenclature, its application on each crown group was related, proposing homological hypothesis and universalization of names. Great part of the systematic phylogenetic nomenclature, mainly from the interval Sauria-Aves and Sauria-Crocodylia, were reviewed, applying node and stem based definitions, beyond proposition of new names. Nomenclatural rules were also discussed, with new operational proposals.

New material from the Triassic of the State of Rio Grande do Sul (Brazil) is described, including dinosaurian and crocodylotarsan (*Karamuru vorax*, *tax.n.*) taxa, with comments on other taxa related, specially *Staurikosaurus*, *Guaibasaurus* and *Prestosuchus*. The proposed myological hypothetical plesiomorphic model is applied with biomechanic considerations. Previous phylogenetic analyses were discussed and some results falsified.

AGRADECIMENTOS

Muitos me ajudaram no desenvolvimento do presente texto em tempos de crises. Meus orientadores, Dr. Mário Costa Barberena e Dr^a. Lígia Krause, estiveram presentes em momentos críticos e, sem a ajuda e compreensão deles, estes não seriam superados. O Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, que forneceu subsídios básicos durante quatro anos, assim como na minha estadia em New York, no American Museum of Natural History (AMNH). Dr. Eugene Gaffney, forneceu a oportunidade de iniciar o desenvolvimento das idéias aqui contidas, disponibilizando a biblioteca do AMNH, a copiadora, a coleção de vertebrados e uma ajuda de custo para minha viagem à Alemanha.

Na Alemanha, terra do meu avô, meus estudos sobre material triássico brasileiro não seriam possíveis sem a ajuda de muitos profissionais: Dr. P. Wellnhofer (Ludwig-Maximilians-Universität, München, Bayern), Dr. Alexander Liebau (Eberhard-Karls-Universität, Tübingen, Baden-Württemberg) e Dr. R. Wild (Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Baden-Württemberg). Nos Estados Unidos, o Dr. P.M. Galton (University of Bridgeport, Connecticut, Bridgeport) foi muito gentil em disponibilizar o holótipo de *Staurikosaurus* sob sua custódia, assim como Mr. C. Schaff (Harvard University, Cambridge, Massachusetts) no que se refere ao material ali depositado.

Vários curadores e responsáveis por material, me auxiliaram de maneira incondicional, disponibilizando espécimens para estudo e consulta: C.L. Schultz (Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre), D.J. Gower (British Museum, Natural History, London), J. Ferigolo (Fundação Zoobotânica, Porto Alegre), M.C. Malabarba e M. Richter (Pontifícia Universidade Católica, Porto Alegre), M.W. Maisch (Institut und Museum für Geologie und Paläontologie, Eberhard-Karls-Universität, Tübingen) e R. Schoch (Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart).

Colegas (alguns já doutores), se tornaram amigos nestes tempos de *overdose* paleontológica, tanto no Brasil quanto na Europa: J.C. Cisneros, J.E.F. Dornelles, F. Bonfim, E. Dias, S. Dias-da-Silva, D.J. Gower, M. Holz, M.C. Langer, L. Maciel, M.W. Maisch, R. Negri, J. Pereira, A.M. Ribeiro, C.M. Scherer, R. Schoch, M.B. Soares e L. Timm.

Muito deste trabalho se deteve na consulta de artigos depositados em bibliotecas. Em quase todas as ocasiões a minha presença significava trabalho dobrado para “desencavar” inúmeros artigos “fossilizados”. Meus agradecimentos a seus funcionários. Alguns fizeram verdadeiras mágicas, sendo muito competentes na disponibilização destes artigos. A biblioteca do Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro foi especialmente “sugada” desde meus tempos de mestrado. As bibliotecas do Instituto de Geociências e do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul foram também exauridas e seus funcionários não mediram esforços para me ajudar.

No meu impedimento, algumas pessoas foram especialmente importantes na gentileza de “desencavar” artigos em bibliotecas “longínquas”. O meu agradecimento a V.A. Blank, Dr. J.F. Bonaparte, J.C. Cisneros, M. de F. Ferreira, R. Hammel, M. Porto, A. Springer, L.M.G. Takche e S. Zetkus.

Finalmente, agradeço à minha esposa, que me aturou nestes tempos de “elocubrações” variadas, e aos meus pais, que não puderam ver este trabalho finalizado.

As idéias aqui contidas foram desenvolvidas em consequência da trilha sonora composta de quase 200 horas de gravações mp3 de Tangerine Dream, Klaus Schulze, Mike Oldfield, Vangelis, Constance Demby, Enigma, Era e qualquer outro compositor que me tirasse da realidade e me induzisse a trilhar caminhos alternativos.

Um trabalho nunca chega ao final, mesmo que tenha sido exaustivamente questionado...

Aos meu pais, que não puderam ver esta tese finalizada...a minha esposa, que me acompanhou neste processo...e ao meu filho, que pôde vê-la terminada...

PREFÁCIO

Durante os estudos realizados no Curso de Pós-Graduação do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, realizados sob a orientação do Dr. M.C. Barberena, deparei-me por diversas vezes com o problema de homologia. Inicialmente, meu projeto tinha como objetivo a análise filogenética dos arcossáurios triássicos gaúchos, e prossegui neste tema até três acontecimentos despertarem minha curiosidade e dirigir a presente tese para um outro tema relacionado.

Inicialmente, um pequeno fêmur dinossauriformiano chegou às minhas mãos, através do Dr. J. Ferigolo (Fundação Zoobotânica, Porto Alegre). Tal fêmur possuía características muito interessantes na disposição dos trocânteres e dispus-me à homologização destas estruturas com demais fêmures, tanto de crocodilotársios quanto de avemetatarsálios, depositados no Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, além de outros tantos descritos na literatura. As diferenças morfológicas encontradas em fêmures de avemetatarsálios, alguns possuidores de plataforma trocantérica ("*trochanteric shelf*"), com os fêmures de crocodilotársios, onde esta topografia está ausente, e com o pequeno fêmur supracitado, mostraram que tais homologias não eram tão óbvias, e que um estudo mais aprofundado poderia fornecer importantes subsídios uma análise filogenética.

Posteriormente tomei conhecimento dos estudos de Witmer (1987, 1995, 1997), em que ele utilizava o raciocínio cladista e, por interpolação, inferia, através da topografia óssea e critérios de homologia, a existência de estruturas não fossilizáveis. Esta metodologia foi aplicada no estudo da anatomia facial e inferência da função da fenestra/fossa preorbital em arcossáurios.

Durante a minha estadia no American Museum of Natural History (New York), no final de 1997, sob a orientação do Dr. E.S. Gaffney, revisei o trabalho de Rowe (1986) sobre a musculatura pélvica de aves. Afinal, qualquer proposta de homologia entre os fêmures supracitados, passariam pelo entendimento do padrão miológico dos arcossáurios atuais, mais precisamente num suposto padrão miológico comum às aves e aos crocodílios, mas que nenhum deles efetivamente o possui na totalidade. O padrão de cada um seria, por hipótese, mais derivado que este padrão inferido (plesiomórfico). O trabalho de Rowe (1986) também envolve um raciocínio cladista, desta vez para a embriogênese da musculatura, seguindo dicotomias e especializações de um músculo ancestral. Formas arcossaurianas (*Gallus* e *Alligator*), lepidossaurianas (*Sphenodon* e *Podarcis*) e quelonianas (*Pseudemys*), foram comparadas levando-se em consideração a lei de Hæckel (Hæckel, 1866), onde a embriologia recapitularia a filogenia.

Deve-se atentar que o presente estudo, iniciado objetivando os tecodôncios, trouxe a necessidade de se tomar decisões perante informações contraditórias. Grupos-externos foram então acessados. Inicialmente lepidossáurios foram pesquisados pois comparações deveriam, necessariamente, passar pela miologia de escamados e *Sphenodon*. Na dúvida, quelônios foram requisitados. Já que se chegou aos quelônios, o estudo foi complementado com comparações com mamálios e lissanfíbios. **No que se refere aos mamálios, a homologia muscular é problemática, e se enfatiza que os resultados aqui apresentados devem ser tomados com cautela. Principalmente, recomenda-se que um mesmo estudo deva ser feito tomando estes como objeto principal**, sendo que, ao se inferir um padrão plesiomórfico, compare-se com o padrão plesiomórfico aqui sugerido para os reptílios.

Conforme o trabalho se aprofundava, observei que muito poderia ser feito, e que mesmo as conclusões de Rowe (1986) precisavam ser reavaliadas. Por outro lado, todo um embasamento filosófico se tornou necessário para construir um modelo miológico. Nomes precisavam ser definidos de maneira clara tanto na sistemática quanto na anatomia. A literatura consultada mostra que nomes distintos são aplicados para um mesmo conceito (sendo então sinônimos) e que conceitos distintos podem possuir nomes iguais (sendo homônimos), oriundos da interpretação subjetiva dos autores.

Queiroz (1994) utiliza um raciocínio nominalista, em detrimento de um essencialista, no qual o conceito não deve ser utilizado como consequência do nome mas o inverso, sendo o nome consequência do conceito. No início existe o fato, sua denominação é posterior, consequência do entendimento deste fato. Logo, é importante o conhecimento inicial do fato e da denominação então proposta para a sua aplicação de maneira objetiva.

Ao lidar com regras de taxonomia, utilizando o Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (I.C.Z.N., 1999) como um padrão legal, deparei-me com algumas inconsistências na sua utilização dentro da filosofia cladista, tendo que, inclusive, abordar o conceito de espécie.

Todo este embasamento encontra-se no "capítulo 2" (Material e Métodos). É claro que este tornou-se bastante extenso, com discussões sobre os caminhos a serem seguidos e conclusões, suportando as decisões tomadas. Este padrão pode ser considerado como heterodoxo, já que numa tese, conclusões devem estar em um capítulo à parte. Entretanto, o leitor deve **separar as conclusões que suportam uma modificação (ou variação) de um método exposto das conclusões da aplicação deste método sobre um universo qualquer**. Desta forma, o "capítulo 2" é recheado de discussões e conclusões que darão suporte filosófico às discussões do corpo deste trabalho (capítulos 3 a 5) e de suas respectivas conclusões (capítulo 6).

O somatório destas influências resultou na presente tese, cujo objetivo geral é a homologia entre o que vários autores denominam por trocânteres. Certamente não representa a palavra final sobre este assunto, mas uma hipótese inicial para futuras análises e discussões. Um dos pontos a se enfatizar é que o presente texto, embora baseado em um método explícito, apresenta limites. Não é um texto repleto de conclusões e verdades plenas. Mesmo com as limitações expostas, o método aqui utilizado é robusto o suficiente para alcançar novas conclusões morfológicas nos próximos anos, incluindo testes e falseamentos.

Na pesquisa bibliográfica tomei conhecimento de muitos trabalhos, potencialmente cruciais para um melhor entendimento, mas infelizmente indisponíveis. Conforme a literatura se avolumava e o tempo urgia, foi necessário uma concentração de esforços para que eu chegasse a um fim. Certamente alguns pontos estão ainda obscuros e os resultados devem ser considerados preliminares.

Edio-Ernst Kischlat

Porto Alegre, 22 de outubro de 2002.

CONTEÚDO

Volume I

1. Introdução.	1
2. Material & métodos.	5
2.1. Material.	5
2.1.1. Abreviaturas institucionais.	5
2.1.2. Material estudado.	5
2.2. Métodos.	6
2.2.1. Cladismo reverso: formulação de hipótese.	6
2.2.2. Nomenclatura miológica.	10
2.2.3. Nomenclatura osteológica.	14
2.2.4. Nomenclatura postural.	17
2.2.5. Nomenclatura sistemática filogenética.	18
2.2.5.1. Considerações sobre filogenia e cladismo.	18
2.2.5.2. Categorias lineanas, conceito de espécie e morfótipos.	22
2.2.5.3. Considerações nomenclaturais.	26
2.2.5.4. Proposta de uma notação padrão para definições de clados.	28
2.2.5.4.1. Tipologia.	29
2.2.5.4.2. Nomes do grupo-família.	31
2.2.5.4.3. Nomes com incongruência semântica.	31
2.2.5.4.4. Coordenação tipológica entre nomes.	32
2.2.5.4.5. Comentários sobre alguns nomes reptilianos.	32
2.2.5.4.6. Listagem das definições dos nomes discutidos.	68
3. Análise miológica nos grupos-coronais.	73
3.1. Padrões miológicos internos.	73
3.1.1. Aves.	73
3.1.1.1. Aves neognatas.	74
3.1.1.2. Aves paleognatas.	80
3.1.1.3. Padrão miológico hipotético ancestral aviário.	83
3.1.2. Crocodílios.	86
3.1.3. Escamados.	94
3.1.4. <i>Sphenodon</i>	101
3.1.5. Quelônios.	106
3.1.6. Mamálios.	112
3.1.7. Lissanfíbios.	121
3.2. Construção de padrões hipotéticos plesiomórficos e homologias.	126

3.2.1. Arcossáurios.	126
3.2.2. Lepidossáurios.	137
3.2.3. Saurios.	140
3.2.4. Reptílios.	143
3.2.5. Amniotas.	145
3.2.6. Tetrápodes.	147
3.3. Análise cladística reversa da musculatura pélvica.	149
3.3.1. Aspectos metodológicos.	149
3.3.2. Evolução da musculatura pélvica.	152

Volume II

4. Revisão das propostas miológicas para táxons arcossaumorfianos fósseis.	157
4.1. Introdução.	157
4.2. Modelos avemetatarsalianos ornitíscios.	157
4.2.1. O modelo de A.S. Romer para <i>Thescelosaurus</i>	158
4.2.2. O modelo de P.M. Galton para <i>Hypsilophodon</i>	164
4.2.3. O modelo de W.P. Coombs, Jr., para <i>Euoplocephalus</i>	169
4.2.4. Modelos parciais e evolução da musculatura em ornitíscios.	173
4.3. Modelos avemetatarsalianos paquidossaurianos.	178
4.3.1. O modelo de F. von Huene para <i>Plateosaurus</i>	179
4.3.2. O modelo de M.R. Cooper para <i>Massospondylus</i>	185
4.3.3. Modelos parciais e evolução da musculatura em paquidossaurios.	189
4.4. Modelos avemetatarsalianos teropodianos.	191
4.4.1. O modelo de W.K. Gregory & C.L. Camp para <i>Ornitholestes</i>	191
4.4.2. O modelo de D.A. Russel para <i>Dromiceiomimus</i>	195
4.4.3. O modelo de A.S. Romer para <i>Tyrannosaurus</i>	200
4.4.4. Modelos parciais e evolução da musculatura em terópodes.	206
4.5. Modelos crocodilotarsianos.	220
4.5.1. O modelo de A.D. Walker para <i>Ornithosuchus</i>	220
4.5.2. O modelo de D.S. Nash para <i>Orthosuchus</i>	224
4.5.3. Modelos parciais e evolução da musculatura em crocodilotársios.	228
4.6. Modelos arcossaumorfianos basais.	236
4.6.1. O modelo de A.S. Romer para <i>Euparkeria</i> e <i>Erythrosuchus</i>	237
4.6.2. O modelo de M.J. Benton para <i>Hyperodapedon</i>	240
4.6.3. Modelos parciais e evolução da musculatura em arcossaumorfos basais.	244
5. Aplicação do modelo proposto para arcossáurios triássicos sul-rio-grandenses.	253
5.1. O fêmur de Faixa Nova (<i>Avemetatarsalia Saurischia indeterminata</i>).	253

5.1.1. Descrição.	253
5.1.2. Discussão.	254
5.2. Considerações sobre a anatomia femoral de <i>Staurikosaurus</i> e <i>Guaibasaurus</i>	255
5.3. Saurísquido indeterminado de Botucaraí.	256
5.3.1. Descrição.	257
5.3.2. Discussão.	259
5.4. <i>Karamuru vorax</i> , novo táxon (Crocodylotarsi, Suchia).	261
5.4.1. Diferenciação preliminar dos demais táxons sul-rio-grandenses relacionados.	262
5.4.2. Descrição da cintura pélvica e fêmur.	263
5.5. Considerações sobre a hipótese filogenética de Parrish (1993).	271
5.6. Comentários sobre a anatomia de <i>Prestosuchus chiniquensis</i>	272
6. Conclusões.	275
7. Referências bibliográficas.	287
Volume III	
8. Figuras & tabelas.	333

1. Introdução

A extremidade proximal do fêmur possui caracteres úteis na sistemática arcossauromorfiana. Algumas estruturas, normalmente denominadas por trocânteres, têm sido utilizadas tanto em relação a sua presença×ausência, quanto à morfologia (e.g., Gauthier, 1986; Gauthier *et al.*, 1988b; Sereno & Arcucci, 1990, 1993, 1994; Sereno, 1991b; Parrish, 1992; Novas, 1992b, 1993, 1996; Juul, 1994; Alcober & Parrish, 1997). Porém o entendimento da real homologia destes trocânteres, na comparação com os arcossáurios coronais (crocodílios e aves) foi pouco investigado. Walker (1977) fez comparações de fêmures de crocodilotársios e avemetatarsálios basais (extra-coronais) com lepidossáurios (escamados e *Sphenodon*), crocodílios e aves, porém assumindo *Sphenodon* como representativo de um arquétipo primitivo do qual todos os demais seriam derivados, o que contraria análises filogenéticas (e.g., Estes *et al.*, 1988; Gauthier *et al.*, 1988b, 1988c, 1989) onde *Sphenodon* representa o grupo-irmão de escamados, e ambos representando o grupo-irmão dos arcossáurios.

Rowe (1986) compara a musculatura pélvica de formas arcossaurianas (*Gallus* e *Alligator*), lepidossaurianas (*Sphenodon* e *Podarcis*) e quelonianas (*Pseudemys*), levando-se em consideração a lei de Hæckel (Hæckel, 1866), onde a embriologia recapitularia a filogenia. Seu trabalho envolve um raciocínio cladista, partindo da embriogênese da musculatura, seguindo dicotomias e especializações de um músculo ancestral.

É claro que um entendimento da musculatura de arcossáurios crocodilotarsianos e avemetatarsalianos basais, e os acidentes topográficos ósseos conseqüentes desta, passam pelo entendimento do padrão miológico comum aos arcossáurios coronais, mais precisamente num suposto padrão miológico comum às aves e aos crocodílios, mas que nenhum deles efetivamente o possui na totalidade. O padrão de cada um seria, por hipótese, mais derivado que o padrão inferido (plesiomórfico). A proposição de um modelo plesiomórfico hipotético deve, portanto, necessariamente passar por propostas de homologias e unificação nomenclatorial total desta musculatura, tomando por base as nomenclaturas encontradas na literatura, tanto formalmente (e.g., Baumel *et al.*, 1979a; Baumel & Witmer, 1993) quanto informalmente (e.g., Romer, 1923b, 1942).

Por outro lado, as propostas de homologias miológicas encontradas na literatura (e.g., Appleton, 1928a, 1928b; Haines, 1934, 1935b; Ellsworth, 1974) foram baseadas em assunções filogenéticas gradistas onde mamíferos e aves eram diretamente comparados, pois ambos seriam originados de um ancestral reptiliano de conformação próxima à encontrada em lepidossáurios, e onde *Sphenodon* possuía um estado chave e inicial. O método cladístico desenvolvido por Witmer (Witmer, 1987, 1995, 1997), e denominado de “*Extant Phylogenetic Bracket Approach*”, pode, então, ser aplicado visando propostas homológicas e conseqüente unificação nomenclatorial.

No que se refere aos táxons fósseis basais (=extra-coronais), a aplicação de modelos construídos sobre táxons coronais (e.g., Huene, 1908; Romer, 1923c, 1927b; Walker, 1977) pecam, quase que universalmente, pelas seguintes assunções:

1. *Sphenodon* representa um arquétipo básico para se inferir a musculatura de todos os “répteis”

(no sentido “romeriano”, incluindo os sinápsidas basais). Este modelo foi seguido por Walker (1977). *Sphenodon*, quando muito, poderia ser apenas diretamente comparado com escamados não-ápodes. O fato de ser o único representante vivo de uma linhagem é irrelevante, pois possui um tempo de evolução igual a qualquer escamado recente. Não pode ser admitido como “primitivo”, mas apenas supostamente plesiomórfico e, eventualmente, comportando derivações autapomórficas.

2. Dinossáurios são “lagartões” (assumindo “lagartos” como possuindo um sentido bem amplo, “linneano”, incluindo *Sphenodon* e crocodílios), devendo ser entendidos como tal. Tal conceito está inserido no senso-comum há muito tempo, sendo representativo a quase universalidade do uso de “-saurus” nos gêneros-nominativos propostos. Conforme recentes análises filogenéticas, aves são dinossáurios coronais e, como tal, a musculatura dos dinossáurios “basais” deve, provavelmente, ser muito semelhante. Fazendo uma analogia: um brontossauro está para um beija-flor da mesma forma que um elefante está para um morcego. O senso-comum não questiona a idéia de que elefantes e morcegos estejam agrupados sob um mesmo nome – Mammalia – e em holofiletismo, tendo sido considerados nobres o suficiente para comportarem uma “classe”. O mesmo não se aplicou a brontossauros, tendo sido considerados, historicamente, “répteis”, e classificados em paralelo aos beija-flores (*i.e.*, difileticamente).
3. Aves e mamíferos são, miológica e osteologicamente, comparáveis na exclusão de crocodílios, lepidossáurios e quelônios. Tal comparação sinquética, é inútil sob o ponto de vista filogenético, e o máximo de informação, através de supostas homologias, que eventualmente possam ser detectadas, em verdade tratam-se de analogias de forma e função entre dois grupos endotérmicos ortógrados díspares.
4. Crocodílios são “lagartos”, assemelhando-se mais a estes do que a aves. Esta assunção, encontrada em Linnæus (1758), está também enraizada no senso-comum e foi muito utilizada historicamente. Livros textos de zoologia de vertebrados (*e.g.*, Young, 1980) tratam os crocodílios ao lado dos lacertílios, ofídios e quelônios; aves são tratadas à parte, em capítulo próprio. Rowe (1986) mesmo sabendo do holofiletismo de Crocodylia+Aves e defendendo um raciocínio cladista, assumiu uma nomenclatura miológica e homologias lepidossaurianas para crocodílios, que aqui serão revisadas. Os crocodílios (crocodilotársios coronais) são formas que, se comparadas com membros triássicos e jurássicos da linhagem (os ortógrados e terrestres dromeossúquios não-emidossaurianos, eventualmente endotermos), podem ser considerados como especializados e mesmo, decadentes, devido a sua mesogradia e “sonolência” exotérmica (conseqüência de hábitos anfíbios?). Embora aparentemente herético, inicialmente crocodílios só podem ser comparados com as aves e, somente após, com lepidossáurios.
5. Dinossáurios ornitiscuianos são ancestrais diretos das aves. Esta hipótese, defendida até recentemente (Galton, 1970), foi refutada por análises filogenéticas (*e.g.*, Gauthier, 1986) e, de forma definitiva, pelo achado de formas teropodianas portadoras de penas (*e.g.*, Ji & Ji, 1996; Ji *et al.*, 1998).

Os objetivos do presente trabalho são os seguintes:

1. Integrar a metodologia de Witmer (1987, 1995, 1997) com os dados inicialmente trabalhados por Rowe (1986), desenvolvendo um modelo miológico, mas de aplicação universal no que se refere a características não fossilizáveis;
2. Entendimento topográfico e filogenético das origens e inserções musculares na pelve e fêmures de tecodôncios, passando pela proposição de um modelo miológico compatível com estes e interpretação topográfica das estruturas ósseas fossilizadas;
3. Comparação com grupos-externos (por ordem: Lepidosauria, Chelonii, Mammalia e Lissamphibia), seguindo os modelos embriogênicos disponíveis para alguns táxons;
4. Propostas de homologias miológicas (incluindo nomenclatura) e osteológicas para o fêmur de répteis, estendendo-se a mamíferos e lissanfíbios; e,
5. Discussão nomenclatural dos táxons aqui tratados sob o ponto de vista cladístico, fornecendo opiniões e definições alternativas e/ou refinamento.

2. Material & métodos

2.1. Material

2.1.1. Abreviaturas institucionais

AMNH: American Museum of Natural History, New York, New York, EUA.

BSPHG: Bayerische Staatssammlungen für Paläontologie und Historische Geologie, Ludwig-Maximilians-Universität, München, Bayern, Alemanha.

CA: Museu de Ciências Naturais, Colégio Anchieta, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil.

IGPT: Institut und Museum für Geologie und Paläontologie, Eberhard-Karls-Universität, Tübingen, Baden-Württemberg, Alemanha.

MCN-FZB[P]: Museu de Ciências Naturais [paleontologia], Fundação Zoobotânica, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil.

MCN-PUCRS: Museu de Ciências Naturais [paleontologia], Pontifícia Universidade Católica (Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil).

MCZ: Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Massachusetts, EUA.

UFPel: Instituto de Biociências [zoologia], Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, Rio Grande do Sul, Brasil.

UFRGS[PV-T]: Instituto de Geociências [paleovertebrados triássicos], Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil.

2.1.2. Material estudado

O material estudado no que se refere à aplicação do modelo miológico proposto comporta vértebras sacrais^(vs) e caudais^(vc), pelves^(p) e fêmures^(f). Entretanto, na proposição do táxon *Karamuru vorax*, foi consultado material adicional visando caracterização geral (veja capítulo 5, página 251).

Sauria¹ Archosauromorpha não-Archosauria

Proterochampsia: *Chanaresuchus bonapartensis* (MCZ 4035^(f))

Rhynchosauria: *Hyperodapedon* sp. (UFRGS 096^(f), UFRGS 446^(f)).

Archosauria Crocodylotarsi

Aetosauria: *Typhothorax coccinarum* (MCZ 1488^(f)).

Hallopoda: *Hesperosuchus agilis* (AMNH 6758^(f) [holótipo]).

?Teratosauria: *Karamuru vorax* (novo táxon) (UFRGS 0152^(f,p), UFRGS 0472^(f) [prepostos parátipos], UFRGS 0467^(f)).

¹ Veja as definições dos nomes utilizados no decorrer do texto em "2.2.5.4.5. Comentários sobre alguns nomes reptilianos" (página 32).

Prestosuchia: *Prestosuchus chiniquensis* (BSPHG 1933L/10^(f) [paralectótipo]).

Archosauria Avemetatarsalia

Pachypodosauria: *Plateosaurus engelhardti* (AMNH 2106^(f), AMNH s/n^{o(f)}).

?Pachypodosauria: *Saurischia indeterminata* (táxon 1) (MCN-FZB 1864^(f)).

?Pachypodosauria: *Staurikosaurus pricei* (MCZ 1669^(f) [holótipo])

?Theropoda: *Saurischia indeterminata* (táxon 2²) (UFPel 014^(vs), MCN-FZB 1868^(vc), UFRGS 0761^(p)).

?Theropoda: “*Spondylosoma absconditum*” (GPIT 479/30/6-7^(vs), GPIT 479/30/8^(vs) [“parátipos” de *Spondylosoma absconditum*], GPIT 479/30/12^(p)).

2.2. Métodos

Para o desenvolvimento do presente trabalho, foram utilizados uma conjunção de métodos. Alguns necessitaram de uma ampla discussão inicial, visando uma base de aplicação, e conclusões que são utilizadas nos capítulos posteriores. Estes métodos podem ser assim resumidos:

1. FORMULAÇÃO DE UM MODELO HIPOTÉTICO PLESIOMÓRFICO: baseado em Rowe (1986), Bryant & Russel (1992) e Witmer (1995, 1997), com a aplicação de uma variação do modelo apresentado pelo último autor, aqui denominado por “Cladismo Reverso”.
2. NOMENCLATURA MIOLÓGICA: baseado na nomenclatura aviária (Berge, 1979, 1981; Berge & Zweers, 1993), com várias modificações oriundas da nomenclatura crocodiliana (Romer, 1923b), lepidosauriana (Romer, 1942), queloniana (Walker, 1973), mamaliana humana (Becker, 1977) e lissanfibiana (Duellman & Trueb (1986), além de propostas novas.
3. NOMENCLATURA OSTEOLÓGICA: baseado na nomenclatura aviária (Baumel, 1979a; Baumel & Witmer, 1993), mas com variações propostas para a utilização em táxons que fogem do *Bauplan* aviário.
4. NOMENCLATURA POSTURAL: baseado em diversos trabalhos (veja adiante), com a proposição de termos greco-latinos para o português.
5. NOMENCLATURA SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA: baseado no I.C.N.Z. (1999) e nas idéias de Queiroz & Gauthier (1990, 1992, 1994). Através de uma ampla discussão, foram discutidas algumas idéias originais e a aplicação destas em nomes utilizados no decorrer do texto.

2.2.1. Cladismo reverso: formulação de hipótese

As idéias aqui desenvolvidas foram baseadas em artigos de três autores:

1. Rowe (1986) compara o padrão muscular profundo da coxa em quelônios (*Pseudemys*),

² Compósito, com suspeitas de que possa, eventualmente, pertencer a um só indivíduo. Veja “5.3. Saurisquio indeterminado de Botucaraí” (página 254).

lepidossáurios (*Sphenodon* e *Podarcis*) e arcossáurios (*Alligator* e *Gallus*), relacionando a embriogênese muscular da coxa de *Gallus*, seguindo dicotomias e especializações de um músculo ancestral, à história filogenética reptiliana coronal, representada aqui na figura 1. Ele trabalha com um raciocínio cladista, comparando o seqüenciamento mio genético alométrico (lei de Hæckel, 1866).

2. Bryant & Russel (1992) propõe um método de inferência de tecidos moles baseado no método de Maddison *et al.* (1984) para polarização de caracteres através de múltiplos grupos-externos. Observam que a inferência de atributos não-fossilizáveis em fósseis possui duas abordagens: (1) transferência de atributos conhecidos em outros táxons baseando-se em hipóteses explícitas de parentesco filogenético, onde as características desconhecidas no fóssil são inferidas através de táxons coronais; e (2) análise extrapolatória baseada sobre características preservadas no táxon fóssil, oriundas de generalizações biológicas morfofuncionais e nomológicas, que permitem a inferência destes atributos desconhecidos. Comentam que a primeira abordagem é conservativa e a segunda especulativa (figura 2a). Os resultados da análise são classificados em 3 categorias, concordantes com a proposta de Witmer (1995, 1997).
3. Witmer (1995, 1997) propôs o método denominado como “*Extant Phylogenetic Bracket Approach*” ou “*EPB approach*”, e sua tradução soaria como “método do chaveamento filogenético atual”. Observou ainda que Bryant & Russel (1992) chegaram, sincronicamente, a metodologias semelhantes.

Basicamente, o “*EPB approach*” postula (Witmer, 1995:275-277, 1997:4-10; figura 2b): (1) a única informação sobre tecidos moles e a relação destes com o esqueleto encontra-se em táxons coronais, e estes devem, necessariamente, estar incluídos na análise; (2) os táxons coronais mais relevantes são os dois grupos-externos coronais seqüenciais mais próximos ao táxon fóssil de interesse; o mais próximo rotacionado, de forma que, diagramaticamente, o táxon fóssil encontre-se entre ambos os táxons coronais, objetivando a comparação; (3) tecidos moles produzem acidentes topográficos osteológicos e estes podem ser observados diretamente nos táxons coronais; (4) semelhanças entre estes acidentes topográficos e sua correlação à anatomia mole podem ser hipotetizados como também presentes no ancestral comum entre o táxon fóssil e o primeiro grupo-externo coronal (o mais próximo); (5) esta hipótese de correlação pode ser testada no táxon fóssil através da semelhança topográfica óssea.

O citado autor argumenta ainda que existem 3 casos esperados de correlação:

1. CATEGORIA I: INFERÊNCIA POR DECISÃO POSITIVA. A hipótese de correlação é positiva nos dois táxons-externos coronais, logo a condição no fóssil passa a ser direta e por interpolação.
2. CATEGORIA II: INFERÊNCIA EQUÍVOCA. A hipótese de correlação é positiva em apenas um táxon-externo coronal e o nível de inferência é menor e extrapolativo. A condição no fóssil necessita de persuasivas evidências morfológicas, e a condição do táxon fóssil pode ser plesiomórfica (quando se assemelha ao segundo grupo-externo coronal) ou apomórfica (quando se assemelha ao primeiro grupo-externo coronal).

3. CATEGORIA III: INFERÊNCIA POR DECISÃO NEGATIVA. A hipótese de correlação é negativa nos dois táxons-externos coronais, logo a condição coronal é refutada no fóssil ou esta representa uma apomorfia ou reversão (pseudoplesiomorfia). Neste caso o nível de inferência da condição do fóssil é especulativa.

As propostas de Bryant & Russel (1992) e de Witmer (1995, 1997) foram elaboradas quase ao mesmo tempo (segundo L.M. Witmer, desenvolvida em sua tese de doutoramento, concluída em 1992), e já que ambas seguem o mesmo raciocínio, partindo de uma análise filogenética prévia, inserindo novos caracteres, interpolando ou extrapolando, formulando 3 categorias de hipóteses e testando-as, proponho, para o português, o nome de “Cladismo Reverso”, já que a tradução de “*Extant Phylogenetic Bracket Approach*” é demasiado longa.

Como já citado, o objetivo do presente trabalho é a condição das inserções e padrão musculares em arcossáurios. O primeiro grupo-externo coronal compõe-se dos lepidossáurios e o segundo grupo-externo pelos quelônios. Pode-se citar as seguintes hipóteses de trabalho:

1. O padrão muscular ancestral aviário é o inferido através da comparação entre paleognatas e neognatas;
2. O padrão muscular ancestral crocodiliano é o inferido através da comparação entre *Gavialis* e brevirostros (entretanto, como as informações miológicas para *Gavialis* são muito restritas, o padrão de Brevirostres é assumido através da comparação da condição em *Alligator* e *Crocodylus*);
3. O padrão muscular ancestral arcossauriano é o inferido através da comparação entre os padrões musculares ancestrais inferidos para Aves e *Crocodylia*;
4. Avemetatarsálidos não-aviários teriam um padrão miológico intermediário entre o arcossauriano ancestral e o aviário;
5. Crocodilotársios não-crocodilianos teriam um padrão miológico intermediário entre o arcossauriano ancestral e o crocodiliano;
6. O padrão muscular ancestral escamadiano é o inferido através da comparação entre iguânios e escleroglossos;
7. O padrão muscular ancestral lepidossauriano é o inferido através da comparação entre o padrão encontrado em *Sphenodon* e o inferido como padrão muscular ancestral escamadiano;
8. O padrão muscular ancestral sauriano é o inferido através da comparação entre os padrões musculares ancestrais inferidos para lepidossáurios e arcossáurios;
9. Arcossauromorfos não-arcossaurianos teriam um padrão miológico intermediário entre o sauriano ancestral e o arcossauriano ancestral.

No decorrer do texto poder-se-á observar que uma grande quantidade de aves, escamados e quelônios foram referenciados na análise. Esta postura assume as seguintes incertezas:

1. Aves, Crocodylia, Squamata e Chelonii são táxons coronais compostos por muitas espécies atualmente, e a escolha de apenas uma como termo representativo para cada seguiria um critério deliberado qualquer, eventualmente introduzindo erros;
2. Um termo coronal assumido deliberadamente como representativo, em realidade, não representaria o padrão plesiomórfico ancestral de um táxon coronal composto, pois é o resultado dos mesmos anos de evolução que qualquer outro táxon, eventualmente divergindo neste padrão;
3. A inclusão de mais de um táxon, confere uma maior precisão na inferência do padrão ancestral comum, resultado de menos tempo de evolução;
4. Procurou-se informações sobre todos os táxons que possuem descrições miológicas pertinentes e apenas as formas ápodes ou com atrofia do membro pélvico foram excluídas; e,
5. A inserção de um grande número de termos-coronais evidenciou variações, congruências e incongruências entre a hipótese filogenética adotada e o padrão eventualmente esperado, servindo de teste para este.

A análise cladística reversa é composta pelos seguintes passos:

1. Assumir uma (ou mais) hipótese filogenética prévia como representativa do posicionamento do clado fóssil objeto de estudo e, pelo menos, os dois clados coronais mais proximais, formando clados seqüencialmente mais inclusivos;
2. Definir, pelo menos, um terceiro clado coronal que será utilizado como grupo-externo;
3. Estes clados coronais devem, cada um, ser compostos internamente por, pelo menos, dois táxons distintos, de posições filogenéticas as mais antagônicas possíveis;
4. A escolha das hipóteses filogenéticas representativas das posições filogenéticas dos táxons escolhidos deve ser entendida como a mais elaborada, robusta, baseada no maior número de informações possíveis;
5. Homologizar as estruturas moles dos táxons coronais segundo argumentos embriológicos e/ou topográficos;
6. Tabular os dados conforme os estados encontrados, independentemente de estarem ou não refletidos na topografia óssea neste ou naquele táxon terminal;
7. Construir uma matriz composta por dois tipos de caracteres, os morfológicos inativos, que refletem as hipóteses de homologias e estados topográficos encontrados, e os operacionais ativos, que montam a árvore de consenso representativa das hipóteses filogenéticas prévias;
8. Submeter a matriz ao programa PAUP* 4.0 (Swofford, 1998) para montagem da árvore de consenso;
9. Submeter a árvore de consenso ao programa MacClade 3.08 (Maddison & Maddison, 1992), que proporciona visualização da distribuição dos estados dos caracteres inativos;
10. Inferir o estado no táxon fóssil por decisão positiva, equívoca ou negativa, testando sobre a topografia óssea;

11. Em caso de incoerência, utilizar argumentos nomológicos explicativos.

Deve se observar que, no que se refere aos caracteres morfológicos inativos, não existe polarização dos estados. Convencionou-se usar “0” para o estado primitivo devido apenas a sua presença nos grupos mais externos, e não porque o programa o assume como plesiomorfia. Da mesma forma, caracteres multi-estados foram utilizados sem um ordenação *a priori*, e a escolha de se utilizar “1” ou “2” foi consequência da análise, visando ser didático. Já os caracteres operacionais são binários, servindo apenas para montar a árvore de consenso.

2.2.2. Nomenclatura miológica

A nomenclatura muscular tradicional não ajuda muito no bom entendimento dos músculos, pois é baseada na posição de origem-inserção ou função, sendo esta prática anterior à teoria da evolução e o conceito de homologia (Rowe, 1986). A ambigüidade nos nomes passa a ser um problema quando músculos homólogos passam por transformações, e não-homólogos passam a ter funções análogas. Existe, assim, a necessidade de uma revisão completa, e a opinião de alguns autores (*e.g.*, Davis, 1936; Rowe, 1986) é que a melhor maneira de denominação é a utilização de uma nomenclatura independente da origem-inserção e da função.

Não existe uma proposta nomenclatural que se estenda a todos os tetrápodes. Em tese, para se alcançar tal objetivo, é necessário traçar homologias entre os músculos de aves, crocodílios, lepidossáurios, mamíferos e lissanfíbios, tarefa esta que há muito tem sido feita mas que, devido a assunções errôneas das inter-relações entre estes grupos-coronais, muitos músculos homólogos receberam diferentes nomes e, principalmente, músculos sem nenhuma relação, talvez até com alguma função análoga, receberam nomes iguais. Mesmo músculos supostamente homólogos seguem nomes distintos em mamíferos, aves, crocodílios e lacertílios (veja, por exemplo, as tabelas comparativas em Gregory & Camp, 1918; Romer, 1922, 1923b, 1927a, 1942; e Rowe, 1986).

Nomenclaturas oficiais propostas por comitês são apenas disponíveis quando existe algum argumento econômico. Termos anatômicos aviários estão disponíveis em Baumel *et al.* (1979a, 1993); mamíferos de interesse veterinário estão representados em I.C.V.A.N. (1972), I.C.V.G.A.N. (1994) e Schaller *et al.* (1999).

Considera-se a nomenclatura humana (I.A.N.C., 1977; Becker, 1977), por motivos antropocêntricos óbvios, como a nomenclatura magna, pelo qual todas as outras devam ser redigidas. Entretanto, a nomenclatura humana/veterinária possui pouca ou nenhuma utilidade sem hipóteses de homologias e um embasamento filogenético quando se trabalha com não-mamíferos. Mesmo entre mamíferos existem divergências de opinião que tornam incertas as homologias entre os diversos clados, comprometendo as unificações nomenclaturais.

As aves são aqui consideradas como o grupo-coronal mais apical (*i.e.*, mais apomórfico). Geralmente, o grupo apical em um cladograma representa ou o grupo objeto de estudo ou o mais numeroso em biodiversidade, e, neste trabalho, são as aves e os crocodílios o objeto de estudo principal.

A tabulação das espécies atuais de tetrápodes (Pough *et al.*, 1999) mostra que as aves são o grupo mais biodiverso (10.258 espécies), seguido pelos lepidossáurios (5.732 espécies), mamíferos (4.445 espécies), lissanfíbios (4.377 espécies, provavelmente subrepresentado, devendo ultrapassar os mamíferos) e finalmente crocodílios (21 espécies). A contagem de táxons fósseis fornece problemas já que a cada ano dezenas são acrescentados e acredita-se que outros tantos ainda sejam achados e propostos. Isto também se aplica a lepidossáurios e lissanfíbios, mas a uma taxa bem menor, certamente devido a fatores morfométricos e tafonômicos. Assumindo-se apenas os táxons-espécies recentes, o grupo-coronal que mereceria o *status* de mais apomórfico (e o mais diferenciado) seria o grupo das aves.

Utilizar-se-á basicamente a nomenclatura aviária (Berge, 1979, 1981; Berge & Zweers, 1993), no que se refere aos músculos da cintura e estilópodo pelviano, com as modificações propostas por diversos autores (Baumel *et al.*, 1979b; Rowe, 1986; Kischlat, 1994, 2001a), principalmente no que se refere a adjetivação dos músculos segundo uma orientação “cranial×caudal”. Foi feito um tabulamento comportando uma ampla compilação de nomes publicados na literatura, onde se pode perceber diferentes nomes para um mesmo músculo e diferentes músculos tratados sob um mesmo nome. Na medida em que alguns nomes são descritivos e relativamente extensos, e que o leitor pode estar acostumado a utilizá-los sob um conceito distinto, explicitar-se-á os nomes dos músculos sob siglas (tabela 1). Assim, evita-se repetições e confusões com homônimos.

Diferentes músculos são, muitas vezes, denominados da mesma forma, conseqüente de supostas homologias entre os diferentes grupos-coronais ou de semelhante topografia. Outras vezes, músculos aqui hipotetizados como homólogos, em realidade são comumente tratados por nomes diferentes, conseqüência de serem encontrados em diferentes grupos coronais. Não existem grandes complicações na transposição nomenclatural aviária para o universo arcossauriano de estudo (*i.e.*, incluindo também crocodílios). Tal nomenclatura funciona ainda relativamente bem em lepidossáurios, quelônios e lissanfíbios. Por outro lado, a comparação com mamíferos apresenta dificuldades, pois este grupo mostra complexidades que interferem no bom entendimento de homologias.

As homologias aqui inferidas seguiram um método geral topográfico utilizado como roteiro preliminar. Este consta dos seguintes pontos discriminatórios:

1. O ZNFM é um músculo subjacente ao ILTB, com origem no ílio e inserção proximal no fêmur, e pode comportar um complexo muscular;
2. O ILFB é um músculo também subjacente ao ILTB e com origem no ílio, mas caudal ao ZNFM, e insere-se proximalmente na fíbula;
3. O PIFM é um músculo com origem dorsalmente no púbis e inserção proximal no fêmur; seu curso é dorsolateral ao AMBN;
4. O músculo que se insere proximalmente e superficialmente na tíbia é o FMTR, sendo composto por, pelo menos, 3 partes:
 - a) a parte de origem preacetabular púbica é o AMBN, geralmente sobre uma protuberância, de origem ventral ao PIFM;
 - b) a parte mais profunda, de origem no fêmur é o FMTB;

- c) a parte mais superficial, de origem no ílio é o ILTB;
5. O PITB é um músculo que se origina ventralmente ao acetábulo, no ísquio ou ligamento isquiopúbico, e se insere em conjunto com, ou bem próximo ao, TBFL;
 6. O TBFL é um músculo que se origina caudalmente ao acetábulo no ílio e/ou ísquio ou ligamento iliosquiádico e se insere medialmente na tíbia, em conjunto com, ou bem próximo ao, PITB;
 7. O PBTB é um músculo que se origina ventralmente ao AMBN, e se insere proximalmente ao CRFL, laterocaudalmente na tíbia;
 8. O FMAD é um músculo que se insere ao longo da face caudal do fêmur;
 9. O OBTR é o músculo ventral mais profundo de todos, com origens no púbis e ísquio e possui a inserção, assim como o ISFM, bastante proximal no fêmur;
 10. O CRFL é o músculo que se origina do ílio e ísquio, ou ligamento ilioisquiático, e se insere, lateral e caudalmente, na tíbia, adjacente ao espaço tibiofibular, próximo ao PBTB;
 11. O ISFM é o músculo que se origina do ísquio e se insere bem proximal e laterocaudalmente no fêmur; e,
 12. O CDFM é o músculo com origem pélvica e caudal e se insere caudalmente no fêmur, eventualmente emitindo um prolongamento (FMFB) para a perna.

O padrão muscular eventualmente inferido para formas fósseis baseia-se na comparação de formas atuais supostamente afins, onde homologias são assumidas. Embora a origem e a inserção possam ser razoavelmente inferidas, a quantificação da massa muscular não é tão fácil (McGowan, 1979, 1982, 1986; Paul, 1987; Bryant & Seymour, 1990).

A utilização de termos cladistas visa o entendimento de que massas musculares possam ser entendidas como especializações e subdivisões de uma massa muscular ancestral. Assim, duas (ou mais) massas resultantes são “hologenéticas”³, na medida em que possuem uma história ontogenética comum e excludente das demais massas. Músculos “paragenéticos”³ e “poligenéticos”³ são músculos que possuem inserções coincidentes apenas sob o ponto de vista topográfico, mas as histórias ontogenéticas são distintas. Músculos “hologenéticos”, por outro lado, podem possuir origens e inserções distintas, mas a embriogenia destes mostra que são especializações de um músculo ancestral. A nomenclatura utilizada deve refletir estas diferenciações, até o limite em que se tornem pouco práticas.

Ao se estudar a heterocronia da embriogênese muscular pode-se caracterizar 4 processos que serão comentados nos próximos capítulos:

NEOMORFIA: massas musculares se especializam como consequência (não como resposta, pois não existe retroalimentação genética individual) de necessidades morfofuncionais, dividindo-se em partes (figura 3a). A predisposição, aliada a necessidade, desenvolve o potencial e, caso seja vantajoso, esta predisposição é passada à prole. Exemplo: ZNFM subdividido em arcossáurios.

INDIFERENCIAÇÃO: a ausência de clivagem das massas musculares em adultos, plesiomorficamente

³ Neologismos criados em analogia com “holofilético”, “parafilético” e “polifilético”, respectivamente. Veja adiante a discussão destes conceitos (página 19).

clivadas (neotenia), conseqüência de outros fatores morfofuncionais que não os anteriores (figura 3b). A indiferenciação, teoricamente, comporta a área e engloba a função das massas plesiomórficas dicotomizadas, embora de maneira generalizada. Exemplo: ILTR e ILFM em alguns táxons aviários.

SUPRESSÃO: diferenciação com atrofia de um “músculo-irmão” e hipertrofia do outro “músculo-irmão”, ou seja, especialização de ambos segundo caminhos inversos (figura 3c). Teoricamente o conjunto não comporta a mesma área e a mesma função da massa muscular ancestral. Em termos práticos indiferenciação e supressão são facilmente confundíveis, somente separáveis, por hipótese, por uma análise filogenética reversa ou estudo embriogênico detalhado. Exemplo: ausência do CUPD em *Eugenes* (Aves, Neognathae, Neoaves, Apodimorphae) e ausência de ILFM-crn em *Columba* (Aves, Neognathae, Neoaves, Columbiformes).

FUSÃO: “músculos-irmãos” podem se anastomosar, mimetizando o processo de indiferenciação, mas possuindo características próprias (figura 3d). Exemplo: ILTB aviário, especialmente o neoaviário.

Um dos problemas nomenclaturais entre arcossáurios e demais tetrápodes é a denominação do músculo iliofemoral. Em arcossáurios este músculo está subdividido em cinco porções hologenéticas. Nos demais réptilios pode-se assumir apenas a presença de um músculo (embora existam raras variações) homólogo a este complexo. Duas opções se apresentam: (1) ou se utiliza o nome “iliofemoral” para todo o complexo de cinco em arcossáurios (eventualmente necessitando de um novo nome para a denominação de algum subconjunto), representado por apenas um nos demais réptilios, (2) ou se utiliza este nome para um subconjunto destes cinco e se propõe um novo nome para o complexo, por sua vez representado por apenas um nos demais réptilios. Optou-se pela segunda opção, seguindo a nomenclatura aviária, oficialmente proposta (Baumel *et al.*, 1979a, 1983), onde o nome “iliofemoral” é utilizado para um subconjunto de músculos deste complexo. Para este complexo muscular, reconhecidamente hologenético (Romer, 1927a, 1942; Rowe, 1986), propõe-se o nome *M. zonofemoralis* (gr. *zónē*, cintura; lat. *femoris*, coxa), aqui utilizado sob a sigla ZNFM. Não se encontrou qualquer nome que fosse útil ou pouco utilizado dentro do levantamento nomenclatural extensivo (embora, infelizmente, incompleto) aqui realizado. Sua utilidade e conveniência ficará bem clara ao se tratar de lepidossáurios e quelônios. Por outro lado, mamíferos possuem também o ZNFM complexo (normalmente denominados na nomenclatura mamaliana por “glúteos”) e urodelos mostram, por sua vez, uma duplicidade neste.

Existe uma relação próxima entre músculos e os nervos que os suprem (Appleton, 1928a, 1928b; Howell, 1938a). Entretanto a homologização entre músculos também passa pela homologização neural. No caso da inervação dos músculos da cintura pélvica, cerca de dois plexos estão presentes: o plexo lombar e o plexo sacral. No que se refere ao plexo lombar, dois nervos são importantes: o nervo femoral e o nervo obturatório. As homologias entre os grupos coronais na identificação destes nervos parecem possuir um consenso. No que se refere ao plexo sacral, o padrão de anastomose e dicotomia dos ramos oriundos dos nervos espinhais é aparentemente distinto nos exemplos utilizados dos diversos grupos coronais aqui tratados (*cf.* Kriegler, 1961). Desta forma, a homologia entre estes, e o reconhecimento nomenclatural mamaliano dos ramos fibular e tibial do nervo isquiático, é passível de questionamento.

Acredito que a mesma metodologia aqui utilizada para o padrão miológico possa ser utilizada neurologicamente, e certamente será um assunto fértil para discussões. Assim sendo, a inervação feita por este plexo, não será referida a nenhum nervo em especial.

2.2.3. Nomenclatura osteológica

Pelos mesmos motivos supracitados, a nomenclatura osteológica operacional será a aviária (Baumel, 1979a; Baumel & Witmer, 1993) com modificações pertinentes conforme os casos. A osteologia femoral apresenta características próprias quando se trabalha em um universo avemetatarsaliano não-aviário.

Um dos principais problemas no estudo do fêmur de tecodôncios é a homologia do que se conhece por trocânter. “Trocânter” é um termo muito utilizado na nomenclatura óssea, principalmente no que se refere ao local das inserções musculares no fêmur, recebendo adjetivos numa atitude iminente morfológica e topográfica, ou seja, descritiva (e.g., “grande” [“*greater trochanter*”], “maior” [“*trochanter major*”], “inferior” [“*lesser trochanter*”], “menor” [“*trochanter minor*”], “acessório” [“*accessory trochanter*”], “posterior” [“*posterior trochanter*”], “interno” [“*internal trochanter*”], “terceiro” [“*third trochanter*”] e “quarto” [“*fourth trochanter*”]). É fato que trocânteres homônimos não são, necessariamente, homólogos quando se comparam terópsidas e saurópsidas (Romer, 1956), o que causa certa confusão. Stedman (1996:1369) caracteriza “trocânter” como “uma das proeminências ósseas desenvolvidas a partir de centros ósseos independentes próximo da extremidade superior do fêmur”, fornecendo exemplos no homem e no cavalo.

Confusão ainda existe no que se refere a inserções musculares femorais em arcossáurios. Termos denominados por “trocânter maior”⁴, “trocânter inferior”⁵, “grande trocânter”⁶, “plataforma trocântérica”⁷ e “trocânter posterior”⁸ necessitam ser entendidos quanto a sua verdadeira homologia, assim como a tabulação dos estados encontrados nestas formas.

Walker (1977) discute a problemática sobre os possíveis músculos relacionados aos trocânteres, principalmente no que se refere a dinossáurios, discutindo idéias e propostas de alguns autores. Assume que o padrão miológico dinossauriano seria representado pela interpolação do que é encontrado em aves, crocodílios e lepidossáurios; entretanto parte, primeiramente, da assunção de que as aves são oriundas de crocodilotársios halópodes; e, secundariamente, de que o padrão miológico de *Sphenodon*

⁴ “*Trochanter major*” parece que foi o primeiro nome utilizado (Huene, 1908) para uma inserção muscular *relativamente medial* na extremidade proximal do fêmur de *Plateosaurus*, distalmente à cabeça.

⁵ “*Lesser trochanter*” foi o nome utilizado por Galton (1977) para uma inserção muscular *relativamente lateral* na extremidade proximal do fêmur de *Staurikosaurus*, distalmente à cabeça. Tal estrutura é também encontrada em *Plateosaurus*. O nome “*lesser trochanter*” foi utilizado por vários autores (e.g., Romer, 1927b) para uma crista lateral, na ausência da crista medial. Por outro lado, este mesmo nome foi utilizado para a crista medial, na ausência da crista lateral, i.e., com o mesmo sentido do “*Trochanter major*” (e.g., Gilmore, 1920; Romer, 1956; Walker, 1977).

⁶ “*Greater trochanter*” de vários autores (e.g., Gilmore, 1920; Romer, 1956; Walker, 1977).

⁷ “*Trochanteric shelf*” como utilizado por Gilmore (1920), Rowe & Gauthier (1990), e Novas (1992b, 1993, 1996), dentre outros.

⁸ “*Trochanter posterior*” como utilizado por Ostrom (1976), Chiappe & Calvo (1994) e Chiappe (1996).

é primitivo e representativo para dinossaúrios. Estas duas assunções não são suportadas filogeneticamente e as conclusões de Walker (1977) acabam por ser prejudicadas.

Baumel (1979a) e Baumel & Witmer (1993), não utilizam o termo trocânter para inserções musculares em aves. O termo “impressão” (“*Impressio*”) é utilizado quando a superfície é deprimida; “tubérculo” (“*Tuberculum*”) e “tuberosidade” (“*Tuberositas*”) são utilizados quando esta superfície é proeminente. Ainda observam que “tuberosidade” geralmente refere-se a uma área rugosa ou projeção óssea para a inserção de tendões ou ligamentos, porém utilizam “tubérculo” indiscriminadamente, com o mesmo sentido.

Dollo (1883) foi, provavelmente, o primeiro a se referir ao “grande trocânter” (“*grand trochanter*”) dentro dos arcossáurios. Entretanto, utilizou *Homo* como base de comparação, definindo seu posicionamento como “*sur le bord externe de l’extrémité proximale du fémur*” onde seria o local de inserção dos seguintes músculos⁹: ZNFM (“*fessier moyen*” e “*petit fessier*”), ?OBTR (“*pyramidal*”), CDFM-cdl (“*obturateur interne*”) e CDFM-plv (“*jumeau supérieur*” e “*jumeau inférieur*”).

O uso do nome “grande trocânter” em arcossáurios deveria ser, então, ou diretamente relacionado à inserção da totalidade dos músculos supracitados, ou correlacionado topograficamente à região “*sur le bord externe de l’extrémité proximale du fémur*”, independentemente de inserções musculares, já que em réptilios existe uma dissociação ostensiva nas inserções dos músculos supracitados.

Walker (1977) observa que, em arcossáurios, o nome “trocânter do fêmur” (“*Trochanter femoris*”) seria reservado somente ao “grande trocânter”, sendo este referente a uma face articular (Gregory & Camp, 1918; Firbas & Zweymüller, 1971; Walker, 1977), e não a uma inserção muscular. Baumel (1979a, 1979b), Baumel & Witmer (1993), e Baumel & Raikow (1993) utilizam o nome “trocânter do fêmur” para a região que comporta uma crista (“*Crista trochanteris*”), uma fossa (“*Fossa trochanteris*”) e uma impressão muscular referente ao OBTR (“*Impressiones ilirotrochantericæ*”). Tal caracterização passa a ser mais topográfica que miológica, quando comparada com a caracterização de Dollo (1883), incluindo ainda parte da articulação da coxa (“*Articulatio coxæ*”), entrando em acordo no que se refere a natureza artrológica indicada pelos outros autores.

Pode-se então concluir que o “grande trocânter” em *Homo* (e, por extensão, mamálios) não seria homogenético ao “trocânter do fêmur” aviário, e qualquer homologia seria apenas topográfica. Por outro lado, a utilização do nome “trocânter do fêmur” pode provocar problemas de comunicação, já que, os supracitados trocânteres foram todos descritos para este osso (logo todos são, conseqüentemente, do fêmur), e, embora muitos possam ser sinonimizados, este procedimento é conseqüente de interpretações de homologias, preferencialmente homogenéticas. Mesmo a utilização do adjetivo descritivo (“grande”) não é universal na sua aplicação. Desta forma, este “trocânter do fêmur” será aqui referido como “trocânter da coxa” (*Trochanter coxæ*, ou mais facilmente utilizando adjetivação - “trocânter coxal”), tomando-se como referência a relação articular com o quadril (lat. *Coxa*, quadril), visando a proximidade

⁹ Stedman (1996:1369) utiliza um posicionamento virtualmente igual, que “*proporciona inserção aos músculos glúteos médio e mínimo, piriforme, obturadores interno e externo, e gêmeos*”. Estes músculos são aqui homologizados com o ZNFM (os três primeiros), CDFM-cdl, OBTR e CDFM-plv (os dois últimos). Consulte o capítulo “3.1.6 Mamálios” para as homologias aqui assumidas entre os músculos reptilianos e mamalianos.

topográfica e artrológica (Baumel, 1979a, 1979b; Baumel & Witmer, 1993; Baumel & Raikow, 1993). Em aves, é no trocânter coxal que se inserem, além do OBTR, o ILTR e o ILMF (figura 11g-h), podendo ainda comportar a inserção do ISFM e parte da origem do FMTB (figura 14b).

Assume-se que tubérculos, tuberosidades e trocânteres são áreas de origens/inserções tendinosas proeminentes. Impressões serão utilizadas para origens/inserções carnosas deprimidas. Por sua vez, o termo “tubérculo” é escolhido como a projeção em que músculos “poligenéticos” e/ou “paragenéticos” se inserem. “Trocânter” será utilizado como a projeção da inserção de um músculo “hologenético”, eventualmente subdividido ou não, associado ao nome deste.

A superfície do osso ou as partes do tendão que entram em contato com o osso podem tornar-se cartilaginosas (Saint-Clair, 1981), e em aves os tendões podem estar calcificados ou ossificados (Berger, 1955; Berge, 1981). Assim, assume-se que a morfologia das inserções musculares seja representativa da resultante vetorial tensional. No caso de superfícies de inserção planas, esta representa a secção transversal preservada, cuja normal representa o vetor tensional preponderante.

O osso funciona como uma alavanca (Badoux, 1981), possuindo um fulcro (no nosso caso, a cabeça do fêmur no acetábulo), uma resistência (o membro a ser movimentado), e um vetor tensional, aplicado ao osso pelos músculos, que forma um binário com o fulcro, resultando numa rotação (torque). É óbvio que a distância entre o ponto de aplicação do vetor e o fulcro seguem as mesmas leis da física e certamente é representativa da etologia geral do animal. Tal afirmação é melhor exemplificada quando se compara a inserção do CDFM em formas corredoras, que a possui relativamente mais proximalmente, e em formas escavadoras, mais distalmente posicionada, fornecendo mais tração (Parrish, 1986a).

O fêmur pode apresentar uma cabeça mais ou menos diferenciada. A torção do fêmur é caracterizada pelo ângulo de direcionamento medial que a cabeça faz com o eixo transcondilar da extremidade distal. Formas ortógradas tendem a possuir um ângulo próximo de zero (aves) ou mesmo negativo (ornitíscios). Formas planígradas tendem a possuir um ângulo próximo de 90E. Crocodílios possuem um ângulo intermediário, assim como terópodes basais (e.g., *Herrerasaurus*). Entretanto, estes valores podem não ser discriminantes para se definir um mesogradismo em formas fósseis, já que outros fatores morfológicos podem intervir.

Parrish (1986a) fornece alguns valores para crocodilotársios: *Rutiodon* (70E, Belodontia), aetossáurios (30E), *Poposaurus* (10E, teratossáurio “popossáurio”), *Alligator* (65E, Crocodylia). Outros valores podem ser inferidos através de ilustrações publicadas: Ornithischia: *Camptosaurus* (-12E), *Dryosaurus* (5E-7E) (Galton, 1975); Pachypodosauria: *Anchisaurus* (25E) (Galton, 1976); Theropoda: *Herrerasaurus* (50E) (Novas, 1993); *Dilophosaurus* (54E) (Welles, 1984); *Allosaurus* (21E) (Madsen, 1976); *Gallimimus* (14E) (Osmólska *et al.*, 1972). *Staurikosaurus* possui 30E de torção (Galton, 1977) e *Prestosuchus* um valor próximo de 90E (observação pessoal; Sennikov, 1995).

Uma proposta a ser feita é a denominação topográfica e direcional para o ossos da pelve (ílio, púbis e ísquio). Pode-se entendê-los como se irradiando de um centro, denominado de acetábulo, em que termos como “distal” e “proximal” são utilizados. Lucas & Komárek (1979:3) sugere que tais termos, quando utilizados para os membros, o tronco seja o ponto de referência. Baumel (1979a:75) utiliza na nomenclatura da pelve aviária, termos como “terminal” (e.g., *Processus terminalis ilii* e *Processus*

terminalis ischii) para uma estrutura “distal” normalmente caudal, mas usa *Apex pubis* (p.76) para uma estrutura distal caudalizada em aves. Arcossáurios não-aviários e não-ornitiscuianos possuem o ápice do púbis diagonalmente posicionado, cranialmente ao acetábulo. A eventualidade de utilização de outros termos como “cranial”, “caudal”, “dorsal” e “ventral” possuem aplicação limitada, e a comparação topográfica entre morfologias díspares da pelve leva a uniformizar nomenclaturalmente estruturas que em um determinado táxon estejam conforme, mas em outros mostram-se anômalas. Desta forma, propõe-se os termos direcionais “adacetabular” (lat. *ad-*, aproximação) e “abacetabular” (lat. *ab-*, afastamento) para estruturas relativamente mais próximas e relativamente mais distantes do acetábulo, respectivamente, independentemente de estarem “cranializadas”, “caudalizadas”, “dorsalizadas” ou “ventralizadas”.

Por outro lado a cauda também merece considerações. Ao se defender a utilização de “cranial×caudal” em lugar de “anterior×posterior” (Baumel *et al.*, 1979b), passam a ser utilizados, para as estruturas cranianas, os termos direcionais “rostral×caudal” (Lucas & Komárek, 1979). É claro que o mesmo problema de termos direcionais também existe para a cauda, mas parece que a nomenclatura aviária não se debruçou sobre o assunto de maneira ostensiva. Lucas & Komárek (1979:6) utilizam “cranial×caudal”, e Baumel (1979a:66-7) tanto refere-se à “base” (*Basis pygostyli*) quanto ao “ápice” (*Apex pygostyli*) do pigóstilo (a sinosteosada e curta cauda aviária). Pouco adiante (p.94), refere-se às vértebras caudais terminais (“...*terminal caudal vertebræ*”).

A cauda em aves é relativamente pouco conspícua, mas este não é o caso nos demais tetrápodes. Assim, sugere-se o uso dos termos direcionais “cranial×terminal” para esta estrutura terminal, possacrál, da coluna vertebral.

2.2.4. Nomenclatura postural

Basicamente, existem dois tipos posturais em tetrápodes terrestres. Anfíbios e répteis basais já foram denominados como “esparramados” (“*sprawlers*”), com os estilópodes (braço/coxa) projetados lateralmente e formando um ângulo reto com o eixo longitudinal, os zeugópodes (antebraço/perna) na vertical e os autópodos (mão/pé) plantígrados. Aves e mamíferos são denominados como “totalmente eretos” ou “totalmente melhorados” (“*fully erect*”, “*fully improved*”), posicionando seus membros de forma ereta, ou seja, verticais na sustentação do corpo (veja propostas e discussões em Bakker, 1971, 1987; Brinkman, 1980, 1981a; Charig, 1972; Parrish, 1984, 1986a, 1986b, 1987; Peterson, 1984; Rewcastle, 1980, 1981, e Gatesy, 1991). Estas posturas são consequência de vários fatores em interação e representam estados conspícuos e diametralmente opostos dentro de um gradiente não-filogenético.

Como as denominações acima citadas são oriundas da língua inglesa e traduções originam, não raro, limitações semânticas, propõe-se termos oriundos do grego e/ou latim, para caracterizar a condição postural. O termo ORTÓGRADO (gr. *orthós*, reto; lat. *gradu*, passo) é proposto para táxons “totalmente eretos”, e o termo PLANÍGRADO (lat. *planus*, plano) para táxons com postura “esparramada” (figura 4).

Os atuais crocodílios foram considerados como podendo possuir uma postura intermediária (“*high walk*”) no que se refere ao ângulo de posicionamento do estilópodo (braço/coxa). Propõe-se, desta forma,

o termo MESÓGRADO (gr. *mésos*, meio). A locomoção de crocodílios merece maiores comentários. Estes animais possuem uma alternância de posturas, planígrada quando se locomovem lentamente, mesógrada na medida em que seja necessário uma locomoção mais rápida. Assim, sua mesogradia não é constante. Crocodílios podem ainda galopar (Cott, 1960; Zug, 1974; Webb & Gans, 1982) e existem registros de postura bípede (Tarsitano, 1983:255). Por outro lado, crocodílios são descendentes de formas crocodilotarsianas ortógradas, e sua mesogradia é, portanto, secundária, não representando um intermediário entre formas planígradas e ortógradas. Em realidade, não existem mesógrados primários atualmente.

Planigradia e ortogradia são conceitos abstraídos de extremos, e não representam condições homólogas, mas sim análogas, oriundas de interações de equivalentes morfologias com resultado final semelhante. Entretanto, a morfologia apendicular de estegocefálios basais mostra que a planigradia é plesiomórfica.

Se todas as posturas funcionam simultaneamente para os membros escapulares e pélvicos, os três tipos citados funcionam de maneira HOMÓGRADA (gr. *homós*, semelhante). Certos grupos triássicos parecem possuir posturas distintas nos dois conjuntos de membros. Dicinodôncios possuem uma disposição lateral e horizontal do úmero, enquanto que o fêmur está disposto quase verticalmente sob o corpo (Walter, 1986). Existem evidências de que arcossáurios triássicos possuíssem igual característica. Para esta postura, simultaneamente planígrada nos membros escapulares e meso- ou ortógrada nos pélvicos, propõe-se o termo HETERÓGRADO (gr. *héteros*, diferente).

2.2.5. Nomenclatura sistemática filogenética

Durante a leitura de vários artigos, observou-se a relativa falta de consenso no que se refere aos nomes formais de agrupamentos taxonômicos. Esta falta de consenso alcança o caos quando se comparam a representação dos nomes utilizados sob a filosofia cladista (numa classificação “vertical”) com a dos nomes utilizados gradisticamente (numa classificação “horizontal”). Visando uma uniformização, é utilizada uma nomenclatura cladista nominalista (*vide* Queiroz, 1994), baseando-se tanto no I.C.N.Z. (1999) e nas idéias de (Queiroz & Gauthier, 1990, 1992, 1994), como também em algumas propostas novas. Estas propostas necessitam de algumas discussões básicas de suporte nomenclatorial, visando uma uniformidade entre agrupamentos de táxons e nomes disponíveis para estes agrupamentos.

2.2.5.1. Considerações sobre filogenia e cladismo

Um cladograma é a representação gráfica da história evolutiva de um grupo formulado através de uma análise probabilística de caracteres polarizados (plesiomorfias e apomorfias), conseqüente da metodologia de análise desenvolvida por W. Hennig (Hennig, 1966; Wiley, 1981). Um cladograma pode também ser entendido como um mapa de distribuição destes caracteres nos organismos objetos da análise.

Os nomes, comumente utilizados na sistemática zoológica, foram propostos sob bases não-cladistas, muitos sendo pré-darwinianos. Inicialmente, estes nomes foram utilizados para organismos vivos, e, conforme o conhecimento foi-se ampliando, ajustes foram feitos. A descoberta de formas fósseis levou a maiores ajustes para incluí-los nas categorias então estabelecidas para as formas atuais. No que se refere aos tetrápodes, a tentativa de incluí-los nos grandes agrupamentos (“classes”) atuais (Amphibia, Reptilia, Aves e Mammalia) trouxe inconsistências. Os répteis passaram a ser um depósito de toda forma que não se encaixava perfeitamente no que se entendia como mamífero ou ave. Anfíbios passaram também a ser um depósito de tudo que se assumisse como muito primitivo para ser um réptil, mas que não podia ser assumido como sendo um peixe. Neste sentido, répteis passaram não só a incluir formas atuais, como tartarugas, lagartos, cobras e jacarés, mas também pterossáurios, dinossáurios, cinodôncios e dicinodôncios, dentre outros, passando a ser um grupo com uma abrangência morfológica muito extensa e de difícil diagnose, na exclusão de mamíferos e aves.

Na transposição de grupos já consagrados (e.g., répteis) para a filosofia cladista, não raro estes mostram uma natureza mista após uma análise filogenética. Tais inconsistências são denominadas de merofiletismos (Ashlock, 1971; Dubois, 1986). É melhor entendido ao assumir-se um esquema de classificação não-cladista, e compará-lo com os resultados filogenéticos obtidos após uma análise (figura 5). MEROFILETISMO é o estado de um grupo que não compreende todas as espécies de uma mesma linhagem, existindo dois casos (parafiletismo e polifiletismo): PARAFILETISMO é o **estado de um grupo que inclui somente parte dos descendentes de um ancestral comum mais recente**; POLIFILETISMO é o **estado de um grupo composto por elementos de ascendência distinta, tratadas à parte**. O estado ideal é denominado por HOLOFILETISMO¹⁰, ou seja, **o grupo que inclui o ancestral comum mais recente e todos os seus descendentes. Na medida em que nomes pré-cladísticos sejam redefinidos holofileticamente, o conteúdo merofilético destes torna-se supérfluo e de interesse puramente histórico** (cf. Queiroz & Gauthier, 1990:312).

Ao se trabalhar com a filosofia cladista, esforça-se em utilizar a nomenclatura já consagrada para os grandes grupos defendendo-se uma estabilidade nomenclatural. O problema reside então na transferência de conceito para adequação na definição de táxons filogenéticos (=clados). Um conceito útil é o de GRUPO-CORONAL (lat. *corona*, coroa) ou CLADO-CORONAL ou TÁXON-CORONAL (“*crown group*”, Jefferies, 1979:449; “*crown clade*”, Queiroz & Gauthier, 1992:468; “*crown taxon*” Sereno, 1999a:331). Um grupo-coronal é um **clado formado pelo ancestral comum mais recente de dois táxons com representação atual e todos os seus descendentes**. Formas fósseis não são objeto de estudo de neontólogos, e o universo de estudo dos paleontólogos compreende morfologias desconhecidas aos neontólogos, inclusive no reconhecimento de intermediários morfológicos, embora, operacionalmente, a biodiversidade seja mais restrita devido a fatores ligados à preservação. Neontólogos possuem, potencialmente, todas as informações possíveis de uma neoespécie (além das osteológicas, também características genotípicas, fenotípicas, bioquímicas, etológicas, etc.) e paleontólogos possuem, na

¹⁰ O termo HOLOFILETISMO foi proposto em substituição ao termo MONOFILETISMO (Ashlock, 1971; Dubois, 1986). O argumento utilizado é o de que grupos parafiléticos são também monofiléticos.

maioria da vezes, apenas informações osteológicas reduzidas. O conceito de espécie, entre ambos profissionais, pode, inclusive, diferir. Entretanto, a unificação e estabilização nomenclatural de táxons filogenéticos, não é apenas conveniente, sendo ainda útil para uma perfeita comunicação e complementação nas informações. **A utilização de uma nomenclatura, primariamente baseada em grupos-coronais, tem como principal objetivo a unificação do conceito neontológico e paleontológico para determinado grupo.**

A fim de facilitar a comunicação, deve-se denominar os agrupamentos resultantes. Estes agrupamentos (=clados) são holofiléticos por definição, e sua denominação visa um esquema de classificação que seja significativo e transforme a informação gráfica em informação escrita ou verbal. Pode-se assim, assumir, *a priori*, que as quatro “classes” de tetrápodes possam ser entendidas como grupos-coronais¹¹ (figura 1).

Em contrapartida ao grupo-coronal, define-se GRUPO-ESTEMÁTICO¹² ou CLADO-ESTEMÁTICO ou TÁXON -ESTEMÁTICO (gr. *stémma*, linhagem; gr. *-ikós*, relativo a) como os **clados formados pelo grupo-coronal e parte ou totalidade dos sucessivos táxons fósseis externos a ele** (“*stem clade*”, Queiroz & Gauthier, 1992:475; “*stem taxon*”, Sereno, 1999a:331) (figura 1). Quando o **grupo-estemático alcança o limite da linhagem de outro grupo-coronal** recebe o nome de GRUPO-TOTAL ou CLADO-TOTAL ou TÁXON-TOTAL (“*total group*”, Jefferies, 1979:449; “*total taxon*”, Sereno, 1999a:331). **Grupos-estemáticos são definidos por base-nodal, grupos-totais por base-estemática** (veja estes conceitos adiante, página 26).

O estudo dos tecodôncios traz à tona o problema de reconhecimento de três grupos com abrangências que variam de autor para autor. Os nomes “crocodílios” (Crocodylia) e “aves” (Aves), devem somente ser aplicados aos clados limitados aos táxons atuais (grupos-coronais). É claro que estes clados incluem, internamente, formas fósseis, mas excluem qualquer forma fóssil externa. O conceito é o mesmo tanto para neontólogos quanto para paleontólogos.

O mesmo conceito de grupo-coronal foi utilizado por Gauthier (1986) para o grupo que reúne crocodílios e aves (Archosauria), onde formas fósseis são previstas internamente, mas o nome não se estende para incluir formas fósseis dispostas externamente ao clado. Por outro lado, Thecodontia (Archosauria+*Protorosaurus*†) e Archosauriformes (Archosauria+*Proterosuchus*†), por exemplo, são grupos-estemáticos, pois reúnem táxons fósseis externos a um grupo-coronal (recente+fóssil†). Archosauomorpha e Lepidosauomorpha, por sua vez, são grupos-totais, definidos por base-estemática, e representam as duas linhagens primárias de saúrios. Qualquer forma fóssil entendida como representando o clado Sauria, forçosamente ou representa um arcossauomorfo ou um lepidossauomorfo.

Deve-se aqui distinguir o significado de um táxon fóssil do de um táxon extinto. Embora todo táxon fóssil esteja extinto, nem todos os táxons extintos são fósseis, embora de alguma forma possam

¹¹ O nome “Lissamphibia” tem sido utilizado para o grupo-coronal que reúne rãs, sapos, pererecas, salamandras e cecílias.

¹² Jefferies (1979:449) definiu grupo-estemático (“*stem group*”) de uma maneira distinta. Assumi como o agrupamento parafilético, subtraindo-se o grupo-coronal do grupo-total.

estar representados por exemplares fossilizados em maior ou menor grau. Nowak (1999) relata vários mamíferos que sobreviveram a tempos pós-pleistocênicos e que se tornaram extintos nos últimos 5.000 anos. Dentro deste contexto, assumo o conceito de grupo-coronal como compreendendo, além das formas viventes, formas recentemente extintas, grande parte provavelmente em decorrência da ocupação humana histórica, direta ou indiretamente. Assim sendo, assume-se como coronal qualquer táxon ainda vivo ou que viveu nos últimos 5.000 anos, mas que, atualmente, encontra-se extinto.

A relação dos táxons-coronais pode ser encontrada, direta ou indiretamente, em Duellman & Trueb (1985; lissanfíbios), Nowak (1999; mamíferos), Wermuth & Mertens (1961; quelônios, crocodílios e esfenodontes), Daugherty *et al.* (1990; esfenodontes), Estes *et al.* (1988; escamados), e Sibley & Monroe (1990, 1993; aves). É claro que novos táxons coronais são descritos a cada ano, necessitando de revisões periódicas.

Ao estudar-se um cladograma, deve-se atentar que as distâncias entre os nós são adimensionais. Embora possam ser definidas pela quantidade de características apomórficas (Ashlock, 1987), estas são, em verdade, apenas as detectadas pelo autor dentro de um universo praticamente infinito¹³. Indica-se Sereno (1990) para um aprofundamento no assunto. Muitas características podem ser utilizadas na análise filogenética, desde as morfológicas (as mais comuns), até outras oriundas de fonogramas, genótipos, etologia, icnologia, ecologia, bioquímica, etc. Ao se trabalhar com paleontologia, conclui-se que o universo de características à disposição é muito restrito, mesmo no que tange à morfologia. Assim, utilizar-se de características para dimensionar as distâncias entre os nós é falaciosa, pois elas não são sinônimo de uma suposta unidade morfométrica.

Determinada parte do cladograma, por vezes, pode estar melhor definida que outra, através do maior número de apomorfias. Pode-se mesmo supor que algumas regiões possam estar melhor “resolvidas” que outras. Por conseqüência, um mesmo cladograma pode ter diferentes “resoluções” dentro de um mesmo gráfico, seja por falhas no registro à disposição, seja por grupos confrontados que realmente são mais distantes morfologicamente. Porém, a real quantificação desta distância é impossível.

Em realidade, um cladograma é um modelo probabilístico. Um dos princípios da análise é a parcimônia. Conforme se insiram novos dados a um universo de estudo, pode-se chegar a conclusões distintas (*vide* Weishampel, 1996). Politomias devem ser entendidas como falta de resolução em um certo ponto, onde informações conflitantes existem.

Classificação e nomenclatura são conceitos distintos (Scott-Ram, 1990). **CLASSIFICAÇÃO é conseqüência da metodologia utilizada na análise e representa o padrão de diferenciação ocorrido em determinado grupo pelo tempo geológico.** No caso do cladismo, o clado (=táxon filogenético) é a unidade básica. **NOMENCLATURA é a forma de denominação, procurando-se representar esta classificação de uma maneira de fácil compreensão, armazenagem e utilização, sem ambigüidades e de maneira estável.** Esta representa fielmente os clados, onde cada nó pode receber um nome.

¹³ Esta afirmação não vale para análises filogenéticas moleculares. Indica-se Sibley & Ahlquist (1990) para um aprofundamento no assunto. Dados moleculares fósseis ainda possuem problemas na análise e interpretação (Smith & Littlewood, 1994; Kelman & Kelman, 1999).

2.2.5.2. Categorias linneanas, conceito de espécie e morfótipos

Não existem verdades, o que existe são hipóteses e estas devem, necessariamente, ser testadas e sustentadas a cada nova descoberta da ciência. A verdade real é desconhecida ao se lidar com o tempo geológico, disponível apenas ao se observar diretamente o passado. O que se possui à mão são indicações de processos desconhecidos que se tenta entender através de hipóteses. Hipóteses levam a construção de modelos, e estes devem funcionar e explicar os fenômenos. Quando um modelo passa a ser pouco eficiente, ele deve ser reavaliado, melhorado, ou simplesmente, descartado e trocado por outro mais explicativo e, principalmente, que melhore o poder de previsão.

A primeira verdade que aprendemos é o conceito de espécie. Este conceito está presente no capítulo primeiro de Gênesis:

¹¹E disse Deus: Produza a terra relva, ervas que dêem semente, e árvores frutíferas que, *segundo as suas espécies*, dêem fruto que tenha em si a sua semente, sobre a terra. [...] ¹²A terra, pois, produziu relva, ervas que davam semente *segundo as suas espécies*, e árvores que davam fruto que tinha em si a sua semente, *segundo as suas espécies*. [...] ²¹Criou, pois, Deus os monstros marinhos, e todos os seres viventes que se arrastavam, os quais as águas produziram abundantemente *segundo as suas espécies*; e toda ave que voa, *segundo a sua espécie*. [...] ²⁴E disse Deus: Produza a terra seres viventes *segundo as suas espécies*: animais domésticos, répteis, e animais selvagens *segundo as suas espécies*. E assim foi. ²⁵Deus, pois, fez os animais selvagens *segundo as suas espécies*, e os animais domésticos *segundo as suas espécies*, e todos os répteis da terra *segundo as suas espécies*. [...] ²⁶E disse Deus: Façamos o homem à nossa imagem, conforme a nossa semelhança; domine ele sobre os peixes do mar, sobre as aves do céu, sobre os animais domésticos, e sobre toda a terra, e sobre todo réptil que se arrasta sobre a terra.²⁷ Criou, pois, Deus o homem à sua imagem; à imagem de Deus o criou; homem e mulher os criou.”

Tal afirmação leva a se entender que as espécies são entidades naturais, criadas por ordem Divina. O homem seria a espécie magna, criada à imagem de Deus e com poder total sobre as demais espécies.

A imutabilidade da espécie foi refutada por Darwin (1859), e sua hipótese evolutiva possui elementos robustos o suficiente para, hoje em dia, ser questionada apenas por minorias pouco esclarecidas. Entretanto, o reconhecimento da espécie como uma entidade natural perdura até os dias de hoje. Com o conceito evolutivo, ela passaria a ser natural mas com poder de reprodução, *i.e.*, subdivisão e, por extensão, em gênese contínua pelo tempo geológico.

Em realidade, o conceito de espécie é um modelo utilizado para o entendimento de classes morfológicas cujos elementos se reconhecem mutuamente, na exclusão dos demais, sendo coroados através da reprodução, onde novos membros são formados. Elementos se reconhecem conforme suas características, e interação. No caso do homem, nos tempos atuais, este raciocínio pode ser estendido para o reconhecimento, e conseqüente denominação, de grupos étnicos.

A reprodução é um argumento muito utilizado para o reconhecimento de uma espécie. Quando não há cruzamento entre dois morfótipos distintos ou, por motivos quaisquer, este cruzamento resulta em um indivíduo híbrido estéril, reconhece-se diferentes espécies. Como os diferentes grupos étnicos produzem descendência fértil no intercruzamento, conclui-se que a população humana atual representa apenas uma espécie. Afirmação, inclusive, concordante com o texto extraído de Gênesis.

Após o reconhecimento da espécie, o segundo passo foi o agrupamento destas segundo uma hierarquia qualquer que fosse representativa de generalizações e inter-relações, com a proposição de

nomes representativos para agrupamentos de maior ordem. Para representar a ordem de grandeza embutida nestes nomes criou-se categorias. O Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (I.C.Z.N., 1999) estipulou que a décima edição da obra de Linnæus (1758) seria o ponto de partida no reconhecimento de nomes e aplicação a agrupamentos mais gerais.

De Linnæus (1758) para cá, e contaminados, inicialmente, com a imutabilidade da espécie, e ainda hoje, com a natureza divina desta, diversos autores trabalharam para fornecer um modelo em que se encaixam as diferentes morfologias conhecidas, com uma explicação satisfatória para a biodiversidade dos grupos atuais juntamente com os organismos preservados em rochas e denominados de fósseis. Sabe-se que o homem necessita fornecer nomes e definições, a fim de que a comunicação seja clara o suficiente.

Denominar e propor agrupamentos são coisas distintas, formuladas por critérios também distintos. Estes critérios variaram no tempo histórico em conformidade com diferentes filosofias e com o acúmulo de conhecimento. Esta questão vem existindo há muito tempo, desde antes de Linnæus (1758), embora sua obra tenha sido designada como marco inicial de qualquer discussão nomenclatural. Este autor utilizou um modelo não evolutivo (fenômeno desconhecido então) em que espécies eram agrupadas numa entidade mais abrangente – gênero – e estes em outras mais abrangentes ainda (ordem e classe).

Com o conhecimento de novas espécies, o sistema de Linnæus (1758) passou a não ser eficiente. Existiam poucas categorias para uma diversidade cada vez maior, e passou-se a utilizar também as categorias de tribo, família e filo. Maior diversidade forçou o uso de categorias intermediárias, e sufixos representativos de alguma hierarquia (e.g., super-, sub-, infra-).

Não é necessário explicar que logo a quantidade de categorias e sufixos ficaram por demais complexas e o modelo nomenclatural linneano passou a não funcionar direito. Por outro lado, o reconhecimento da evolução e biodiversificação vertical (temporal) e horizontal (geográfica) tornou a nomenclatura de tal forma complexa e subjetiva que ela simplesmente está em processo de reformulação.

Outro ponto a se questionar é a validade de uma categoria. O que representa um gênero? Inicialmente, e subjetivamente, separavam-se grupos de espécies utilizando esta categoria. Entretanto, diferentes autores possuíam uma visão distinta destes agrupamentos fenéticos. Em última análise, o reconhecimento de gênero significa separar duas espécies semelhantes em relação a uma terceira. Mas, existiria algo de natural em um gênero para reconhecê-lo como tal? Cope (1868) tentou responder a esta pergunta. Seu trabalho assume a vontade do Criador¹⁴ e a seleção natural darwiniana, e seu texto, hoje em dia, possui apenas interesse histórico. Sem poder responder objetivamente o que é um gênero, o que se diria das demais categorias (família, ordem, classe, etc.) construídas sobre agrupamentos de gêneros? Este modelo não funciona objetivamente e deve ser descartado. Qualquer táxon definido sobre bases subjetivas representa apenas uma abstração para agrupar espécies, e o uso de categorias hierárquicas apenas mostra a opinião de um determinado autor sobre a importância morfológica contida

¹⁴ "Our only answer and law [...] must be, the will of the Creator" (p.243); "...the resulting and now existing kingdoms and classes of animals and plants were conceived by the Creator according to a plan of his own, according to his pleasure" (p.269).

neste grupo, representativa de uma conclusão não necessariamente embasada em hipóteses evolutivas.

Resta o conceito de espécie. Em termos práticos, espécies são organismos com alguma constância fenotípica (e genotípica) que permite reconhecimento mútuo e interação (em termos etológicos e reprodutivos), *i.e.*, com compatibilidade interna (intra-específica) e incompatibilidade externa (interespecífica). A não-reprodução caracterizaria diferentes espécies. A ausência de interação/reprodução (e, por extensão, fertilização) é um argumento fraco. Como poderia ser observado algo que não ocorre? E não ocorre por alguma causa natural ou simplesmente pela presença inconveniente do observador? A interação parcial, que resulta em um híbrido estéril, possui comprovação virtualmente impraticável na natureza. Em cativeiro, outros fatores antropogênicos passam a atuar. Mas esta potencialidade de interação não seria melhor interpretada como proximidade filogenética, em que diferenças etológicas e morfológicas são suplantadas por fatores de excessão e as diferenças genéticas não são suficientemente fortes para um impedimento? A reprodução (o reconhecimento mútuo de seus membros) é um fenômeno presente na espécie ancestral antes da diferenciação morfológica em duas espécies filhas. Estas, no tempo geológico e isoladas geograficamente, por motivos quaisquer, divergiram o suficiente, impedindo ou dificultando a interação e reconhecimento entre seus membros quando ocupando o mesmo espaço. Conclui-se que a não-reprodução é impraticável de ser observada e a reprodução entre diferentes espécies apenas mostra uma proximidade de magnitude ignorada.

Complementando a iconoclastia: como detectar o reconhecimento mútuo entre os elementos de uma espécie, se a reprodução tem pouco significado na diferenciação e a não-reprodução é impraticável de ser detectada? Resta-nos o estudo da morfologia e da bioquímica. **Determinar agrupamentos de organismos reunidos através da presença de, pelo menos, uma característica morfológica e/ou bioquímica, comum a todos os elementos e ausente em todos os demais, é um argumento objetivo o suficiente para se propor uma identidade nomenclatural para este grupo. Esta identidade é representada pelo conceito de espécie.** A espécie é mutável no tempo geológico por seleção natural (anagênese), na medida em que o meio ambiente muda, podendo originar outras espécies quando a população ancestral é subdividida em duas (cladogênese), através de barreiras geográficas, que, quando separadas, divergem genética e morfológicamente, até a presença de uma característica presente em uma e ausente na outra, por vezes tornando-se incompatíveis reprodutivamente. Se esta incompatibilidade reprodutiva não ocorrer, representaria apenas a retenção de potencialidades encontradas na população (espécie) ancestral.

Ao trabalhar-se com espécies paleontológicas, o problema se resume em semelhança morfológica. O que se tem à mão são morfótipos, denominados através de uma nomenclatura binomial tradicionalmente utilizada para neoespécies. É fato que neoespécies podem ser diferenciáveis através de características outras que não as morfológicas (*e.g.*, etológicas, bioquímicas, etc.). Em termos paleontológicos, porém, as paleoespécies não fornecem praticamente outros dados que não a morfologia, e, assim mesmo, às vezes, de maneira bem restrita.

Ao se confrontar dois morfótipos semelhantes, as diferenças morfológicas entre ambos podem ser entendidas apenas como diferenciação sexual. A variação no tamanho pode ainda ser entendida

como variação ontogenética (alometria¹⁵). Por outro lado, a raridade no registro fóssil dificulta a preservação de intermediários morfológicos. A interpretação e proposição de um novo táxon devem ser feitas através da existência de apomorfias diferenciais. Ao se descobrir novos espécimens (eventualmente assumidos como co-específicos), pode-se detectar certa instabilidade nestas putativas apomorfias. Informações estratigráficas possuem papel fundamental no entendimento temporal das variações morfotípicas. O que se deseja salientar é que a caracterização de uma paleoespécie mostra uma série de dificuldades, e que formas conhecidas por poucos, ou apenas um exemplar, na maioria das vezes fragmentários e mal preservados, estarão sempre sujeitas a reinterpretações.

Um morfótipo fóssil pode ser considerado como um descendente, um ancestral de um outro ou um grupo-irmão sem descendência. Como qualquer metodologia atualmente é falha no descobrimento de ancestrais e descendentes diretos (Scott-Ram, 1990), assume-se que qualquer ancestral é hipotético. Sendo hipotético, qualquer forma fóssil é hipoteticamente assumida como estéril (*i.e.*, sem descendência) e sempre um táxon-irmão de uma outra. Porém, não é porque a metodologia é falha na descoberta de ancestrais que se deve aceitar que eles não existiram de fato.

Outra deficiência metodológica é a análise de dois morfótipos, assumidamente co-específicos e sincrônicos, em diferentes estágios ontogenéticos (alometria). Devido à presença de características ontogenéticas, variáveis ao longo da vida do animal, o exemplar juvenil (ou mais juvenil) pode mostrar plesiomorfias não encontradas (ou não detectadas) no exemplar adulto (ou menos juvenil). O reconhecimento da maturidade, inferência feita, a princípio, pelo tamanho, pode ainda ser detectada pela presença de ossos endocondrais com extremidades pouco definidas ou articulações frouxas (já que a cartilagem raramente se preserva), suturas cranianas com ossos não se encaixando perfeitamente, presença evidente de mais de um centro de ossificação em ossos que no suposto adulto são unos (demonstrando a fusão de dois ou mais elementos) além de diferentes proporções entre o crânio e as regiões da coluna. A comparação do padrão ontogenético em táxons atuais passa a ser importante como base de interpretação.

Estas dificuldades conferem uma margem de erro na análise, e formas teoricamente co-específicas¹⁶, mas em diferentes estágios ontogenéticos, podem estar posicionadas, num cladograma, em pontos distintos, eventualmente seqüenciais.

Mesmo com todos estes problemas, fósseis possuem propriedades únicas (Smith, 1994, *vide* Benton, 1995): (1) é a única evidência direta de ordenação e data na aquisição de caracteres e complexos de caracteres, (2) permitem reconhecer os eventuais estados dos caracteres que foram apagados pela evolução (*e.g.*, dentes em ancestrais de quelônios e aves, conhecidos apenas em formas fósseis, e (3) freqüentemente apresentam uma combinação de caracteres não encontrada em formas atuais.

¹⁵ Alometria é um conceito ontogenético, não devendo ser confundido com *heterocronia*, que é um conceito filogenético (*cf.* Long & McNamara, 1996; Klingenberg, 1998; McKinney, 1999). O termo *semaforonte* é utilizado para se denominar espécimens em semelhantes estágios ontogenéticos (Amorim, 1997).

¹⁶ Utiliza-se a seguinte definição de espécie, baseando-se na filosofia cladista: "espécie é um conjunto indivisível de organismos semelhantes, agrupados por pelo menos, uma autapomorfia estável em um determinado semaforonte".

Uma das conseqüências da análise filogenética é sua interrelação com o seqüenciamento estratigráfico (Norell & Novacek, 1992a, 1992b; Padian *et al.*, 1994) e a previsão da existência de novos táxons. Na medida em que um grupo-irmão seja mais antigo que o outro, pode-se inferir que o registro paleontológico é falho no que se refere ao mais novo. Desta forma, é previsível a descoberta de membros deste segundo grupo-irmão de idade comparável ao do primeiro. Chama-se esta falha no registro como linhagem-fantasma (“*ghost lineage*”) (Norell, 1993, 1996).

2.2.5.3. Considerações nomenclaturais

Ao se trabalhar com clados deve-se dissociar alguns conceitos básicos tais como definição, composição e diagnose. DEFINIÇÃO é o **conjunto mínimo de parâmetros necessários para fixar limites**. COMPOSIÇÃO é a **totalidade de táxons incluídos como conseqüência da definição**. A quantidade de táxons pode aumentar ou diminuir conforme novas descobertas e/ou novas interpretações. DIAGNOSE é a **caracterização morfológica geral do conjunto de táxons então incluídos dentro dos limites definidos, após a análise filogenética** (Queiroz, 1994).

A definição de um táxon filogenético (=clado) pode, *a priori*, ser formulada por 4 modos (Rowe, 1987; Queiroz & Gauthier, 1990, 1992, 1994; Padian, 1997e): (1) através dos **membros de um determinado agrupamento, ligados, supostamente, por uma ancestralidade comum** (por BASE-TÁXICA, “*taxon-based*”); (2) **através de apomorfia(s)** (por BASE-APOMÓRFICA, “*apomorphy-based*”) (figura 6a); (3) através da **ancestralidade comum mais recente entre, pelo menos, dois membros do clado** (por BASE-NODAL [lat. *nodu*, nó; lat. *-al*, relativo a], “*node-based*”) (figura 6d); e (4) através da **ancestralidade de um táxon, e toda a sua descendência, não compartilhada por outro táxon** ou, de modo distinto, **todas as formas mais próximas de um táxon do que de outro** (por BASE-ESTEMÁTICA [gr. *stémma*, linhagem; gr. *-ikós*; relativo a], “*stem-based*”) (figura 6e).

Como já citado, existe um problema na transferência de nomes pré-cladistas propostos para agrupamentos. Pode-se abordar o problema ou pela composição táxica do agrupamento (*i.e.*, entendê-lo através das unidades originalmente incluídas, tratando-o por base-táxica) ou por suas características apomórficas, sejam elas explícitas ou não na diagnose original (*i.e.*, entendê-lo por base-apomórfica).

A assunção de que todos os elementos originais de um agrupamento compartilham um ancestral comum levam, muitas vezes, à inclusão de outros relacionados, tratados originalmente em paralelo em outros agrupamentos. Conseqüentemente, este agrupamento, formado por base filosófica não-cladista, não raro, mostra-se merofilético. Esta posição, utilizando a composição como parâmetro de definição, pode tornar-se pouco prática. A definição de um clado por base-táxica (*i.e.*, por todos os elementos originalmente incluídos) não confere, necessariamente, bom entendimento na transferência cladista do conceito original.

Por outro lado, poder-se-ia investigar a diagnose do agrupamento, a fim de se inferir o conceito original. As diagnoses, na maioria das vezes, expressam apenas plesiomorfias e opiniões pessoais sobre o agrupamento proposto. Outra opção seria a utilização de apomorfias, explícitas ou implícitas originalmente. O conjunto destas potenciais apomorfias detectadas, úteis na transferência do conceito

originalmente proposto, trazem um outro problema.

Um morfótipo diferencia-se de outro através de características apomórficas, e é necessário apenas uma para tal. Assim, pode-se hipotetizar, em um universo completo de informações à disposição, um cladograma perfeito (figura 6a,b), onde cada clado diferencia-se de outro por apenas uma “unidade morfométrica hipotética”. Como as informações são incompletas, o que ocorre é que existe um acúmulo de apomorfias às expensas da falta de intermediários. Isto significa que ao se possuir um clado definido por 5 apomorfias, há, pelo menos, 4 intermediários desconhecidos, que podem, no decorrer do tempo, serem descobertos e identificados como tal. Conclui-se que aquelas 5 apomorfias, úteis na definição e denominação de um determinado clado, irão diluir-se com o acúmulo de conhecimento, por 5 cladogramas seqüenciais (pectinados).

A definição de um clado definido pelo conjunto de apomorfias, quando na presença de novos morfótipos, tende ao rompimento e ambigüidade. Qual clado seqüencial receberá o nome, já que foi assumido como definido pelo conjunto como um todo, de apomorfias? Poder-se-ia restringir este conjunto (o que não resolve problemas futuros) ou arbitrar uma só característica. Entretanto, como o modelo de análise é probabilístico, e não determinístico, a apomorfia arbitrada pode, eventualmente, ser entendida no futuro, como homoplásica (*i.e.*, pertencente, simultaneamente, a dois cladogramas distintos) (figura 6c).

Por outro lado, não raro encontram-se táxons possuidores de características reversivas (*i.e.*, dentro do modelo probabilístico, mostram a condição apomórfica final semelhante a condição plesiomórfica¹⁷) ou com estados muito derivados. Assim sendo, nem todos os membros de um clado, definido por apenas uma apomorfia, poderiam realmente mostrar a sua presença.

Conclui-se que a definição (e conseqüente denominação) de cladogramas por base-apomórfica, utilizando a diagnose como parâmetro, não confere estabilidade, e um membro deste poderia, mesmo, ser diagnosticado por uma característica que, aparentemente, não possui.

A opção por base-nodal leva à definição de um clado partindo-se da ancestralidade comum mais recente entre dois táxons de referência (=tipológicos), e compreende todos os descendentes deste ancestral comum. Neste procedimento, a inserção de novos táxons dá-se internamente (figura 6d), definindo grupos-coronais e grupos-estemáticos.

Por outro lado, a opção por base-estemática leva em consideração a ancestralidade de um táxon de referência, e toda a descendência desta, não compartilhada por um outro táxon de referência. Tal definição leva ao reconhecimento de uma linhagem, onde todos os membros, conhecidos e desconhecidos, possuem uma origem comum não compartilhada por este outro táxon. Neste procedimento, a inclusão de novos táxons dá-se tanto interna, como basalmente, até o limite da ancestralidade compartilhada pelo outro táxon de referência (figura 6e). A definição por base-estemática é útil na inclusão de novas formas fósseis externamente a um grupo-coronal, definindo grupos-estemáticos e grupos-totais.

Assim, dentre as 4 formas de definição de um clado enumeradas, apenas a definição por base-nodal e a por base-estemática conferem estabilidade dentro de um modelo de classificação

¹⁷ Este fenômeno é denominado como “pseudo-simplesiomorfia” (Wiley, 1981; Amorim, 1997).

probabilístico.

Deve-se atentar que a nomenclatura cladista visa denominar conjuntos cada vez mais excludentes, ou seja subconjuntos dentro de conjuntos. Categorias taxonômicas (e.g., ordem, família, etc.) não são suportadas filosoficamente, embora a nomenclatura binomial seja suportada pela sua utilidade. Assim, o primeiro nome de um binômio (o nome “genérico”) não deve ser aqui assumido como possuindo qualquer significado que não seja o da utilidade prática¹⁸.

Não existe a necessidade de denominação de todos os clados. Quer seja pela assunção de certa instabilidade no modelo ou simplesmente por não se admitir importância suficiente.

Um ponto que merece especial atenção é o reconhecimento nomenclatural de uma linhagem presente nos tempos atuais. Qualquer forma atual possui o mesmo tempo de evolução, iniciado no Proterozóico. Assim, **nenhuma forma atual pode ser assumida como mais ou menos evoluída**, quando muito pode apenas ser reconhecida como mais ou menos derivada na comparação com um táxon-irmão. No caso do táxon-irmão ser fóssil, esta derivação pode, eventualmente, ser avaliada perante o tempo geológico. A afirmação de que uma linhagem possui uma gênese mais antiga que outra, é um problema puramente nomenclatural. O uso de categorias taxonômicas lineanas amarradas a determinados nomes (e.g., o “gênero” *Homo*) induz a comparações temporais com outros nomes de igual hierarquia. Ao se abolir estas categorias, este tipo de comparação perde o sentido.

2.2.5.4. Proposta de uma notação padrão para definições de clados

Ao se trabalhar com sistemática filogenética, existe um esforço para se utilizar nomes já consagrados para os principais grupos, defendendo uma estabilidade de nomenclatural. O problema reside então na transferência de conceito do nome, formulado originalmente sob uma filosofia não-cladista, para adaptação na definição de táxons filogenéticos (=clados). O problema pode ser abordado, a princípio, de dois modos: (1) tratá-lo como um clado definido por base-táxica, compreendendo os táxons originalmente incluídos e assumindo estes descendentes de um ancestral comum não compartilhado por outro grupo tratado em paralelo, ou (2) tratá-lo como um clado definido por base-apomórfica, utilizando apomorfias compartilhadas pelos táxons originalmente incluídos.

O conjunto de táxons originais, unida por um ancestral comum hipotético mais recente, inclui, como consequência, todos os descendentes deste ancestral e, freqüentemente, alguns destes são tratados em paralelo em outros agrupamentos. Conseqüentemente, este agrupamento, proposto sob uma filosofia não-cladista, passa a ser merofilético.

O uso de apomorfias, explícitas ou implícitas originalmente, também é problemático. A conjunto destas tende a se dissociar em clados seqüenciais, e freqüentemente táxons originalmente tratados em paralelo também passam a ser incluídos. A restrição deliberada a uma apomorfia traz o problema de homoplasia, e o resultado também é o merofiletismo.

O uso do ancestral mais recente comum na definição de clados por base-nodal e por

¹⁸ Esta utilidade está bastante enraizada no nosso mundo. Basicamente, utiliza-se um prenome (nome específico) e um sobrenome (nome genérico) na denominação de indivíduos.

base-estemática (Rowe, 1987; Queiroz & Gauthier, 1990, 1992, 1994) recebeu grande aceitação com respeito a estabilidade (e.g., Braga & Rieppel, 1997; Laurin, 1991; Laurin & Reisz, 1995; Currie & Padian, 1997a; Padian *et al.*, 1999; Sereno, 1997, 1998, 1999a, 1999c). Porém, a transferência de nomes não-cladistas para propósitos cladistas (*i.e.*, definição e composição), é uma questão subjetiva.

Não é incomum ver os mesmos nomes, com composições virtualmente idênticas, definido de modos diferentes e por distintos táxons. Um exemplo é Archosauromorpha, proposto por Huene (1946) sob um modo não-cladista. Archosauromorpha foi transferido para esta filosofia por Benton (1983b). Embora tenha se referido como formando uma linhagem (“*lineage*”), ele não usou definições por base-nodal ou base-estemática porque, naquele momento, esta proposta ainda não tinha sido formulada. Posteriormente, Gauthier *et al.* (1988b) definiram Archosauromorpha por base-estemática¹⁹. Este mesmo nome foi depois utilizado por Laurin (1991)²⁰ e por Braga & Rieppel (1997)²¹, que o definiram por base-nodal, de composição semelhante a de Benton (1983b), mas utilizando diferentes táxons de referência.

Definição e composição de táxons são conceitos distintos. DEFINIÇÃO é uma forma abreviada de limitar um táxon por um número mínimo de parâmetros; COMPOSIÇÃO são os táxons incluídos como consequência da definição, e estes podem crescer em número quando novos achados são incluídos.

Acredita-se que alguns princípios são necessários para a transferência de nomes, e o uso destes, sob a filosofia cladista. Um destes refere-se à tipologia, o outro, prioridade na publicação. Aceitando a falta de senso no uso de categorias linneanas (Queiroz & Gauthier, 1992:458), existem alguns princípios úteis no Código (I.C.Z.N., 1999).

2.2.5.4.1. Tipologia

O Código assume o “Princípio de tipificação” (art. 61). A tipologia (art. 61.1.2) de nomes do grupo-família está baseada em um gênero nominativo (“gênero-tipo”, art. 36.1), a tipologia de nomes do grupo-gênero está baseada numa espécie nominativa definida objetivamente pelo seu tipo (“espécie-tipo”, art. 42.3), e a tipologia dos nomes do grupo-espécie está baseada em espécimen(s) selecionado(s), denominados como tipo(s) (“holótipo”, “lectótipo”, “neótipo” ou “sintipos”, arts. 45.3, 72.1). Tal raciocínio implica que a tipologia de um nome para um táxon de ordem maior que a da espécie (e.g., nomes do grupo-família) deve estar baseada em um espécimen selecionado objetivamente para tal. Tal raciocínio pode ser também estendido aos nomes do grupo-classe (*cf.* Dubois, 1984).

Quando um clado está definido por base-nodal ou por base-estemática, os táxons utilizados nestas definições podem ser entendidos como tipológicos (*i.e.*, táxons de referência). O fraseamento utilizados nas definições nodais e estemáticas utilizam três parâmetros tipológicos, aqui definidos como:

¹⁹ “*Archosauromorpha* [...] for archosaurs and all other saurians that are closer to archosaurs (s.s.) than they are to lepidosaurs (s.s.)” (Gauthier *et al.*, 1988b:182).

²⁰ “*The most recent common ancestor of Prolacerta, Trilophosaurus, Hyperodapedon and archosaurs and all its descendants*” (Laurin, 1991:90).

²¹ “*The most recent common ancestor [of] Prolacertiformes, Archisauriformes [sic], Rhynchosauria, Trilophosaurus, and all their descendants*” (Braga & Rieppel, 1997:394).

TIPOLOGIA PRIMÁRIA (“prótipo”, *lat. pro*, a favor de): é o tipo nominal, no sentido utilizado pelo Código (art. 61), seguindo suas regras (*e.g.*, inclusão original, prioridade em publicação, etc.) e sendo, eventualmente, o epônimo.

TIPOLOGIA SECUNDÁRIA (“metátipo”, *lat. meta*, limite): é o táxon que delimita, por inclusão, a definição de um clado por base-nodal. A seguinte notação é proposta como equivalente para “o clado A é formado pelo ancestral imediato comum entre B e C, e todos os seus descendentes”: $A=B+C$. No caso de falta de resolução (politomia), ou instabilidade devido a conflito de dados ou diferentes análises, mais de um táxon pode ser incluído, esperando um refinamento futuro: $A=B+(C,D,E,\dots,Z)$. Esta notação é útil na definição de um clado holofilético politípico, após a delimitação do prótipo e com relações internas indeterminadas.

TIPOLOGIA TERCIÁRIA (“contrátipo”, *lat. contra*, em oposição a): é o taxon que delimita, por exclusão, a definição de um clado por base-estemática. Ao se lidar com transferência de nomes não-cladistas, o contrátipo poderia ser achado incluído em um grupo tratado em paralelo. A determinação do contrátipo exclui a ancestralidade comum compartilhada com a linhagem que é o objeto de denominação. A notação seguinte é proposta como equivalente para “o clado A é composto por todos os táxons mais próximos de B do que de C” ou “A é composto pela ancestralidade de B, e todos seus descendentes, não compartilhando nenhuma ancestralidade com C”: $A=B\bar{C}$. No caso de instabilidade ou conflito de dados ou análises diferentes, pode ser incluído mais de um táxon, esperando um refinamento futuro: $A=B\bar{(C,D,E,\dots,Z)}$.

Assumindo estas três tipologias, todo nome de clado possui, necessariamente, um prótipo e um metátipo/contrátipo. Designações subseqüentes de gêneros-tipo, como a de Dubois (1984) e Bour & Dubois (1984), são úteis como prótipos, respeitando-se os elementos originalmente propostos. Propõe-se ainda somente utilizar nomes de gêneros em definições por base-nodal e base-estemática, porque as regras tipológicas do Código são simples e de amplo conhecimento.

Ao se utilizar as notações propostas, toda definição passa a ser padronizada (*cf.* Bryant, 1996). Evita-se, também, o uso de nomes informais ou nomes previamente indefinidos. Esforços devem ser feitos para um refinamento, na medida em que novas informações estejam disponíveis. Não existem problemas se um nome tornar-se um sinônimo júnior (objetivo ou operacional) ou um nome mais inclusivo ou mais exclusivo. O uso de “definições-curinga”, onde a amplitude é tal que passa a ser confundida com composição, deve ser desencorajado.

O uso de nomes sem tipologia definida só adia o problema. No caso da existência de epônimos, a tipologia primária está implícita (em analogia ao art. 11.7.1.1). Entretanto, deve se ter cuidado com falsos-epônimos (*e.g.*, *Archosauria* Cope, 1869b, e *Archosaurus* Tatarinov, 1960; *Dinosauria* Owen, 1842b, e *Dinosaurus* Rüttimeyer, 1856; *Parasuchia* Huxley, 1875, e *Parasuchus* Lydekker, 1885; *Chelonii* Brongniart, 1800, e *Chelonia* Sonnini & Latreille, 1801).

Ao se transferir um nome não-cladista, politípico e de epônimo desconhecido ou originalmente não incluído, devem ser procurados os elementos originalmente incluídos para achar o mais conveniente em termos de estabilidade nomenclatural. Eu denomino este processo como “restrição tipológica”, sendo

um procedimento semelhante ao de designação de lectótipo (art. 74) ou de restrição de série-tipo mixta (em analogia aos arts. 73.1.5, 73.3.2). Os elementos incompatíveis com o sentido tradicionalmente utilizado são descartados e a definição, proposta sobre tipologias, é um processo semelhante a uma designação tipológica subsequente para um nome do grupo-gênero (art. 69.1).

Assim, é conveniente o uso de nomes pré-cladistas, defendendo-se a estabilidade nomenclatural, desde que estes sejam redefinidos cladisticamente (por base nodal ou estemática), tomando-se, como referência preferencial, parte ou totalidade de seus componentes originais. A composição do nome passa a ser consequência do conhecimento da biodiversidade incluída dentro dos limites do clado, e a diagnose passa a ser a caracterização morfológica geral própria (apomorfias) deste clado, consequência de uma análise.

2.2.5.4.2. Nomes do grupo-família

O uso destes nomes, buscando estabilidade nomenclatural, é problemático. O Código (art. 29.2) enuncia certos sufixos e, quando incorretamente utilizado, sua correção (arts. 11.7.1.3, 11.7.2). Além disto, categorias coordenadas exigem diferentes sufixos mas mesma autoria (art. 34.1).

Estas regras criam parônimos de composição variável, embora sempre contendo o prótipo. Pode-se propor a transgressão destas regras. A ortografia original (exceto erros gramaticais ou nomes não-latinizados; cf. art. 11.7.2) poderia ser usada. O “Princípio da Coordenação” (art. 36.1) é simplesmente rejeitado porque categorias não possuem qualquer significado. Porém, uma certa hierarquia pode ser assumida nos sufixos (art. 29.2; vide Bour & Dubois, 1984; Bryant, 1996) na proposição e/ou utilização de nomes suportados por uma análise filogenética.

2.2.5.4.3. Nomes com incongruência semântica

Esforços devem ser feitos para se evitar o uso de nomes incongruentes com os táxons subordinados. O Código (recomendação 25C²²) sugere responsabilidade na propriedade da semântica de novos nomes, embora não veja problemas em nomes baseados em erros de distribuição ou caracterização (art. 18) (*i.e.*, análises espaço-temporal e morfológica).

Um exemplo de semântica questionável é o nome *Paracrocodylomorpha*, proposto por Parrish (1993:302), que o definiu como “*the last common ancestor of Poposauridae and Crocodylomorpha and all of its descendants*”, desta forma, incluindo *Crocodylus* interiormente. *Paracrocodylomorpha* significa “em paralelo a formas semelhantes a *Crocodylus*”. Não se pode incluir *Crocodylus* paralelo a si mesmo. *Paraves*, proposto por Sereno (1997, 1998, 1999b, 1999c; veja sua discussão na página 64) possui o mesmo problema. Outro exemplo é *Pseudosuchia* Zittel (1887-90), transferido por Gauthier & Padian (1985) por base-estemática, para denominar a linhagem crocodiliana (*i.e.*, incluindo crocodílios).

²² “**Responsibility of authors forming new names.** Authors should exercise reasonable care and consideration in forming new names to ensure that they are chosen with their subsequent users in mind and that, as far as possible, they are appropriate, compact, euphonious, memorable, and do not cause offence.”

Pseudosuchia quer dizer “falsos crocodilos”, e um verdadeiro crocodilo não pode também ser um falso crocodilo.

Porque a sistemática filogenética reivindica ser objetiva na construção de hipóteses evolutivas e falseamentos, deve existir uma coerência ideal entre o significado dos nomes e o conteúdo do clado denominado. Paracrocodylomorpha e Paraves seriam bons nomes se usados para grupos-irmãos de Crocodylomorpha e Aves, respectivamente. Sugere-se, assim, que o eventual uso de nomes semanticamente inapropriados (no que se refere aos táxons subordinados) seja desencorajado.

2.2.5.4.4. Coordenação tipológica entre nomes

Alguns nomes foram propostos utilizando uma matriz nominal já oficialmente proposta, precedido por um afixo (prefixo ou sufixo).

Um exemplo a ser discutido na próxima seção é Ornithopoda. Propostas, partindo deste nome, utilizam o prefixo *eu-* (Euornithopoda) e *neo-* (Neornithopoda), trazendo uma restrição embutida do agrupamento entendido como Ornithopoda. Euornithopoda significa “os verdadeiros ornitópodes” e Neornithopoda, “os novos ornitópodes”. Assumindo um agrupamento de táxons assumidamente representativo do que se pode entender como ornitópodes (através de um argumento qualquer), os “verdadeiros ornitópodes” representam parte destes, mostrando alguma qualidade discriminatória na comparação com os demais. Os “novos ornitópodes”, da mesma forma, trazem embutidos uma qualificação temporal em relação aos membros mais antigos, presumivelmente mais plesiomórficos. Outros nomes, discutidos a seguir, podem ainda ser exemplificados (e.g., Suchia×Metasuchia, Ornithischia×Neornithischia, Saurischia×Eusaurischia, etc.).

A fim de que nomes com tal coordenação semântica, continuem coordenados tipologicamente, é importante que o prótipo seja sempre o mesmo (em analogia ao art. 36.1).

Entretanto, outros prefixos representam **alternativa à** (e.g., *eo-*, *pro-*), ou mesmo **independência da** (e.g., *para-*, *pseudo-*), matriz nominal e, como supracitado, seriam bons nomes (no que se refere a semântica) para grupos-irmãos.

Por outro lado, o sufixos previstos pelo código (art. 29.2, *-oidea*, *-idae*, *-inae*, *-ini* e *-ina*) trazem embutidos uma expansão do sentido, baseando-se no gênero-tipo. Bryant (1996:187) propôs que o uso do sufixo *-morpha* seja referido à nomeação de clados definidos por base estemática, e *-iformes* para a nomeação de clados definidos por base-nodal. Tais sufixos também trazem embutidos uma expansão de conceito. Obviamente, esta proposta não é prevista pelo código, mas atentou-se, no presente texto, segui-la, respeitando os nomes já propostos na literatura.

2.2.5.4.5. Comentários sobre alguns nomes reptilianos

Procedeu-se uma investigação nomenclatural sobre alguns nomes reptilianos, visando tanto a utilização prática da notação proposta como também para o esclarecimento de propriedade cladística na utilização destes, utilizando os conceitos de clado coronal e de clado estemático, e de definições por

base-estemática e por base-nodal, como definidos por Queiroz & Gauthier (1992), assim como o conceito de “trinca nodo-estemática” (*node-stem triplet*), como definido por Sereno (1997, 1998, 1999a), utilizando a notação aqui proposta.

Um dos objetivos foi a padronização nomenclatural entre a neontologia e paleontologia e, caso exista a necessidade, foram propostas definições²³ apropriadas e novos nomes (*cf.* art. 24.2, “Princípio do primeiro revisor”). Os nomes, no decorrer do texto, que forem definidos sem consulta à obra príncipe (*i.e.*, apenas utilizando referências indiretas) devem ser assumidos como operacionais e são indicados com um “*” antes da definição (*e.g.*, Stegocephali=**Eryops*↯*Panderichthys*). Muitas das definições por base-nodal ou por base-estemática encontradas na literatura não incluem o epônimo ou o excluem deliberadamente. Um exemplo é Anthrachosauria. Gauthier *et al.* (1988a) utilizam este nome para a linhagem tetrapodiana pró-amniota (figura 1), definindo-o por base-estemática, sem menção, e com exclusão, de *Anthracosaurus* do clado denominado. *Anthracosaurus*, portanto, não é um antracossáurio, em discrepância a Säve-Sörderbergh (1934), autor de Anthrachosauria. Propõe-se aqui o uso de Amniotomorpha (novo nome) para o mesmo clado, assim definido: Amniotomorpha=*Homo*↯*Rana*.

Alguns nomes têm sido tratados em português, não pelo aportuguesamento fonético do nome latino, mas por uma tradução. Dentro deste raciocínio, “Reptilia” (um nome formal latino) é referenciado como “Répteis”. Entretanto, este tipo de transferência traz problemas. “Répteis” é um vernáculo em português que possui uma qualidade embutida (o ato de reptar, rastejar) e que faz parte do senso comum das pessoas, que reconhecem como répteis as “tartarugas”, as “cobras”, os “lagartos” e os “jacarés”. Entretanto, aves representam o grupo-irmão dos crocodílios (figura 1). Ao se incluir crocodílios dentro de “répteis”, e sendo as aves seu grupo-irmão, estas também devem ser consideradas “répteis”. Tal procedimento não só foge, como agride, o senso-comum.

Neste trabalho utilizar-se-á o vernáculo “reptílio”, sendo um simples aportuguesamento fonético de “Reptilia”. Desta forma uma ave é um “reptílio” embora nunca tenha sido um “réptil”. Tal proposta também será estendida a outros nomes, onde “mamálíos” (aportuguesamento de Mammalia) serão referenciados no lugar de “mamíferos”; “marsupiálíos”, no lugar de “marsupiais”; “placentálíos” no lugar de “placentados”, e assim por diante, que serão utilizados em capítulos posteriores.

As relações filogenéticas entre os vários gêneros nominativos aqui citados encontra-se na figura 7, que deve ser assumido como um mapa nomenclatural cladístico. Primeiramente tratar-se-á de nomes referentes aos reptílios basais (quelônios e lepidossáurios), posteriormente nomes referentes aos arcossauromorfos não-arcossáurios e crurotársios, avemetatarsálíos ornitisquianos, paquipodossaurianos, teropodianos e aviários. Para o uso de *Megalosaurus* e *Vultur*, consulte Dinosauria e Aves; para *Crocodylus* consulte Archosauria e Crocodylia.

REPTILIA

Linnæus (1758) utilizou (*cf.* art. 3) ambos os vernáculos “Reptiles” (p.196) e “Reptilia” (p.197, cabeçalho), incluindo *Testudo*, *Draco*, *Lacerta* e *Rana*. Gauthier *et al.* (1988b:181) definiram Reptilia

²³ Infelizmente, não se pôde investigar todos os nomes aqui utilizados, quer por falta de tempo, quer por fugir do objetivo uma pesquisa nomenclatural extensa, ou simplesmente porque as obras príncipes não estarem à disposição para consultas.

como “*restricted to the most recent common ancestor of turtles and saurians, and all its descendants*”, e na sua hipótese filogenética este nome inclui arcossáurios (desta forma, uma ave é um réptilio). Refina-se esta definição como: Reptilia=*Testudo*+*Lacerta*. Por outro lado, Braga & Rieppel (1997) concluíram pelo holofiletismo somente entre quelônios e lepidossáurios. Utilizando a tipologia proposta, e aceitando-se esta última hipótese filogenética, arcossáurios não seriam réptilios.

Reptilia forma uma trinca nodo-estemática com Testudomorpha e Sauromorpha.

TESTUDINES × CHELONII × CHELONIA

Bour & Dubois (1984) foram claros ao observar que “Testudines” de Linnæus (1758:198) representa, em verdade, a flexão do gênero nominativo *Testudo* (cf. art. 11.7.1.2). Mas alguns autores não aceitaram este argumento (e.g., Gauthier *et al.*, 1988c:66; Lee, 1995:487; Laurin & Reisz, 1995:199; Braga & Rieppel, 1997:320).

Testudines foi proposto por Batsch (1788:437, *fide* Bour & Dubois, 1984). Bour & Dubois (1984) notam que seria o nome válido para o grupo-família – Testudinidae – quando corrigido o sufixo (cf. art. 11.7.3).

Gauthier *et al.* (1988c:66) definiram Testudines como “*extant Chelonia (= the least inclusive taxon encompassing the most recent ancestor of extant pleurodires and cryptodires), and all other extinct taxa that are closer to chelonians than they are to captorhinids*”. Esta definição usa “*captorhinids*” (logo, implicitamente, *Captorhinus*) e “*Chelonia*”, baseando-se em “*pleurodires*” e “*cryptodires*”, mas sem definição para estes últimos.

Usando a notação presente, designação tipológica subsequente de Bour & Dubois (1984), transgressão das regras de uso errôneo de sufixos para nomes do grupo-família e suas correções, refina-se esta definição como: Testudines=*Testudo*-*Captorhinus*.

O nome mais antigo para o clado coronal comportando as tartarugas, cágados e jabutis é Chelonii Brongniart, 1800:81 (traduzido para o latim por Latreille, 1800:xi, *fide* Bour & Dubois, 1984; cf. art. 11.7.2), e a definição, usando a notação proposta e a designação tipológica subsequente de Bour & Dubois (1984), é: Chelonii=*Testudo*+*Pelomedusa*.

Chelonia Macartney (1802:tab.3, *fide* Hunt, 1958; Kuhn, 1967; *et* Bour & Dubois, 1984), é outro nome problemático, usado por Gauthier *et al.* (1988c) e Lee (1995, 1997), sendo um homônimo do gênero nominativo *Chelonia* Sonnini & Latreille, 1801.

Usando a supracitada definição de Gauthier *et al.* (1988c:66), refina-se Chelonia como: Chelonia=*Testudo*+*Pelomedusa*, que se torna um sinônimo objetivo júnior de Chelonii.

TESTUDINES, TESTUDINOMORPHA, CHELONIMORPHA & TESTUDOMORPHA (nomina nova)

Testudines já foi anteriormente comentado, e a definição de Gauthier *et al.* (1988c:66) refinada (Testudines=*Testudo*-*Captorhinus*).

Testudinomorpha foi proposto por Laurin & Reiz (1995:197) e representa um clado mais inclusivo a Chelonii (“*the last common ancestor of Procolophonidae and testudines, and all its descendants*”), aqui refinado como: Testudinomorpha=*Testudo*+*Procolophon*.

Propõe-se Chelonimorpha (*nomen novum*), para a linhagem que culmina em Chelonii, na exclusão de *Nothosaurus*, *Pareiasaurus* e *Procolophon*, definido em concordância às análises de resultados contraditórios de Lee (1995, 1997), Laurin & Reisz (1995) e Braga & Rieppel (1997): Chelonimorpha= $\text{Testudo} \neg (\text{Nothosaurus}, \text{Pareiasaurus}, \text{Procolophon})$.

Propõe-se ainda Testudomorpha (*nomen novum*), para o clado-total, irmão de Sauromorpha, formando uma trinca nodo-estemática com Reptilia: Testudomorpha= $\text{Testudo} \neg \text{Lacerta}$. Testudines e Testudomorpha são sinônimos operacionais na presente hipótese filogenética utilizada (figura 7). Por outro lado, na hipótese filogenética de Gauthier *et al.* (1988a, 1988b), *Captorhinus* está inserido na linhagem pró-queloniana (logo sendo também um testudomorfo), mas aqui *Captorhinus* é um sauromorfo. A presente proposição visa a denominação de clados-totais através de gêneros nominativos coronais, o que implica em estabilidade nomenclatural.

PLEURODIRA & CRYPTODIRA, PLEURODIROMORPHA & CRYPTODIROMORPHA

Lee (1997:487) discute a natureza coronal de Pleurodira e Cryptodira, ambos propostos por Cope (1868:119). Estes possuem prótipos designados subseqüentemente por Bour & Dubois (1984). Em conformidade com a análise de Gaffney & Meylan (1988) e Gaffney *et al.* (1991), tais nomes são definidos como: Pleurodira= $\text{Pelomedusa} + \text{Chelus}$ e Cryptodira= $\text{Testudo} + \text{Chelydra}$.

Lee (1997:487) propôs Cryptodiromorpha (*“extant cryptodires and all fossil taxa more closely related to these than to extant pleurodires”*) e Pleurodiromorpha (*“extant pleurodires and all fossil taxa more closely related to these than to extant cryptodires”*), definindo-os estematicamente. Aceitando-se a coordenação com Cryptodira e Pleurodira, respectivamente, estes nomes são aqui definidos formalmente como: Pleurodiromorpha= $\text{Pelomedusa} \neg \text{Testudo}$ e Cryptodiromorpha= $\text{Testudo} \neg \text{Pelomedusa}$. Pleurodiromorpha e Cryptodiromorpha formam uma trinca nodo-estemática com Chelonii.

DIAPSIDA & NEODIAPSIDA

Diapsida foi proposto por Osborn (1903a:276) incluindo Rhyncocephalia, Dinosauria, Ichthyosauria, Phytosauria, Pterosauria, Squamata e Crocodilia. Gauthier *et al.* (1988a:143) o definiram nodalmente como *“extant saurians and extinct araeoscelidians, which are more closely related to one another than either is to Paleothyris”*. Laurin (1991:83) foi mais claro em sua definição nodal, utilizando três tipologias (*“the most recent common ancestor of araeoscelidians, lepidosaurs, and archosaurs and all its descendants”*), sendo que, posteriormente (Laurin & Reiz, 1995:203), mudou, parcialmente, os táxons de referência (*“the last common ancestor of araeoscelidians and younginiforms, and all its descendants”*). Braga & Rieppel (1997:310) também utilizaram uma definição nodal, também mudando, parcialmente, os táxons de referência (*“the most recent common ancestor of Araeoscelidia, Claudiosaurus, Younginiformes, and Sauria and all their descendants”*). Aceitando a definição nodal mais antiga de Gauthier *et al.* (1988a), refina-se: Diapsida= $\text{Lacerta} + \text{Araeoscelis}$.

Neodiapsida foi proposto por Benton (1985:112) por base-táxica, observando que seria composto por *“all diapsid reptiles except for Petrolacosaurus and a few other groups”*. Laurin (1991:85) posteriormente o definiu nodalmente como *“the most recent common ancestor of younginiforms and living*

diapsids, and all its descendants". Braga & Rieppel (1997:313) frasearam esta definição de um modo um pouco diferente (*"the most recent common ancestor of Younginiformes and Sauria and all their descendants"*). Aceitando a definição de Laurin (1991), refina-se: Neodiapsida=*Lacerta+Youngina*.

SAURIA, SAUROMORPHA × ROMERIIDA

Sauria foi proposto por Macartney (1802:tab.3, *fide* Kuhn, 1967, *et* Gauthier *et al.*, 1988a) e foi definido por Gauthier *et al.* (1988a:143) como *"the most recent common ancestor of extant crocodilians, birds, squamates, and Sphenodon, and all its descendants"*, sendo aqui refinado como Sauria=*Lacerta+Crocodylus* (*cf.* Gauthier *et al.*, 1988c:66). Sauria forma uma trinca nodo-estemática com Archosauromorpha e Lepidosauromorpha.

Sauromorpha foi proposto por Seeley (1891:520) em um diagrama gradístico onde era composto por Anomodontia, Nothosauria, Chelonia, Saurpterygia, Protosauria e Rhynchocephalia, agrupados em um pentagrama onde Sauromorpha daria origem a cinco grupos: Amphibia, Mammalia, Cordylomorpha (Labyrinthodontia e Ichthyosauria), Ornithomorpha (Ornithosauria, Crocodilia, Saurischia, Aristosuchia, Ornithischia e Aves) e Herpetomorpha (Lacertilia, Homoeosauria, Pythonomorpha, Dolichosauria, Chameleonoidea e Ophidia). Por base táxica, Sauromorpha possuiria o mesmo sentido de Tetrapoda.

Procurando-se chegar a um consenso coordenativo com Sauria, restringe-se Sauromorpha à linhagem que dá origem a Sauria, e propõe-se a seguinte definição estemática: Sauromorpha=*Lacerta*−*Testudo* (*cf.* art. 24.2).

Gauthier *et al.* (1988a:142) propuseram Romeriida definido como *"extant saurians, and all other taxa that are more related to them than they are to anapsids"*. Laurin & Reiz (1995:202) utilizaram uma definição nodal (*"the last common ancestor of Paleothyris and diapsids, and all its descendants"*) que Braga & Rieppel (1997:310) frasearam de maneira um pouco distinta (*"the last common ancestor of Paleothyris and Diapsida and all their descendants"*).

A utilização da definição estemática de Gauthier *et al.* (1988a) implica numa sinonímia com o sentido aqui proposto para Sauromorpha. Assim sendo, recorre-se à definição nodal de Laurin & Reiz (1995), aqui refinada: Romeriida=*Lacerta+Paleothyris*.

Sauromorpha forma uma trinca nodo-estemática com Reptilia e Testudomorpha.

LEPIDOSAURIA & LEPIDOSAUROMORPHA

Lepidosauria foi proposto por Hæckel (1866:136), compreendendo duas "ordens": Lacertilia e Ophidia. Gauthier *et al.* (1988c:34) justificam também a inclusão de *Sphenodon*, definindo este nome como *"the most recent common ancestor of Sphenodon and squamates and all of its descendants"*. Utilizando a presente notação, refina-se: Lepidosauria=*Lacerta+Sphenodon*.

Lepidosauromorpha foi proposto por Benton (1983:695) como denominação de uma linhagem (*"lineage"*) divergente dos arcossauromorfos, e compreendendo Younginiformes e Lepidosauria. Gauthier *et al.* (1988c:27) a definiram como *"Sphenodon and squamates and all saurians sharing a more recent common ancestor with them than they do with crocodiles and birds"*. Utilizando a presente notação, e os

prótipos de Lepidosauria e Archosauria (veja adiante nas páginas 36 e 39), refina-se: Lepidosauromorpha= $Lacerta \neg Crocodilus$. Lepidosauromorpha forma uma trinca nodo-estemática com Archosauromorpha e Sauria.

SQUAMATA, IGUANIA, AUTARCHOGLOSSA & SCLEROGLOSSA

Squamata Opperl (1811:14) é aqui transferido e definido, por restrição tipológica, como Squamata= $Iguana + Coluber$. Gauthier *et al.* (1988c), Estes *et al.* (1988) e Braga & Rieppel (1997) transferiram, em realidade, Squamata de Merrem (1820), utilizando distintas definições por base-nodal (usando Iguania e Autarchoglossa, e Iguania e Scleroglossa, respectivamente), mas as composições são as mesmas. O clados subordinados utilizados (Iguania e Autarchoglossa/Scleroglossa) foram definidos por base-nodal, aqui refinados, seguindo suas análises, como: Iguania= $Iguana + (Agama, Chamaeleo)$, Autarchoglossa= $Anguis + Scincus$, e Scleroglossa= $Gekko + Scincus$.

IGUANOMORPHA & COLUBROMORPHA, *nomen novum*

Na medida em que não existem proposições nomenclaturais para as linhagens internas de Squamata propõe-se o uso de Iguanomorpha Fürbringer (1900:610) e Colubromorpha (*nomen novum*), assim definidos: Iguanomorpha= $Iguana \neg Coluber$ e Colubromorpha= $Coluber \neg Iguana$, formando uma trinca nodo-estemática com Squamata.

ARCHOSAUMORPHA

Archosauomorpha foi proposto por Huene (1946:271) como "*Archosauria + Rhynchocephalia*" e transferido por Benton (1983b:695) como uma linhagem ("*lineage*") divergente dos lepidossauromorfos, unindo Prolacertiformes, Archosauria e Rhynchosauria. Gauthier *et al.* (1988b:182) foram os primeiros a defini-lo por base-estemática ("*archosaurs and all other saurians that are closer to archosaurs than they are to lepidosaurs*"), aqui refinado como: Archosauomorpha= $Crocodylus \neg Lacerta$. Archosauomorpha forma uma trinca nodo-estemática com Lepidosauromorpha e Sauria.

RHYNCHOSAURIA

Rhynchosauria foi proposto por Osborn (1903:477) compreendendo *Rhynchosaurus* e *Hyperodapedon*. Como as relações entre rincossáurios e trilofossáurios ainda não estão muito bem estabelecidas no que se refere ao seqüenciamento de descendência em direção aos arcossáurios (*cf.* Gauthier *et al.*, 1988b; Laurin, 1991), propõe-se a seguinte definição estemática: Rhynchosauria= $Rhynchosaurus \neg (Crocodylus, Trilophosaurus)$.

TRILOPHOSAURIA

Proposto por Romer (1956:658), compreendendo apenas *Trilophosaurus*. Como no caso anterior, as relações entre rincossáurios e trilofossáurios ainda não estão muito bem estabelecidas no que se refere ao seqüenciamento de descendência em direção aos arcossáurios (*cf.* Gauthier *et al.*, 1988b; Laurin, 1991), propõe-se a seguinte definição estemática:

Trilophosauria=*Trilophosaurus*∖(*Crocodylus*,*Rhynchosaurus*).

THECODONTIA

Proposto por Owen (1859:140), incluindo *Protorosaurus*, *Thecodontosaurus*, *Palaeosaurus*, *Belodon*, *Cladyodon* e *Bathygnathus*. Thecodontia é aqui definido, através de restrição tipológica, como: Thecodontia=*Protorosaurus*+*Thecodontosaurus*, considerando os primeiros dois táxons listados na proposição latina formal, e não uma citação de atributos de um agrupamento informal (cf. Owen, 1841:266; "...there are two leading modifications in the mode of attachment of the teeth [...] these modifications were indicated by the terms 'acrodont' and 'pleurodont'. A third mode of fixation is presented by some extinct Saurians [...] these may be termed the 'thecodont' Lacertians [...]").

PROTOROSAURIA

Proposto por Huxley (1871:224) incluindo (reduzindo ao epônimo) apenas *Protorosaurus*, que é aqui definido por base-estemática: Protorosauria=*Protorosaurus*∖*Crocodylus*.

ARCHOSAURIFORMES

Proposto por Gauthier *et al.* (1988b:204) como um clado definido por base-apomórfica. Sugiro a seguinte definição por base-nodal: Archosauriformes=*Crocodylus*+*Proterosuchus*.

PROTEROSUCHIA

Proposto por Broom (1906:600), incluindo apenas *Proterosuchus*, é aqui definido por base-estemática: Proterosuchia=*Proterosuchus*∖*Crocodylus*.

ERYTHROSUCHIA

Proposto por Watson (1957:379), incluindo *Erythrosuchus*, *Chasmatosaurus*, *Elaphrosuchus* e *Proterosuchus*, é aqui definido por base-estemática: Erythrosuchia=*Erythrosuchus*∖*Crocodylus*. Caso se confirme o holofiletismo entre *Proterosuchus* e *Erythrosuchus*, na exclusão de arcossáurios (cf. Gower & Sennikov, 1996, 1997), o nome Proterosuchia possui prioridade sobre Erythrosuchia, e a distinção nomenclatural entre ambas as linhagens poderia ser feita através de "nomes de família".

EUPARKERIMORPHA, *nomen novum*

Na ausência de qualquer proposição nomenclatural para a linhagem que culmina em *Euparkeria*, proponho Euparkerimorpha para o clado composto por todos os táxons filogeneticamente mais próximos de *Euparkeria*, do que de *Crocodylus* e/ou *Vultur*, assim definido: Euparkerimorpha=*Euparkeria*∖(*Crocodylus*,*Vultur*).

PROTEROCHAMPSIA

Proposto por Bonaparte (1971c:419) incluindo *Proterochampsa* e *Cerritosaurus*. É aqui definido por base-estemática: Proterochampsia=*Proterochampsa*∖(*Crocodylus*,*Vultur*). Proterocâmpsios mostram

alguns caracteres compartilhados com arcossáurios que requerem investigação adicional.

ARCHOSAURIA × PROQUADRATA × NIDOSUCHIA × NEOARCHOSAURIA × AVESUCHIA

Archosauria foi proposto por Cope (1869b:30), incluindo originalmente Saurpterygia, Crocodilia, Thecodontia, Dinosauria, Anomodontia e Rhynchocephalia. Foi transferido por base-nodal por Gauthier & Padian (1985:187) como “*including crocodiles, birds, and all fossil taxa that share their most recent common ancestor*”. Entretanto, originalmente, Aves não foram incluídas, mas Dinosauria. Por outro lado, Cope (1869d) utilizou Crocodilia, em vez de Crocodylia. Através da restrição tipológica e com relação aos nomes (prótipos) originalmente incluídos, corrige-se a definição de Gauthier & Padian (1985) e propõe-se: Archosauria=*Crocodylus*+*Megalosaurus*. Não há nenhuma mudança prática no sentido utilizado por Gauthier.

Walker (1977:320) propôs Proquadrata “*to express [...] relationships [...] to include the Sphenosuchia, Crocodilia and Aves [...]*”. Walker (1972, 1974) defendeu, anteriormente, que aves e crocodílios compartilhavam uma ancestralidade comum no Triássico, e que *Sphenosuchus* representaria tal ancestral. Baseando-se nestes argumentos, propõe-se o seguinte refinamento cladístico: Proquadrata=*Sphenosuchus*+*Vultur*. Proquadrata, assim, torna-se um sinônimo operacional de Archosauria.

Whetstone & Whybrow (1983:5) propuseram Nidosuchia como um clado definido por base-táxica, comportando (reduzindo aos prótipos) *Sphenosuchus*, *Crocodylus* e *Vultur*. Em realidade é o primeiro nome proposto sob bases cladistas que denomina o grupo-coronal Crocodylia+Aves. Propõe-se, assim, o seguinte refinamento: Nidosuchia=*Crocodylus*+*Vultur*. Assim, Nidosuchia torna-se sinônimo operacional de Archosauria.

Benton (1985:154, 1999:1440) propôs Neoarchosauria (compreendendo Suchia e Dinosauromorpha) e Avesuchia (“*a node-based taxon consisting of Avemetatarsalia and Crurotarsi and all their descendants*”), respectivamente, com o mesmo sentido. Ambos os nomes são aqui tipologicamente restritos a *Crocodylus*+*Megalosaurus* e *Vultur*+*Crocodylus*, respectivamente, e ambos tornam-se sinônimos juniores de Archosauria, o primeiro, objetivo, o segundo, operacional.

Ao se assumir que Archosauromorpha, Archosauriformes e Neoarchosauria como coordenados com Archosauria, segue-se o mesmo prótipo (*Crocodylus* em vez de *Crocodylus*).

PSEUDOSUCHIA × CROCODYLOTARSI × CRUROTARSI

Gauthier & Padian (1985:189) transferiram Pseudosuchia Zittel (1887-90:644), definindo-o por base estemática como “*crocodiles and all archosaurs closer to crocodiles than to birds*”. Entretanto Pseudosuchia, como já mencionado, possui problemas na coerência semântica (veja, na página 39, uma nova definição) se aplicado neste sentido.

Crocodylotarsi Benton & Clark (1988:307) é um nome descritivo para caracteres anatômicos do pé, e exclui, na proposta, *Ornithosuchus*. Estes autores fizeram o seguinte comentário: “*the Crocodylotarsi (=Pseudosuchia sensu lato, Gauthier and Padian, 1985; Gauthier, 1986) includes the phytosaurs, the aetosaurs, the raiisuchids, the poposaurids and crocodylomorphs*”. Assume-se, por

analogia, que eles propuseram um nome substituto (= *nomen novum*, cf. arts. 60.3, 67.8) para Pseudosuchia de Gauthier & Padian (cf. Brochu, 1997b). Parrish (1993:292), contrariamente, utilizou uma definição nodal (“*the last common ancestor of crocodiles and Parasuchia*”). Refina-se a definição de Gauthier & Padian como: $\text{Crocodylotarsi} = \text{Crocodylus} \neg \text{Vultur}$.

Crurotarsi Sereno & Arcucci (1990:41) não foi originalmente definido. Os autores apenas forneceram a composição (“*Ornithosuchidae, Parasuchia, Aetosauria, Rauisuchia, Crocodylomorpha and all extinct descendants that are most closely related to these taxa*”). Posteriormente, Sereno (1991b:27) definiu Crurotarsi como incluindo “*Parasuchia, Ornithosuchidae, Prestosuchus, Suchia, and all descendants of their common ancestor*”. Neste mesmo trabalho, algumas páginas depois (p.42) ele comentou “*a preferable nomenclatorial solution*” para Crurotarsi como “*constituting a stem-based taxon that unites all crurotarsal archosaurs including extant crocodylian descendants*”. Este sentido é o mesmo utilizado para Crocodylotarsi por Benton & Clark (1988). Posteriormente, Parrish (1993:291) definiu Crurotarsi como “*the last common ancestor of Ornithosuchidae and Crocodylotarsi and all its descendants*”. Assumindo o contexto filogenético de Sereno & Arcucci (1990) e Sereno (1991b), sugere-se a seguinte notação nodal: $\text{Crurotarsi} = \text{Crocodylus} + (\text{Belodon}, \text{Ornithosuchus})$ (cf. Brochu, 1997b).

Crocodylotarsi e Avemetatarsalia formam uma trinca nodo-estemática com Archosauria.

PARASUCHIA × “PHYTOSAURIA” × BELODONTIA

Parasuchia foi proposto por Huxley (1875:427), que apenas incluiu *Stagonolepis* e *Belodon*, um aetossáurio e belodôncio. *Parasuchus* representa um falso-epônimo que não foi citado nesta proposta. Entretanto, fora citado anteriormente (Huxley, 1870:49) como um nome nú (*nomen nudum*), só se tornando disponível depois (Lydekker, 1885). Como as relações entre belodôncios e aetossáurios não estão completamente definidas (cf. Juul, 1994), sugere-se que Parasuchia seja utilizado para o clado, definido por base-nodal, composto por *Stagonolepis* e *Belodon* ($\text{Parasuchia} = \text{Stagonolepis} + \text{Belodon}$).

Phytosauria, foi utilizado por Baur (1895:322) para uma categoria de grau mais alto que o grupo-família (grupo-classe), possuindo “*Phytosaurus*” como epônimo. Jæger (1828:22) em realidade propôs “*Phytosaurus*” como um “*gemeinschaftlichen Namen*” (nome coletivo)²⁴ e “*Cylindricodon*” e “*Cubicodon*” (as duas putativas espécies) como “*Art oder Gattung von Phytosaurus*” (espécie ou gênero de “*Phytosaurus*”) (p.23). Ao longo do texto e na “*Erklärung der Abbildungen*”, Jæger (1828:48) utilizou uma nomenclatura uninomial (“*Phytosaurus*”, “*Cylindricodon*” e “*Cubicodon*”), ao mesmo tempo que usou binômios para outros táxons tratados (e.g., *Ichthyosaurus tenuirostris*), estando claro que seu objetivo não era propor “*Phytosaurus cylindricodon*” e/ou “*Phytosaurus cubicodon*” (cf. art. 11.4.1²⁵). Meyer (1861:294) também utiliza a nomenclatura uninomial ao lidar com os táxons de Jæger (1828). Em face a tal evidência, considera-se “*Phytosaurus*”, “*Cylindricodon*” e “*Cubicodon*”, como nomes inválidos (art.

²⁴ Nomes coletivos são previstos no código (arts. 10.3) e embora devam ser tratados como nomes do grupo-gênero, não possuem espécie-tipo (art. 42.3.1).

²⁵ “*A published work containing family-group names or genus-group names without associated nominal species is accepted as consistent with the Principle of Binominal Nomenclature in the absence of evidence to the contrary*”.

12). Sendo “*Phytosaurus*” inválido, Phytosauria passa a ser um *nomen nudum*, assim como outros também baseados neste (Phytosauromorphi Hay, 1930:137, e Phytosauriformes Hay, 1930:140).

Belodontia foi proposto por Marsh (1895:485), indicando o gênero-tipo. Este nome é aqui definido por base-estemática como: Belodontia=*Belodon*-(*Aetosaurus*,*Crocodylus*). Baur (1895:322) também citou Belodontia, embora entre parênteses, como sendo sinônimo de Phytosauria. Se desconhece qualquer uso anterior ou razões para tal.

Hungebühler & Hunt (2000) discutem a validade de *Belodon*, concluindo que *B. plieningeri* (espécie-tipo por monotipia) representa um nome dúbio (*nomen dubium*), além do fato de que o paradeiro do holótipo ser desconhecido, mas aceitando uma natureza belodonciana²⁶.

AETOSAURIA × PSEUDOSUCHIA

Aëtosauria foi primeiramente citado por Marsh (1884:69)²⁷, implicitamente incluindo *Aëtosaurus* (vide arts. 27, 35.5.2 para a correção de sinais diacríticos), sendo aqui definido por base-estemática: Aetosauria=*Aetosaurus*-(*Belodon*,*Crocodylus*).

Pseudosuchia, proposto por Zittel (1887-90:644), inclui, originalmente, *Aëtosaurus*, *Tyothorax* e *Dyoplax*. Restringindo a tipologia, sugere-se uma definição nodal: Pseudosuchia=*Aetosaurus*+*Tyothorax*.

O nome Pseudosuchia merece maiores comentários, mostrando que a falta de tipologia compromete o bom entendimento de um nome. Zittel (1887-90) incluiu dois aetossáurios e *Dyoplax*, táxon de afinidades incertas²⁸. Com o passar do tempo, vários táxons foram incluídos sob este nome por vários autores (e.g., Romer, 1956, 1972d; Chatterjee, 1982), até que Romer (1966:368) resolveu restringir o conteúdo, tratando os aetossáurios em separado e incluindo apenas *Dyoplax*, mesmo assim, com dúvidas (“*?Dyoplax*”). Neste momento, Pseudosuchia passou a comportar um universo totalmente distinto do original²⁹. Caso semelhante é observado em Ornithosuchia (veja na página 42).

SUCHIA

Proposto por Krebs (1974:21), dentro da filosofia cladista (“*Dagegen sind Pseudosuchier und Krokodilier im Sinne von Hennig Schwestergruppen*”) figurando apenas *Ticinosuchus* como um “pseudossúquio”. Posteriormente, Benton & Clark (1988:310) usaram este nome para incluir “*advanced ‘thecodonts’ (Pseudosuchia) and the crocodylomorphs*”. Sereno (1991b:11) utilizou a composição destes

²⁶ A discussão sobre o reconhecimento de *Belodon* como sendo ou não um belodôncio é circular (tautológico) pois se existe algo que certamente é um belodôncio, este é *Belodon*. Entretanto, a ausência de um outro nome disponível sem problemas de tipologia força este procedimento. Uma opção seria a proposição de um novo nome, baseado em uma tipologia bem definida.

²⁷ A autoria do nome Aetosauria tem sido atribuída a Lydekker (1889), contudo é precedida pela de Marsh (1884).

²⁸ O holótipo de *Dyoplax* mostra um animal com extensos osteodermas e a opinião de Lucas *et al.* (2000) sobre suas afinidades não foi muito impressiva.

²⁹ Pessoalmente, não entendo tal procedimento como evolução no entendimento de um nome, já que os agrupamentos formados pelos supracitados autores são merofiléticos. Em realidade, se trata de uma aplicação errônea de um nome devido a falta de uma tipologia definida. Evolução do sentido de um nome no tempo é um conceito baseado no senso-comum, aplicável a vernáculos populares. Nomes científicos devem ser precisos e, preferencialmente, com nenhuma variação no sentido, quer geograficamente, quer temporalmente.

autores e definiu Suchia como “*Gracilisuchus stipanicorum, Aetosauria, Rausuchia, Puposauridae, Crocodylomorpha, and all descendants of their common ancestor*”. Utilizando o sentido original de Krebs (1974), o uso de Crocodilia por este autor e analogia ao Código (recomendação 74B), define-se Suchia como: Suchia=*Crocodylus+Ticinosuchus*.

DROMAEOSUCHIA

Proposto por Juul (1994:23), originalmente como “*the last common ancestor of Crocodylomorpha and Ornithosuchidae and all of its descendants*”. É aqui refinado como: Dromaeosuchia=*Crocodylus+Ornithosuchus*.

ORNITHOSUCHIA

Proposto por Huene (1908:390), originalmente incluindo *Ornithosuchus, Scleromochlus* e *Hallopus*. Reig (1961:83), posteriormente, utilizou este nome como sendo uma “subordem”. Gauthier & Padian (1985:187) transferiram-no, definindo-o por base-estemática: “*birds and archosaurs closer to birds than to crocodiles*”. *Ornithosuchus* estava inserido nesta linhagem.

Como *Ornithosuchus*, atualmente, é considerado um membro da linhagem crocodiliana (cf. Sereno & Arcucci, 1990; Sereno, 1991b; Parrish, 1993; Juul, 1994), Ornithosuchia passou a não ser mais utilizado na ausência de *Ornithosuchus* (mas veja Bennett, 1996b, e Padian, 1997d).

Dentre as formas tratadas originalmente por Huene (1908), restringe-se a apenas o epônimo, e propõe-se o uso deste nome sob base-estemática, assim definido: Ornithosuchia=*Ornithosuchus*-(*Crocodylus, Vultur*). O contrátipo composto reflete o recente uso deste nome para a linhagem pró-aviária por alguns autores (e.g., Bennett, 1996b, e Padian, 1997d).

TERATOSAURIA × POPOSAURIA × RAUISUCHIA × PRESTOSUCHIA, PARACROCODYLORMORPHA & RAUISUCHIFORMES

Teratosauria foi proposto por Colbert (1970:26) compreendendo (reduzindo a epônimos) *Ammosaurus, Palaeosauriscus* e *Teratosaurus*, defendendo afinidades dinossaurianas. Entretanto, Benton (1986) conclui que *Teratosaurus* representa um verdadeiro crocodilotársio.

Outros nomes disponíveis para este clado são Puposauria Nopcsa (1923:126), Rausuchia Bonaparte (1975:63) e Prestosuchia Parrish (1994:204). O exame do material-tipo de *Rausuchus* mostra grandes afinidades com *Postosuchus* e *Teratosaurus*, e *Puposaurus* está relacionado a *Sillosuchus* e *Chatterjeea* (Alcober & Parrish, 1997); por outro lado, *Prestosuchus* estaria filogeneticamente mais distante destes gêneros nominativos citados (Kischlat, 2001b), de forma que estes nomes podem ser reservados para a denominação de clados menos inclusivos, após uma análise filogenética. A natureza fragmentária de *Teratosaurus* pode ser um empecilho para o esclarecimento de sua posição interna neste clado, porém compartilha apomorfias com outros membros deste clado (Kischlat, 2001b). Assim, as relações filogenéticas internas de *Teratosaurus* podem, eventualmente, ser questionadas, mas as externas não. Desta forma, sugere-se a seguinte definiçãostemática: Teratosauria=*Teratosaurus*-(*Crocodylus*).

Paracrocodylomorpha foi proposto por Parrish (1993:302), que o definiu como “*the last common*

ancestor of Poposauridae and Crocodylomorpha and all of its descendants”, desta forma, incluindo *Crocodylus* interiormente. Como já explicitado, Paracrocodylomorpha possui incongruência semântica. Sugere-se assim, a seguinte definição estemática, visando a denominação do clado-irmão de Crocodylomorpha: $\text{Paracrocodylomorpha} = \text{Postosuchus} \neg \text{Crocodylus}$.

Rauisuchiformes foi proposto por Parrish (1993:297) como *“the last common ancestor of Aetosauria and Rauisuchia and all of its descendants”*. Utilizando a notação proposta: $\text{Rauisuchiformes} = \text{Rauisuchus} + \text{Aetosaurus}$.

CROCODYLOMORPHA

Proposto por Walker (1970:368), compreendendo (reduzindo aos epônimos) *Crocodylus*, *Protosuchus*, *Pedeticosaurus*, *Baurusuchus* e *Hallopus* e transferido por Benton & Clark (1988:315), para a filosofia cladista, como o clado incluindo *“sphenosuchians’ and crocodyliforms”*. Fazendo alusão à proposta de Bryant (1996:187) no uso do sufixo *“-morpha”* para clados definidos por base-estemática, e o contexto filogenético de Benton & Clark (1988), define-se Crocodylomorpha como: $\text{Crocodylomorpha} = \text{Crocodylus} \neg \text{Postosuchus}$.

HALLOPODA × PEDETIOSAURIA × SPHENOSUCHIA

Hallopoda foi proposto por Marsh (1881:423), defendendo afinidades dinossaurianas para *Hallopus*. De fato, *Hallopus* está relacionado à linhagem crocodilotarsiana, em holofiletismo com *Pedeticosaurus*, *Terrestriusuchus* e *Sphenosuchus* (Kischlat *et al.*, 1999). Além de Hallopoda, outros dois nomes estão disponíveis para uso neste clado: Pedeticosauria Walker, 1968:13, e Sphenosuchia Bonaparte, 1971c:419 (que exclui original, e explicitamente, *Pedeticosaurus*). Sendo Hallopoda o nome mais antigo, e monotípico originalmente, este é aqui definido como: $\text{Hallopoda} = \text{Hallopus} \neg \text{Crocodylus}$. Os demais nomes podem ser reservados para a denominação de clados menos inclusivos.

CROCODYLIFORMES

Proposto por Hay (1930:150) de modo redundante para Crocodylidae. Benton & Clark (1988:316) transferiram-no para o cladismo como um clado *“including ‘protosuchians’, ‘mesosuchians’, and eusuchians”*. Sereno *et al.* (2001:1519) o definiram como *“Protosuchus richardsoni, Crocodylus niloticus, and all descendants of their common ancestor”*. Refina-se esta definição como: $\text{Crocodyliformes} = \text{Crocodylus} + \text{Protosuchus}$ (*cf.* Clark, 1994; Wu & Chatterjee, 1993; Wu *et al.*, 1994, 1997; Wu & Sues, 1996b).

PROTOSUCHIA

Proposto por Mook (1934:298) compreendendo apenas *Protosuchus*. Sereno *et al.* (2001:1519) o definiram como *“all crocodyliforms more closely related to Protosuchus richardsoni than to Crocodylus niloticus”*. Refina-se esta definição como: $\text{Protosuchia} = \text{Protosuchus} \neg \text{Crocodylus}$ ³⁰.

³⁰ Protosuchia não está coordenado a Suchia pois é baseado em *Protosuchus*. Por outro lado, Mook (1934:302) explicitamente utilizou *“Crocodylus Laurenti”*, que representa uma grafia subsequente incorreta de *Crocodylus* (*cf.* art. 33.3).

EMYDOSAURIA × MESOEUCROCODYLIA

Emydosauria foi proposto por Blainville (1822; traduzido para o latim por Blainville, 1825:242, *fide* Kuhn, 1967:68; *cf.* art. 11.7.2), comportando formas crocodilianas coronais. Propõe-se a seguinte definição nodal: Emydosauria=*Crocodylus*+*Geosaurus*.

Mesoeucrocodylia foi proposto por Whetstone & Whybrow (1983:5) não incluindo explicitamente qualquer gênero nominativo, mas apenas “Eusuchia” e excluindo alguns táxons crocodiliformianos basais. Benton & Clark (1988:319) interpretaram tal procedimento como a reunião de mesossúquios e eussúquios (“*Mesosuchia*’ plus *Eusuchia*”). É um nome com incongruência semântica, significando “crocodilos meio verdadeiros”, que, por sua vez, inclui *Crocodylus*. *Crocodylus* não poderia, ao mesmo tempo, ser “meio verdadeiro”, sendo ele “totalmente verdadeiro”³¹. Por outro lado, Sereno *et al.* (2001:1519) o definiram como “*all crocodyliforms more closely related to Crocodylus niloticus than to Protosuchus richardsoni*”.

Propõe-se a utilização de Emydosauria com o mesmo sentido utilizado por Benton & Clark (1988) para Mesoeucrocodylia. Emydosauria forma uma trinca nodo-estemática com Thalattosuchia e Metasuchia.

THALATTOSUCHIA

Proposto por Fraas (1901:410) compreendendo *Metriorhynchus*, *Geosaurus* e *Dacosaurus*. Seguindo a utilização de Benton & Clark (1988) como grupo-irmão de Metasuchia, e analogia ao Código (recomendação 74b), sugere-se uma definição estemática: Thalattosuchia=*Geosaurus*∖*Crocodylus*. Thalattosuchia forma uma trinca nodo-estemática com Emydosauria e Metasuchia.

SUCHIA × METASUCHIA × NEOSUCHIA × EUSUCHIA

Visando uma uniformização semântica, procurou-se tratar estes nomes sob a mesma tipologia primária. Suchia já foi discutido, com a seguinte definição proposta: Suchia=*Crocodylus*+*Ticinosuchus*.

Metasuchia foi proposto por Benton & Clark (1988:319), compreendendo “*non-thalatosuchian mesoeucrocodylians*”. Sereno *et al.* (2001:1519) o definiram “*Notosuchus terrestris*, *Crocodylus niloticus*, and all descendants of their common ancestor”. Aceitando-se o contexto filogenético dos primeiros autores, sugere-se a seguinte definição: Metasuchia=*Crocodylus*∖*Geosaurus*. Metasuchia forma uma trinca nodo-estemática com Emydosauria e Thalattosuchia.

Neosuchia foi proposto por Benton & Clark (1988:321) por base-táxica, compreendendo “*Atoposauridae*, *Goniopholidae*, *Pholidosauridae*, *Dyrosauridae*, *Bernissartia*, *Shamosuchus*, and *eusuchians*”. Sereno *et al.* (2001:1519) o definiram como “*all crocodyliforms more closely related to Crocodylus niloticus than to Notosuchus terrestris*”. Aceitando-se o contexto filogenético dos primeiros autores, sugere-se a seguinte definição: Neosuchia=*Crocodylus*+*Atoposaurus*.

³¹ Seja lá o que for um Crocodylia, *Crocodylus* é o seu representante típico, mais especificamente *C. niloticus*.

Eusuchia foi proposto por Huxley (1875:428) como “*the most Crocodylian of Crocodiles*”³². Brochu (1999:14) utilizou *Hylaeochampsa* como metátipo (“*the last common ancestor of Crocodylia and Hylaeochampsa vectiana and of its descendants*”) e sua definição é aqui refinada: Eusuchia=*Crocodylus*+*Hylaeochampsa*.

NOTOSUCHIA

Proposto por Gasparini (1971:85) incluindo *Uruguaysuchus*, *Arripesuchus* e *Notosuchus*. Sereno *et al.* (2001:1519) o definiram como “*all crocodyliforms more closely related to Notosuchus terrestris than to Crocodylus niloticus*”. Utilizando a presente notação: Notosuchia=*Notosuchus*∖*Crocodylus*.

CROCODYLIA × CROCODYLIA

Crocodylia Owen (1842b:65) possui *Crocodylus* Bonnaterre (1789:32) como epônimo³³ (cf. art. 65.1). Aparentemente, a distinção entre *Crocodylus* Bonnaterre, 1789, e *Crocodylus* Laurenti, 1768, nunca foi abordada³⁴. *Crocodylus* é um nome disponível³⁵ (art. 12) e designa-se *Crocodylus cayman* (*Caiman crocodylus*), utilizando a nomenclatura de Wermuth, 1953) como espécie-tipo³⁶.

Owen (1842b) incluiu formas fósseis externas ao grupo-coronal (*Suchosaurus*, *Goniopholis*, *Teleosaurus*, *Steneosaurus*, *Poikopleuron*, *Streptospondylus* e *Cetiosaurus*), sendo um clado estemático se compreendido como definido por base-táxica.

Wermuth (1953:429) propôs formalmente Crocodylia (“*Um diese Schreibweise auch im Namen der Ordnung zu berücksichtigen, schlage ich das Wort ‘Crocodylia’ vor*”) (contra Dundee, 1989), cujo epônimo é *Crocodylus* Laurenti, 1768 (espécie-tipo *C. niloticus*), que possui seu holofiletismo sustentado

³² Deve-se observar que o nome *Crocodylus* foi extensamente usado no passado, na grande maioria das vezes com o sentido de *Crocodylus*, criando uma confusão nomenclatorial pelo fato de que “*Crocodylus*” poderia ser interpretado pelo leitor como representando uma grafia subsequente incorreta de *Crocodylus* (cf. art. 33.3) ou ainda quando vernáculos são utilizados dentro de grafias próprias de cada idioma, onde o “y” passa a ser escrito com “i”. *Crocodylus* e *Crocodylus* são nomes distintos e válidos (cf. art. 56.2) pois, originalmente, compreendem espécies nominais distintas.

³³ Duméril & Bibron (1836:52,56) indicam Gronovius (1756 e 1763:10) como autor de “*le genre Crocodile*”, observando que distinguiu três espécies: “*du Nil, d’Amérique et du Gange*”. O primeiro trabalho é pré-linneano (cf. art. 3.2), mas o segundo não. Entretanto, a consulta à Gronovius (1763:10-1) mostra que este autor utilizou sim *Crocodylus* (distinguindo quatro formas distintas, numeradas como “37”, “38”, “39” e “40”), e numa nomenclatura não-binomial (art. 5), sendo, portanto, um nome inválido em termos nomenclaturais.

³⁴ Bonnaterre (1789:32) descreveu quatro espécies para o gênero *Crocodylus*: *C. alligator* (com 3 variedades), *C. gavial*, *C. cayman* e *C. caudiverbera*. Por outro lado, Laurenti (1758:53-54) também descreveu quatro espécies, mas com nomes distintos: *Crocodylus niloticus*, *C. americanus*, *C. africanus* e *C. terrestris*. Utilizando a nomenclatura de Wermuth & Mertens (1961), *Crocodylus alligator* compreende, pelo menos, *Alligator mississippiensis*, *Crocodylus gavial* inclui *Gavialis gangeticus*, *Crocodylus cayman* inclui, pelo menos, *Caiman crocodylus*, e *Crocodylus caudiverbera* inclui, segundo Mook & Mook (1940), e com dúvidas, *Crocodylus americanus*.

³⁵ Bonnaterre (1789:32) referenciou *Lacerta crocodylus* de Linnaeus (1758) dentro da sinonímia, induzindo a pensar que ele expandiu o nome específico (“*crocodylus*”) em um nome genérico (“*Crocodylus*”), onde descreveu as quatro espécies supracitadas. Entretanto, designou três variedades para *Crocodylus alligator*. A descrição de Bonnaterre (1789:35) para *Crocodylus cayman* é compatível com o que se conhece por *Caiman crocodylus* (Wermuth, 1953). Brochu (1999) reconhece o “gênero” *Caiman* (espécie-tipo *C. latirostris*) como um grupo parafilético, e o seu reconhecimento como grupo holofilético implica ou a inclusão de *Melanosuchus niger* e *Melanosuchus fischeri*, ou a exclusão de *Caiman crocodylus* e *Caiman yacare*. O reconhecimento de *Crocodylus* como nome disponível abre espaço para a denominação do clado *crocodylus+yacare* sob este nome.

³⁶ Obviamente, como o presente texto não é uma publicação nos moldes do Código (cf. art. 8) esta afirmação deve ser entendida como um exercício de intenção.

(cf. Norell, 1989; Brochu, 1997a, 1997c, 1999) se tratado por base-táxica, e representa um grupo-coronal. Este sentido foi utilizado por Benton and Clark (1988:323). Por sua vez, Brochu (1999:13), utilizou uma definição compatível, embora tenha usado vernáculos informais (“*the last common ancestor of alligatoroids, crocodyloids, and gavialoids, and all of its descendents*”). Posteriormente, Sereno *et al.* (2001:1519) definiram Crocodylia mais formalmente (“*Gavialis gangeticus, Crocodylus niloticus, and all descendants of their common ancestor*”).

Prefere-se o uso de Crocodylia, em vez de Crocodilia, pela sua maior objetividade na proposição como um grupo-coronal. Usando a notação aqui proposta: Crocodylia=*Crocodylus*+*Gavialis*.

ALLIGATOROMORPHA & GAVIALOMORPHA, nomina nova

Alligatoromorpha e Gavialomorpha são aqui propostos estematicamente, para as duas linhagens divergentes de Crocodylia: Alligatoromorpha=*Alligator*∩*Gavialis*, Gavialomorpha=*Gavialis*∩*Alligator*.

Brochu (1999:14) utilizou Gavialoidea para a linhagem pró-*Gavialis* definida como “*Gavialis and all crocodylians closer to it than to Alligator or Crocodylus*”, mas sem utilizar qualquer nome para a linhagem contraposta.

O uso de Gavialomorpha, em vez de Gavialoidea no presente texto, é opção pessoal pelo uso do sufixo “-morpha” para definições estemáticas (cf. Bryant, 1996:187).

BREVIROSTRES

Brochu (1999:14) utilizou Brevirostres de Zittel (1887-90:674) para o clado composto pelo “*last common ancestor of Alligatarioidea and Crocodyloidea all of its descendants*”, restringindo a composição original, que era formada por Atoposauridae, Goniopholidae, Bernissartidae, Alligatoridae e Crocodylidae. Refina-se sua definição nodal como: Brevirostres=*Alligator*+*Crocodylus*.

“ORNITHOSUCHIA” × AVEMETATARSALIA

Gauthier & Padian (1985:187), ao transferirem Ornithosuchia Huene (1908), utilizaram uma definição estemática (“*birds and archosaurs closer to birds than to crocodiles*”). Posteriormente Padian (1997d:178), mesmo assumindo que *Ornithosuchus* não pertencia à linhagem pró-aviária, continuou utilizando tal nome para esta (veja analogia no art. 11.7 – exemplificado em “Macromyde”). Na ausência do epônimo, considera-se Ornithosuchia de Gauthier & Padian (1985) homônimo de Ornithosuchia de Huene (1908), possuindo, o segundo, prioridade.

Benton (1999:1440), recentemente, propôs Avemetatarsalia como “*the clade consisting of all avesuchians closer to Dinosauria than to Crocodylia*”. Usando a presente notação: Avemetatarsalia=*Vultur*∩*Crocodylus*.

Avemetatarsalia e Crocodylotarsi formam uma trinca nodo-estemática com Archosauria.

ORNITHODIRA × ORNITHOTARSI

Ornithodira foi proposto por Gauthier (1986:43) como um clado definido por base-nodal incluindo “*Lagosuchus, Pterosauria, Herrerasauridae, Ornithischia, Sauropodomorpha, and Theropoda*” em “*an*

unresolved trichotomy composed of Lagosuchus, Pterosauria, and Dinosauria". Posteriormente, Sereno (1991b:34) resolveu tal tricotomia e redefiniu Ornithodira como incluindo "*Pterosauria, Scleromochlus, Dinosauromorpha (including birds), and all descendants of their common ancestor*". Seguindo os resultados de ambas as análises, propõe-se a seguinte definição: Ornithodira=*Vultur+Pterosaurus*.

Ornithotarsi, também proposto por Gauthier (1986:46) para "*a monophyletic pterosaur-dinosaur group*" (aves estão incluídas em dinossauros), é aqui refinado como: Ornithotarsi=*Vultur+Pterosaurus*. *Ornithotarsus* Cope, 1869a, representa um falso-epônimo e Ornithotarsi representa um sinônimo objetivo de Ornithodira.

PTEROSAUROMORPHA

Proposto por Padian (1997f:617) como um clado definido por base-estemática para "*Pterosauria and all ornithodiran archosaurs closer to them than to dinosaurs*". É aqui refinado como Pterosauromorpha=*Pterosaurus-Megalosaurus*.

Pterosauromorpha e Dinosauromorpha formam uma trinca nodo-estemática com Ornithodira.

DINOSAUROMORPHA

Proposto por Benton (1985:154) para um clado composto por "*ornithosuchids, dinosaurs, birds*". Posteriormente, Sereno (1991b:23) forneceu a seguinte definição: "*Dinosauromorpha includes Lagerpeton chanarensis, Lagosuchus talampayensis, Pseudolagosuchus major, Dinosauria (inc. Aves), and all descendants of their common ancestor*". Entretanto, na mesma página, ele utilizou outra definição: "*Dinosauromorpha is here defined to include ornithodirans more closely related to the dinosaur-avian clade than to pterosaurs*". Sereno confundiu *composição* com *definição*.

Arcucci (1997:179), utiliza a segunda definição de Sereno (1991b:23), aqui refinada: Dinosauromorpha=*Megalosaurus-Pterosaurus*.

Dinosauromorpha e Pterosauromorpha formam uma trinca nodo-estemática com Ornithodira.

ORNITHOSCELIDA

Proposto por Huxley (1869b:35) incluindo *Compsognathus, Megalosauridae, Scelidosauridae* e *Iguanodontidae*. Se tratado por base-táxica, Ornithoscelida possui a mesma composição de Dinosauria (veja página 48). Sugere-se a seguinte definição nodal: Ornithoscelida=*Compsognathus+Lagerpeton*.

DINOSAURIFORMES

Proposto por Novas (1992a:134, 1992b:56) para o clado definido por base-nodal como "*the most recent common ancestor of Lagosuchus, Dinosauria, and all taxa stemming from it*". O conjunto de espécimens referidos a *Lagosuchus* foi dissociado posteriormente por Sereno & Arcucci (1994), que propuseram *Marasuchus* para os exemplares que mostravam autapomorfias. Com isto, Novas (1996:724) utilizou uma nova definição: "*Dinosauriformes includes Marasuchus lilloensis, Pseudolagosuchus major, Dinosauria (including Aves), and all the descendants of their common ancestor*".

Utilizando o princípio de prioridade, refina-se a definição de Novas (1992b) como:

Dinosauriformes=*Megalosaurus*+*Lagosuchus*. Se *Lagosuchus* for o grupo-irmão de *Marasuchus* (vide Arcucci, 1998), não há nenhuma mudança na composição e sentido utilizado por estes autores, mas se *Lagosuchus* tornar-se um verdadeiro dinossáurio ou qualquer outro táxon distinto, um novo nome deve ser proposto para o clado definido por base-nodal que una Dinosauria e *Marasuchus*.

DINOSAURIA × EUDINOSAURIA

Dinosauria foi proposto por Owen (1842b:103) incluindo, originalmente, *Megalosaurus*, *Hylaeosaurus* e *Iguanodon*. Gauthier & Padian (1985:189) foram os primeiros a transferir este nome para o cladismo (“*Ornithischia and Saurischia*”). Refina-se esta definição utilizando apenas os primeiros dois gêneros nominativos incluídos originalmente: Dinosauria=*Megalosaurus*+*Hylaeosaurus*, em concordância com o recente conceito proposto para este clado (e.g., Padian & May, 1993; Padian, 1997b, 1997e; Sereno, 1997, 1998, 1999b, 1999c).

Eudinosauria, proposto por Novas (1992a:136, 1992b:60), foi definido como “*the common ancestor of Saurischia and Ornithischia and all of its descendants*”. Embora, ele não tenha incluído o ancestral recente imediato comum, assume-se a sua intenção. Refina-se este nome como: Eudinosauria=*Megalosaurus*+*Hylaeosaurus*.

Ao assumir-se que Dinosauriformes, Dinosauria e Eudinosauria foram inspirados em Dinosauria, segue-se o mesmo prótipo. Dinosauria possui prioridade sobre Eudinosauria.

ORNITHISCHIA & NEORNITHISCHIA

Ornithischia foi proposto por Seeley (1887:170), em mútua exclusão a Saurischia, figurando a pelve de *Stegosaurus* e *Camptonotus* (= *Camptosaurus*) e citando ainda *Omosaurus* (= *Dacentrurus*) e *Iguanodon* (p.168).

Padian & May (1993:379) definiram Ornithischia como “*all those dinosaurs closer to Triceratops than to birds*”. Posteriormente, Padian (1997c:494) usou a mesma definição. Mais tarde, Sereno (1998:61) definiu Ornithischia de maneira semelhante (“*all dinosaurs closer to Triceratops than to Neornithes*”). Tais autores não usaram qualquer gênero nominativo incluído originalmente como táxons de referência, mas sim tipologias só conhecidas posteriormente.

Neornithischia foi proposto por Cooper (1985:287) como um clado definido por base-táxica (figura 8a) compreendendo (reduzindo aos epônimos): *Scelidosaurus*, *Stegosaurus*, *Acanthopholis*, *Nodosaurus*, *Pisanosaurus*, *Heterodontosaurus*, *Stenopelix*, *Pachycephalosaurus*, *Psittacosaurus*, *Protoceratops* e *Ceratops*.

Sereno (1998:61) definiu Neornithischia como “*all genasurs closer to Triceratops than to Ankylosaurus*”, restringindo o universo original.

Neornithischia é um nome coordenado a Ornithischia, significando “novos ornitíscios”, e nomes coordenados possuem a mesma tipologia primária (prótipos). Assim, todos os neornitíscios são ornitíscios, mas nem todos os ornitíscios são neornitíscios. A intersecção entre os ornitíscios originais de Seeley (1887) e os neornitíscios originais de Cooper (1985), mostra apenas *Stegosaurus* e *Omosaurus* (= *Dacentrurus*) como candidatos a prótipos.

Utilizando os contextos filogenéticos de Sereno (1986, 1997, 1998, 1999b, 1999c) (figura 8b), e secundariamente o de Cooper (1985) (figura 8a), define-se Ornithischia e Neornithischia como: Ornithischia=*Stegosaurus*↔*Allosaurus* e Neornithischia=*Stegosaurus*+*Lesothosaurus*. Tal definição implica que a composição de Ornithischia é a mesma de Padian & May (1993), Padian (1997c) and Sereno (1998); mas a definição e composição de Neornithischia difere daquela de Sereno (1998).

Saurischia e Ornithischia formam uma trinca nodo-estemática com Dinosauria.

ORTHOPODA × GENASAURIA

Orthopoda foi proposto por Cope (1866:317) compreendendo *Scelidosaurus*, *Hylaeosaurus*, *Iguanodon* e *Hadrosaurus*. Assumindo-se representarem um clado definido por base-táxica, Orthopoda representa um clado interno a Ornithischia ao se utilizar os contextos filogenéticos de Sereno (1986, 1997, 1998, 1999b, 1999c) (figura 8b). Assim, transfere-se, e define-se, cladisticamente Orthopoda como: Orthopoda=*Hylaeosaurus*+*Hadrosaurus*.

Genasauria foi proposto por Sereno (1986:252) como um clado definido por base-táxica, incluindo quase todos os ornitíscios – exceto *Lesothosaurus* (figura 8b) – e compreendendo o mesmo universo de Orthopoda. Currie & Padian (1997e:271) definiram Genasauria como “a node-based taxon including the node-based taxa *Thyreophora* and *Cerapoda* and all descendants of their most recent common ancestor”. Posteriormente, Sereno (1998:61) definiu-o nodalmente de uma maneira distinta: “*Ankylosaurus*, *Triceratops*, their most recent common ancestor and all descendants”. Como *Ankylosaurus* é um tireóforo e *Triceratops* um cerápodo, ambas as definições nodais possuem a mesma composição, e Genasauria passa a ser um sinônimo operacional de Orthopoda. Para evitar tal sinonímia, propõe-se definir Genasauria estematicamente, como: Genasauria=*Ankylosaurus*↔*Lesothosaurus*.

THYREOPHORA & THYREOPHORINA

Thyreophora foi proposto por Nopcsa (1915:13) incluindo (reduzindo aos epônimos) *Acanthopholis*, *Stegosaurus* e *Ceratops*. Carpenter (1997b:737) definiu-o como “*stegosaurus*, *ankylosaurus*, and all taxa closer to them than to *Cerapoda*”. Posteriormente, Sereno (1998:61) definiu-o como “all *genasaurus* closer to *Ankylosaurus* than to *Triceratops*”. Como *Triceratops* é um cerápode, ambas as definições englobam a mesma composição. Propõe-se a seguinte definição, respeitando os gêneros nominativos originais: Thyreophora=*Acanthopholis*↔*Triceratops*.

Thyreophorina foi proposto por Cooper (1985) (figura 8a) compreendendo (reduzindo aos epônimos): *Scelidosaurus*, *Stegosaurus*, *Acanthopholis* e *Nodosaurus*. Propõe-se a seguinte definição em coordenação com Thyreophora: Thyreophorina=*Acanthopholis*+*Scelidosaurus*.

THEROSAURIA

Therosauria foi proposto por Hæckel (1866:136) incluindo apenas *Iguanodon*, na exclusão de *Hylaeosaurus*. Propõe-se a seguinte definição estemática: Therosauria=*Iguanodon*↔*Hylaeosaurus*.

CERAPODA

Cerapoda foi proposto por Sereno (1986:245) como um clado definido por base-táxica (figura 8b), compreendendo “*heterodontosaurs, ornithopods (sensu stricto), pachycephalosaurs, and ceratopsians*”. Currie & Padian (1997c:105) resumiram sua definição como representando “*Euornithopoda+Marginocephalia*”. Propõe-se a seguinte definição: Cerapoda=*Camptosaurus+Triceratops*. Cerapoda forma uma trinca nodo-estemática com Ornithopoda e Ponderopoda.

EURYPODA

Eurypoda foi proposto por Sereno (1986:252) como um clado definido por base-táxica (figura 8b), compreendendo estegossáurios e anquilossáurios. Posteriormente, Sereno (1998:61) definiu-o nodalmente como “*Stegosaurus, Ankylosaurus, their most recent common ancestor and all descendants*”. Utilizando a presente notação: Eurypoda=*Stegosaurus+Ankylosaurus*. Eurypoda forma uma trinca nodo-estemática com Stegosauromorpha e Ankylosauromorpha.

SCELIDOSAURIA

Scelidosauria foi proposto por Cooper (1985:287) compreendendo apenas Scelidosauridae. Utilizando seu contexto cladístico (figura 8a), define-se estematicamente como: Scelidosauria=*Scelidosaurus*¬*Stegosaurus*.

STEGOSAURIA & STEGOSAUROMORPHA

Stegosauria foi proposto por Marsh (1877:513) compreendendo apenas *Stegosaurus*. Sereno (1986:252) e Sereno & Dong (1988:341) utilizaram este nome para o clado compreendendo *Huayangosaurus+Stegosauridae*. Galton (1997:701) definiu Stegosauria como “*all thyreophoran ornithischians closer to Stegosaurus than to Ankylosaurus*”. Posteriormente, Sereno (1998:61) definiu-o de maneira semelhante (“*all eurypods closer to Stegosaurus than to Ankylosaurus*”).

Stegosauromorpha foi proposto por Cooper (1985:288) como um clado definido por base-táxica (figura 8a) compreendendo (reduzindo aos epônimos) *Stegosaurus, Acanthopholis* e *Nodosaurus*.

Fazendo alusão à proposta de Bryant (1996:187) em utilizar o sufixo “*-morpha*” para nomes definidos estematicamente, contraria-se as definições nodais de Stegosauria e restringe-se Stegosauromorpha. Propõe-se, desta forma, as seguintes definições: Stegosauria=*Stegosaurus+Huayangosaurus* e Stegosauromorpha=*Stegosaurus*¬*Ankylosaurus*.

Stegosauromorpha forma uma trinca nodo-estemática com Eurypoda and Ankylosauromorpha.

ANKYLOSAURIA & ANKYLOSAUROMORPHA, *nomen novum*

Ankylosauria foi proposto por Osborn (1923:3) compreendendo, implicitamente, apenas *Ankylosaurus*. Sereno (1998:61) definiu-o como “*all eurypods closer to Ankylosaurus than to Stegosaurus*”.

Para manter certa consistência com Stegosauria e Stegosauromorpha, e utilizando o contexto

filogenético de Coombs & Maryańska (1990), propõe-se Ankylosauromorpha (novo nome) e uma definição nodal para Ankylosauria: $Ankylosauromorpha = Ankylosaurus \neg Stegosaurus$ e $Ankylosauria = Ankylosaurus + Panoplosaurus$. Ankylosauria forma uma trinca nodo-estemática com Euryroda e Stegosauromorpha.

ORNITHOPODA, NEORNITHOPODA & EUORNITHOPODA

Ornithopoda foi proposto por Marsh (1881:423) compreendendo *Camptonotus* (= *Camptosaurus*), *Diracodon*, *Laosaurus* and *Nanosaurus*. *Diracodon*, *Laosaurus* e *Nanosaurus* são *nomina dubia* (cf. Glut, 1999). Marsh (1894:85) considerou *Camptosaurus* “as a form typical of the group [Ornithopoda]”. Sereno (1986:252) tratou Ornithopoda (figura 8b) como subordinado a Euornithopoda (veja adiante) e, posteriormente (Sereno, 1997:443), listou Ornithopoda como um clado definido por base-nodal, compreendendo Heterodontosauridae e Euornithopoda. Mais tarde, Sereno (1998:61) definiu-o como “Heterodontosaurus, Parasaurolophus, their most recent common ancestor and all descendants”, sem utilizar qualquer gênero nominativo originalmente incluído por Marsh (1881).

Neornithopoda foi proposto por Cooper (1985:290) como um clado definido por base-táxica (figura 8a), compreendendo (reduzindo aos epônimos): *Pisanosaurus*, *Heterodontosaurus*, *Stenopelix*, *Pachycephalosaurus*, *Psittacosaurus*, *Protoceratops* and *Ceratops*. Utilizando a o contexto cladístico de Sereno (1986, 1997, 1998, 1999b, 1999c), como composto, Neornithopoda exclui todos os ornitópodes originais.

Euornithopoda foi proposto por Sereno (1986:246) como um clado definido por base-táxica (figura 8b), compreendendo “heterodontosaurs, hypsilophodonts, iguanodonts, and hadrosaurs but excludes *Lesothosaurus*, *psittacosaurus*, and *pachycephalosaurus*”. Euornithopoda significa “verdadeiros ornitópodes” (como observado por Sereno, 1986:247), e deve ser entendido como um subgrupo de ornitópodes (como indicado por Sereno, 1997:443, 1999b:2138, 1999c:789). Entretanto, Sereno (1986) tratou Ornithopoda como um subgrupo de Euornithopoda, invertendo a semântica. Currie & Padian (1997g:503) definiram Euornithopoda como um “node-based sister taxon to *Marginocephalia* within *Ornithischia*”. Posteriormente, Sereno (1997:443, 1998:61, 1999b:2139, 1999c:789) indicou Euornithopoda como definido por base-estemática, e o definiu (Sereno, 1998:61) como “all ornithopods closer to *Parasaurolophus* than to *Heterodontosaurus*”. Tal definição, embora incluindo na composição, não utiliza qualquer gênero nominativo originalmente incluído por Marsh (1881).

Propõe-se *Camptosaurus* como prótipo de Ornithopoda, e também dos nomes coordenados Neornithopoda (os novos ornitópodes) e Euornithopoda (os verdadeiros ornitópodes). As definições propostas são: $Ornithopoda = Camptosaurus \neg Triceratops$, $Neornithopoda = Camptosaurus + Heterodontosaurus$, e $Euornithopoda = Camptosaurus \neg Heterodontosaurus$.

Utilizando o contexto filogenético de Sereno (1986, 1997, 1998, 1999b, 1999c), alguns pontos devem ser ressaltados: (1) Neornithopoda e Euornithopoda são subgrupos de Ornithopoda e, por consequência, coordenados, demandando o mesmo prótipo (*Camptosaurus*); (2) a aplicação do nome Neornithopoda por Cooper (1985) é considerada errônea, já que não inclui qualquer ornitópode original;

(3) a definição estemática de Sereno (1997, 1998) para Euornithopoda é preferida contra a definição nodal de Currie & Padian (1997g), feita de maneira vaga, evitando-se a mesma composição de Neornithopoda; (4) *Heterodontosaurus* é utilizado como metátipo de Neornithopoda e contrátipo de Euornithopoda.

Ornithopoda forma uma trinca nodo-estemática com Cerapoda e Ponderopoda.

HETERODONTOSAURIA

Heterodontosauria foi proposto por Cooper (1985:290) como um clado definido por base-táxica (figura 8a), compreendendo (reduzindo aos epônimos): *Pisanosaurus* e *Heterodontosaurus*. Foi também utilizado por Sereno (1986:252) como um clado definido por base-táxica (figura 8b). Define-se, estematicamente, como: $Heterodontosauria = Heterodontosaurus \neg Hadrosaurus$.

HYPSILOPHODONTIA

Hypsilophodontia foi proposto por Cooper (1985:285) como um clado definido por base-táxica (figura 8a), compreendendo (reduzindo aos epônimos): *Hypsilophodon*, *Camptosaurus*, *Iguanodon* e *Hadrosaurus*. Foi também utilizado por Sereno (1986:252) como um clado definido por base-táxica, de composição mais restrita (figura 8b) e excluindo *Hadrosaurus*. Sugere-se uma definição estemática: $Hypsilophodontia = Hypsilophodon \neg Hadrosaurus$.

IGUANODONTIA

Iguanodontia foi proposto por Dollo (1888b:775)³⁷, embora, aparentemente, tenha sido proposto de maneira independente por Baur (1891:450). Sereno (1998:61) definiu-o como “*all euornithopods closer to Parasaurolophus than to Hypsilophodon*”. Utilizando o epônimo *Iguanodon* como prótipo, propõe-se a seguinte definição: $Iguanodontia = Iguanodon \neg Hypsilophodon$.

DRYOMORPHA

Dryomorpha foi proposto por Sereno (1986:252, embora grafado como “*Dyromorpha*”) como um clado definido por base-táxica (figura 8b), compreendendo (reduzindo aos epônimos): *Dryosaurus*, *Iguanodon* e *Hadrosaurus*. Propõe-se a seguinte definição nodal: $Dryomorpha = Dryosaurus + Hadrosaurus$.

ANKYLOPOLLEXIA

Ankylopollexia foi proposto por Sereno (1986:252) como um clado definido por base-táxica (figura 8b), compreendendo (reduzindo aos epônimos): *Camptosaurus*, *Iguanodon* e *Hadrosaurus*. Sereno (1998:62) definiu-o como “*Camptosaurus, Parasaurolophus, their most recent common ancestor and all descendants*”. Propõe-se o seguinte refinamento: $Ankylopollexia = Camptosaurus + Parasaurolophus$.

³⁷ Não disponível.

STYRACOSTERNA

Styracosterna foi proposto por Sereno (1986:252) como um clado definido por base-táxica (figura 8b), compreendendo (reduzindo aos epônimos): *Probactrosaurus*, *Iguanodon* e *Hadrosaurus*. Sereno (1998:62) definiu-o como “*all ankylopollexians closer to Parasaurolophus than to Camptosaurus*”. Propõe-se o seguinte refinamento: $\text{Styracosterna} = \text{Parasaurolophus} \neg \text{Camptosaurus}$.

HADROSAURIFORMES

Hadrosauriformes foi proposto por Sereno (1997:443) como um clado definido por base-táxica, compreendendo (reduzindo aos epônimos) *Iguanodon* and *Hadrosaurus*. Sereno (1998:62) definiu-o como “*Iguanodon, Parasaurolophus, their most recent common ancestor and all descendants*”, portanto, sem utilizar o epônimo *Hadrosaurus*. Sugere-se, utilizando este, a seguinte definição nodal: $\text{Hadrosauriformes} = \text{Hadrosaurus} + \text{Iguanodon}$.

HADROSAURIA

Hadrosauria foi proposto por Huene (1908:377) incluindo *Claosaurus*, *Hadrosaurus* e *Trachodon* e excluindo explicitamente *Iguanodon*, *Cryptosaurus*, *Camptosaurus* e *Mochlodon*. Respeitando as exclusões originais, é aqui definido como: $\text{Hadrosauria} = \text{Hadrosaurus} \neg \text{Iguanodon}$.

PONDEROPODA

Ponderopoda foi proposto por Huene (1952:49) incluindo *Psittacosaurus*, *Protoceratops*, *Triceratops*, *Pentaceratops*, *Monoclonius* e *Styracosaurus*. Visando a denominação da linhagem contraposta à linhagem Ornithopoda, propõe-se uma definição estemática (e analogia à recomendação 74B do código), define-se como: $\text{Ponderopoda} = \text{Triceratops} \neg \text{Camptosaurus}$.

A escolha de *Triceratops* como prótipo segue analogia à recomendação 74B do código assim como visando a formação de uma trinca nodo-estemática com Cerapoda e Ornithopoda.

MARGINOCEPHALIA

Marginocephalia foi proposto por Sereno (1986:252) como um clado definido por base-táxica, compreendendo paquicefalossáurios e ceratópsios. Currie & Padian (1997f:415) definiram este clado como “*a node-based taxon comprising the two node-based taxa Ceratopsia and Pachycephalosauria and all descendants of their most recent common ancestor*”. Posteriormente, Sereno (1998:62) o definiu como “*Pachycephalosaurius, Triceratops, their most recent common ancestor and all descendants*”. Refina-se esta tipologia como: $\text{Marginocephalia} = \text{Triceratops} + \text{Pachycephalosaurius}$.

PACHYCEPHALOSAURIA

Pachycephalosauria foi proposto por Maryańska & Osmólska (1974:50) compreendendo *Stenopelix*, *Yaverlandia*, *Pachycephalosaurius*, *Stegoceras*, *Tylocephale*, *Prenocephale* e *Homalocephale*. Sereno (1997:443) o utilizou estematicamente e mais tarde (Sereno, 1998:62) definiu-o como “*all marginocephalians closer to Pachycephalosaurius than to Triceratops*”. Refina-se esta tipologia como:

Pachycephalosauria=*Pachycephalosaurus*¬*Triceratops*.

GOYOCEPHALIA

Goyocephalia foi proposto por Sereno (1986:252) como um clado definido por base-táxica, compreendendo *Goyocephale*, *Homocephale*, *Stegoceras*, *Pachycephalosaurus* e *Prenocephale*. Propõe-se a seguinte definição: Goyocephalia=*Goyocephale*+*Pachycephalosaurus*.

CERATOPSIA & NEOCERATOPSIA

Ceratopsia³⁸ foi proposto por Marsh (1890:418) incluindo a família Ceratopsidae e, pelo menos, os gêneros *Ceratops* e *Triceratops*. Dodson (1997:106) definiu-o estematicamente como “*all Marginocephalia closer to Ceratopsidae than to Pachycephalosauria*”. Posteriormente, Sereno (1998:62) definiu-o como “*all marginocephalians closer to Triceratops than to Pachycephalosaurus*”. Utilizando o epônimo *Ceratops*, no lugar de *Triceratops*, redefine-se como: Ceratopsia=*Ceratops*¬*Pachycephalosaurus*.

Neoceratopsia foi proposto por Sereno (1986:252) como um clado definido por base-táxica, compreendendo (reduzindo a epônimos) *Leptoceratops*, *Bagaceratops*, *Microceratops*, *Protoceratops*, *Montanoceratops* e *Ceratops*. Sereno (1997:443) listou-o estematicamente e posteriormente (Sereno, 1998:62) o definiu como “*all ceratopsians closer to Triceratops than to Psittacosaurus*”. Utilizando o epônimo *Ceratops*, no lugar de *Triceratops*, redefine-se como: Neoceratopsia=*Ceratops*¬*Psittacosaurus*.

CORONOSAURIA

Coronosauria foi proposto por Sereno (1986:252) como um clado definido por base-táxica, compreendendo (reduzindo a epônimos) *Bagaceratops*, *Microceratops*, *Protoceratops*, *Montanoceratops* e *Ceratops*. Sereno (1998:62) definiu-o como “*Protoceratops, Triceratops, their most recent common ancestor and all descendants*” que é aqui refinado como: Coronosauria=*Protoceratops*+*Triceratops*.

SAURISCHIA & EUSAURISCHIA

Saurischia foi proposto por Seeley (1887:170), em mútua exclusão a Ornithischia, figurando a pelve de *Allosaurus* e *Morosaurus*, citando ainda *Cetiosaurus*, *Ornithopsis* e *Megalosaurus* em seu texto (p.168).

Gauthier (1986:15) definiu Saurischia como “*birds and all dinosaurs that are closer to birds than they are to Ornithischia*”. Padian & May (1993:379) o definiram de maneira semelhante (“*all dinosaurs closer to birds than to Ornithischia*”). Padian (1997g:647) o redefiniu como “*all Dinosauria closer to birds than to Triceratops*” e posteriormente, Sereno (1998:63) o definiu de maneira semelhante (“*all dinosaurs closer to Neornithes than to Triceratops*”). As supracitadas definições são feitas ou de maneira vaga ou utilizando tipologias não encontradas na proposição original de Seeley (1870). Assim sendo, sugere-se a seguinte definição estemática: Saurischia=*Allosaurus*¬*Stegosaurus*.

³⁸ Kuhn (1967b:54) observa que o genitivo plural de *Ceratops* seria Ceratopia e não Ceratopsia. Uma discussão neste sentido foge do objetivo do presente trabalho.

Eusaurischia foi proposto por Padian *et al.* (1999:77) para o clado definido por base-nodal unindo “*Theropoda+Sauropodomorpha*”. Como Eusaurischia (os verdadeiros saurisquios) é etimologicamente coordenado a Saurischia, define-se utilizando os prótipos de Theropoda e Sauropodomorpha: Eusaurischia=*Allosaurus+Morosaurus*.

Saurischia e Ornithischia formam uma trinca nodo-estemática com Dinosauria.

PACHYPODOSAURIA

Huene (1914a:155) propôs Pachypodosauria incluindo *Palaeosaurus*, *Zanclodon*, *Teratosaurus*, *Ceratosaurus*, *Gresslyosaurus*, *Megalosaurus*, *Thecodontosaurus*, *Anchisaurus*, *Sellosaurus*, *Plateosaurus*, *Poikopleuron*, *Cetiosaurus*, *Morosaurus*, *Diplodocus* e *Atlantosaurus*. No mesmo ano, Huene (1914b:36) tratou Pachypodosauria como uma “linhagem evolutiva” (*Entwicklungslinie*). Como Sauropodomorpha foi primeiramente definido nodalmente por Salgado *et al.* (1997, veja adiante), Kischlat (2001b) utilizou Pachypodosauria para a linhagem sauropodomorfiana, assim definido: Pachypodosauria=*Morosaurus*¬*Allosaurus*.

SAUROPODA, SAUROPODOMORPHA, PROSAUROPODA, EUSAUROPODA & NEOSAUROPODA

Sauropoda foi proposto por Marsh (1878:412), indicando nominalmente apenas *Atlantosaurus*, *Titanosaurus*, *Apatosaurus*, *Morosaurus* e *Diplodocus*, e utilizou *Morosaurus* para “*illustrate the group*”. Designa-se *Morosaurus* como prótipo de Sauropoda. Salgado *et al.* (1997:6) definiram Sauropoda nodalmente como “*the clade including the most recent common ancestor of Vulcanodon karibaensis and Eusauropoda and all of its descendants*”. Por outro lado, McIntosh (1997:654) o definiu estematicamente como “*cetiosaurs, brachiosaurs, diplodocids, titanosaurs, and all sauropodomorphs closer to these than to prosauropods*”. Wilson & Sereno (1998:24) também utilizaram uma definição estemática como “*sauropodomorphs more closely related to Saltasaurus than to Plateosaurus*”, semelhante a que Sereno (1998:63) utilizou posteriormente (“*all sauropodomorphs closer to Saltasaurus than to Plateosaurus*”). Todos estes autores não utilizaram qualquer gênero nominativo original de Marsh (1878). Propõe-se assim, a seguinte definição: Sauropoda=*Morosaurus*¬*Plateosaurus*.

Sauropodomorpha foi proposto por Huene (1932:4) compreendendo Prosauropoda (incluindo as famílias Thecodontosauridae, Plateosauridae, Plateosauravidae e Melanorosauridae) e Sauropoda (incluindo as famílias Cetiosauridae e Brachiosauridae). Salgado *et al.* (1997:6) definiram este nome nodalmente como “*the clade including the most recent common ancestor of Prosauropoda and Sauropoda and all of its descendants*”. Por outro lado, Upchurch (1997b:658) definiu-o estematicamente como “*Sauropoda+Prosauropoda and all saurischians closer to them than to birds*”. Sereno (1997:444) o listou como por base-nodal e posteriormente (Sereno, 1998:63) o definiu como “*Plateosaurus, Saltasaurus, their most recent common ancestor and all descendants*”.

Assumindo Sauropodomorpha como coordenado a Sauropoda (mesmo prótipo), propõe-se a seguinte definição: Sauropodomorpha=*Morosaurus+Plateosaurus*.

Prosauropoda foi proposto por Huene (1920:211)³⁹. Sereno (1998:63) o definiu como “*all sauropodomorphs closer to Plateosaurus than to Saltasaurus*”. Utilizando o prótipo de Sauropoda, define-se como: Prosauropoda=*Plateosaurus*↪*Morosaurus*.

Neosauropoda foi proposto por Bonaparte (1986b:383, “*Néosauropodes*” na p.369) compreendendo (reduzindo aos epônimos) *Camarasaurus*, *Brachiosaurus*, *Diplodocus*, *Dicraeosaurus* and *Atlantosaurus*. Salgado *et al.* (1997:8) definiram-no como “*the clade including the most recent common ancestor of Diplodocidae and Camarasauromorpha and all of its descendants*”. Por sua vez, Wilson & Sereno (1998:46) definiram-no como “*Diplodocus, Saltasaurus, their common ancestor, and all its descendants*”. Posteriormente, Sereno (1998:63) definiu-o de maneira semelhante (“*Diplodocus, Saltasaurus, their most recent common ancestor and all descendants*”).

Para manter a coordenação entre Sauropoda and Neosauropoda (os novos saurópodes), é necessário o uso do mesmo prótipo (*Morosaurus* em vez de *Camarasaurus* ou *Saltasaurus*). Assim, define-se como: Neosauropoda=*Morosaurus*+*Diplodocus*. Neosauropoda forma uma trinca nodo-estemática com Diplodocia e Macronaria.

Eusauropoda foi citado por Upchurch (1994:251) como “*purely as convenient label*” mas, posteriormente, Upchurch (1995:372) utilizou-o como base-táxica compreendendo Euhelopodidae e Neosauropoda. Salgado *et al.* (1997:7) propuseram também Eusauropoda, mas em homonímia, definindo-o como “*the most recent common ancestor of Barapasaurus tagorei and Neosauropoda and all of its descendants*”. Wilson & Sereno (1998:31) definiram o nome de Upchurch (1995) estematicamente como “*sauropods more closely related to Saltasaurus than to Vulcanodon*” e, posteriormente, Sereno (1998:63) definiu-o de maneira semelhante (“*all sauropods closer to Saltasaurus than to Vulcanodon*”).

A fim de se manter a coordenação entre Sauropoda e Eusauropoda (os verdadeiros saurópodes), é necessário o uso do mesmo prótipo (*Morosaurus* em vez de *Saltasaurus*). Assim sendo, redefine-se Eusauropoda como: Eusauropoda=*Morosaurus*↪*Vulcanodon*.

THECODONTOSAURIA

Thecodontosauria foi citado por Huxley (1869a:23, 1869b:43) em duas publicações⁴⁰. Huxley (1869a:23) não incluiu explicitamente nenhum táxon, mas Huxley (1869b:43) reuniu sob este nome *Thecodontosaurus* e *Palaeosaurus* (= *Thecodontosaurus*, *fide* Benton *et al.*, 2000). Propõe-se a seguinte definição estemática: Thecodontosauria=*Thecodontosaurus*↪*Plateosaurus*.

PLATEOSAURIA

Plateosauria foi proposto por Tornier (1933:367) incluindo (reduzindo aos epônimos) *Plateosaurus*, *Anchisaurus*, *Labrosaurus*, *Coelurus*, *Megalosaurus* e *Compsognathus*. Sereno (1998:63) definiu-o como “*Plateosaurus, Massospondylus, their most recent common ancestor and all descendants*”.

³⁹ Não disponível.

⁴⁰ Huxley (1869a) possui 4 de novembro como data de publicação; Huxley (1869b) possui 24 de novembro como data de publicação.

Utiliza-se esta definição, restritiva do conjunto originalmente proposto: Plateosauria=*Plateosaurus*+*Massospondylus*.

PALAEOPODA

Palaeopoda foi proposto por Colbert (1964:20) compreendendo (reduzindo aos epônimos) *Palaeosaurus* (= *Thecodontosaurus*, *vide* Benton *et al.*, 2000) e *Plateosaurus*. Utilizando o contexto filogenético de Benton *et al.* (2000), sugere-se a seguinte definição: Palaeopoda=*Plateosaurus*+*Thecodontosaurus*.

MACRONARIA

Macronaria foi proposto por Wilson & Sereno (1998:49) como “*neosauro-pods more closely related to Saltasaurus than to Diplodocus*”. Mais tarde, Sereno (1998:62) definiu este nome de maneira semelhante (“*all neosauro-pods closer to Saltasaurus than to Diplodocus*”). Sugere-se o seguinte refinamento: Macronaria=*Saltasaurus*−*Diplodocus*. Macronaria forma uma trinca nodo-estemática com Diplodocia e Neosauro-poda.

DIPLODOCIA

Proposto por Tornier (1933:368) compreendendo (reduzindo a epônimos) *Cetiosaurus*, *Atlantosaurus*, *Morosaurus* e *Diplodocus*. Objetivando que Diplodocia forme uma trinca nodo-estemática com Macronaria e Neosauro-poda, sugere-se a seguinte definição estemática: Diplodocia=*Diplodocus*−*Saltasaurus*.

DIPLODOCIMORPHA

Proposto por Calvo & Salgado (1995:14) como “*Rebbachisaurus tessonei sp.nov., Diplodocidae, and all descendants of their common ancestor*”. Refina-se esta definição como: Diplodocimorpha=*Diplodocus*+*Rebbachisaurus*.

CETIOSAURIA

Cetiosauria foi utilizado por Baur (1891:439), corrigindo a grafia de Seeley (1874:690, “*Ceteosauria*”). Seeley (1874:690) relacionou apenas *Ceteosaurus* (= *Cetiosaurus*) e *Craterosaurus* (um ornitíscio, *vide* Glut, 1997). Sugere-se uma definição estemática como: Cetiosauria=*Cetiosaurus*−*Morosaurus*.

CAMARASAUROMORPHA

Salgado *et al.* (1997:9) propuseram Camarasauromorpha como “*the clade including the most recent common ancestor of Camarasauridae and Titanosauriformes and all of its descendants*”. Sugere-se o seguinte refinamento: Camarasauromorpha=*Camarasaurus*+*Titanosaurus*.

TITANOSAURIA, TITANOSAURIFORMES & TITANOMORPHA

Titanosauria foi proposto por Bonaparte & Coria (1993:272) compreendendo (reduzindo aos epônimos) *Titanosaurus* e *Andesaurus*. Wilson & Sereno (1998:22) definiram-no como “*titanosauriforms more closely related to Saltasaurus than to either Brachiosaurus or Euhelopus*”. Posteriormente, Sereno (1998:63) definiu-o como “*all somphospondyls closer to Saltasaurus than to Euhelopus*”. Utilizando o epônimo como prótipo, sugere-se a seguinte definição: Titanosauria=*Titanosaurus*¬*Euhelopus*.

Titanosauriformes foi proposto por Salgado *et al.* (1997:12) como “*the clade including the most recent common ancestor of Brachiosaurus brancai, Chubutisaurus insignis and Titanosauria and all of its descendants*”. Posteriormente, Wilson & Sereno (1998:51) o definiram como “*Brachiosaurus, Saltasaurus, their common ancestor, and all of its descendants*”. Sereno (1998:63) o definiu de maneira semelhante (“*Brachiosaurus, Saltasaurus, their most recent common ancestor and all descendants*”).

Titanosauriformes é coordenado a Titanosauria, demandando o mesmo prótipo, aqui definido como: Titanosauriformes=*Titanosaurus*+*Brachiosaurus*.

Titanomorpha foi proposto por Sereno (1997:444) como um clado definido por base-nodal, compreendendo Brachiosauridae+Titanosauria. Embora a eponímia não seja explícita, sugere-se a seguinte definição: Titanomorpha=*Titanosaurus*+*Brachiosaurus*. Titanomorpha passa a ser um sinônimo objetivo júnior de Titanosauriformes.

Sereno (1998) observa que o gênero nominativo *Titanosaurus* seria inválido. Ao se concluir pela invalidez, estes nomes baseados em *Titanosaurus* tornar-se-iam também inválidos.

SOMPHOSPONDYLI

Somphospondyli foi proposto por Wilson & Sereno (1998:53) como “*titanosauriforms more closely related to Saltasaurus than to Brachiosaurus*”. Sereno (1998:63) o definiu de maneira semelhante (“*all titanosauriforms closer to Saltasaurus than to Brachiosaurus*”). Utilizando a presente notação: Somphospondyli=*Saltasaurus*¬*Brachiosaurus*.

THEROPODA & NEOTHEROPODA

Theropoda foi proposto por Marsh (1881:423) compreendendo *Allosaurus*, *Creosaurus* e *Labrosaurus*. Gauthier (1986:18) definiu-o como “*birds and all Saurischia that are closer to birds than they are to sauropodomorphs*”. Por sua vez, Currie (1997:731) definiu-o como “*birds and all other theropods more closely related to birds than to Sauropodomorpha, such as Plateosaurus and Diplodocus*”; e Sereno (1998:64) como “*all saurischians closer to Neornithes than to Saltasaurus*”. Por outro lado, Padian *et al.* (1999:70) utilizaram uma definição semelhante (“*all Saurischia closer to Neornithes than to Cetiosaurus*”).

Todas as definições supracitadas não utilizaram qualquer gênero nominativo original de Marsh (1881) e designa-se *Allosaurus* como prótipo, definindo Theropoda como: Theropoda=*Allosaurus*¬*Morosaurus*.

Neotheropoda foi proposto por Bakker (1987:460) compreendendo (reduzindo aos epônimos) *Ceratosaurus*, *Allosaurus*, *Ornithomimus*, *Tyrannosaurus*, *Dromaeosaurus*, *Archaeopteryx*, *Ichthyornis*,

Hesperornis e aves modernas. Sereno *et al.* (1994:268) utilizaram-no como um clado definido por base-táxica compreendendo Ceratosauria+Tetanurae. Posteriormente, Sereno (1997:444) definiu-o nodalmente, unindo estes mesmos táxons. Pouco mais tarde, Sereno (1998:64) definiu-o como “Coelophysis, *Neornithes*, their most recent common ancestor and all descendants”. Padian *et al.* (1999:70) utilizaram uma definição semelhante (“most recent common ancestor uniting *Neornithes* and *Ceratosaurus*, and all descendants of that common ancestor”).

Para manter a coordenação entre Theropoda e Neotheropoda (os novos terópodes), é necessário utilizar o mesmo prótipo (*Allosaurus*), e sugere-se a seguinte definição: Neotheropoda=*Allosaurus*+*Ceratosaurus*.

HERRERASAURIA & HERRERAVIA

Herrerasauria foi proposto por Galton (1985:15) compreendendo *Herrerasaurus*, *Staurikosaurus* e *Aliwalia*. Define-se estematicamente como: Herrerasauria=*Herrerasaurus*−*Vultur*.

Herreravia foi proposto por Paul (1988:247) compreendendo *Freguellisaurus*, *Herrerasaurus*, *Aliwalia*, *Walkeria* e *Protoavis*. Sugere-se defini-lo nodalmente como: Herreravia=*Herrerasaurus*+*Protoavis*. *Protoavis* é um táxon problemático que Chatterjee (1991, 1997, 1999) afirma estar bem próximo da origem aviária (*contra* Chiappe, 1995; Padian & Chiappe, 1998).

CERATOSAURIA & NEOCERATOSAURIA

Ceratosauria foi proposto por Marsh (1884:69; embora grafado como “*Cerastosauria*”) compreendendo apenas *Ceratosaurus*. Sereno (1998:62) definiu-o como “all neotheropods closer to *Coelophysis* than to *Neornithes*”. Por sua vez, Padian *et al.* (1999:70) definiram-no como “all neotheropods closer to *Ceratosaurus* than to *Neornithes*”. Respeitando o epônimo, refina-se: Ceratosauria=*Ceratosaurus*−*Vultur*.

Neoceratosauria foi proposto por Novas (1992a:141) como um clado definido por base-táxica, compreendendo (reduzindo aos epônimos) *Ceratosaurus*, *Abelisaurus* e *Noasaurus*. Holz (1994:1104) definiu-o como “the most recent common ancestor of *Ceratosaurus* and *Abelisauridae* and all of its descendants”. Por outro lado, Padian *et al.* (1999:70) definiram-no como “all ceratosaurs closer to *Ceratosaurus* than to *Coelophysis*”. Respeitando a coordenação entre Ceratosauria e Neoceratosauria (os novos ceratossáurios) e o contexto filogenético de Novas (1992a:156; figura 8c), refina-se: Neoceratosauria=*Ceratosaurus*+*Abelisaurus*.

ABELISAURIA

Abelisauria foi proposto por Novas (1992a:144) como um clado definido por base-táxica, compreendendo (reduzindo aos epônimos) *Noasaurus* e *Abelisaurus*. Utilizando seu contexto filogenético (Novas, 1992a:156; figura 8c), define-se: Abelisauria=*Abelisaurus*−*Ceratosaurus*.

TETANURAE & NEOTETANURAE

Tetanurae foi proposto por Gauthier (1986:23) que definiu-o como “birds and all other theropods

that are closer to birds than they are to Ceratosauria". Por sua vez, Sereno (1998:64) definiu-o como "*all neotheropods closer to Neornithes than to Torvosaurus*". Padian *et al.* (1999:72), posteriormente, definiram-no de modo distinto ("*all Neotheropods more closely related to Neornithes than to Ceratosaurus*"). Utilizando a definição original, refina-se como: Tetanurae= $Vultur \neg Ceratosaurus$.

Neotetanurae foi proposto por Sereno *et al.* (1994:268) como um clado definido por base-táxica, compreendendo Allosauroidea e Coelurosauria. Posteriormente, Sereno (1997:444) tratou-o nodalmente, compreendendo os mesmos táxons, e mais tarde (Sereno, 1998:64) definiu-o como "*Allosaurus, Neornithes, their most recent common ancestor and all descendants*".

Mantendo a coordenação entre Tetanurae and Neotetanurae (os novos tetanuras), é necessário o uso do mesmo prótipo (*Vultur*), aqui refinado como: Neotetanurae= $Vultur+Allosaurus$.

AVIPODA

Avipoda foi proposto por Novas (1992a:144) como um clado definido por base-táxica, compreendendo *Eustreptospondylus*, *Piatnitzkysaurus*, *Compsognathus* e Tetanurae. Utilizando o contexto filogenético de Novas (1992a:156; figura 8c) e o de Carrano (2000:494), sugere-se a seguinte definição: Avipoda= $Vultur+Piatnitzkysaurus$.

HARPAGOSAURIA

Proposto por Hæckel (1866:136) compreendendo *Megalosaurus*, *Hylaeosaurus* e *Pelorosaurus*. Se entendido por base-táxica, Harpagosauria seria sinônimo de Dinosauria pois *Hylaeosaurus* representa um ornitíscuo e *Pelorosaurus* um paquipedossáurio (Glut, 1997). Assim, restringe-se Harpagosauria a apenas *Megalosaurus* (prótipo), e sugere-se a seguinte definição estemática: Harpagosauria= $Megalosaurus \neg Piatnitzkysaurus$.

DINOAVES

Dinoaves foi proposto por Bakker (1987:460) compreendendo (reduzindo aos epônimos) *Allosaurus*, *Ornithomimus*, *Tyrannosaurus*, *Dromaeosaurus*, *Archaeopteryx*, *Ichthyornis*, *Hesperornis* e aves modernas. Utilizando o prótipo de Dinosauria e o prótipo de Aves, propõe-se defini-lo nodalmente: Dinoaves= $Megalosaurus+Vultur$.

MEGALOSAURIA

Megalosauria foi proposto por Baur (1891:450) compreendendo (reduzindo aos epônimos) *Zanclodon*, *Anchisaurus*, *Megalosaurus*, *Compsognathus* e *Coelurus*. Propõe-se uma definição estemática como: Megalosauria= $Megalosaurus \neg Vultur$.

CARNOSAURIA

Carnosauria foi proposto por Huene (1920:211)⁴¹. Padian & Hutchinson (1997:6) definiram-no

⁴¹ Não disponível.

como “*all tetanurae closer to Allosaurus than to birds*”. Padian *et al.* (1999:72) defiram-no de maneira semelhante como “*all avetheropods closer to Allosaurus than to Neornithes*”. Para que Carnosauria forme uma trinca nodo-estemática com Coelurosauria, propõe-se defini-lo de maneira inversa: Carnosauria=*Allosaurus*¬*Compsognathus*.

ALLOSAURIA

Allosauria foi proposto por Paul (1988:301) compreendendo (reduzindo aos epônimos) *Allosaurus* e *Tyrannosaurus*. Propõe-se defini-lo nodalmente como: Allosauria=*Allosaurus*¬*Sinraptor*.

COELUROSAURIA

Coelurosauria foi proposto por Huene (1914b:36) como uma “*Entwicklungslinie*”, compreendendo (reduzindo aos epônimos) *Podokesaurus*, *Hallopus*, *Coelurus* e *Compsognathus*. Gauthier (1986:26) definiu-o como “*birds and all other theropods that are closer to birds than they are to Carnosauria*”. Por sua vez, Sereno (1998:64) definiu-o como “*all neotetanurans closer to Neornithes than to Allosaurus*”. Padian *et al.* (1999:72) utilizou semelhante definição (“*all avetheropods closer to Neornithes than to Allosaurus*”). Restringindo a composição original e escolhendo *Compsognathus* como prótipo, propõe-se defini-lo estematicamente como: Coelurosauria=*Compsognathus*¬*Allosaurus*.

AVETHEROPODA

Avetheropoda foi proposto por Paul (1988:296) compreendendo (reduzindo aos epônimos) *Compsognathus*, *Coelurus*, *Allosaurus* e *Caenagnathus*. Currie & Padian (1997b:39) definiram-no como “*as the node within Tetanurae comprising the stem groups Coelurosauria and Carnosauria*”. Por sua vez, Padian *et al.* (1999:72) definiram-no como “*the most recent common ancestor of Neornithes and Allosaurus and all descendants of that ancestor*”, o que leva a ser um sinônimo operacional de Neotetanurae. Para evitar tal sobreposição, e respeitando os táxons originalmente propostos, define-se nodalmente como: Avetheropoda=*Compsognathus*+*Vultur*.

COMPSOGNATHIA

Compsognathia foi proposto por Paul (1988:297) compreendendo apenas *Compsognathus*. Propõe-se defini-lo estematicamente como: Compsognathia=*Compsognathus*¬*Vultur*.

MANIRAPTORA, MANIRAPTORIFORMES & EUMANIRAPTORA

Maniraptora foi proposto por Gauthier (1986:30) como “*the common ancestor of Avialae and Deinonychosauria [or at least dromaeosaurs] that was not also an ancestor with Ornithomimidae*”. Holtz (1996:537-8) definiu-o como “*all theropods closer to birds than to ornithomimids*”. Posteriormente, Sereno (1998:65) definiu-o como “*Oviraptor, Neornithes, their most recent common ancestor and all descendants*”, e Padian *et al.* (1999:73) como “*the stem group composed of all coelurosaurs (Maniraptoriformes) more closely related to Aves than to Ornithomimus*”.

Maniraptoriformes foi proposto por Holtz (1996:538) como “*the most recent common ancestor of*

Ornithomimus and birds (i.e., the most recent common ancestor of Arctometatarsalia and Maniraptora), and all descendants of that common ancestor". Posteriormente, Sereno (1998:65) definiu-o como "Ornithomimus, Neornithes, their most recent common ancestor and all descendants", e Padian *et al.* (1999:73) como "all maniraptorans closer to Deinonychus than to Neornithes".

Eumaniraptora foi proposto por Padian *et al.* (1999:73) para "the most recent common ancestor of avialians and their deinonychosaurian relatives".

Respeitando as definições originais de cada, a coordenação entre estes nomes, e o uso de *Vultur* como prótipo, propõe-se o seguinte refinamento: Maniraptora= $Vultur \neg Ornithomimus$, Maniraptoriformes= $Vultur + Ornithomimus$, Eumaniraptora= $Vultur + Deinonychus$.

Maniraptora e Maniraptoriformes formam uma trinca nodo-estemática com Arctometatarsalia; Eumaniraptora forma uma trinca nodo-estemática com Paraves e Avialae; e Maniraptora é sinônimo operacional de Bullatosauria.

BULLATOSAURIA

Bullatosauria foi proposto por Holtz (1994:1108) para o clado definido por base-apomórfica compreendendo (reduzindo aos epônimos) *Troodon* e *Ornithomimus*. Posteriormente, Holtz (1996:536) redefiniu-o como "the most recent common ancestor of *Ornithomimus* and *Troodon* (=Stenonychosaurus) and all descendants of that common ancestor". Utilizando a presente notação: Bullatosauria= $Ornithomimus + Troodon$. Bullatosauria é sinônimo operacional de Maniraptoriformes.

ARCTOMETATARSALIA

Arctometatarsalia foi proposto por Holtz (1994:1108) para o clado definido por base-apomórfica compreendendo (reduzindo aos epônimos) *Elmisaurus*, *Avimimus*, *Tyrannosaurus*, *Troodon* e *Ornithomimus*. Holtz (1996:536) redefiniu-o mais tarde como "Ornithomimus and all theropods sharing a more recent common ancestor with *Ornithomimus* than with birds", assim como Padian *et al.* (1999:74; "Ornithomimus and all coelurosaurs closer to *Ornithomimus* than to Aves"). Utilizando a presente notação: Arctometatarsalia= $Ornithomimus \neg Vultur$.

Arctometatarsalia forma uma trinca nodo-estemática com Maniraptora e Maniraptoriformes.

ORNITHOMIMOSAURIA

Ornithomimosauria foi proposto por Barsbold (1976:74) incluindo apenas Ornithomimidae. Sereno (1998:65) definiu-o como "all maniraptoriforms closer to *Ornithomimus* than to *Neornithes*", o que o transforma em sinônimo operacional júnior de Arctometatarsalia. Por outro lado, Padian *et al.* (1999:74) sugeriram uma definição nodal ("Pelecanimimus and *Ornithomimus* and all the descendants of their most recent common ancestor").

Descartando a definição de Sereno (1998), redundante com Arctometatarsalia, sugere-se o uso da definição de Padian *et al.* (1999): Ornithomimosauria= $Ornithomimus + Pelecanimimus$.

TYRANNORAPTORA

Tyrannoraptora foi utilizado por Sereno (1999b:2147) como “*Tyrannosaurus, Neornithes, their most recent common ancestor, and all descendants*”. Utilizando a presente notação: Tyrannoraptora=*Tyrannosaurus*+*Passer*.

DEINODONTIA

Deinodontia foi proposto por Flower (1929:62) compreendendo apenas Deinodontidae. *Deinodon* é um *nomen dubium* possivelmente relacionado a *Albertosaurus* (fide Glut, 1999) e propõe-se seu uso para o clado estemático de todas as formas mais próximas de *Deinodon* (i.e., culminando em *Tyrannosaurus* e formas afins) do que de *Vultur*, até a proposta formal de um novo nome: Deinodontia=*Deinodon*∖*Vultur*.

ORNITHOMORPHA

Proposto por Seeley (1890:520) compreendendo Ornithosaura, Crocodilia, Aristosuchia, Saurischia, Ornithischia e Aves. Sugere-se sua restrição e a seguinte definição estemática: Ornithomorpha=*Passer*∖*Tyrannosaurus*.

SAURAVES, nomen novum

Propõe-se o nome Sauraves para o clado composto pelo ancestral comum entre *Vultur* e *Segnosaurus*, assim como todos os seus descendentes. Sauraves é composto por formas teropodianas com tendência a opisthopia. Sauraves=*Vultur*+*Segnosaurus*.

OVIRAPTOROSAURIA ×PROTOAVIA

Oviraptorosauria foi proposto por Barsbold (1976:74) incluindo apenas Oviraptoridae. Currie & Padian (1997h:508) definiram-no como “*all coelurosaurs closer to Oviraptor than to Aves*”. Por sua vez, Sereno (1998:65) definiu-o como “*all maniraptorans closer to Oviraptor than to Neornithes*”. Já que a definição de Currie & Padian (1997h) é prioritária, refina-se: Oviraptorosauria=*Oviraptor*∖*Vultur*.

Protoavia foi proposto por Paul (1988:349) compreendendo (reduzindo aos epônimos) *Archaeopteryx*, *Caenagnathus*, *Ornithomimus*, *Troodon* e *Avimimus*. Ao se reunir tais táxons em um clado holofilético, surgem cerca de três problemas: (1) Aves é automaticamente incluído; (2) a inclusão de *Ornithomimus* torna o nome um sinônimo operacional de Maniraptoriformes; (3) a subordinação de Aves a Protoavia é incongruente semanticamente (uma ave não pode ser também uma protoave); (4) *Protoavis* Chatterjee, 1991, é um falso-epônimo de Protoavia, utilizado não oficialmente por Paul (1988:251) em um outro agrupamento.

Na ausência de qualquer definição nominalista anterior ao presente para Protoavia, na incongruência de subordinação de Aves em Protoavia, e no fato de que *Protoavis* representar um falso-epônimo, designa-se *Caenagnathus* como prótipo de Protoavia e se restringe a composição, comportando apenas formas paralelas a Aves: Protoavia=*Caenagnathus*∖*Vultur*. Assim, Protoavia torna-se um sinônimo operacional de Oviraptorosauria.

SEGNOSAURIA

Segnosauria foi proposto por Barsbold & Perle (1980:188) compreendendo *Segnosaurus* e, na dúvida, *Erlikosaurus*. Fazendo alusão ao contexto filogenético de Sereno (1997, 1999b, 1999c) por um lado, e Makovicky & Sues (1998) e Carrano (2000), por outro, onde Segnosauria (Therizinosauridae e Therizinosaurioidea) apresenta-se como grupo-irmão de Ornithomimosauria e Oviraptorosauria, respectivamente, propõe-se a seguinte definição preliminar: Segnosauria=*Segnosaurus*-(*Ornithomimus*,*Oviraptor*).

PARAVES

Paraves foi citado por Sereno (1997:444) como um clado definido por base-nodal compreendendo Deinonychosauria e Aves. Posteriormente, Sereno (1998:65) definiu-o como “*all maniraptorans closer to Neornithes than to Oviraptor*”, assim como Padian *et al.* (1999:73).

Este nome está semanticamente incongruente pois Paraves significa “aves paralelas” e uma ave não pode estar paralela a ela mesma, sendo um bom nome para o grupo-irmão de Aves. Rejeita-se as definições supracitadas e propõe-se a seguinte: Paraves=*Deinonychus*-*Vultur*.

Paraves forma uma trinca nodo-estemática com Eumaniraptora e Avialae.

DEINONYCHOSAURIA

Deinonychosauria foi proposto por Colbert & Russel (1969:43) compreendendo *Deinonychus*, *Dromaeosaurus* e *Velociraptor*. Padian (1997a:40) definiu-o como “*Deinonychus and all maniraptorans closer to it than to birds*”. Currie & Padian (1997d:166) definiram-no de maneira semelhante como “*stem-based taxon comprising all maniraptorans closer to Deinonychus than to birds*”, assim como Padian *et al.* (1999:75; “*Deinonychus and all maniraptoran closer to it than to Neornithes*”). Tais definições acarretam em um sinônimo operacional com o aqui proposto para Paraves.

Por outro lado, Sereno (1998:65) definiu Deinonychosauria como “*Troodon, Velociraptor, their most recent common ancestor and all descendants*”.

Visando evitar uma sinonimização operacional com Paraves, utiliza-se a definição nodal de Sereno (1998), aqui refinada: Deinonychosauria=*Deinonychus*+*Troodon*.

AVIALAE

Proposto por Gauthier (1986:11) como um clado definido por base-táxica, compreendendo *Archaeopteryx* e aves, que foi definido por Padian (1997a:40) como “*the stem group consisting of Neornithes and all Maniraptorans closer to them than to Deinonychus*”, aqui refinado como: Avialae=*Vultur*-*Deinonychus*.

Avialae forma uma trinca nodo-estemática com Paraves e Eumaniraptora.

ORNITHES, nomen novum

Não existe consenso sobre qual nome deve ser aplicado ao nó que une *Archaeopteryx* às aves atuais. Gauthier (1986) defende o reconhecimento de Aves como grupo-coronal, mas alguns autores

(e.g., Padian & Chiappe, 1998) defendem um uso histórico, onde *Archaeopteryx* tem sido considerado uma ave. Por outro lado, vários nomes utilizam “-ornithes” como nomes relacionados a Aves (e.g., Neornithes, Euornithes, Archaeornithes, Metornithes). Nomenclaturalmente escolheu-se *Vultur* como prótipo de Aves (veja página 67). Por outro lado, aceita-se a uso de *Passer* (Sereno, 1998) como referência dos nomes terminados em “-ornithes”. Assim sendo, reconhece-se Aves como grupo-coronal, e propõe-se Ornithes (novo nome) para o grupo estemático assim definido: Ornithes=*Passer*+*Archaeopteryx*.

Ornithes forma uma trinca nodo-estemática com Archaeornithes e Metornithes.

ARCHAEORNITHES

Archaeornithes foi proposto por Fürbringer (1888:1539; embora grafado como “*Archornithes*” na p.1565) compreendendo apenas *Archaeopteryx*. *Archaeornis* Petronievics (1917) representa um falso-epônimo. Padian *et al.* (1999:79) definiram-no como “*birds closer to Archaeopteryx than to Neornithes*”. Assim, segundo a notação proposta: Archaeornithes=*Archaeopteryx*∩*Passer*.

Archaeornithes forma uma trinca nodo-estemática com Metornithes e Ornithes.

METORNITHES

Metornithes foi proposto por Perle *et al.* (1993:623) que definiram-no como um “*group within Avialae not including Archaeopteryx*”. Padian *et al.* (1999:75) defiram-no como “*Mononykus plus this group [Ornithothoraces] comprise the node Metornithes*”.

A definição de Perle *et al.* (1993) é claramente estemática, aqui refinada: Metornithes=*Passer*∩*Archaeopteryx*. Metornithes forma uma trinca nodo-estemática com Archaeornithes e Ornithes.

ORNITHOPECTAE × ORNITHOTHORACES

Ornithopectae foi proposto por Chiappe (1991:337), sendo definido como “*as including the common ancestor of the Las Hoyas bird [Iberomesornis] and extant birds, plus all their descendants*” Posteriormente, Chiappe (1996:205) utilizou uma definição semelhante (“*the common ancestor of Iberomesornis romerali and modern birds plus all its descendants*”). Levantando problemas gramaticais, Chiappe (1996:205) substituiu o nome Ornithopectae por Ornithothoraces, embora este último tenha sido utilizado um pouco antes (Chiappe & Calvo, 1994:239). Sereno (1998:65) definiu Ornithothoraces como “*Sinornis, Neornithes, their most recent common ancestor and all descendants*” e Padian *et al.* (1999:75) como “*Iberomesornis and Neornithes plus all descendants of their most recent common ancestor*”.

Utilizando a definição original de Ornithopectae (cf. art. 67.8), refina-se: Ornithothoraces=*Passer*+*Iberomesornis*.

ENANTIORNITHES

Enantiornithes foi proposto por Walker (1981:51) incluindo apenas *Enantiornis*. Sereno (1998:65) definiu-o como “*all ornithothoracines closer to Sinornis than to Neornithes*”.

Utilizando o epônimo, redefine-se: Enantiornithes=*Enantiornis*∖*Passer*.

ORNITHURAE × NEORNITHES

Ornithurae foi proposto por Hæckel (1866:139) compreendendo apenas as atuais aves, na exclusão de *Archaeopteryx* (*Hesperornis* e *Ichthyornis*, ainda não eram conhecidos). Se compreendido por base-táxica, Ornithurae possui uma composição semelhante a Aves (veja página 67). Por outro lado, Martin (1983:321) utilizou Ornithurae para englobar (reduzindo aos epônimos) *Hesperornis*, *Ichthyornis* e *Passer* (“*Neornithes*”), e Gauthier (1986:12) definiu-o como “*all extant birds, as well as all other birds that are closer phylogenetically to extant birds than is Archaeopteryx*”. Esta definição não é claramente estemática, pois não posiciona *Archaeopteryx* como um contrátipo e depende do reconhecimento subjetivo de formas fósseis como “*birds*”. Posteriormente, Chiappe (1991:337) definiu-o como “*the common ancestor of Hesperornithiformes and extant birds plus all their descendants*”, Chiappe & Calvo (1994:230) definiram-no de maneira semelhante (“*including the common ancestor of Hesperornithiformes and modern birds plus all its descendants*”), assim como Chiappe (1996:205; “*the common ancestor of Hesperornithiformes and Neornithes plus all taxa descended from it*”). Tais definições não esclarecem qual ancestral comum aos táxons de referência, entretanto, assume-se que fora a intenção dos autores referenciar o ancestral mais recente. Por outro lado, Sereno (1998:65) definiu-o como “*all avians closer to Neornithes than to Archaeopteryx*” e Padian *et al.* (1999:75) como “*Hesperornis and Neornithes plus all descendants of their most recent common ancestor*”.

Utilizando a definição nodal de Chiappe (1991), sugere-se: Ornithurae=*Passer*+*Hesperornis*.

Neornithes foi proposto por Gadow (1893:90) compreendendo as Ratitae, Odontolcae (*Hesperornithes* e *Enaliornithes*) e Carinatae (*Ichthyornithes*, *Tinamiformes* e todas as demais neognatas) na exclusão das Archaeornithes (*Archaeopteryx*). Neornithes é holofilético se compreendido como um clado definido por base-táxica. Entretanto Sereno (1998:59) definiu-o como “*Struthio (ostrich), Passer (sparrow), their common ancestor and all descendants*”, o que confere uma idêntica composição a de Aves. Para se evitar tal sobreposição, sugere-se uma definição comportando a composição original de Gadow (1893), aqui definido: Neornithes=*Passer*+*Hesperornis*.

Como definidos, Neornithes e Ornithurae representam sinônimos objetivos, entretanto o sentido de Neornithes é como originalmente proposto, e o de Ornithurae, modificado posteriormente. O uso de um ou de outro passa a ser uma opção pessoal.

HESPERORNITHES

Hesperornithes foi proposto por Fürbringer (1888:1541) compreendendo apenas Hesperornithidae. Propõe-se defini-lo como: Hesperornithes=*Hesperornis*∖*Passer*.

CARINATAE

Carinatae foi proposto por Merrem (1813:259, *vide* Gadow, 1893:11) compreendendo apenas aves atuais. Padian *et al.* (1999:75) definiram-no como “*Ichthyornis and Neornithes plus all descendants of their most recent common ancestor*”. Utilizando esta definição: Carinatae=*Passer*+*Ichthyornis*.

ICHTHYORNITHES

Ichthyornithes foi proposto por Marsh (1873:162) compreendendo (reduzindo aos epônimos) *Ichthyornis* e *Apatornis*. Sugere-se uma definição estemática como: $Ichthyornithes = Ichthyornis \neg Passer$.

AVES & NEOAVES

Aves Linnæus, 1758:12, é holofilética, se compreendida como um clado definido por base-táxica. Refina-se, por base-nodal, como: $Aves = Vultur + Struthio$. *Vultur* é o primeiro gênero nominativo listado originalmente e *Struthio* também foi proposto por este autor. Esta definição concorda com o sentido de Gauthier (1986:8; “all the descendants of the most recent common ancestor of Ratitae, Tinami, and Neognathae”), mas assumindo o universo de Aves na proposição original. *Vultur* e *Struthio* são convenientes em termos de estabilidade nomenclatural, como sugeridas por análises morfológicas (Cracraft, 1986, 1988) e moleculares (Sibley *et al.*, 1988; Sibley & Ahlquist, 1990).

Esta proposta, definida por um critério histórico (*i.e.*, resultante do conjunto de formas assumidas quando da sua publicação, e não por informações adquiridas posteriormente), pode incluir formas fósseis internamente (o que não interfere no conceito original), mas exclui qualquer forma fóssil externa (não expande este conceito original), mesmo que se comprove que estas possuísem penas e voassem (*i.e.*, mesmo que fossem reconhecidas como aves dentro de um senso-comum).

Chiappe (1997:32) definiu Aves como “*Archaeopteryx plus extinct birds and all descendants of their most recent common ancestor*”, assim como Sereno (1998:65; “*Archaeopteryx, Neornithes, their most recent common ancestor and all descendants*”) e Padian *et al.* (1999:75; “*Archaeopteryx, extant (crown-group) birds, and all the descendants of their most recent common ancestor*”). Estes autores rejeitaram o reconhecimento de Aves como um clado coronal, preferindo usar uma definição baseada no senso-comum (logo, variável no tempo e espaço) e incluindo formas fósseis (*e.g.*, *Archaeopteryx*) externas. Esta postura contraria a unificação conceitual de Aves para neontólogos e paleontólogos.

Neoaves foi proposto por Sibley *et al.* (1988:415) compreendendo (reduzindo a epônimos) *Picus*, *Coracias*, *Colius* e *Passer*. A fim de se manter a coordenação entre Aves e Neoaves (as novas aves), é necessário o uso do mesmo prótipo na seguinte definição nodal: $Neoaves = Vultur + Picus$.

EUORNITHES & STRUTHIORNITHES

Para os cladogramas aviares primários, propõe-se o uso de Euornithes e Struthiornithes.

Euornithes foi proposto por Stejneger (1885, *vide* Gadow, 1893:46) como uma superordem, compreendendo o universo das aves atuais com exceção das paleognatas (“*Dromaeognathae*”), pinguins (“*Impennes*”) e de algumas formas fósseis (*e.g.*, *Archaeopteryx*, *Ichthyornis*, *Hesperornis*). Sereno (1998:65) propôs formalmente o mesmo nome, em homonímia, definido como “*all ornithothoracines closer to Neornithes than to Sinornis*”.

Ao se tratar Euornithes de Stejneger (1885) por base-táxica, este passa a também incluir Impennes no contexto filogenético de Cracraft (1988) e de Sibley & Ahlquist (1990), com composição semelhante à de Neognathae. A fim de se evitar tal resultado, propõe-se a seguinte definição estemática: $Euornithes = Passer \neg Struthio$.

Struthionithes foi proposto por Fürbringer (1888:1540) incluindo apenas Struthionidae (*Struthio*, e os gêneros-nominativos fósseis *Struthioanax*, *Struthiopappus* e *Camelornis*, p.1431). Sugere-se a seguinte definição estemática: $\text{Struthionithes} = \text{Struthio} \neg \text{Passer}$.

PALAEOGNATHAE & NEOGNATHAE

Pycraft (1900:260) propôs Palaeognathae para Ratitae (Casuarii, Struthiones, Rheae, Dinornithes, Aepyornithes e Apteryges) e Crypturi ("*Ratitae+Crypturi*"), que é aqui refinado como: $\text{Palaeognathae} = \text{Struthio} + \text{Crypturus}$. Ele também propôs Neognathae (p.266), em paralelo a Palaeognathae, para Carinatae subtraindo Crypturi ("*Carinatae-Crypturi*"). Embora sua definição possa ser interpretada como por base-estemática, define-se Neognathae por base-nodal: $\text{Neognathae} = \text{Vultur} + \text{Gallus}$.

2.2.5.4.6. Listagem das definições dos nomes discutidos

$\text{Abelisauria} = \text{Abelisaurus} \neg \text{Ceratosaurus}$
 $\text{Aetosauria} = \text{Aetosaurus} \neg (\text{Belodon}, \text{Crocodylus})$
 $\text{Alligatoromorpha} = \text{Alligator} \neg \text{Gavialis (nomen novum)}$
 $\text{Allosauria} = \text{Allosaurus} \neg \text{Sinraptor}$
 $\text{Amniotomorpha} = \text{Homo} \neg \text{Rana (nomen novum)}$
 $\text{Ankylopollexia} = \text{Camptosaurus} + \text{Parasaurolophus}$
 $\text{Ankylosauria} = \text{Ankylosaurus} + \text{Panoplosaurus}$
 $\text{Ankylosauromorpha} = \text{Ankylosaurus} \neg \text{Stegosaurus (nomen novum)}$
 $\text{Archaeornithes} = \text{Archaeopteryx} \neg \text{Passer}$
 $\text{Archosauria} = \text{Crocodylus} + \text{Megalosaurus}$
 $\text{Archosauriformes} = \text{Crocodylus} + \text{Proterosuchus}$
 $\text{Archosauromorpha} = \text{Crocodylus} \neg \text{Lacerta}$
 $\text{Arctometatarsalia} = \text{Ornithomimus} \neg \text{Vultur}$
 $\text{Autarchoglossa} = \text{Anguis} + \text{Scincus}$
 $\text{Avesuchia} = \text{Vultur} \neg \text{Crocodylus}$
 $\text{Aves} = \text{Vultur} + \text{Struthio}$
 $\text{Avesuchia} = \text{Vultur} + \text{Crocodylus}$
 $\text{Avetheropoda} = \text{Compsognathus} + \text{Vultur}$
 $\text{Avialae} = \text{Vultur} \neg \text{Deinonychus}$
 $\text{Avipoda} = \text{Vultur} + \text{Piatnitzkysaurus}$
 $\text{Belodontia} = \text{Belodon} \neg (\text{Aetosaurus}, \text{Crocodylus})$
 $\text{Brevirostres} = \text{Alligator} + \text{Crocodylus}$
 $\text{Bullatosauria} = \text{Ornithomimus} + \text{Troodon}$
 $\text{Camarasauromorpha} = \text{Camarasaurus} + \text{Titanosaurus}$
 $\text{Carinatae} = \text{Passer} + \text{Ichthyornis}$

Carnosauria=*Allosaurus*∖*Compsognathus*
Ceratopoda=*Camptosaurus*+*Triceratops*
Ceratopsia=*Ceratops*∖*Pachycephalosaurus*
Ceratosauria=*Ceratosaurus*∖*Vultur*
Cetiosauria=*Cetiosaurus*∖*Morosaurus*
Chelonia=*Testudo*+*Pelomedusa*
Chelonii=*Testudo*+*Pelomedusa*
Chelonimorpha=*Testudo*∖(*Nothosaurus*,*Pareiasaurus*,*Procolophon*)
Coelurosauria=*Compsognathus*∖*Allosaurus*
Colubromorpha=*Coluber*∖*Iguana* (*nomen novum*)
Compsognathia=*Compsognathus*∖*Vultur*
Coronosauria=*Protoceratops*+*Triceratops*
Crocodylia=*Crocodylus*+*Gavialis*
Crocodyliformes=*Crocodylus*+*Protosuchus*
Crocodylomorpha=*Crocodylus*∖*Postosuchus*
Crocodylotarsi=*Crocodylus*∖*Vultur*
Crurotarsi=*Crocodylus*+(*Belodon*,*Ornithosuchus*)
Cryptodira=*Testudo*+*Chelydra*
Cryptodiriomorpha=*Testudo*∖*Pelomedusa*
Deinodontia=*Deinodon*∖*Vultur*
Deinonychosauria=*Deinonychus*+*Troodon*
Diapsida=*Lacerta*+*Araeoscelis*
Dinoaves=*Megalosaurus*+*Vultur*
Dinosauria=*Megalosaurus*+*Hylaeosaurus*
Dinosauriformes=*Megalosaurus*+*Lagosuchus*
Dinosauriomorpha=*Megalosaurus*∖*Pterosaurus*
Diplodocia=*Diplodocus*∖*Saltasaurus*
Diplodocimorpha=*Diplodocus*+*Rebbachisaurus*
Dromaeosuchia=*Crocodylus*+*Ornithosuchus*
Dryomorpha=*Dryosaurus*+*Hadrosaurus*
Emydosauria=*Crocodylus*+*Geosaurus*
Enantiornithes=*Enantiornis*∖*Passer*
Erythrosuchia=*Erythrosuchus*∖*Crocodylus*
Eudinosauria=*Megalosaurus*+*Hylaeosaurus*
Eumaniraptora=*Vultur*+*Deinonychus*
Euornithes=*Passer*∖*Struthio*
Euornithopoda=*Camptosaurus*∖*Heterodontosaurus*
Euparkerimorpha=*Euparkeria*∖(*Crocodylus*,*Vultur*) (*nomen novum*)
Eurypoda=*Stegosaurus*+*Ankylosaurus*

Eusaurischia=*Allosaurus*+*Morosaurus*
Eusauropoda=*Morosaurus*¬*Vulcanodon*
Eusuchia=*Crocodylus*+*Hylaeochampsia*
Gavialomorpha=*Gavialis*¬*Alligator* (*nomen novum*)
Genosauria=*Ankylosaurus*¬*Lesothosaurus*
Goyocephalia=*Goyocephale*+*Pachycephalosaurus*
Hadrosauria=*Hadrosaurus*¬*Iguanodon*
Hadrosauriformes=*Hadrosaurus*+*Iguanodon*
Hallopoda=*Hallopus*¬*Crocodylus*
Harpagosauria=*Megalosaurus*¬*Piatnitzkysaurus*
Herrerasauria=*Herrerasaurus*¬*Vultur*
Herreravia=*Herrerasaurus*+*Protoavis*
Hesperornithes=*Hesperornis*¬*Passer*
Heterodontosauria=*Heterodontosaurus*¬*Hadrosaurus*
Hypsilophodontia=*Hypsilophodon*¬*Hadrosaurus*
Ichthyornithes=*Ichthyornis*¬*Passer*
Iguania=*Iguana*+ (*Agama*, *Chamaeleo*)
Iguanodontia=*Iguanodon*¬*Hypsilophodon*
Iguanomorpha=*Iguana*¬*Coluber*
Lepidosauria=*Lacerta*+*Sphenodon*
Lepidosauromorpha=*Lacerta*¬*Crocodylus*
Macronaria=*Saltasaurus*¬*Diplodocus*
Maniraptora=*Vultur*¬*Ornithomimus*
Maniraptoriformes=*Vultur*+*Ornithomimus*
Marginocephalia=*Triceratops*+*Pachycephalosaurus*
Megalosauria=*Megalosaurus*¬*Vultur*
Metasuchia=*Crocodylus*¬*Geosaurus*
Metornithes=*Passer*¬*Archaeopteryx*
Neoarchosauria=*Crocodylus*+*Megalosaurus*
Neoaves=*Vultur*+*Picus*
Neoceratopsia=*Ceratops*¬*Psittacosaurus*
Neoceratosauria=*Ceratosaurus*+*Abelisaurus*
Neodiapsida=*Lacerta*+*Youngina*
Neognathae=*Vultur*+*Gallus*
Neornithes=*Passer*+*Hesperornis*
Neornithischia=*Stegosaurus*+*Lesothosaurus*
Neornithopoda=*Camptosaurus*+*Heterodontosaurus*
Neosauropoda=*Morosaurus*+*Diplodocus*
Neosuchia=*Crocodylus*+*Atoposaurus*

Neotetanurae=*Vultur*+*Allosaurus*
Neotheropoda=*Allosaurus*+*Ceratosaurus*
Nidosuchia=*Crocodylus*+*Vultur*
Notosuchia=*Notosuchus*¬*Crocodylus*
Ornithes=*Passer*+*Archaeopteryx* (*nomen novum*)
Ornithischia=*Stegosaurus*¬*Allosaurus*
Ornithodira=*Vultur*+*Pterosaurus*
Ornithomimosauria=*Ornithomimus*+*Pelecanimimus*
Ornithomorpha=*Passer*¬*Tyrannosaurus*
Ornithopoda=*Camptosaurus*¬*Triceratops*
Ornithoscelida=*Compsognathus*+*Lagerpeton*
Ornithosuchia=*Ornithosuchus*¬(*Crocodylus*, *Vultur*)
Ornithotarsi=*Vultur*+*Pterosaurus*
Ornithothoraces=*Passer*+*Iberomesornis*
Ornithurae=*Passer*+*Hesperornis*
Orthopoda=*Hylaeosaurus*+*Hadrosaurus*
Oviraptorosauria=*Oviraptor*¬*Vultur*
Pachycephalosauria=*Pachycephalosaurus*¬*Triceratops*
Pachypodosauria=*Morosaurus*¬*Allosaurus*
Palaeognathae=*Struthio*+*Crypturus*
Palaeopoda=*Plateosaurus*+*Thecodontosaurus*
Paracrocodylomorpha=*Postosuchus*¬*Crocodylus*
Parasuchia=*Stagonolepis*+*Belodon*
Paraves=*Deinonychus*¬*Vultur*
Phytosauria: *nomen nudum*
Phytosauriformes: *nomen nudum*
Phytosauromorphi: *nomen nudum*
Plateosauria=*Plateosaurus*+*Massospondylus*
Pleurodira=*Pelomedusa*+*Chelus*
Pleurodiromorpha=*Pelomedusa*¬*Testudo*
Ponderopoda=*Triceratops*¬*Camptosaurus*
Proquadrata=*Sphenosuchus*+*Vultur*
Prosauropoda=*Plateosaurus*¬*Morosaurus*
Proterochampsia=*Proterochampsia*¬(*Crocodylus*, *Vultur*)
Proterosuchia=*Proterosuchus*¬*Crocodylus*
Protoavia=*Caenagnathus*¬*Vultur*
Protosauria=*Protosaurus*¬*Crocodylus*
Protosuchia=*Protosuchus*¬*Crocodylus*
Pseudosuchia=*Aetosaurus*+*Typothorax*

Pterosauiomorpha=*Pterosaurus*¬*Megalosaurus*
Rauisuchiformes=*Rauisuchus*+*Aetosaurus*
Reptilia=*Testudo*+*Lacerta*
Rhynchosauria=*Rhynchosaurus*¬(*Crocodylus*,*Trilophosaurus*)
Romeriida=*Lacerta*+*Paleothyris*
Sauraves=*Vultur*+*Segnosaurus* (*nomen novum*)
Sauria=*Lacerta*+*Crocodylus*
Saurischia=*Allosaurus*¬*Stegosaurus*
Sauomorpha=*Lacerta*¬*Testudo*
Sauropoda=*Morosaurus*¬*Plateosaurus*
Sauropodomorpha=*Morosaurus*+*Plateosaurus*
Scelidosauria=*Scelidosaurus*¬*Stegosaurus*
Scleroglossa=*Gekko*+*Scincus*
Segnosauria=*Segnosaurus*¬(*Ornithomimus*,*Oviraptor*)
Somphospondyli=*Saltasaurus*¬*Brachiosaurus*
Squamata=*Iguana*+*Coluber*
Stegosauria=*Stegosaurus*+*Huayangosaurus*
Stegosauriomorpha=*Stegosaurus*¬*Ankylosaurus* (*nomen novum*)
Struthionithes=*Struthio*¬*Passer*
Styracosterna=*Parasaurolophus*¬*Camptosaurus*
Suchia=*Crocodylus*+*Ticinosuchus*
Teratosauria=*Teratosaurus*¬*Crocodylus*
Testudines=*Testudo*¬*Captorhinus*
Testudinomorpha=*Testudo*+*Procolophon*
Testudomorpha=*Testudo*¬*Lacerta* (*nomen novum*)
Tetanurae=*Vultur*¬*Ceratosaurus*
Thalattosuchia=*Geosaurus*¬*Crocodylus*
Thecodontia=*Protorosaurus*+*Thecodontosaurus*
Thecodontosauria=*Thecodontosaurus*¬*Plateosaurus*
Theropoda=*Allosaurus*¬*Morosaurus*
Therosauria=*Iguanodon*¬*Hylaeosaurus*
Thyreophora=*Acanthopholis*¬*Triceratops*
Thyreophorina=*Acanthopholis*+*Scelidosaurus*
Titanomorpha=*Titanosaurus*+*Brachiosaurus*
Titanosauria=*Titanosaurus*¬*Euhelopus*
Titanosauriformes=*Titanosaurus*+*Brachiosaurus*
Trilophosauria=*Trilophosaurus*¬(*Crocodylus*,*Rhynchosaurus*)
Tyrannoraptora=*Tyrannosaurus*+*Passer*

3. Análise miológica nos grupos-coronais

A presente secção visa a análise dos padrões musculares nos grupos-coronais, inferindo prováveis padrões plesiomórficos.

Romer (1927a, 1942) comenta que a embriologia é um bom teste para hipóteses filogenéticas, comparando o padrão de *Gallus* e *Podarcis* (= *Lacerta*). Entretanto, este autor observa que apenas estes dois estudos são insuficientes para um bom entendimento da diferenciação miológica da coxa em tetrápodes. Além de Romer (1927a, 1942)⁴², consultou-se os estudos embriológicos de Low (1926, 1927, 1929) para os lissanfíbios urodelos *Cryptobranchus* (= *Menopoma*) e *Hynobius* e os mamíferos monotremados *Tachyglossus* e *Ornithorhynchus*; e Lance-Jones (1979) para a embriogênese dos músculos da coxa em *Mus*; entretanto, no que se refere aos demais táxons⁴³, os dados continuam ainda indisponíveis, como comentado por Walker (1973).

Um cladograma (figura 1) pode ser entendido como: sendo dois cladogramas holofiléticos, estes possuem uma história em comum não compartilhada com os demais; e esta história se reflete em todo o seu ser, precisando apenas ser detectada e tabulada. Logo, o que aves e crocodílios possuem em comum deve ser assumido como representativo para um arcossáurio ancestral hipotético; e o que eles diferem em relação a lepidossáurios deve ser assumido como novidades desenvolvidas dentro da linhagem arcossauromorfiana. Esta hipótese será assumida **até evidências em contrário**. Estendendo o raciocínio, o padrão comum entre arcossáurios e lepidossáurios deve ser entendido como apomórfico para o saúrio ancestral hipotético; entre quelônios e saúrios, apomórfico para réptilios; entre réptilios e mamíferos, apomórfico para amniotas; e entre lissanfíbios e amniotas, como apomórfico para tetrápodes (ou, em todos os casos, plesiomórfico para ambos).

Utilizando a linhagem arcossauromorfiana, os estados apomórficos encontrados em arcossáurios não apareceram simultaneamente em um arcossáurio hipotético ancestral, mas gradativamente, um a um, ao curso de toda a linhagem, sendo seu conjunto, apenas, detectado nos exemplos recentes. Contudo, certamente, poderiam ser encontrados nas formas fósseis, diretas ou indiretamente, embora dependendo da riqueza de detalhes fornecidos pelos exemplares à disposição.

3.1. Padrões miológicos internos

3.1.1. Aves

Aves (*Vultur+Struthio*) compreendem o grupo-coronal como proposto por Linnæus (1758) e analisado por Sibley & Ahlquist (1990) através de dados moleculares (hibridização DNA-DNA) (figura 9). Estes últimos autores fornecem uma extensiva bibliografia sobre o assunto e uma revisão histórica sobre

⁴² Infelizmente, o trabalho de Raynaud *et al.* (1975) não encontra-se à disposição.

⁴³ Quanto a embriogênese no homem, o estudo de Gräfenberg (1904) não pôde ser consultado quanto as suas reais possibilidades de utilização dentro da presente metodologia.

as diversas propostas de classificação dos grupos aviários. As duas linhagens aviárias são denominadas *Struthionithes* (*Struthio*→*Passer*) e *Euornithes* (*Passer*→*Struthio*), e os respectivos clados-coronais são denominados *Palaeognathae* (*Struthio*+*Crypturus*) e *Neognathae* (*Vultur*+*Gallus*).

O extenso estudo molecular de C.G. Sibley, publicado em vários trabalhos a partir da década de 60, e reunidos em um grande volume (Sibley & Ahlquist, 1990), analisa todos os grupos aviários e discute os resultados morfológicos cladísticos então publicados (Cracraft, 1974, 1981, 1982, 1985; Crowe, 1978; Crowe & Crowe, 1985; Bledsoe, 1988; Livesey, 1986; Olson, 1982, 1983; Prum, 1988; Prum & Lanyon, 1989; Raikow, 1978; Raikow & Cracraft, 1983; Raikow *et al.*, 1980; Swierczewski & Raikow, 1981; Simpson & Cracraft, 1981; Strauch, 1985; Fjeldså, 1976; Siegel-Causey, 1988; Bentz, 1979), fornecendo críticas e avaliações dentro de um amplo panorama.

As relações internas aviárias também foram tratadas por Cracraft (1988), não comentado por Sibley & Ahlquist (1990), indicando os principais clados aviários, mas sem matriz numérica e com as neoaves comportando uma grande politomia, em um resultado bastante diferente. Ambas as hipóteses foram reduzidas aos epônimos a fim de facilitar comparações (figura 10a,b).

Já que os dados moleculares são, em grande parte, congruentes com dados morfológicos (*vide* Sibley & Ahlquist, 1990:6), e que a análise de Cracraft (1988) possui pouca resolução, adotou-se o cladograma (=mapa) dos primeiros autores não só pela sua maior abrangência, como também pela homogeneidade metodológica, além da ausência de semelhante estudo por base morfológica.

3.1.1.1. Aves neognatas

Neognatas (*Vultur*+*Gallus*) é o grupo-coronal compreendendo o universo analisado recentemente por Sibley *et al.* (1988), Sibley & Ahlquist (1990) e Sibley & Monroe (1990, 1993).

Padrão geral de origem×inserção

A musculatura da coxa em aves neognatas é descrita⁴⁴ em Beddard (1884, 1890), Bentz (1979), Berge (1970, 1976, 1979, 1981), Berge & Zweers (1993), Berger (1952, 1953, 1955, 1966, 1968), Cracraft (1971), Fisher (1946), Fisher & Goodman (1955), Gadow & Selenka (1891), Garrod (1873, 1874), Gaunt (1969), Helmi & Cracraft (1977), Hudson (1937), Hudson *et al.* (1959, 1966, 1969), Maurer & Raikow (1981), McKittrick (1991), Miller (1937), Mitchell (1901), Perrin (1875), Raikow (1970, 1976, 1982, 1985a, 1993), Raikow *et al.* (1980), Romer (1923b, 1927a, 1942), Rowe (1986), Schreiweis (1982), Shufeldt (1886), Swierczewski & Raikow (1981), Weldon (1883), Wilcox (1952), Zusi & Bentz (1984) (tabela 2, figura 11). A fim de facilitar comparações, a nomenclatura aviária oficial (Baumel *et al.*, 1979a, 1993) é referenciada. Para o padrão de inervação consultou-se ainda Appleton (1928a, 1928b), Baumel (1981) e Breazile & Yasuda (1979).

⁴⁴ Trabalhos não disponíveis cuja utilidade não pôde ser avaliada: Berger (1956a, 1956b), Berlin (1963), Berman (1984), Berman & Raikow (1982), Bock (1974), Buri (1900), Chamberlain (1943), Chiasson (1959, 1972), Evans (1969), Fitzgerald (1969), Fleming (1966), Flynn (1909), Fujioka (1962), Fürbringer (1888), Hartman (1961), Harvey *et al.* (1968), Howell (1938b), Hudson (1948), Kaupp (1918), Klemm (1969), McKittrick (1985), Owre (1967), Raikow (1984, 1985b, 1985c), Robinson (1970), Rooser *et al.* (1982), Shufeldt (1890), Stallcup (1954) e Yasuda (1961).

Romer (1927a) fornece um estudo embriológico para os músculos da pelve de *Gallus domesticus*. Cerca de 5 estágios foram propostos (figura 12) e uma interpretação de seu texto e figuras forneceu um diagrama representativo das dicotomias musculares (figura 13a). Tricotomias representam falta de resolução conclusiva concernentes aos seqüenciamentos excludentes citados por este autor. Esta hipótese miogenética divide a musculatura em 4 grupos: (1) o “grupo dorsal profundo”, comportando um pentâmero formado pelo CUPD, dois ILTR’s e dois ILFM’s; (2) o “grupo dorsal superficial”, comportando um ILFB, dois ILTB’s, um AMBN e três FMTB’s; (3) o “grupo ventral posterior”, comportando dois CDFM’s, um ISFM e dois CRFL’s; e (4) o “grupo ventral anterior”, comportando dois FMAD’s e dois OBTR’s. Já o PBTB, PITB e o TBFL não estão presentes (Romer, 1923b, 1927a, 1942), assim como o verdadeiro PIFM.

CUPD: músculo sem divisões relatadas.

Nomina avium: *M. iliofemoralis internus*.

Origem: bordo ventral do ílio, cranialmente ao acetábulo, bem profunda e medialmente ao ILTR.

Inserção: na face caudomedial do corpo do fêmur, proximalmente.

Ação: adução e rotação lateral femoral.

Inervação: lombar (nervo femoral).

Observações: (1) existem relatos de sua ausência (e.g., Swierczewski & Raikow, 1981; Zusi & Bentz, 1984; McKitrick, 1991); (2) o nome *cuppediticus*, proposto por Rowe (1986), é preferido ao utilizado pela nomenclatura aviária (*M. iliofemoralis internus*, Berge, 1979; Berge & Zweers, 1993), já que este tratamento nomenclatural implica em reconhecer uma falsa hogenia entre o CUPD e o ILFM-cdl (denominado como *M. iliofemoralis externus* por estes autores) na exclusão dos ILTR’s e do ILFM-crn.

ILTR: composto geralmente por dois músculos (ILTR-lat e ILTR-med), sendo o primeiro mais desenvolvido que o segundo.

Nomina avium: *M. ilirotrochantericus cranialis* (ILTR-lat), *M. ilirotrochantericus medialis* (ILTR-med).

Origem: o ILTR-lat origina-se profundamente, craniolateralmente na ala do ílio; o ILTR-med também, mas mais ventralmente.

Inserção: ambos craniolateralmente na crista do trocânter coxal do fêmur (*Crista trochanteris coxalis*), o ILTR-med insere-se um pouco mais proximalmente.

Ação: protração e rotação medial (ILTR-lat) e rotação medial (ILTR-med).

Inervação: lombar (nervo femoral).

Observações: (1) têm-se relatado que o ILTR-lat é constante e que o ILTR-med pode estar presente ou não (e.g., Hudson, 1937; Berger, 1966); (2) este caractere já foi utilizado em análises filogenéticas (McKitrick, 1991).

ILFM: composto geralmente por dois músculos (ILFM-crn e ILFM-cdl), o primeiro, muito desenvolvido, o segundo bem mais fraco.

Nomina avium: *M. ilirotrochantericus caudalis* (ILFM-crn), *M. iliofemoralis* (ILFM-cdl).

Origem: o ILFM-crn origina-se cranialmente na ala preacetabular do ílio, por baixo do ILTB; o ILFM-cdl mais caudalmente, na crista dorsal do ílio, dorsalmente ao acetábulo e subjacentemente ao ILTB e ILFB.

Inserção: lateralmente na crista trocantérica coxal (ILFM-crn); face lateral do fêmur, mais distal- e caudalmente (ILFM-cdl).

Ação: protração e rotação medial (ILFM-crn), e abdução postural (ILFM-cdl).

Inervação: lombar (nervo femoral) (ILFM-crn), e também sacral (ILFM-cdl).

Observações: (1) existem relatos da ausência do ILFM-cdl (e.g., Hudson, 1937; Berger, 1966; McKittrick, 1991).

ILFB: músculo sem subdivisões relatadas e com presença constante.

Nomina avium: *M. iliofibularis*.

Origem: ao longo das cristas dorsal e dorsolateral do ílio.

Inserção: extremidade proximal do corpo da fíbula, sobre um tubérculo (*Trochanter ILFB*), após ser defletido por uma alça fibrosa (*Ansa ILFB*), e sobre o músculo gastrocnêmio.

Ação: flexão crural.

Inervação: sacral.

Observações: (1) a alça ILFM pode estar ausente internamente em neoaves (Berger, 1966); (2) a inserção única no trocânter ILFB é mais comumente encontrada em neognatas (Berger, 1966).

PIFM: Gadow & Selenka (1891:156) descrevem uma cabeça muscular do FMTB-med em *Lanius bentet* (Passeriformes) que se assemelha à condição encontrada em algumas paleognatas.

Nomina avium: não tratado.

Origem: no tubérculo preacetabular do púbis.

Inserção: sobre o FMTB-med.

Ação: indeterminada.

Inervação: indeterminada.

Observações: (1) a inserção sobre o FMTB-med foi discriminatória para a identificação deste músculo como tal.

AMBN: músculo por vezes descrito como possuindo uma origem parcialmente carnosa, parcialmente tendinosa (Hudson, 1937; Wilcox, 1952; Hudson *et al.*, 1959; Berge, 1970; Raikow, 1970; Schreiweis, 1982).

Nomina avium: *M. ambiens*.

Origem: origina-se no tubérculo preacetabular do púbis, cranioventralmente ao acetábulo.

Inserção: na aponeurose proximal dos músculos flexores perfurados digitais II-IV na fossa popliteal, após perfurar o ligamento patelar (*Canalis musculi ambientis*), este eventualmente ossificado.

Ação: adução crural.

Inervação: lombar (nervo femoral).

Observações: (1) existem relatos de que em muitos táxons o AMBN está ausente (e.g., Hudson, 1937;

Berger, 1966; McKitrick, 1991); (2) existem relatos da ausência da perfuração patelar e inserção nos músculos da panturrilha, estando o músculo inserido na articulação do joelho (Berge, 1966); (3) McKitrick (1991) relata casos de divisão longitudinal do AMBN.

FMTB: composto por, no mínimo, dois músculos (FMTB-ext e FMTB-int), mas normalmente são três (FMTB-lat, FMTB-itm e FMTB-med, os dois primeiros originários do FMTB-ext); o FMTB-lat e o FMTB-med podem estar subdivididos em cabeças proximal e distal (Gadow & Selenka, 1891; Hudson *et al.*, 1959; Berger, 1966; McKitrick, 1991).

Nomina avium: *M. femorotibialis externus* (FMTB-lat), *M. femorotibialis medius* (FMTB-itm), *M. femorotibialis internus* (FMTB-med).

Origem: originam-se do corpo do fêmur, o FMTB-lat pode apresentar uma origem proximal sobrejacente e outra distal subjacente, podendo ambas estarem presentes ou apenas uma delas; por sua vez o FMTB-med pode apresentar divisões análogas ou divisões longitudinais.

Inserção: quase todo na crista patelar (*Crista patellaris*) da tibia, através de seu tendão de inserção, denominado por ligamento da patela (*Ligamentum patellæ*); o FMTB-lat distal insere-se na crista cnemial lateral (*Crista cnemialis lateralis*) da tibia.

Ação: extensão crural.

Inervação: lombar (nervo femoral).

Observações: (1) o uso de “externo” e “interno” é oriundo da nomenclatura crocodiliana (Romer, 1923b) que não possui o FMTB-ext conspicuamente diferenciado (Romer, 1923b); (2) sugere-se que, quando o FMTB-ext encontrar-se subdividido, o FMTB-int receba o nome FMTB-med.

ILTB: basicamente é um músculo duplo (ILTB-crn e ILTB-lat), podendo o ILTB-crn ser subdividido secundariamente (Berge, 1970, 1976) representando uma neomorfia; o ILTB-lat é comumente subdividido em uma porção preacetabular e outra postacetabular, com um espaço entre ambas as porções (*Hiatus acetabularis*) (Berge, 1979; Berge & Zweers, 1993).

Nomina avium: *M. iliotibialis cranialis* (ILTB-crn), *M. iliotibialis lateralis* (ILTB-lat).

Origem: o ILTB-crn é um músculo superficial que origina-se cranialmente na crista dorsal do ílio, às vezes estendendo-se sobre vértebras truncais e sinsacrais; o ILTB-lat é bem extenso, com origem sobre as cristas dorsal e dorsolateral do ílio, sobrejacente ao ILFM e ILFB.

Inserção: craniomedialmente no ligamento patelar ou diretamente na tibia, medialmente na base da crista cnemial cranial (ILTB-crn), sobre o ligamento patelar (ILTB-lat).

Ação: protração femoral e extensão crural, o ILTB-lat ainda coopera na abdução femoral.

Inervação: lombar (nervo femoral) (ILTB-crn), e também sacral (ILTB-lat).

Observações: (1) variações no desenvolvimento das porções pre- e postacetabulares já foram utilizadas em análises filogenéticas (e.g., Bentz, 1979; Raikow *et al.*, 1980; Maurer & Raikow, 1981; Swierczewski & Raikow, 1981).

FMAD: composto por duas partes, uma lateral (FMAD-lat) e outra medial (FMAD-med), também

denominadas por “cranial” e “caudal”, respectivamente (Berge, 1979; Berge & Zweers, 1993), mas às vezes encontra-se como uma massa muscular única (Berger, 1966).

Nomina avium: *M. pubo-ischio-femoralis, pars lateralis* (FMAD-lat), *M. pubo-ischio-femoralis, pars medialis* (FMAD-med).

Origem: lateralmente no corpo do ísquio, dorsalmente à fenestra isquiopúbica (*Fenestra ischiopubica*), sendo o FMAD-lat mais caudalmente extenso; existe uma coalescência variável entre as origens que já foi utilizada em análises filogenéticas (e.g., Maurer & Raikow, 1981).

Inserção: separadas, ao longo da face caudal do corpo do fêmur, distalmente desde a inserção do CDFM até a fossa poplíteia (*Fossa poplíteia*) e o côndilo medial, o FMAD-med mais extenso distalmente que o FMAD-lat.

Ação: adução e retrator femoral.

Inervação: lombar (nervo obturatório).

Observações: (1) o nome “*femoroadductorius*” foi baseado na nomenclatura crocodiliana (*Adductor femoris*, Romer, 1923b) mas aqui utilizado de forma aglutinada; (2) a nomenclatura aviária denomina-o como *M. pubo-ischio-femoralis* (Berge, 1979; Berge & Zweers, 1993), homônimo de outro músculo reptiliano basal (PIFM).

OBTR: composto por 3 porções que serão tentativamente homologizadas conforme o encontrado em crocodílios (veja adiante, página 91), duas porções externas ou laterais (OBTR-mpb e OBTR-isc), e uma interna ou medial (OBTR-lpb).

Nomina avium: *M. obturatorius lateralis pars ventralis* (OBTR-mpb), *M. obturatorius medialis* (OBTR-lpb), *M. obturatorius lateralis pars dorsalis* (OBTR-isc).

Origem: o OBTR-mpb origina-se lateralmente no púbis, ventralmente ao acetábulo e cranialmente ao forâmen obturado (*Foramen obturatum*); o OBTR-lpb origina-se internamente na pelve, sobre a membrana que recobre o forâmen isquiopúbico, com o tendão de inserção passando pelo forâmen obturado; e o OBTR-isc origina-se lateralmente no ísquio, dorsocranialmente ao forâmen obturado.

Inserção: com distintos graus de diferenciação, sobre a porção mais proximal do fêmur, lateral- e/ou caudalmente.

Ação: rotação lateral femoral.

Inervação: lombar (nervo obturatório).

Observações: (1) o OBTR-isc pode estar presente ou não (Bentz, 1979; Berger, 1966; Raikow, 1978; Raikow *et al.*, 1980; Maurer & Raikow, 1981; Swierczewski & Raikow, 1981); (2) o OBTR-lpb pode ter duas origens em algumas neognatas, tanto galoanseras como neoaves (Hudson *et al.*, 1959; Berger, 1966); (3) a variação na presença do OBTR-isc já foi utilizado em análises filogenéticas (e.g., Maurer & Raikow, 1981; McKittrick, 1991).

CRFL: composto por 2 porções, uma lateral (CRFL-lat, geralmente com um corpo principal – *pars pelvica* – e outro acessório – *pars femoralis*) e outra medial (CRFL-med).

Nomina avium: *M. flexor cruris lateralis (pars pelvica et pars accessoria)* (CRFL-lat), *M. flexor cruris*

medialis (CRFL-med).

Origem: o CRFL-lat origina-se da porção mais caudal do ílio, eventualmente estendendo-se sobre algumas vértebras caudais; o CRFL-med origina-se no ísquio, dorsalmente à origem do FMAD.

Inserção: o corpo principal do CRFL-lat (*pars pelvica*) e o CRFL-med geralmente inserem-se conjuntamente por um tendão comum medialmente na extremidade proximal da tíbia, com conexões aponeuróticas para as cabeças medial e intermédia do músculo gastrocnêmio; o corpo acessório (*pars femoralis*) do CRFL-lat insere-se na face caudolateral do fêmur, principalmente sobre parte da metade distal e na área poplíteia.

Ação: retrator femoral e flexão crural.

Inervação: sacral.

Observações: (1) tanto a inserção femoral (*pars femoralis*) como o CRFL-lat como um todo são relatados como ausentes em diversos táxons (e.g., Garrod, 1873, 1874; Hudson, 1937; Berger, 1966; McKittrick, 1991); (2) o nome “*cruroflexorius*” foi baseado na nomenclatura aviária (*M. flexor cruris*; Berge, 1979; Berge & Zweers, 1993) mas aqui utilizado de forma aglutinada; (3) o nome “*pars femoralis*” é uma nova proposta, baseada na topografia.

ISFM: músculo único e constante.

Nomina avium: *M. ischiofemoralis*.

Origem: face lateral do ísquio.

Inserção: face caudal da extremidade proximal do fêmur.

Ação: rotação lateral deambulatoria e retrator femoral.

Inervação: sacral.

CDFM: composto por duas porções (CDFM-plv e CDFM-cdl).

Nomina avium: *M. iliofemoralis* (CDFM-plv), *M. caudofemoralis* (CDFM-cdl).

Origem: da crista dorsolateral do ílio, estendendo-se sobre a face lateral do ísquio (CDFM-plv); do pigóstilo ou por um tendão ou aponeurose sobre a aponeurose formada pelo músculo depressor da cauda (CDFM-cdl).

Inserção: ambos na face caudolateral do fêmur, separadamente ou fusionados, a do CDFM-plv mais proximal e lateral que a do CDFM-cdl.

Ação: postural (CDFM-plv), retrator femoral ou flexor lateral caudal em assimetria e depressor da cauda em simetria (CDFM-cdl); Gatesy & Dial (1996) observam que o CDFM não possui ação retratora femoral significativa devido a modificações locomotoras (a ação retratora passaria a ser feita pelo CRFL).

Inervação: sacral.

Observações: (1) existem relatos da ausência de ambos os músculos (e.g., Garrod, 1873, 1874; Hudson, 1937; Berger, 1966; McKittrick, 1991); (2) o nome “*caudofemoralis*” foi baseado na nomenclatura reptiliana não-aviária (Romer, 1923b, 1942) e as adjetivações aqui utilizadas são novas; (3) dentro da bibliografia consultada (e.g., Berger, 1966), não existem registros da presença de tendão FMFB.

Como visto, o padrão muscular geral pode estar reduzido secundariamente em alguns táxons. Rowe (1986), no que se refere ao ILTR e ILFM, interpreta a condição singular como sendo reversão e truncamento neotênico (indiferenciação). Esta reversão não seria apenas filogenética, mas ontogenética, individual simétrica e mesmo assimétrica. O padrão diferenciado, assumido por este autor como plesiomórfico para aves como um todo, tornar-se-ia instável em muitos clados, levando a acreditar em inúmeras convergências e paralelismos, de aparência virtualmente randômica.

Cracraft (1971), descrevendo a musculatura de *Columba livia*, observa a existência de apenas um ILFM, topograficamente relacionável ao ILFM-crn, e que este possuiria uma ação retratora, oposta à encontrada nas demais neognatas (protratora e rotatora medial). Tal especialização leva a acreditar que este estado pode não apenas ser consequência de indiferenciação, mas também de especialização do ILFM-crn com atrofia do ILFM-cdl, chegando a supressão.

A presença anômala de músculos bem formados em táxons onde não deveriam ser encontrados é relatado na literatura (Raikow, 1975; Raikow *et al.*, 1979) fazendo crer que a postura de Rowe (1986) pode ser simplista. Certamente, mais de uma variável atua na gênese muscular, e provavelmente só depois de uma ampla análise cladística internamente nas aves é que poder-se-á diferenciar os diversos processos miogênicos (neomorfia, indiferenciação, supressão e fusão) como consequência da análise, eventualmente testados em estudos embriogênicos, e não como assunções iniciais para a análise. Estudos cladísticos hennigianos (não numéricos) mais inclusivos (*e.g.*, Bentz, 1979; Raikow, 1978; Raikow *et al.*, 1980; Maurer & Raikow, 1981; Swierczewski & Raikow, 1981; Simpson & Cracraft, 1981) mostram como é difícil a polarização destes caracteres miológicos com alto grau de homoplasia.

3.1.1.2. Aves paleognatas

Paleognatas (*Struthio*+*Crypturus*) compreendem o grupo-coronal analisado por Cracraft (1974, 1986), Bledsoe (1988) e Sibley & Ahlquist (1990) (figura 9).

Padrão geral de origem×inserção

A literatura sobre a musculatura pélvica em aves paleognatas, além de relativamente reduzida, é de difícil disponibilidade⁴⁵. Gadow & Selenka (1891) fornecem um amplo estudo comparativo entre neognatas e paleognatas, que será utilizado como fonte principal. Outras obras consultadas foram Beddard (1899), Berger (1966), Firbas & Zweymüller (1971), Garrod (1873, 1874), Haughton (1865a, 1865b, 1865c, 1868b, 1868c), McGowan (1979), McKittrick (1991), Owen (1849) e Patak & Baldwin (1998).

O padrão muscular não difere do encontrado em neognatas (figura 14). Todos os músculos estão sempre presentes e sem simplificações. Pelo contrário, encontram-se outras subdivisões. Apenas os músculos que possuem algum dado diferencial do padrão encontrado em neognatas será mencionado.

⁴⁵ Importantes trabalhos não puderam ser consultados: Alix (1874a, 1874b, 1876), Berge (1982), Blotzheim (1958), Bock (1974), Gadow (1880), Hudson *et al.* (1972), Man (1873), Owen (1849), Parker (1891) e Pycraft (1900). Os trabalhos de Alix (1874a, 1874b, 1876) e Hudson *et al.* (1972) referem-se aos tinamiformes e mereceriam especial atenção, já que este clado é considerado o mais basal dentro das paleognatas.

PIFM: registrado para alguns táxons, sendo descrito ora como associado ao AMBN, ora como associado ao FMTB-med (Gadow & Selenka, 1891:157).

Origem: tubérculo preacetabular e região adacetabular do púbis em *Struthio*, *Rhea*, *Casuarius*, *Dromaius* e *Apteryx* (Owen, 1849; Haughton, 1865a, 1865b, 1865c, 1868b; Gadow & Selenka, 1891).

Inserção: sobre a face medial do FMTB-med.

Observações: (1) é necessário estudos mais aprofundados para se entender a verdadeira identidade deste músculo; (2) as informações da literatura são, muitas vezes contraditórias; (3) para efeitos de tabulação, reconhece-se o PIFM quando a inserção é feita sobre o FMTB-med, em homologia com a condição encontrada em crocodílios (Romer, 1923b).

AMBN: também em paleognatas é um músculo único.

Origem: em *Struthio* origina-se na face lateral da ala preacetabular do ílio (Haughton, 1865a, 1865b, 1865c; Gadow, 1880 [*fide* McGowan, 1979]; Gadow & Selenka, 1891), nas demais formas origina-se do tubérculo preacetabular, assim como em neognatas.

Inserção: na aponeurose proximal dos músculos flexores digitais na fossa popliteal, após perfurar o ligamento patelar (esta inserção é muito útil para a diferenciação do PIFM, embora haja registros de sua ausência), como em neognatas, e também sobre o ligamento patelar.

Observações: (1) a condição da origem em *Struthio* é aqui interpretada como autapomórfica; (2) a discriminação deste músculo é fácil pela presença de perfuração patelar e inserção sobre os músculos flexores digitais da panturrilha; (3) *Struthio* possui tanto o PIFM (com inserção sobre o FMTB-med) quanto o AMBN (com perfuração patelar e inserção sobre os músculos flexores digitais da panturrilha); (4) embora sem perfuração (mas com inserção sobre o ligamento patelar), tanto o AMBN quanto o PIFM podem ser reconhecidos em *Dromaius* (*cf.* Haughton, 1868b); (5) *Rhea* é variável quanto a inserção, podendo ser apenas no ligamento patelar (Berger, 1966); (6) a condição relatada para *Casuarius* (Berger, 1966) é de inserção no ligamento patelar, mas Gadow & Selenka (1891) fornecem inserção no FMTB-med (que foi aqui interpretada como sendo o PIFM); (7) existem registros da ausência de AMBN para *Casuarius*, *Dromaius* e *Apteryx* (Garrod, 1873; McGowan, 1979); (8) na presença de apenas um músculo sem perfuração patelar, dúvidas podem persistir sobre a identidade do AMBN em relação ao PIFM, e os dados fornecidos pela literatura são muitas vezes contraditórios.

FMTB: músculo, pelo menos, triplo, mas os três FMTB's podem apresentar porções proximais e distais.

Origem: o FMTB-lat proximal origina-se por toda a face lateral do fêmur, alcançando bem proximalmente até o trocânter coxal (incluindo ambas as porções em *Struthio*), FMTB-lat distal originando-se pelos dois terços distais da face lateral e caudolateral do corpo do fêmur, envolvido pelo FMTB-lat proximal; FMTB-itm proximal originando-se da face medial do fêmur e estendendo-se medialmente até a crista trocântérica, FMTB-itm distal originando-se da face cranial do corpo do fêmur; FMTB-med proximal originando-se da totalidade da face medial e caudal do corpo do fêmur como em neognatas, FMTB-med distal restrito ao terço distal da face caudal do corpo do fêmur.

Observações: (1) o FMTB-lat duplo é registrado em *Struthio*, *Rhea*, *Casuarius*, *Dromaius*, *Apteryx*,

Nothoprocta, *Eudromia* e *Crypturellus* (Gadow & Selenka, 1891; Beddard, 1899; McGowan, 1979; McGowan, 1979; McKitrick, 1991; Patak & Baldwin, 1998), mas em *Apteryx*, *Dromaius* e *Rhea* também é registrado como simples (Haughton, 1868b, 1868c; McGowan, 1979); (2) o FMTB-itm é registrado como duplo em *Struthio* e *Rhea* (Gadow & Selenka, 1891) e simples em *Struthio*, *Rhea*, *Casuarius*, *Apteryx*, *Dromaius*, *Nothoprocta*, *Eudromia* e *Crypturellus* (Owen, 1849; Haughton, 1865a, 1865b, 1865c, 1868b, 1868c; Gadow & Selenka, 1891; Beddard, 1899; McGowan, 1979; McKitrick, 1991; Patak & Baldwin, 1998); (3) o FMTB-med é registrado como duplo em *Struthio*, *Rhea*, *Apteryx*, *Dromaius*, *Casuarius*, *Nothoprocta*, *Eudromia* e *Crypturellus* (Gadow & Selenka, 1891; Haughton, 1865a, 1865b, 1865c, 1868b, 1868c; McGowan, 1979; McKitrick, 1991; Patak & Baldwin, 1998), mas em *Apteryx* também pode ser simples (Beddard, 1899; McGowan, 1979).

FMAD: duplo para *Struthio*, *Casuarius*, *Rhea* e *Apteryx*, embora *Struthio* e *Apteryx* tenham sido descritos como possuidores de um FMAD simples (Haughton, 1865a, 1865b, 1865c; Gadow, 1880 [fide McGowan, 1979]; Owen, 1849; Beddard, 1899).

OBTR: os OBTR's púbicos podem ser duplos ou simples, sendo o OBTR-mpb eventualmente ausente; o OBTR-isc pode ser simples ou ausente.

Observações: (1) o OBTR-mpb é registrado como duplo em *Struthio* (Gadow & Selenka, 1891), simples em *Struthio*, *Rhea*, *Casuarius*, *Dromaius*, *Apteryx* (Owen, 1849; Haughton, 1865a, 1865b, 1865c, 1868b, 1868c; Gadow & Selenka, 1891; Beddard, 1899), e ausente em *Apteryx*, *Dromaius*, *Nothoprocta*, *Eudromia* e *Crypturellus* (MacGowan, 1979; McKitrick, 1991; Patak e Baldwin, 1998); (2) o OBTR-lpb é registrado como duplo em *Rhea*, *Casuarius* e *Dromaius* (Gadow & Selenka, 1891; Haughton, 1868b; Patak & Baldwin, 1998), e simples em *Struthio*, *Rhea*, *Casuarius*, *Apteryx*, *Dromiceius*, *Nothoprocta*, *Eudromia* e *Crypturellus* (Haughton, 1865a, 1865b, 1865c, 1868c; MacGowan, 1979; MacKitrick, 1991); (3) o OBTR-isc é registrado como simples em *Struthio*, *Rhea*, *Dromaius*, *Apteryx*, *Nothoprocta*, *Eudromia* e *Crypturellus* (Owen, 1849; Haughton, 1868b, 1868c; Gadow & Selenka, 1891; Beddard, 1899; McGowan, 1979; McKitrick, 1991; Patak & Baldwin, 1998), e ausente em *Rhea* e *Casuarius* (Gadow & Selenka, 1891).

CRFL: duplo, com o CRFL-lat de inserção dupla.

Origem: a porção pélvica do CRFL-lat origina-se, ou apenas do processo terminal do ílio (*Processus terminalis ilii*) (*Apteryx* e *Dromaius*), ou também das vértebras caudais (*Struthio*, *Casuarius*, *Nothoprocta*, *Eudromia* e *Crypturellus*), ou apenas nestas (*Rhea*); o CRFL-med possui duas cabeças de origem, do processo terminal do ísquio (*Processus terminalis ischii*) e, com alguma variação, do ligamento ilioisquiático em *Apteryx*, *Struthio* e *Dromaius* (Haughton, 1865a, 1865b, 1865c, 1868b; Gadow, 1880 [fide McGowan, 1979]; Beddard, 1899; Gadow & Selenka, 1891; McGowan, 1979; McKitrick, 1991; Patak & Baldwin, 1998), entretanto, *Rhea*, só possui a origem isquiática (Haughton, 1868c; Gadow & Selenka, 1891).

Inserção: em *Apteryx*, a parte pélvica do CRFL-lat insere-se separadamente do CRFL-med (McGowan,

1979) e em *Dromaius* é variável (Patak & Baldwin, 1998).

Observações: (1) não havendo sinosteose ilioisquiática em paleognatas, espera-se uma origem um pouco diferente da encontrada em neognatas; (2) a origem dupla do CRFL-med é também registrada para *Alligator* (veja adiante, página 92).

ISFM: músculo único.

Origem: da membrana ilioisquiática, estendendo-se, com alguma variação, sobre o ísquio e até mesmo alcançando o corpo de vértebras sinsacrais (McGowan, 1979).

Inserção: face lateral do fêmur, proximal- e caudalmente à inserção do ILFM-cdl.

Observações: (1) em *Apteryx*, a parte pélvica do CRFL-lat insere-se separadamente do CRFL-med (McGowan, 1979); (2) em *Dromaius* é variável (Patak & Baldwin, 1998).

CDFM: CDFM-plv sempre duplo e CDFM-cdl ausente apenas em *Rhea*, *Dromaius* e *Eudromia* (Berge, 1982; Berger, 1966; McKittrick, 1991).

Origem: o CDFM-plv possui além da origem ilíaca, uma outra, caudal ao antitrocânter (*Antitrochanter*), com o nervo e artéria isquiáticos dispondo-se entre ambas (Garrod, 1873; Gadow & Selenka, 1891; Berger, 1966; McKittrick, 1991).

Observações: (1) Patak & Baldwin (1998) observam que o ISFM e o CDFM são indiferenciáveis em *Dromaius*; (2) a origem dupla do CDFM-plv, possui homologia com a condição encontrada em *Alligator* (veja adiante, página 92); (3) parece que Sutton (1884:229) registrou a presença do tendão FMFB em filhotes muito jovens de *Struthio*.

Pode-se observar que existe muita contradição na literatura no que se refere a identificação muscular. Acredito que a resolução aqui pretendida vai além do que a literatura possa fornecer. As possíveis fontes de erro na tabulação das características são: (1) a identificação e/ou descrição errônea do autor; (2) identificação errônea do táxon; (3) variabilidade morfológica entre táxons “co-genéricos” reunidos sob um mesmo gênero ou outra categoria linneana qualquer; (4) variabilidade individual ontogenética, simétrica ou assimétrica; (5) meus próprios erros de interpretação e tabulação, pois o reconhecimento do PIFM, na ausência de um AMBN perfurador da patela, assim como o reconhecimento do OBTR-mpb ou do OBTR-isc, quando apenas um dos músculos está presente é problemático.

3.1.1.3. Padrão miológico hipotético ancestral aviário

Aves são animais ortógrados heterógrados que desenvolveram o membro escapular para o voo. Dentro da literatura miológica consultada, a única ave que poderia ser entendida como planígrada é *Gavia* (Wilcox, 1952).

Pode-se observar que o padrão qualitativo muscular geral não se altera. Por outro lado, variações quantitativas são encontradas tanto em neognatas quanto em paleognatas. Pode-se hipotetizar que neognatas são plesiomórficas em algumas características e apomórficas em outras, assim como as

paleognatas, e certamente ambas podem apresentar homoplasias que não estavam presentes na ave ancestral. A presença de variações individuais assimétricas, conferem pouca utilidade no uso de caracteres miológicos dentro de uma análise cladista ortodoxa. Aparentes reversões⁴⁶ são descritas na literatura (Raikow, 1975; Raikow *et al.*, 1979) e o erro que esta, aparentemente, ausência de estabilidade morfológica pode introduzir em análises, poderia, por outro lado, mostrar alguma utilidade na formulação de hipóteses musculares viáveis para táxons fósseis na medida em que se comprova que a ausência de certo músculo não é necessariamente a plesiomorfia, mas uma pseudo-plesiomorfia.

Existem evidências de que as paleognatas ancestralmente voassem (Houde & Olson, 1981; Olson, 1985; Houde, 1986; Sibley & Ahlquist, 1990) e a condição cursorial atualmente encontrada é secundária (Gatesy & Dial, 1996a, 1996b). O vôo assim é plesiomórfico para aves, estando presente em avialas não-aviárias (e.g., *Archaeopteryx*, *Eoalulavis*, *Ichthyornis*, *Neuquenornis*, *Changchengornis*), que mostram capacidades voadoras (Olson, 1985; Chiappe & Calvo, 1994; Sanz *et al.*, 1996; Padian & Chiappe, 1998; Ji *et al.*, 1999). Entretanto, conhecem-se avialas mais limitadas, e mesmo não-voadoras (*Hesperornis*, *Patagopteryx*) (Olson, 1985; Chiappe, 1996; Padian & Chiappe, 1998) (figura 15).

As aves mais basais são as paleognatas e as neognatas galoanserinas. Destas, somente os anseriformes são bons voadores. As demais são iminentemente cursoriais e, quando voam, possuem um vôo principalmente de escape. As relações filogenéticas das neoaves ainda são problemáticas (figura 10), mas mesmo assim, qualquer comparação de estados deveria passar pela comparação seqüencial com estes dois clados cursoriais.

Por outro lado, o ancestral (não necessariamente o mais recente) dos avialas era um animal cursorial, e na montagem de uma hipótese miológica hipotética plesiomórfica da comparação entre paleognatas e neognatas galoanserinas, certamente é enfatizada a importância de músculos de características cursoriais (tabela 3).

Mesmo que se assuma a presente metodologia como representativa de uma suposta verdade (e não apenas um modelo probabilístico) o padrão hipotetizado **pode não ser representativo da ave hipotética ancestral voadora (i.e., ancestral hipotético mais recente comum a *Vultur* e *Struthio*), mas poderia sim ser assumido como sendo o padrão plesiomórfico hipotético de uma aviala ancestral, cursorial e, eventualmente, voadora de escape**. Tal assunção não prejudica o objetivo final deste trabalho, que é o entendimento miológico em arcossáurios cursoriais não-voadores.

Seguindo os agrupamentos miológicos de Romer (1927a) pode-se concluir que o “grupo dorsal profundo” é universal, comportando um CUPD, dois ILTR's (com inserção única) e dois ILFM's. Qualquer variação neste padrão é derivado internamente. O “grupo dorsal superficial”, comporta um ILFB com sua respectiva alça, e a ausência é derivada. O ponto de inserção deste músculo na fíbula será aqui denominado, doravante, como trocânter ILFB. Os dois ILTB's estão sempre presentes. A miogenia de *Gallus* sugere que o ILTB-lat aviário é reversivo. A diferenciação se processa até um certo ponto (figura 12c1), com uma reunificação posterior (figura 12d1), embora com uma morfologia um pouco diferente,

⁴⁶ Estas “anomalias”, que trazem de volta morfologias suprimidas, seriam muito úteis para se traçar homologias e testar a presença de músculos estatisticamente ausentes nas formas coronais mas que poderiam estar presentes em formas fósseis, fazendo a ligação com formas mais basais (muito embora a neomorfia também seja uma hipótese a ser considerada). Sugiro o nome de “morfologia residual” para este fenômeno.

onde se pode observar uma aponeurose característica (figura 11a). A presença do AMBN, sem inserção no ligamento patelar, mas perfurando-o, pode ser hipotetizada como plesiomórfica para aves, e as ausências registradas para este músculo são derivadas. O FMTB triplo é altamente provável. As informações disponíveis são ambíguas para se decidir sobre a condição do FMTB-lat, mas o FMTB-itm pode ser hipotetizado como único e FMTB-med como um músculo duplo, com porções proximal e distal. A diferenciação do FMTB-itm é registrada apenas internamente em paleognatas, o que restringe sua inferência para a ave ancestral. Entretanto, devido a cursorialidade destas, este pode ser assumido como possível para formas avemetatarsalianas não-aviárias cursoriais.

O “grupo ventral posterior” comportaria um CRFL do tipo paleognata (sem sinostose ilioisquiática) com o CRFL-med com dupla origem. Por outro lado, a inserção geral comum dupla e o CRFL-lat com as partes pélvica e femoral podem ser hipotetizados com relativa tranqüilidade. Não há razão de se pensar em um ISFM diferente do encontrado em paleognatas e neognatas, com origem na face lateral do ísquio e membrana ilioisquiática. O CDFM duplo é plesiomórfico, e o CDFM-plv com uma origem ilíaca e outra caudal ao antitrocânter, registrado em paleognatas e em crocodílios, mostraria a condição para a ave ancestral. A inserção geral no fêmur é de um CDFM-plv mais proximal e lateral que a inserção do CDFM-cdl. A literatura aviária consultada não comenta a presença do tendão FMFB para aves, contudo, Romer (1927b:257) comenta a presença deste, denominado como “tendão de Sutton”, originário do trocânter CDFM e se dirigindo ao músculo gastrocnêmio. Certamente este tendão representa uma plesiomorfia, mas, segundo os registros disponíveis, não se pode prever sua existência para a ave ancestral, quando muito poder-se-ia pensar em morfologia residual para alguns táxons indeterminados.

Por sua vez, o “grupo ventral anterior”, comporta dois FMAD’s e sua eventual coalescência na origem é interpretada como derivada internamente. Contrariamente, os FMAD’s inserem-se separadamente, com o FMAD-med possuindo uma extensão mais distal que o FMAD-lat, em direção ao côndilo medial. O OBTR da ave ancestral era provavelmente duplo, comportando apenas um originado internamente da pelve (OBTR-lpb) e outro originado lateralmente do ísquio, dorsocranialmente ao forâmen obturado, provavelmente com origem única (OBTR-isc)⁴⁷. Eventuais subdivisões são derivações internas, apomórficas ou pseudo-plesiomórficas.

O “grupo residual” comporta o PIFM que é aqui hipotetizado como presente na ave ancestral, devido a sua presença em paleognatas. O PBTB, PITB e o TBFL são hipotetizados como ausentes ancestralmente.

Pode-se hipotetizar os seguintes pontos para a ave hipotética ancestral (o padrão miológico e neurológico hipotético encontra-se resumido na tabela 3):

1. postura ortógrada heterógrada com os membros escapulares adaptados ao vôo;
2. pelve opistopúbica e ausência de sinostose ilioisquiática;
3. padrão trímero para o ZNFM, dímero para o ILTR e ILFM, com origens pélvicas para o ILTR e CUPD;

⁴⁷ Pode-se concluir, então que o OBTR-pub estaria indiferenciado, e que o nome OBTR-mpb e OBTR-lpb não se aplicariam. Contudo, continuar-se-á a utilizar tal nomenclatura durante o texto, principalmente quando comparações forem feitas com crocodílios.

4. CUPD com ação rotatorial lateral e adutora femoral (função postural);
5. ILTR com origem dupla e inserção única, seu vetor vetor tensional é craniomedial, sendo um protrator e rotator medial femoral;
6. vetor tensional do ILMF principalmente dorsocranial (abdutor e protrator femoral), ILMF-cdl com ação abduzora e função postural;
7. ILMF dorsoposto ao ILTR com inserção limitada proximalmente;
8. ILFB com alça;
9. PIFM presente, mas com função aparentemente atrofiada;
10. FMTB triplo, com o FMTB-lat simples ou duplo, o FMTB-itm simples e o FMTB-med duplo;
11. AMBN sem inserção no ligamento patelar, perfurando a patela e inserindo-se sobre os músculos flexores digitais;
12. FMAD duplo, com áreas de inserção pouco, ou não-coalescentes, e com o FMAD-med se estendendo mais distalmente que o FMAD-lat;
13. OBTR duplo, com uma porção interna (OBTR-lpb) e outra isquiática (OBTR-isc);
14. CRFL quádruplo, com CRFL-med com duas origens e CRFL-lat com duas porções;
15. CDFM triplo (CDFM-plv com duas origens), CDFM-cdl com inserção mais proximal e lateral à inserção do CDFM-plv; presença apenas residual para o tendão FMFB.

3.1.2. Crocodílios

Crocodílios (*Crocodylus+Gavialis*) compreendem o grupo-coronal como analisado por Norell (1989), Brochu (1997a, 1997b, 1999), Poe (1997), Densmore & Owen (1989) e Densmore & White (1991) (figura 16). As duas linhagens crocodilianas são aqui denominadas por Gavialomorpha (*Gavialis*→*Alligator*) e Alligatoromorpha (*Alligator*→*Gavialis*), e os respectivos clados-coronais são denominados *Gavialis* (monotípico) e *Brevirostres* (*Alligator+Crocodylus*). As análises moleculares indicam *Tomistoma* como um gavialomorfo, entretanto as análises filogenéticas morfológicas o relacionam aos aligatoromorfos.

A postura mesógrada dos crocodílios é interpretada como secundariamente adquirida na linhagem crocodilotarsiana a partir dos emidossáurios, segundo todas as análises cladistas de crocodilotársios (e.g., Benton & Clark, 1988; Clark, 1994; Wu *et al.*, 1997). Os crocodilotársios basais não-emidossaurianos (e.g., prestossúquios, aetossáurios, rauissúquios, halópodos, protossúquios) eram provavelmente ortógrados (Parrish, 1984, 1986a, 1987, 1991, 1993, 1994; Sereno & Arcucci, 1990; Sereno, 1991; Sereno & Wild, 1992; Juul, 1994; Clark, 1994; Long & Murry, 1995; Frey, 1988b; observação pessoal), entretanto, os belodôncios seriam planígrados (Parrish, 1986b). A disposição da cabeça do fêmur não é como em aves. Nestas, a cabeça dispõe-se em um ângulo próximo de zero com o eixo transcondilar. Contrariamente, em crocodílios esta disposição é oblíqua (ca. 30E-45E) e a cabeça não é tão definida. Não existem modelos atuais de arcossáurios mesógrados primários.

O táxon crocodiliano coronal mais basal⁴⁸ é *Gavialis* (cf. Brochu, 1997a, 1997c, 1999). Embora as informações miológicas à disposição sejam restritas (Frey *et al.*, 1989), o padrão miológico não seria muito diferente do de brevirostros (E. Frey, *in litteres*).

Padrão geral de origem×inserção

A musculatura da coxa de crocodílios⁴⁹ é descrita em Appleton (1928a, 1928b), Chiasson (1962), Gatesy (1997), Haines (1934, 1935a, 1935b), Haughton (1865d, 1866, 1868a), Hoffmann (1890b), Kriegler (1961) e Romer (1923b). Frey *et al.* (1989) fornecem ainda algumas informações. A nomenclatura adotada é, basicamente, a aviária com a posição postural mesógrada, o que facilitará comparações. A nomenclatura de Romer (1923b) é assumida como uma proposta informal para crocodílios e é incluída para facilitar comparações. Como observado anteriormente, as homologias aqui inferidas são consequência apenas de comparações entre aves e crocodílios. Lepidossáurios não poderiam nunca ser comparados, a não ser com o resultado de crocodílios+aves. Este erro, não cometido por Romer (1923b), é extensamente praticado por Haines (1934, 1935a, 1935b) e Kriegler (1961).

Gatesy (2000) fornece a ação dos músculos na passada mesógrada de *Alligator* (pisada e arremesso) que serão aqui utilizadas.

Utilizando-se os agrupamentos de Romer (1927a) para *Gallus*, chega-se a um padrão muito semelhante ao encontrado em aves: (1) “grupo dorsal profundo” comportando um CUPD, um ILTR e um ILFM; (2) “grupo dorsal superficial” comportando um ILFB, três ILTB’s, um AMBN, e dois FMTB’s; (3) “grupo ventral posterior” incluindo dois CDFM’s, um ISFM, e três CRFL’s; e (4) “grupo ventral anterior” incluindo dois FMAD’s e três OBTR’s (figuras 17 e 18, tabela 4). Entretanto esta subdivisão deixa de lado músculos que não são encontrados em aves, mas são comuns a crocodílios, comportando um PIFM, um PITB e dois TBFL’s. Existe ainda um grupo “residual”, desta vez comportando um eventual PBTB. *Gavialis* é relatado como possuindo apenas um CDFM (Frey *et al.*, 1989) e sua condição pode ser interpretada como derivada dentro dos crocodílios ao se comparar com a condição aviária e lepidossauriana, possuidora de dois CDFM’s. Contudo, Galton (1969:40) afirma que *Gavialis* possui dois CDFM’s.

CUPD: músculo sem divisões relatadas e com presença constante.

Nomina crocodyliorum: *M. pubo-ischio-femoralis internus pars I.*

Origem: face medial do ílio, estendendo-se pelo ísquio dorsalmente, e ventralmente nas costelas sacrais,

⁴⁸ Definir-se este ou aquele clado como o mais basal é puramente uma questão de biodiversidade (=variação morfológica interna, utilizada para se definir clados subordinados). Na medida em que dois grupos-irmãos sejam tratados, tendo um deles uma biodiversidade (conhecida) maior, o de menor biodiversidade passa a ser denominado como “basal”. No caso dos crocodílios, acredito que, ao se eventualmente descobrir uma maior biodiversidade na linhagem gavialomorfa, grande o suficiente para suplantarem todos os brevirostros conhecidos, a definição de gavialomorfos como o clado mais basal perderia o sentido e seriam os brevirostros considerados os mais basais. A denominação de mais basal não pode ser entendida como o mais primitivo/plesiomórfico e “chave” para uma morfologia primitiva/plesiomórfica. Nos termos miológicos considerados, *Gavialis* é até mais derivado.

⁴⁹ Os seguintes trabalhos não puderam ser consultados: Buttmann (1826), Gadow (1882a, 1882b), Gorski (1852), Hair (1868) e Ribbing (1938).

com curso ventral ao ILTR.

Inserção: carnosa, na face caudomedial do corpo do fêmur, proximalmente.

Ação: na planigradia protração, adução e rotação dorsal; na mesogradia protração, forte adução e rotação lateral.

Inervação: lombar (nervo femoral).

ILTR: presença constante, não existem relatos de subdivisões, entretanto a inserção é dupla.

Nomina crocodyliorum: *M. pubo-ischio-femoralis internus pars II*.

Origem: corpos e faces ventrais das diapófises das vértebras truncais XI-XVI (vértebras XX-XXV).

Inserção: laterocranialmente na extremidade proximal do fêmur, em duas áreas distintas (uma cranial e outra lateral) com o FMTB e o ILFM interposto.

Ação: na planigradia protração, adução, rotação ventral; na mesogradia protração femoral (no início da transição entre a pisada e o arremesso) e adutor femoral (arremesso tardio) (Gatesy, 1997) e rotator medial.

Inervação: lombar (nervo femoral).

ILFM: geralmente descrito como simples, mas o assunto merece ser estudado mais profundamente.

Nomina crocodyliorum: *M. ilio-femoralis*.

Origem: lateralmente na ala do ílio, dorsalmente ao acetábulo e estendendo-se caudodorsalmente.

Inserção: lateralmente no fêmur, em uma alongada área proximodistal.

Ação: na planigradia abdução e rotação ventral; na mesogradia abductor (no início da transição entre a pisada e o arremesso e no arremesso) (Gatesy, 1997) e rotação medial.

Inervação: lombar (nervo femoral) e sacral.

Observações: (1) Hoffmann (1890b:696-7, *M. ilio-femoralis* e *M. caudali-ilio-femoralis*) e Kriegler (1961:565,569, *M. ilio-femoralis* e *M. caudi-ilio-femoralis*) utilizam dois nomes para denominar duas origens de uma mesma massa muscular relativamente indiferenciada; (2) estas massas podem ser correlacionadas com o ILFM duplo aviário.

ILFB: músculo sem subdivisões relatadas e com presença constante.

Nomina crocodyliorum: *M. ilio-fibularis*.

Origem: face lateral da ala do ílio, subjacente e entre o ILTB-itm e ILTB-cdl.

Inserção: extremidade proximal do corpo da fíbula, no trocânter ILFB, conectado ao músculo gastrocnêmio lateral e sem possuir alça ILFB.

Ação: flexão crural e também, duvidosamente, abductor auxiliar femoral (no início da transição entre a pisada e o arremesso) (Gatesy, 1997).

Inervação: sacral.

PIFM: músculo único e atrofiado e com presença constante.

Nomina crocodyliorum: *M. ambiens pars II*.

Origem: adacetabularmente do escapo do púbis, medialmente.

Inserção: sobre o FMTB-int, em conjunto com o ILTB-crn.

Ação: a inserção sobre o FMTB deve conferir pouca utilidade numa eventual protração femoral.

Inervação: lombar (nervo femoral).

Observações: (1) as relações do PIFM com o FMTB-int e com o ILTB-crn devem ser investigadas em todos os crocodílios.

AMB: músculo único e com presença constante.

Nomina crocodyliorum: *M. ambiens pars I*.

Origem: extremidade adacetabular do púbis, na sincondrose puboisquiática medialmente e na sincondrose com a cartilagem preacetabular, lateralmente.

Inserção: parcialmente tanto no tendão patelar quanto por outro que o perfura, cruzando o joelho até a face lateral da perna, onde junta-se com o tendão do ILTB-cdl, ancorando o músculo peronial caudal.

Ação: extensão crural auxiliar (duvidosamente no arremesso) (Gatesy, 1997), devido à ancoragem no músculo peronial caudal, colabora na flexão plantar (Kriegler, 1961:616).

Inervação: lombar (nervo femoral).

Observações: (1) Romer (1923b:537), Tarsitano (1983:258) e Gatesy (1997:200) indicam o músculo gastrocnêmio externo como local da inserção na perna, contudo esta inserção nas aves é feita sobre os músculos flexores digitais (Berger, 1966:419); (2) contrariamente, Kriegler (1961:560) e Hoffmann (1890b:695) indicam o músculo peronial caudal como local desta inserção em crocodílios; (3) as informações dos últimos autores concordam mais com a condição aviária, mas é um ponto a ser investigado; (4) em crocodílios o púbis está excluído do acetábulo, estado apomórfico derivado nos crocodiliformes (em crocodilotársios basais o púbis toma parte do acetábulo e articula-se dorsalmente com o ílio e ventrocaudalmente com o ísquio).

FMTB: músculo duplo (FMTB-ext e FMTB-int) com o FMTB-ext inconspicuamente dividido.

Nomina crocodyliorum: *M. femoro-tibialis pars externa* (FMTB-ext), *M. femoro-tibialis pars interna* (FMTB-int).

Origem: originam-se do corpo do fêmur, o FMTB-ext lateral à inserção do ILM, e o FMTB-int medial (esta relação é muito importante quando a musculatura de lepidossáurios for comentada).

Inserção: na crista patelar da tíbia.

Ação: extensão crural (pisada e arremesso tardio) (Gatesy, 1997).

Inervação: lombar (nervo femoral).

Observações: (1) Ellsworth (1974:20) cita erradamente Chiasson (1962) numa subdivisão do FMTB-int; (2) Chiasson (1962:32) indica, sim, é que esta subdivisão é referente ao FMTB como um todo; (3) por outro lado, Romer (1923b:538) descreve o FMTB-ext de "Crocodilia" como inconspicuamente dividido.

ILTB: músculo triplo (ILTB-crn, ILTB-itm e ILTB-cdl) e com presença constante.

Nomina crocodyliorum: *M. ilio-tibialis pars I* (ILTB-crn), *M. ilio-tibialis pars II* (ILTB-itm), *M. ilio-tibialis pars*

III (ILTB-cdl).

Origem: do bordo dorsal da ala do ílio; o ILTB-crn origina-se cranialmente, próximo da espinha cranial da ala do ílio (*Spina cranialis*); o ILTB-itm, a maior das três partes, dorsalmente da face lateral da ala do ílio (*Ala ilii*); o ILTB-cdl também da ala do ílio, caudalmente, dorsalmente à origem do ILFB.

Inserção: o ILTB-crn insere-se sobre o FMTB-int; o ILTB-itm no tendão patelar; o ILTB-cdl com inserção dupla, em comum com o ILTB-itm no tendão patelar e sobre a tendão do AMBN após seu curso transpatelar.

Ação: extensão crural auxiliar (pisada e arremesso tardio) (Gatesy, 1997) (ILTB-itm); o ILTB-cdl, com ação semelhante (Gatesy, 1997), ligado ainda ao tendão do AMBN, colabora com a extensão do pé; o ILTB-crn, com inserção sobre o FMTB, deve possuir pouca utilidade da abdução.

Inervação: ILTB-crn lombar (nervo femoral), ILTB-cdl sacral e ILTB-itm com inervação dupla; *Crocodylus porosus*⁵⁰ é relatado (Kriegler, 1961:562,564) como possuindo apenas inervação femoral no ILTB-crn e ILTB-itm, e apenas inervação sacral no ILTB-cdl.

PITB: músculo simples.

Nomina crocodyliorum: *M. pubo-ischio-tibialis*.

Origem: bordo cranial adacetabular do ísquio.

Inserção: face medial da tibia, após unir-se com o tendão do TBFL.

Ação: adução (pisada) femoral e flexor crural (na transição pisada-arremesso) (Gatesy, 1997).

Inervação: lombar (nervo obturatório).

Observações: (1) o PITB dispõe-se entre ambos os FMAD's.

TBFL: músculo duplo, composto por uma porção dorsal (TBFL-drs) e outra ventral (TBFL-vnt).

Nomina crocodyliorum: *M. flexor tibialis internus pars II* (TBFL-drs), *M. flexor tibialis internus pars I* (TBFL-vnt).

Origem: o TBFL-drs da espinha caudal da ala do ílio (*Spina caudalis*), caudal ao CRFL-cdm, ILFB e ILTB-cdl; o TBFL-vnt da extremidade abacetabular do ísquio, caudomedialmente.

Inserção: ambos unem-se em um tendão comum, por sua vez unindo-se ao PITB e inserindo-se na face medial da tibia.

Ação: extensão e adução femoral, flexão crural na planigradia; na ortograda a adução deve ser menos ativa.

Inervação: lombar (nervo obturatório) (TBFL-vnt) e sacral (TBFL-drs).

Observações: (1) o nome "*tibioflexorius*" foi baseado na nomenclatura reptiliana não-aviária (*Flexor tibialis*, Hoffmann, 1890a, 1890b; Romer, 1923b, 1942, etc.) mas aqui utilizado de forma aglutinada.

⁵⁰ As generalizações aqui pronunciadas para *Crocodylus* se referem principalmente a *Crocodylus porosus*. Já que a espécie-tipo de *Crocodylus* é *Crocodylus niloticus*, tal generalização peca pelo seguinte raciocínio: se algo é representativo de *Crocodylus*, este seria necessariamente *C. niloticus*; não sendo *C. niloticus*, a representação passa a não ser total. Por outro lado, *Crocodylus porosus* é a espécie-tipo de um gênero nominal (*Oopholis*, Gray, 1862). Entretanto, se absteve de utilizar tal nome já que *C. porosus* e *C. niloticus* são holofiléticos na comparação com os demais crocodílios aqui citados.

PBTB: músculo simples, apenas descrito para *Crocodylus porosus* (Kriegler, 1961:557,559; citando ainda Ribbing, 1938, para um achado semelhante), dentro da literatura consultada, tendo sido considerado como de identificação incerta.

Nomina crocodyliorum: *M. pubo-tibialis*, embora não tenha sido tratado por Romer (1923b).

Origem: da face lateral do púbis.

Inserção: sobre o FMAD-med.

Ação: não especificada.

Inervação: não especificada (Kriegler, 1961:559), mas antes (p.557) observa uma eventual inervação lombar (nervo obturatório).

Observações: o fenômeno de reaparecimento de músculos ausentes parece ser semelhante ao relatado em aves (Raikow, 1975; Raikow *et al.*, 1979).

FMAD: composto por duas subdivisões, uma lateral (FMAD-lat) e outra medial (FMAD-med).

Nomina crocodyliorum: *M. adductor femoris pars II* (FMAD-lat), *M. adductor femoris pars I* (FMAD-med).

Origem: ambos lateralmente no corpo do ísquio, o FMAD-lat do bordo caudal e o FMAD-med do bordo cranial; o OBTR-isc encontra-se interposto.

Inserção: ao longo da face caudal do corpo do fêmur, obliquamente, distalmente à inserção do CDFM até a fossa poplítea e próximo do côndilo lateral do fêmur.

Ação: adução (pisada) femoral (Gatesy, 1997).

Inervação: lombar (nervo obturatório) (FMAD-med); quanto ao FMAD-lat, existem dados contraditórios: Romer (1923b:542) fornece inervação dupla (obturatória e sacral) para *Alligator mississippiensis*, refutada por Appleton (1928b:414), como sendo apenas obturatória, e aceita posteriormente por Romer (1942:292); Kriegler (1961:551) reconhece apenas inervação sacral para *Crocodylus porosus*.

Observações: (1) as inserções são praticamente coalescentes; (2) o FMAD-lat tende a possuir uma extensão mais distal que o FMAD-med, em direção ao côndilo lateral, diferentemente do encontrado em aves.

OBTR: composto basicamente por 3 porções (OBTR-lpb, OBTR-mpb e OBTR-isc), as duas primeiras também estão subdivididas em duas partes (*pars adacetabularis* e *pars abacetabularis*) formando um total de cinco subdivisões; o OBTR-lpb e OBTR-mpb unem-se distalmente, formando o OBTR-pub e só após ocorre a união com o OBTR-isc antes da inserção.

Nomina crocodyliorum: *M. pubo-ischio-femoralis externus pars I* (OBTR-mpb), *M. pubo-ischio-femoralis externus pars II* (OBTR-lpb), *M. pubo-ischio-femoralis externus pars III* (OBTR-isc).

Origem: o OBTR-lpb origina-se lateralmente no púbis, com a porção abacetabular bem mais desenvolvida; o OBTR-mpb, da face medial do púbis também possui a porção abacetabular bem mais desenvolvida; o OBTR-isc origina-se da face lateral do ísquio, entre ambos os FMAD's.

Inserção: comum, proximalmente no fêmur, caudolateralmente.

Ação: protractor e adutor femoral (arremesso) (OBTR-lpb) (Gatesy, 1997); rotação dorsal femoral em planigradia, rotação lateral em mesograda.

Inervação: lombar (nervo obturatório).

Observações: (1) o nome “*obturatorius*” foi retirado da nomenclatura aviária (Berge, 1979; Berge & Zweers, 1993) pois o nome comumente utilizado para réptilios não-aviários é “*puboischiofemoralis externus*”, que forneceria nomenclaturalmente, homologias impróprias (poligenia) com o PIFM.

CRFL: composto por 3 porções, uma dorsolateral (CRFL-lat) e outra ventromedial (CRFL-med), esta última subdividida em porções cranial (CRFL-crm) e caudal (CRFL-cdm).

Nomina crocodyliorum: *M. flexor tibialis externus* (CRFL-lat), *M. flexor tibialis internus pars III* (CRFL-crm), *M. flexor tibialis internus pars IV* (CRFL-cdm).

Origem: o CRFL-lat origina-se da porção mais caudal do ílio, entre o ILTB-cdl e TBFL-drs; o CRFL-crm origina-se no ísquio, caudalmente à origem do FMAD; o CRFL-cdm origina-se da fáscia do bordo cranial do músculo ilioisquiocaudal ou do ligamento ilioisquiático.

Inserção: a tríade insere-se em comum por um tendão duplo; este, por sua vez, insere-se caudalmente na tibia, entre as duas cabeças do músculo gastrocnêmio, e, percorrendo a cabeça externa deste, une-se a ele perto do pé (Romer, 1923b).

Ação: retrator femoral secundário (pisada) (Gatesy, 1997), flexão crural e extensão pedal.

Inervação: sacral.

ISFM: músculo único e constante.

Nomina crocodyliorum: *M. ischio-trochantericus*.

Origem: face medial do ísquio.

Inserção: face lateral da extremidade proximal do fêmur (com o OBTR, é o músculo que se insere mais proximalmente).

Ação: rotação dorsal em planigradia, rotação lateral em mesograda.

Inervação: sacral.

CDFM: composto por duas porções (CDFM-plv e CDFM-cdl); o CDFM-plv possui ainda duas origens distintas; *Gavialis gangeticus* possui o CDFM simples (Frey *et al.*, 1989).

Nomina crocodyliorum: *M. coccygeo-femoralis brevis* (CDFM-plv), *M. coccygeo-femoralis longus* (CDFM-cdl).

Origem: o CDFM-plv das vértebras sacral II e caudal I e do bordo caudal do ílio, onde pode formar uma depressão (*Fossa brevis*, *Fossa CDFM-plv*); o CDFM-cdl origina-se dos corpos e faces ventrais das diapófises das vértebras caudais III-XV aproximadamente.

Inserção: o CDFM-plv insere-se dorsolateralmente ao CDFM-cdl; o CDFM-cdl insere-se sobre um trocânter globuloso e emite ainda um tendão (*Tendo FMFB*) que insere-se ventralmente na fíbula.

Ação: retrator femoral (CDFM-plv); retrator (pisada) e rotator medial (arremesso) femoral (Gatesy, 1997), ou flexor lateral caudal em assimetria, depressor da cauda em simetria (CDFM-cdl); o tendão FMFB estabiliza a articulação genicular e melhora a alavancagem do tendão principal do CDFM (Gatesy, 1990).

Inervação: sacral.

Observações: (1) Brochu (1999:©160⁵¹) utiliza a clivagem do CDFM em sua análise filogenética.

Dentro da literatura consultada, e levando-se em consideração as dificuldades na interpretação de descrições antigas e ilustrações pouco acuradas, pode-se observar que a musculatura geral dos crocodílios brevirostrós segue o padrão descrito em Romer (1923b) para *Alligator mississippiensis*, excessão feita para um ILFM eventualmente duplo e a presença residual do PBTB em *Crocodylus porosus* (tabela 5). A inserção dupla para o ILTR leva ao questionamento da homologia com o ILTR duplo aviário. Os dados sobre *Gavialis gangeticus* são insuficientes e contraditórios para se montar uma hipótese miológica plesiomórfica ampla para crocodílios, mas conforme E. Frey (*in litteres*) as diferenças não são muitas, embora não tenha especificado. Assim, assume-se que *Gavialis* seja derivado.

Pode-se notar que pela presença de alguns músculos inexistentes em aves, os agrupamentos miogênicos postulados por Romer (1927a) não funcionam bem para crocodílios. A posição do PIFM, TBFL, PITB e PBTB só pode ser definida após um estudo aprofundado. Por outro lado, o padrão descrito por Romer (1942) para escamados (veja adiante, página 94) ajudaria a entender as relações destes músculos.

Um dos pontos obscuros citados foi a inervação do FMAD-lat. A condição dupla (obturatória e sacral) é encontrada em lepidossáurios (veja adiante, página 98) e a inervação somente obturatória é a condição aviária. Logo, a condição dupla descrita por Romer (1923b, assumindo-se que não houve erro algum deste autor) representa, em realidade, a condição plesiomórfica; e as descritas por Appleton (1928b, como apenas obturatória) e por Kriegler (1961, como apenas sacral) representam condições apomórficas.

O CRFL possui muita semelhança na origem dupla do CRFL-med de paleognatas.

O reconhecimento do CDFM-plv com origem dupla (vertebral e ílfaca) traz homologias com a condição encontrada em paleognatas, onde existem também duas origens, mas ambas pélvicas. Contudo, a derivação morfológica da pelve aviária sustenta a captura da origem vertebral pelo ílio e, no caso das neognatas, a possível supressão da origem pélvica (*i.e.*, antitrocantérica).

Pode-se hipotetizar os seguintes pontos para o crocodílio hipotético ancestral (o padrão miológico e neurológico hipotético encontra-se resumido na tabela 5):

1. postura primitivamente mesógrada;
2. pelve trirradiada;
3. padrão trímero para o ZNFM, a dimeria na inserção do ILTR e da origem do ILFM é possível, com origens vertebrais para o ILTR e CUPD;
4. CUPD com ação rotatorial lateral, adutora e protratora femoral, proporcionando rigidez para o galope e um bipedalismo ocasional;
5. ILTR com origem única e inserção dupla, seu vetor tensional é cranial (flexor) e medial [ventral] (adutor e rotator);
4. vetor tensional do ILFM dorsal (abdutor) e rotator medial [ventral];

⁵¹ Sugere-se o uso do símbolo "©" como sigla para o referenciamento de um carácter utilizado por determinado autor em uma análise filogenética numérica.

5. ILFM dorsoposto ao ILTR com inserção extensa e distal, em cruzamento real;
8. ILFB com ausência de alça e presença de relação com o músculo gastrocnêmio na inserção;
9. PIFM com ação aparentemente atrofiada, e com relações com o FMTB-int e ILTB-crn;
10. presença de um FMTB duplo, com o FMTB-ext inconspicuamente dividido e com o FMTB-int mais desenvolvido;
11. presença de um FMAD duplo, com inserções muito próximas, lateralmente no fêmur, e com a inserção do FMAD-lat mais distal que a do FMAD-med, dirigindo-se ao côndilo lateral;
12. presença de um OBTR triplo, com o OBTR-mpb e OBTR-lpb duplos;
13. presença de CRFL triplo (*i.e.*, CRFL-med com duas origens e CRFL-lat simples, sem a parte femoral);
14. presença de CDFM duplo, com CDFM-plv com origens vertebral e da fossa breve, inserção do CDFM-plv lateral a do CDFM-plv, assim como a presença de tendão FMFB.

3.1.3. Escamados

Escamados (*Iguana+Coluber*) compreendem os atuais lagartos, anfisbênias e serpentes, comportando as linhagens Iguanomorpha (*Iguana-Coluber*) e Colubromorpha (*Coluber-Iguana*), e os respectivos clados-coronais são denominados Iguania (*Iguana+Chamaeleon*) e Autarchoglossa (*Anguis+Scincus*).

O modelo a ser construído para escamados é conseqüente da comparação de iguânios e autarcoglossos. As relações filogenéticas internas foram objeto de análise por Estes *et al.* (1988), Presch (1988), Schwenk (1988), Hallermann (1998) e Caldwell (1999) (figura 19). A diferença entre estas análises se refere a posição filogenética das serpentes e anfisbênias, que embora sempre considerados colubromorfos, ora são considerados autarcoglossos, ora são considerados grupo-irmão destes, em clado inominado. Os colubromorfos ápodes ou quase (serpentes, anfisbênias, ânguidas, síncidas) serão descartados da presente análise miológica por motivos óbvios. Para este fim utilizou-se os dados disponíveis na literatura para iguânios e autarcoglossos não-ápodes. A posição apical dos cameleontidas dentro dos iguânios é corroborada por todas as análises.

Escamados possuem postura planigrada, a única exceção são os cameleontidas, por causa de seus hábitos arborícolas (Bakker, 1971; Peterson, 1984). Desta forma, os termos direcionais aqui utilizados são concordantes com este posicionamento (lateral transforma-se em dorsal e medial em ventral).

Padrão geral de origem×inserção

Quanto a miologia, foram consultados os trabalhos⁵² de Appleton (1928a, 1928b), Haines (1934, 1935a, 1935b), Hoffmann (1890b), Kriegler (1961), Mivart (1867, 1870), Rabl (1916), Romer (1922,

⁵² Obras indisponíveis: Davis (1934), Fürbringer (1869), Gadow (1882a, 1882b), George (1948), Howell (1938a), Humphry (1872a), Harris (1963), Oldham & Smith (1975), Perrin (1892), Ribbing (1938), Stannius (1856) e Vis (1883).

1942), Russel (1988), Sanders (1870, 1872, 1874), Secoy (1971)⁵³, Shufeldt (1890) e Snyder (1954). As homologias (refletidas nomenclaturalmente) foram baseadas na identificação do músculo tríceps (AMBN, ILTB, FMTB), nas origens e inserções do ZNFM, ILFB, ISFM e CDFM, e no padrão de inserção dos músculos CRFL, PITB e TBFL, quando comparadas com o padrão crocodiliano. A nomenclatura de Romer (1942), assumida como uma proposta informal, é repetida para facilitar comparações.

O único estudo embriológico de escamados à disposição é o de Romer (1927a)⁵⁴, sobre a embriogenia de *Podarcis muralis* (Lacertidae). Cerca de 4 estágios foram propostos (figura 20) e uma interpretação de seu texto e figuras forneceu um diagrama representativo das dicotomias musculares (figura 13b).

O padrão de diferenciação muscular não é exatamente idêntico ao de *Gallus domesticus* (Romer, 1927a) (figura 13a), o que levou este autor a questionar algumas homologias (e.g., PIFM escamadiano e CUPD aviário). Procurou-se representar alguns pontos obscuros por tricotomias (e.g., seqüenciamento de exclusão do ZNFM e do ILFB), representativa de falta de resolução ou informações contraditórias. Reforço que o modelo cladístico é probabilístico, e não determinístico. Enquanto outras embriogenias escamadianas não forem conhecidas, a fim de se caracterizar um modelo básico plesiomórfico, onde fatores heterocrônicos possam ser avaliados e eventualmente suprimidos, e representativo de todos os escamados, e não só de um táxon apical isolado, as conclusões aqui retiradas estão sujeitas a revisões.

Utilizando-se dos agrupamentos miológicos de Romer (1942), pode-se reconhecer: (1) “grupo dorsal posterior” comportando um ZNFM, dois ILTB’s e um ILFB; (2) “grupo dorsal anterior” comportando um FMTB, um AMBN e, no mínimo, três PIFM’s; (3) “grupo ventral flexor” comportando, no mínimo, dois PITB’s, um TBFL e dois CRFL’s; (4) “grupo ventral posterior” composto por um ISFM e dois CDFM’s; (5) “grupo ventral profundo” composto por quatro OBTR’s, um FMAD e um PBTB (tabela 6, figuras 21, 22 e 23).

ZNFM: músculo único, sem subdivisões.

Nomina squamatum: *M. ilio-femoralis*.

Origem: face lateral da ala do ílio, ventralmente ao ILTB e cranialmente ao ILFB.

Inserção: proximalmente à origem do FMAD e caudalmente às ambas inserções do PIFM, na metade proximal do corpo do fêmur, caudalmente.

Ação: abdução e rotação ventral.

Inervação: lombar (nervo femoral) cranialmente e sacral caudalmente.

Observações: (1) o ZNFM pode possuir clivagem interna em *Chamaeleon* (Mivart, 1870).

ILFB: músculo único, sem subdivisões.

Nomina squamatum: *M. ilio-fibularis*.

⁵³ A descrição miológica de Secoy (1971) foge totalmente do modelo miológico aqui utilizado. Nem todos os músculos estão discriminados (e.g., ZNFM, PIFM, ILTB, PBTB, ISFM e CDFM) e o AMBN é descrito como originado do fêmur. Ou *Sceleropus* é muito derivado ou o trabalho possui problemas sérios de interpretação.

⁵⁴ Como já citado, o estudo de Raynaud *et al.* (1975) não está disponível.

Origem: face lateral da ala do ílio, ventralmente ao ILTB e caudalmente ao ZNFM.

Inserção: na face lateral da extremidade proximal da fíbula, sem alça ILFB.

Ação: flexão crural e retração do membro.

Inervação: sacral.

PIFM: músculo complexo, a presença de três porções parece ser universal e plesiomórfica (PIFM-vnt, PIFM-itm e PIFM-cdl), com o PIFM-vnt e PIFM-cdl já tendo sido descritos como subdivididos (Mivart, 1867:787).

Nomina squamatum: *M. pubo-ischio-femoralis internus pars III* (PIFM-vnt), *M. pubo-ischio-femoralis internus pars II* (PIFM-itm), *M. pubo-ischio-femoralis internus pars I* (PIFM-cdl).

Origem: bordo ventrocranial do processo lateral do púbis (PIFM-crnl); sobre este bordo e da face dorsal da sínfise interpúbica, caudalmente ao PIFM-crnl (PIFM-itm); faces mediais do púbis e do ísquio, e caudalmente ao forâmen obturado e ao PIFM-itm (PIFM-cdl).

Inserção: fora a eventual inserção do PIFM-vnt no ligamento pubicoisquiático, existem duas áreas na face cranial do fêmur, a primeira, ventral à origem do FMTB, e a segunda, dorsal a esta origem; o PIFM-vnt e PIFM-itm inserem-se na primeira área, o PIFM-cdl em ambas.

Ação: a inserção no ligamento fornece apoio para o PITB e PBTB (PIFM-vnt); a área cranial (PIFM-vnt, PIFM-itm e PIFM-cdl) mostra uma protração e adução femoral, a segunda (PIFM-cdl) também uma rotação ventral.

Inervação: lombar (pelos nervos pressacrais II e III).

Observações: (1) existe um consenso em que o forâmen obturado (e o nervo homônimo perfurante) é utilizado como marco de homologia entre o PIFM-crnl (PIFM-vnt+PIFM-itm) e o PIFM-cdl.

AMB: músculo único, sem subdivisões.

Nomina squamatum: *M. ambiens*.

Origem: dupla, do tubérculo preacetabular e do processo lateral do púbis ou do ligamento puboisquiático.

Inserção: no ligamento patelar do FMTB e, por sua vez, proximalmente na tíbia.

Ação: extensão crural, colaborando na protração femoral.

Inervação: lombar (nervo femoral).

FMTB: devido a tentativas de homologização com mamíferos, este músculo quase sempre foi referido como possuindo três porções nominativas, mas Kriegler (1961) observa que é apenas composto por uma massa muscular mais ou menos homogênea, com maior desenvolvimento ventralmente (exceto cameleontídeos).

Nomina squamatum: *M. femoro-tibialis*.

Origem: envolvendo todo o corpo do fêmur, onde os limites musculares encontram-se caudalmente; proximalmente interpõe-se entre ambas as inserções do PIFM.

Inserção: na extremidade proximal da tíbia, através do tendão patelar.

Ação: extensão crural.

Inervação: lombar (nervo femoral).

Observações: (1) mesmo que se reconheça eventuais subdivisões no FMTB, a homologia com o FMTB-int e FMTB-ext arcossauriano é descartada pois nestes o FMTB-ext origina-se dorsalmente (em nomenclatura planigrada) à inserção do ZNFM (subdividido em CUPD, ILTR e ILFM), o que não é encontrado escamados; (2) quanto ao maior desenvolvimento ventral, este também é o caso em crocodílios, e provavelmente é um fator nomológico conseqüente da planigradia, pois nos ortógrados cameleontidas e aves são as porções central e externa, as mais desenvolvidas; (3) seria interessante um estudo comparativo dentro de escamados visando a denominação de porções musculares e sua distribuição filogenética; (4) assume-se a singularidade deste músculo (*i.e.*, a não subdivisão no padrão arcossauriano) como plesiomorfia.

ILTB: músculo duplo, com uma porção cranial (ILTB-crn) e outra caudal (ILTB-lat).

Nomina squamatum: *M. ilio-tibialis*.

Origem: o ILTB-crn da espinha cranial do ílio; o ILTB-lat pela quase totalidade da ala do ílio, dorsalmente ao ZNFM e ILFB.

Inserção: comum sobre o ligamento patelar do FMTB.

Ação: extensão crural e abdução femoral.

Inervação: lombar (nervo femoral) (ILTB-crn) e também sacral (ILTB-lat).

Observações: (1) a utilização do termo “lateral” para a porção caudal visa uniformização com a nomenclatura arcossauriana, já que ILTB duplo parece ser plesiomórfico a todos (veja adiante, página 129); (2) a presença desta duplicidade em iguânios e autarcoglossos (embora algumas formas tenham sido figuradas e descritas como sendo único), assim como em crocodílios e aves, implica em considerar este estado como o plesiomórfico; (3) Kriegler (1961) fornece registros de variação na inervação, onde o suprimento é de apenas um dos plexos, em táxons de ambas as linhagens.

PITB: composto por 3 porções, a porção cranial e superficial (PITB-sup) é subdividida (por vezes incompletamente fendida) em uma porção cranial (PITB-crn) e outra caudal (PITB-itm); a outra, mais caudal e distalmente profunda (PITB-prf) é sempre única.

Nomina squamatum: *M. pubo-ischio-tibialis pars I* (PITB-crn), *M. pubo-ischio-tibialis pars II* (PITB-itm), *M. pubo-ischio-tibialis pars III* (PITB-prf).

Origem: do ligamento puboisquiático, da sínfise interisquiática e do ligamento ilioisquiático (PITB-sup) e do ligamento iliosquiádico (PITB-prf).

Inserção: na face medial da tíbia, proximalmente (PITB-sup) e mais profundamente, caudalmente ao ligamento colateral tibial na tíbia (PITB-prf).

Ação: flexão crural, adução e retração femoral, rotação medial da tíbia e pronação do autópode.

Inervação: (1) o PITB-prf possui inervação somente sacral; (2) quanto ao PITB-sup, pode apresentar inervação dupla, lombar (nervo obturatório) e sacral, mas em alguns táxons de ambas as linhagens podem possuir somente inervação obturatória (Kriegler, 1961); (3) PITB trímero é aqui considerado como plesiomórfico para escamados.

TBFL: músculo único, sem subdivisões.

Nomina squamatum: *M. flexor tibialis internus pars I.*

Origem: do ligamento ilioisquiático.

Inserção: medialmente na extremidade proximal da tibia, distalmente ao ligamento colateral tibial.

Ação: flexão crural e retrator femoral.

Inervação: sacral.

PBTB: músculo descrito como possuindo até três origens proximalmente.

Nomina squamatum: *M. pubo-tibialis.*

Origem: do processo lateral e do bordo ventral do púbis e da aponeurose do PIFM-vnt.

Inserção: na face caudal da tibia, lateralmente.

Ação: flexão crural e protração femoral, contribuindo também para a adução femoral.

Inervação: lombar, ou pelo nervo obturatório ou pelo nervo femoral, em mútua exclusão em táxons de ambas as linhagens (Romer, 1942:290; Kriegler, 1961:558).

Observações: o estado singular do PBTB é considerado plesiomórfico para escamados.

FMAD: músculo único, em cameleontidas pode ser duplo (Mivart, 1870:878; Kriegler, 1961:557).

Nomina squamatum: *M. adductor femoris.*

Origem: sínfise interisquiática, ligamento puboisquiático e bordo caudal do ísquio.

Inserção: ao longo da face caudal do fêmur.

Ação: adução e retrator femoral.

Inervação: lombar (nervo obturatório) e sacral, mas formas de ambas as linhagens podem possuir somente inervação obturatória (Kriegler, 1961).

Observações: (1) o estado singular é considerado como plesiomórfico; (2) a condição em cameleontidas, homoplásica da encontrada em aves e crocodílios, passa a ser interessante na medida em que estes últimos são ortógrados ou mesógrados secundários.

OBTR: músculo subdivido em quatro porções aqui denominadas como OBTR-lat, OBTR-crn, OBTR-itm e OBTR-cdl; parece que o OBTR-crn, OBTR-itm e OBTR-cdl formam uma unidade (OBTR-med).

Nomina squamatum: *M. pubo-ischio-femoralis externus.*

Origem: aponeurose do PIFM-vnt e face interna do púbis (OBTR-lat); bordo ventrocaudal, caudal e sínfise interisquiática (OBTR-med).

Inserção: trocânter medial (OBTR-lat); circundando caudalmente, logo distalmente à cabeça do fêmur (OBTR-med).

Ação: adução femoral, as subdivisões também proporcionariam componentes rotacionais.

Inervação: lombar (nervo obturatório) (OBTR-lat, OBTR-crn e OBTR-itm); alguns táxons (*Lacerta* e *Chamaeleo*) podem possuir inervação sacral adicional ou somente sacral, respectivamente (OBTR-cdl) (Kriegler, 1961).

Observações: (1) as interrelações do OBTR-crn, OBTR-itm e OBTR-cdl necessitam ser investigadas; (2)

a presença de dois grupos musculares (OBTR-med e OBTR-lat) parece ser plesiomórfica; (3) a presença de diferente padrão de inervação do OBTR-cdl em colubromorfos é interpretado como derivação da condição plesiomórfica.

CRFL: músculo subdividido em duas porções, uma lateral (CRFL-lat) e outra medial (CRFL-med).

Nomina squamatum: *M. flexor tibialis externus* (CRFL-lat), *M. flexor tibialis internus pars II* (CRFL-med).

Origem: do ligamento iliosquiádico (CRFL-lat); mais ventralmente deste e do bordo caudal do ísquio (CRFL-med).

Inserção: através de um tendão duplo proximalmente no músculo gastrocnêmio e lateral- e proximalmente na tíbia (ou na fíbula) (CRFL-lat); face caudal da tíbia, lateralmente (CRFL-med).

Ação: flexão crural e retração femoral, o CRFL-lat proporciona um aumento no torque para a flexão crural.

Inervação: sacral.

ISFM: músculo único, sem subdivisões.

Nomina squamatum: *M. ischio-trochantericus*.

Origem: face medial do ísquio, abacetabularmente.

Inserção: bem proximalmente, dorsalmente no fêmur (é o músculo de inserção mais proximal, mais que o OBTR).

Ação: abdução e retrator femoral.

Inervação: sacral.

CDFM: músculo universalmente duplo, comportando uma porção alongada caudal (CDFM-cdl) e outra, curta (CDFM-plv).

Nomina squamatum: *M. caudi-femoralis brevis* (CDFM-plv), *M. caudi-femoralis longus* (CDFM-cdl).

Origem: de diversas vértebras caudais, do ílio e do ligamento ilioisquiático (CDFM-plv); das vértebras sacral II e caudais, com variação (CDFM-cdl).

Inserção: proximalmente no fêmur, o CDFM-cdl continua por um delgado tendão (tendão FMFB) que por sua vez se insere variavelmente, caudalmente na área poplíteia (fêmur, tíbia, fíbula ou músculo gastrocnêmio).

Ação: extensão e rotação ventral femoral assim como flexão lateral da cauda; o tendão FMFB, quando contraído, auxilia na retrator femoral e flexão crural.

Inervação: sacral.

Observações: (1) cameleontidas, clado derivado e ortógrado, possuem dois músculos acessórios (denominados por Mivart, 1870, como “*Gluteus tertius*” e “*Pectineus?*”) que são aqui interpretados como possivelmente diferenciados do CDFM-plv e apomórficos para estes.

Utilizando os agrupamentos de Romer (1942) pode-se fazer alguns comentários. No “grupo dorsal posterior”, o ZNFM é simples em escamados, e a condição em cameleontidas necessita ser investigada,

entretanto seria o único táxon com alguma diferenciação (aqui interpretado como autapomorfia). O ILTB é relatado como possuindo uma origem cranial e outra lateral ou sendo apenas uma lâmina contínua (Kriegler, 1961). Quanto à inervação, o ILTB mostra alguma falta de consenso. Kriegler (1961) descreve a inervação como exclusivamente femoral, mas iguânios agâmidos (*Uromastix*, *Physignathus*, *Amphibolorus*) teriam inervação dupla, suprida também pelo plexo sacral. Romer (1922:562) comenta esta variação de modo geral, mas Rabl (1916), Haines (1934) e Romer (1942) citam inervação dupla para *Iguana* e para o autarcoglossos *Podarcis*. Na comparação com *Sphenodon* (veja adiante, página 104), assume-se a inervação dupla para o ILTB-lat como plesiomórfica.

Em relação ao “grupo dorsal anterior”, o FMTB possui uma aparente especialização em três porções (aqui referenciadas como “lateral”, “central” e “medial”). Entretanto, estas diferenciações não são conspícuas (Kriegler, 1961) como as encontradas em aves e crocodílios. No que se refere a miogênese, não existem dados para se traçar homologias entre estas porções com o FMTB-int e FMTB-ext de aves e crocodílios. Nota-se, contudo, que a disposição topográfica nestes últimos é distinta, pois o complexo ZNFM (CUPD, ILTR e ILM) insere-se entre as origens do FMTB. Este não é o caso em escamados, pois o ZNFM insere-se caudalmente (lateralmente na transposição para uma hipotética ortogradia) ao FMTB. Interessante é o caso encontrado em cameleontidas, formas arborícolas ortógradas, onde as porções mais desenvolvidas são a central e lateral, analogia encontrada em aves. Nos demais escamados, tipicamente planígrados, a condição normal é a porção mais desenvolvida ser a medial, analogia encontrada em crocodílios. Pode-se assim concluir uma relação direta entre o tipo postural e o desenvolvimento diferencial do FMTB.

O AMBN possui origem dupla, e curso ventral ao PIFM (embora uma porção do PIFM passe ventralmente a sua origem). Sua inserção não perfura o ligamento patelar, sendo apenas inserida. O PIFM é basicamente trímero em escamados, mas subdivisões complementares são encontradas em *Iguana* (Mivart, 1867).

Romer (1942:266) comenta o erro de homologia no que se refere às ramificações pré-femorais e pré-obturatórias do plexo lombar, ao considerá-las como sendo o nervo obturatório. Estas ramificações suprem o PIFM em todos os escamados, mas necessita-se de um estudo homológico específico.

Do “grupo ventral flexor”, geralmente o CRFL-med (“*Flexor tibialis internus II*”) é nomenclaturalmente relacionado ao TBFL (“*Flexor tibialis internus I*”) (e.g., Romer, 1942). Porém existem relações com o “grupo caudofemoral” (Romer, 1942:262; figura 20b4) e, através de comparações topográficas com crocodílios e quelônios (veja adiante, página 110), chegou-se a presente hipótese homológica, com o CRFL composto por duas porções, uma lateral (ou externa, ou dorsal) e outra medial (ou interna ou ventral), comparáveis ao CRFL aviário, crocodiliano e queloniano.

O “grupo ventral profundo”, é composto pelo complexo OBTR, um FMAD e um PBTB. É necessário uma investigação aprofundada na miogênese do OBTR em escamados, mas as subdivisões encontradas podem ser reunidas topograficamente em basicamente duas porções (OBTR-lat e OBTR-med), assumidas como plesiomórficas. O FMAD, por sua vez, é único em escamados, exceto cameleontidas, onde é duplo. O PBTB, possui variações em ambas as linhagens escamadianas, mas basicamente, é único. A inervação do OBTR é obturatória como regra, com variação interna (também

pelo plexo sacral no autarcoglossos *Lacerta* e somente por este no iguãnio *Chamaeleo* (Kriegler, 1961); o PBTB possui variação em ambas as linhagens, sendo suprido ou pelo nervo obturatório ou pelo nervo femoral, em mútua exclusão em táxons de ambas as linhagens (Romer, 1942:290; Kriegler, 1961:558). Crocodílios, possivelmente, e quelônios possuem inervação obturatória, *Sphenodon* e mamíferos possuem dupla; assume-se a inervação obturatória como plesiomorfia.

Pode-se hipotetizar os seguintes pontos para o escamado hipotético ancestral (o padrão miológico e neurológico hipotético encontra-se resumido na tabela 8):

1. Postura planígrada;
2. ZNFM simples;
3. ILFB simples;
4. PIFM trímero, com curso dorsal ao processo lateral do púbis e AMBN (exceto por uma pequena porção) e com duas áreas de inserção, ventral- e dorsalmente à origem do FMTB;
5. AMBN com dupla origem, curso ventral ao PIFM (exceto por uma porção do PIFM-crn), não perfurando o ligamento patelar e inserindo-se neste;
6. FMTB inconspicuamente dividido, sendo a porção medial a mais desenvolvida (correlacionado a planigradia) e origem cranial à inserção do ZNFM;
7. ILTB duplo;
8. PITB complexo, a princípio trímero, mas a miogênese precisa ser investigada;
9. TBFL universalmente simples;
10. PBTB simples;
11. FMAD simples;
12. OBTR duplo, pelo menos, mas o OBTR-med necessita ser investigado miogenicamente, e inserção dupla;
13. CRFL duplo, não se anastomosando distalmente, com o CRFL-lat inserindo-se por um tendão duplo no músculo gastrocnêmio e na tíbia;
14. ISFM simples, inserindo-se bem proximalmente no fêmur; e,
15. CDFM duplo com presença do tendão FMFB.

3.1.4. *Sphenodon*

Sphenodon é composto por quatro táxons⁵⁵ (*S. punctatus*, *S. reischeki*, *S. guntheri* e *S. diversum*; Daugherty *et al.*, 1990) e tem sido utilizado como arquétipo de qualquer padrão morfológico, como se fosse o ancestral direto e chave para condições primitivas (e.g., Walker, 1977). *Sphenodon* é consequência do mesmo tempo de evolução que qualquer outro organismo vivo, desde uma bactéria ao homem. Seu reconhecimento no registro fóssil depende do estudo morfológico comparativo entre os quatro táxons coronais, tratando *Sphenodon* por base-táxica, e caracterizando apomorfias

⁵⁵ Daugherty *et al.* (1990) tratam *Sphenodon reischeki* como subespécie de *S. punctatus* e está possivelmente extinto (seu último registro é de 1970); *S. diversum* foi descrito apenas sobre ossos, estando também extinto. Como tal extinção ocorreu em tempos históricos, assumo os quatro táxons como coronais, embora reconheça que tais formas necessitem de um estudo cladístico.

discriminatórias. A utilização deste nome para qualquer forma fóssil externa a esta definição de *Sphenodon* passa a ser conseqüente da inclusão desta forma internamente no clado coronal. Qualquer outro procedimento (*i.e.*, o reconhecimento de uma forma externa ao clado coronal) transforma o clado coronal em clado estemático, expandindo o conceito. A inserção de formas fósseis externas transforma-se numa questão puramente nomenclatural de se reconhecer (subjetivamente) até onde o nome *Sphenodon* poderia ser expandido. O resultado alcançado não seria representativo da real antiguidade geológica do nome, mas sim da expansão deste conceito.

Não se pode esperar um modelo representativo de primitividade da musculatura ancestral em *Sphenodon*, quer na comparação com escamados, quer na comparação com crocodílios ou aves, mas sim um táxon derivado, grupo-irmão dos escamados, que somente pode ser utilizado para se inferir um modelo anatômico ancestral para sáurios na comparação direta seqüencial com escamados e arcossáurios.

São animais planígrados e noturnos, possuindo temperaturas corpóreas bem mais baixas que a de escamados nas horas de maior atividade (6E-16EC), embora também possam tomar banhos-de-sol e elevar a sua temperatura até 28EC ou mais (Pough *et al.*, 1999). Este comportamento indica que seriam ecologicamente derivados do padrão escamadiano geral de atividade diurna exotérmica.

Padrão geral de origem×inserção

Foram consultados os trabalhos^{56,57} de Byerly (1925), Ellsworth (1974)⁵⁸, Günther (1867), Hoffmann (1890b), Kriegler (1961), Perrin (1895) e Russel (1988). Não há informações sobre estudos embriogênicos relacionados à miologia pélvica.

Utilizando-se dos agrupamentos miológicos de Romer (1942), pode-se reconhecer: (1) “grupo dorsal posterior” comportando um ZNFM, um ILTB e um ILFB; (2) “grupo dorsal anterior” comportando um FMTB, um AMBN e um PIFM de clivagem variável; (3) “grupo ventral flexor” comportando dois PITB’s, um TBFL e um CRFL; (4) “grupo ventral posterior” composto por um ISFM e dois CDFM’s; (5) “grupo ventral profundo” composto por dois OBTR’s, um FMAD e um PBTB (figura 24, tabela 8).

Existem problemas no reconhecimento do PITB, CRFL e TBFL em *Sphenodon*. Nos escamados pode-se reconhecer 6 músculos: 3 PITB’s, 1 TBFL e 2 CRFL’s. Perrin (1895) reconhece três massas: PITB (“*Adducteur de la jambe*”), TBFL (“*Fléchisseur interne de la jambe*”) e CRFL (“*Fléchisseur externe de la jambe*”), este último de origem dupla. Romer (1942:292) comenta apenas duas massas musculares distintas, a porção mais cranial foi homologizada por ele como sendo o PITB+TBFL, a porção mais caudal e a uma massa profunda inseparável foi homologizada como sendo o CRFL-lat e o CRFL-med.

⁵⁶ Obras indisponíveis: Osawa (1898), Gadow (1882b) e Frets (1910); informações sobre estes trabalhos podem ser encontradas em Perrin (1895), Rabl (1916), Gregory & Camp (1918), Appleton (1928a, 1928b), Romer (1922, 1942), Haines (1935b) e Rowe (1986).

⁵⁷ As descrições miológicas consultadas referem-se, nominalmente, a *S. punctatus*. Não há como se investigar se realmente comportam *S. punctatus* ou outro táxon, pois os autores não discriminam espécimens e localidades de coleta. Por outro lado, Günther (1867:595) menciona a localidade de coleta como “small rocky islet called Karewa, which is about two miles from the coast, in the Bay of Plenty”.

⁵⁸ O trabalho de Ellsworth (1974) apresentou-se pouco útil. As ilustrações não são didáticas e a adoção da nomenclatura mamaliana torna o texto confuso, principalmente quando a autora tece comentários sobre outras obras. Mesmo assim, quando as informações referenciadas são checadas, estão, na maioria das vezes, erradas (*e.g.*, subdivisão do FMTB-int em crocodílios; p.20).

Kriegler (1961:554) reconhece o PITB como tal, de origem dupla, e observa um complexo muscular formando uma massa imperfeita, com o TBFL (“*M. flexor tibialis internus, Portion 9*”) evidenciado. O CRFL-med (“*M. flexor tibialis internus, Portion 8*”) se une distalmente ao CRFL-lat (“*M. flexor tibialis externus*”), inserindo-se na extremidade proximal da tibia, lateralmente. O PITB-prf (“*M. flexor tibialis internus, Portion 11*”) é pouco desenvolvido e insere-se amplamente na face caudal da extremidade proximal da tibia. Esta descrição se assemelha ao padrão escamadiano, embora a homologia aqui sugerida diferencie-se do seguido por este autor.

Ellsworth (1974) reconhece um PITB (“*M. gracilis*”) amplo, com inserção dupla. O TBFL (parte de seus “*MM. adductores*”, denominado como “*adductor 1*”) é discriminado, assim como o CRFL-lat (“*M. semimembranosus*”) e CRFL-med (“*M. semitendinosus*”), anastomosados distalmente.

ZNFM: músculo universal e único, sem subdivisões.

Origem: face lateral do ílio, caudalmente ao ILTB e ventrocaudalmente ao ILFB.

Inserção: dorsal, proximalmente no fêmur.

Ação: abdução e rotação ventral.

Inervação: lombar (nervo femoral) e sacral.

ILFB: músculo universal e único.

Origem: da face lateral do ílio, dorsocaudalmente ao ZNFM.

Inserção: lateralmente na fíbula.

Ação: flexão crural e abdução e protração femoral.

Inervação: sacral.

PIFM: parece mostrar variações, pois os autores consultados descrevem uma (Byerly, 1925), duas (Gadow, 1882b; Perrin, 1895; Osawa, 1898) três (Kriegler, 1961) ou quatro (Ellsworth, 1974) partes.

Origem: dorsalmente na sínfise interpúbica, com curso dorsal ao processo lateral do púbis (*Processus lateralis pubis*), sendo pouco desenvolvido (PIFM-vnt); face dorsal (medial) do púbis e da membrana puboisquiática e do bordo cranial do ísquio, passando sobre o acetábulo e unido ao PIFM-cdl (PIFM-itm); da parte mais cranial do ísquio, juntamente com o PIFM-itm (PIFM-cdl).

Inserção: sobre o ligamento puboisquiático (PIFM-vnt); proximalmente no fêmur, em duas áreas como em escamados (PIFM-itm e PIFM-cdl), mas a área dorsal é descrita como restrita (Perrin, 1895:94).

Ação: apoio para a inserção do PITB e PBTB no ligamento puboisquiático (PIFM-vnt); protração e adução femoral (PIFM-itm e PIFM-cdl).

Inervação: lombar (nervo pressacral III).

Observações: (1) o nervo obturatório encontra-se entre o PIFM-itm e PIFM-cdl.

AMBN: músculo único.

Origem: processo lateral do púbis, aponeurose do PIFM-vnt e articulação coxal.

Inserção: sem transposição patelar, sobre o FMTB no ligamento patelar.

Ação: extensão crural.

Inervação: lombar (nervo femoral).

FMTB: situação semelhante a de escamados, com a porção lateral pouco desenvolvida.

Origem: envolvendo o corpo do fêmur.

Inserção: na crista cnemial do tibia, através do tendão patelar.

Ação: retrator femoral.

Inervação: lombar (nervo femoral).

Observações: (1) Romer (1942) descreve este músculo como uma massa indiferenciada; (2) mas Kriegler (1961) reconhece semelhanças com as três porções escamadianas.

ILTB: músculo duplo, o ILTB-crn estreito, o ILTB-lat amplo.

Origem: da lâmina do ílio, adacetabularmente, cranialmente ao ZNFM.

Inserção: sobre o ligamento patelar do FMTB.

Ação: abdução femoral e extensão crural.

Inervação: lombar (nervo femoral) (ILTB-crn) e também sacral (ILTB-lat).

Observações: (1) deve-se observar que a lâmina do ílio não possui as expansões cranial e caudal encontradas em escamados (compare as figuras 21g,h e 24c,d).

PITB: como já citado, o PITB pode ser pouco diferenciado do TBFL (Romer, 1942) ou ser simples (Perrin, 1895); entretanto Kriegler (1961) descreve um padrão semelhante ao encontrado em escamados, com três porções: um PITB-sup duplo, com o PITB-crn pouco desenvolvida e apenas discriminado por uma fenda proximal na massa muscular total, e um PITB-itm amplo.

Origem: amplamente do ligamento puboisquiático (PITB-sup) e do ligamento ilioisquiático (PITB-prf).

Inserção: medialmente (superficialmente) na extremidade proximal da tibia, junto com o TBFL (PITB-sup); amplamente na face caudal da extremidade proximal da tibia (PITB-prf).

Ação: flexão crural e adução e retrator femoral, rotação medial da tibia e pronação do autópode.

Inervação: lombar (nervo obturatório) e sacral.

TBFL: músculo único.

Origem: ligamento ilioisquiático.

Inserção: amplamente na face caudal da tibia, sob a inserção do PITB-sup.

Ação: flexão crural e retrator femoral.

Inervação: sacral.

PBTB: músculo único.

Origem: no processo lateral do púbis.

Inserção: lateralmente na extremidade proximal da tibia.

Ação: flexão crural e protração femoral, contribuindo também para a adução femoral.

Inervação: lombar (nervos femoral e obturatório).

FMAD: músculo único.

Origem: do ligamento puboisquiático.

Inserção: no meio do corpo do fêmur, caudalmente.

Ação: adução e retrator femoral.

Inervação: lombar (nervo obturatório) e sacral.

OBTR: músculo duplo (OBTR-lat e OBTR-med).

Origem: do processo lateral do púbis (OBTR-lat); face ventral do púbis, membrana puboisquiática e ísquio (OBTR-med).

Inserção: ao redor do fêmur, proximalmente, e no trocânter medial.

Ação: adução femoral.

Inervação: lombar (nervo obturatório).

CRFL: duplo (CRFL-lat e CRFL-med).

Origem: diapófise da vértebra sacral II, corpos e diapófises das vértebras caudais I-V, hemapófises das vértebras caudais III-V e ligamento ilioisquiático (CRFL-lat); face lateral do ísquio, ventralmente ao túber do ísquio (*Tuber ischii*) (CRFL-med).

Inserção: após anastomose distal, alcança a pólite e bifurca-se em dois tendões, o primeiro fixa-se proximocaudalmente na tíbia, profundamente à inserção do PITB; o segundo, insere-se sobre o músculo gastrocnêmio.

Ação: flexão crural e retrator femoral.

Inervação: sacral.

ISFM: único e pequeno.

Origem: bordo dorsal e face medial do túber do ísquio.

Inserção: bem proximal no fêmur, dorsalmente.

Ação: abdução e retrator femoral.

Inervação: sacral.

CDFM: existem dados controversos sobre a identidade do CDFM-plv (Perrin, 1895; Byerly, 1925; Kriegler, 1961); o CDFM-cdl é sempre reconhecido.

Origem: face ventral das diapófises das vértebras sacral II e caudais I-IV (CDFM-plv); face ventral das diapófises e hemapófises das vértebras caudais I-VIII (CDFM-cdl).

Inserção: proximalmente no fêmur, emitindo o tendão FMFB à pólite, na origem do músculo gastrocnêmio lateral; Perrin (1895) admite uma inserção femoral para o CDFM-plv, anastomosada ao CDFM-cdl; Byerly (1925) não discrimina-o; Romer (1942) ratifica as observações de Perrin (1895); Kriegler (1961) descreve-o como não possuindo inserção femoral, apenas no ligamento ilioisquiático, mas

admite dúvidas.

Ação: extensão e rotação ventral femoral assim como flexão lateral da cauda; o tendão FMFB, quando contraído, auxilia na retração femoral e flexão crural.

Inervação: sacral.

Com algumas exceções, o padrão miológico de *Sphenodon* é o mesmo que se encontra em escamados. Eventuais diferenças podem ser interpretadas como derivações de um modelo ancestral ou indiferenciações ontogenéticas. Em nenhum ponto o padrão divergiu de tal forma de escamados que pudesse ser comparado com arcossáurios ou quelônios, evidenciando uma plesiomorfia ou primitividade.

O PIFM de *Sphenodon* é relatado como possuindo de uma a quatro partes, com a inserção femoral também ocupando duas regiões adjacentes à origem do FMTB (Perrin, 1895). Isto representa uma variabilidade, com alguns mostrando o padrão escamadiano teoricamente plesiomórfico (3 porções) e outros sendo indiferenciados, neotênicos e eventualmente reversivos. Deve-se ainda observar que Mivart (1867) descreve o PIFM de *Iguana* em até 5 partes, com 4 delas inserindo-se sobre o fêmur. Não existe também qualquer porção com curso ventral ao AMBN.

O AMBN com origem dupla, tanto na região preacetabular como também no processo lateral do púbis, encontra eco na variabilidade encontrada em escamados para a origem deste músculo.

O padrão do PITB parece semelhante ao de escamados, porém a variabilidade registrada na literatura é semelhante a condição também registrada para o PIFM. Um ponto a ser investigado também é a real afinidade do PITB-prf. Este músculo parece ter íntimas relações com o TBFL tanto em escamados como em *Sphenodon*.

Devido ao fato de que o comprimento dos espécimens descritos nos trabalhos consultados não está discriminado (o tamanho é, presumivelmente, relacionado à idade e maturidade), fica difícil relacionar esta variabilidade à ontogenia. Mesmo existindo tais limitações, *Sphenodon* parece ser neotênico e reversivo, e não primitivo, o que representa uma interpretação radicalmente oposta ao que é encontrada na literatura (e.g., Walker, 1977). O padrão miológico e neurológico encontra-se resumido na tabela 9.

3.1.5. Quelônios

Quelônios (*Testudo+Pelomedusa*) compreendem as tartarugas, cágados e jabutis, comportando as linhagens Pleurodiromorpha (*Pelomedusa-Testudo*) e Cryptodiromorpha (*Testudo-Pelomedusa*), e os respectivos clados-coronais são denominados Pleurodira (*Pelomedusa+Chelus*) e Cryptodira (*Testudo+Chelydra*).

O modelo a ser construído para quelônios é conseqüente da comparação de pleuródios e criptódios. As relações filogenéticas internas foram objeto de análise por Gaffney & Meylan (1988) e Gaffney *et al.* (1991) (figura 25).

Quelônios são répteis planigrados providos de um casco (*Testa*; Kischlat, 1994) e morfologia geral relativamente constante. Alguns táxons atuais são bastante adaptados ao ambiente aquático

(quelonióideos e trioníquios) e ao ambiente terrestre (testudínidas) possuindo locomoção graviportal. Os demais clados mostram graus de locomoção que variam entre um extremo e outro. Quelonióideos chegam literalmente a voar no meio aquático, como as aves neoaviárias esfeníscidas (pingüins), sem participação efetiva na propulsão pelo membro pélvico.

Pleuródios atuais são mais generalistas, não mostrando as formas aquáticas atuais grandes adaptações como as encontradas nos quelonióideos.

Padrão geral de origem×inserção

Quanto a miologia, foram consultados os trabalhos⁵⁹ de Ashley (1955), Burne (1905); Haines (1934, 1935b), Hoffmann (1890a), Kriegler (1961), Walker (1973) e Zug (1971) (figura 26, tabela 10). Os trabalhos de Kriegler (1961), Zug (1971) e Walker (1973) são importantes pela revisão bibliográfica e miológica e a nomenclatura deste último autor é repetida para facilitar comparações.

Desconhece-se trabalhos sobre a miogenia pélvica. Utiliza-se, portanto, os cinco grupos embriogênicos escamadianos de Romer (1942), que podem ser facilmente reconhecidos em quelônios: (1) “grupo dorsal posterior” com um ZNFM, um ILTB com alguma variação na origem e um ILFB; (2) “grupo dorsal anterior” comportando um FMTB, um AMBN e dois PIFM’s; (3) “grupo ventral flexor” composto por um PITB, um TBFL e um CRFL; (4) “grupo ventral caudal” composto por um ISFM e dois CDFM’s; (5) “grupo ventral profundo”, composto por um OBTR complexo, um FMAD e um PBTB.

ZNFM: único e universal.

Nomina cheloniorum: *M. iliofemoralis*.

Origem: amplamente da face lateral e bordo cranial da lâmina do ílio, estendendo-se sobre as vértebras truncais mais caudais e ossos pleurais adjacentes; em criptódios trioníquidas parece haver alguma separação em duas origens distintas (Zug, 1971; Walker, 1973), mimetizando um cupédico.

Inserção: sobre o tubérculo caudodorsal, craniodorsalmente.

Ação: abdução e protração femoral

Inervação: sacral.

ILFB: único e universal.

Nomina cheloniorum: *M. iliofibularis*.

Origem: caudodorsalmente da lâmina do ílio.

Inserção: no terço ou quarto proximal da fíbula, lateralmente.

Ação: flexor crural e femoral.

Inervação: sacral.

Observações: (1) existem variações na origem em criptódios mais apicais (Zug, 1971).

PIFM: duplo, amplo, dividido em duas porções; a cranial (PIFM-crn) bem mais desenvolvida que a caudal

⁵⁹ Obras indisponíveis: Axt (1917), Bojanus (1919-21), George & Shah (1958), Noble & Noble (1940), Ogushi (1913), Sieglbauer (1909) e Volker (1913).

(PIFM-cdl).

Nomina cheloniorum: *M. puboischiofemoralis internus pars anteroventralis* (PIFM-crn), *M. puboischiofemoralis internus pars posterodorsalis* (PIFM-cdl).

Origem: faces dorsal do púbis e cartilagem epipúbica (PIFM-crn); face medial do ílio, faces ventrais das costelas e vértebras sacrais, assim como das vértebras truncais e ossos pleurais mais caudais (PIFM-cdl).

Inserção: comum, na face cranial do fêmur, proximoventralmente, e distalmente na base do tubérculo cranioventral (*Tuberculum cranioventralis*).

Ação: abdução e protração femoral.

Inervação: lombar (nervos pressacrais II e III).

Observações: (1) Zug (1971) comenta variações na origem em criptódios, onde *Chelydra* e quinosternóides possuem origem simples.

AMBN: único e universal.

Nomina cheloniorum: *M. triceps femoris pars ambiens*.

Origem: caudalmente na base do processo lateral do púbis e partes adjacentes do ligamento puboischioquático.

Inserção: tendão patelar do FMTB.

Ação: adução e protração femoral, extensão crural.

Inervação: lombar (nervo femoral).

Observações: (1) criptódios quelomacriptódios possuem alguma variação na origem (Zug, 1971).

FMTB: o reconhecimento de subdivisões no FMTB possui problemas semelhantes ao relatado para escamados.

Nomina cheloniorum: *M. triceps femoris pars femorotibialis*.

Origem: envolvendo todo o corpo do fêmur.

Inserção: na crista cnemial, sobre o tendão patelar.

Ação: extensão crural.

Inervação: lombar (nervo femoral).

Observações: (1) Walker (1973) relata uma origem proximal trifurcada em *Pseudemys scripta*, denominando-as por *Vastus internus*, *Vastus medialis* e *Vastus externus*, nomenclatura muito utilizada também para escamados e mamíferos; (2) por outro lado, Zug (1971) comenta que estas subdivisões são apenas aparentes.

ILTB: único e universal.

Nomina cheloniorum: *M. triceps femoris pars iliotibialis*.

Origem: caudodorsalmente da lâmina do ílio.

Inserção: tendão patelar do FMTB.

Ação: extensão crural, abdução e retrator femoral.

Inervação: plexo lombar (nervo femoral).

Observações: (1) táxons criptódios testudinóides possuem duas ou três origens distintas (Zug, 1971; Walker, 1973).

PITB: único e vestigial, estando ausente na maioria dos táxons, incluindo pleuródios.

Nomina cheloniorum: *M. flexor cruris pars puboischiotibialis*.

Origem: ligamento puboisquiático.

Inserção: extremidade proximal da tíbia, proximalmente à inserção do TBFL.

Ação: flexor crural e femoral.

Inervação: lombar (nervo obturatório).

Observações: (1) sua presença foi relatada apenas em alguns criptódios (e.g., *Chelydra*, *Emys*, *Pseudemys*, *Testudo*) (Walker, 1973).

TBFL: músculo duplo, proximalmente em “Y”.

Nomina cheloniorum: *M. flexor cruris pars flexor tibialis internus*.

Origem: vértebra sacral II e caudais I-II (TBFL-drs); ligamento puboisquiático e partes adjacentes do processo lateral do ísquio (TBFL-vnt).

Inserção: comum, no terço proximal da face medial da tíbia, emarginando o músculo gastrocnêmio medial, distalmente ao PITB.

Ação: retrator femoral e flexão crural.

Inervação: lombar (nervo obturatório) e sacral.

Observações: (1) origem simples é encontrado em testudínidas e inserção dupla em trioncóides (Zug, 1971; Walker, 1973).

PBTB: único e pouco desenvolvido, algumas vezes associado ao TBFL.

Nomina cheloniorum: *M. flexor cruris pars pubotibialis*.

Origem: ligamento puboisquiático.

Inserção: ventralmente na face caudal da extremidade proximal da tíbia e/ou na fáscia articular.

Ação: flexor crural e femoral.

Inervação: lombar (nervo obturatório).

Observações: (1) existem registros de sua ausência (Zug, 1971; Walker, 1973).

FMAD: único e podendo estar bem desenvolvido.

Nomina cheloniorum: *M. adductor femoris*.

Origem: processo lateral do ísquio e partes adjacentes do ísquio e ligamento puboisquiático.

Inserção: ao longo da face caudal do fêmur.

Ação: adução e retrator femoral.

Inervação: lombar (nervo obturatório).

Observações: (1) em criptódios quelomacriptódios pode estar ausente ou possuir variações na origem

(Zug, 1971).

OBTR: bastante desenvolvido, parecendo possuir um padrão duplo básico (OBTR-lat e OBTR-med), sendo o último subdividido em porções púbica e isquiática (Zug, 1971).

Nomina cheloniorum: *M. puboischiofemoralis externus*.

Origem: púbis e cartilagem epipúbica, ventralmente (OBTR-lat); ísquio e membrana puboisquiática (OBTR-med).

Inserção: comum, após anastomose, dispõe-se dorsalmente ao ligamento puboisquiático, e insere-se proximalmente no tubérculo cranioventral.

Ação: adução femoral, mas também contribuem na protração e retração femoral.

Inervação: lombar (nervo obturatório).

CRFL: assim como o TBFL, possui origem dupla (“Y”).

Nomina cheloniorum: *M. flexor cruris pars flexor tibialis externus*.

Origem: bordo caudal da lâmina do ílio (CRFL-lat); face e bordo dorsocaudal do ísquio, sínfise interisquiática e base do processo lateral do ísquio (CRFL-med).

Inserção: após anastomose formam um tendão que se bifurca, uma parte insere-se na face caudal da tíbia, distalmente ao PBTB, e a outra une-se ao músculo gastrocnêmio medial.

Ação: retrator femoral e flexão crural.

Inervação: lombar (nervo femoral) e sacral.

Observações: (1) alguma variação é encontrada na anastomose distal em alguns criptódios quelomacriptódios (Zug, 1971; Walker, 1973); (2) alguns táxons não mostram a anastomose entre ambos os CRFL's e as inserções são independentes, sendo interpretados como derivações homoplásicas; (3) nestes casos é reconhecido o “*M. caudifibularis*” como o CRFL-lat (Walker, 1973), sustentado topograficamente no presente estudo.

ISFM: único e universal.

Nomina cheloniorum: *M. ischiotrochantericus*.

Origem: face dorsal da membrana puboisquiática e partes adjacentes do púbis e maioria da face dorsal do ísquio e base do ílio.

Inserção: no tubérculo caudodorsal do fêmur (*Tuberculum caudodorsalis*), junto com o CDFM, e fossa intertrocantérica.

Ação: extensor femoral.

Inervação: sacral.

Observações: (1) existem variações na origem em criptódios (Zug, 1971).

CDFM: duplo, mas de maneira explícita apenas em pleuródios (Walker, 1973).

Nomina cheloniorum: *M. caudi-iliofemoralis*.

Origem: face ventral das vértebras e costelas sacrais e partes adjacentes da lâmina do ílio e da vértebras

caudais mais basais (CDFM-plv); em pleurodiras o CDFM-cdl origina-se da carapaça.

Inserção: caudalmente no tubérculo caudodorsal do fêmur.

Ação: abdução, rotação dorsal e retração femoral.

Inervação: sacral.

Observações: (1) em criptódios parece haver indiferenciação (origens ilíaca e vertebral presentes) ou supressão da origem ilíaca ou vertebral (Zug, 1971); (2) Walker (1973) comenta que tal fenômeno pode ser conseqüente da brevidade da cauda.

O ZNFM duplo em trioníquidas, é aqui interpretado como um estado autapomórfico. Nos demais clados trata-se de um músculo simples. O ILTB possui alguma variação na origem, chegando até a possuir três áreas distintas em alguns criptódios mais derivados, mas a origem única caudodorsal na lâmina do ílio parece ser a plesiomórfica, já que está presente em pleuródios (*Pelomedusa* e *Chelodina*) e alguns criptódios (*Caretta*, trioníquidas e *Testudo*) de hábitos variados (aquáticos ou terrestres). O ILFB parece possuir topografia universal em quelônios, e a variação registrada se refere à posição de inserção mais ou menos distal na fíbula.

Kriegler (1961) observa que o FMTB é formado por três porções; Walker (1973) comenta que o grau de separação é variável, sendo pouco marcado nos pleuródios examinados; Zug (1971) afirma que não existem divisões claras em criptódios, apenas a porção proximal é irregular, não sendo clivada. Trioníquidas, por outro lado, mostram derivações autapomórficas neste músculo, com uma origem isquiática (Zug, 1971). O FMTB estende-se caudalmente à inserção do ZNFM, mas sua porção central ("*Vastus medialis*") dispõe-se cranioventralmente, e apenas a porção lateral ("*Vastus externus*") dorsocaudalmente, formando um padrão distinto do encontrado em escamados, *Sphenodon* e arcossáurios.

O PIFM é dímero, com a porção cranial (PIFM-crn) muito desenvolvida e poderosa; o PIFM-cdl pode possuir origens adicionais nas vértebras e ossos pleurais em pleuródios, e em alguns criptódios, pode estar ausente. A inserção é comum a ambos os PIFM's e universalmente na base do tubérculo cranioventral.

O PITB é um músculo vestigial e quase sempre completamente ausente em pleuródios e criptódios. O TBFL é um músculo único mas com origem dupla. A origem simples em testudínidas e inserção dupla é interpretada como autapomórfica para testudínidas e trionicóideos, respectivamente. O CRFL é um músculo único também com origem dupla. A dissociação em dois músculos é interpretada como autapomórfica para trionicóideos.

O ISFM possui alguma variação apenas na origem estendendo-se pelo púbis em criptódios. O CDFM mostra também variações em criptódios, no que se refere a apenas o CDFM-plv estar presente (Kriegler, 1961; Walker, 1973), mas a presença do CDFM-cdl em pleuródios (*Pelomedusa* e *Chelodina*) mostra que a condição em criptódios é derivada. Esta suposta ausência do CDFM-cdl é um ponto que merece ser investigado no que se refere a supressão ou indiferenciação muscular. O tendão FMFB não é relatado, talvez em conseqüência da maioria da literatura se debruçar sobre os criptódios, e os dados sobre pleuródios são reduzidos.

Da mesma forma que escamados e *Sphenodon*, o OBTR pode ser reconhecido como possuindo duas porções básicas, uma púbica (OBTR-lat) e outra isquiática (OBTR-med), embora complexidades e indiferenciações sejam encontradas em pleuródios e criptódios. O FMAD é único e pode estar ausente em troníquidas. O PBTB é único e está sempre presente, geralmente adjacente ao TBFL, como também ao FMAD.

Pode-se hipotetizar os seguintes pontos para o quelônio hipotético ancestral (o padrão miológico e neurológico hipotético encontra-se resumido na tabela 11):

1. Postura planígrada aquática;
2. ZNFM simples;
3. ILFB simples;
4. PIFM dímero, com curso dorsal ao processo lateral do púbis e com apenas uma área de inserção;
5. AMBN simples, com origem na base do processo lateral do púbis e ligamento puboisquiático, inserção no ligamento patelar, sem perfurá-lo;
6. FMTB simples, com origem apenas irregular proximalmente, com sua porção lateral estendendo-se caudalmente à inserção do ZNFM;
7. ILTB simples;
8. PITB simples, atrofiado ou ausente;
9. TBFL simples mas com origem dupla e inserção simples;
10. PBTB simples;
11. FMAD simples;
12. OBTR duplo e inserção simples;
13. CRFL em "Y", com origem dupla e inserção através de um tendão duplo;
14. ISFM simples, inserindo-se bem proximalmente no fêmur; e,
15. CDFM duplo, mas a presença do tendão FMFB fica em aberto.

3.1.6. Mamálios

Mamálios (*Homo+Tachyglossus*) compreendem o grupo-coronal como tratado por Nowak (1999) e analisados cladisticamente por Novacek (1989, 1992, 1993) (figura 27). Comportam as linhagens Prototheria (**Tachyglossus¬Homo*) e Theriiformes (**Homo¬Tachyglossus*), e os respectivos clados-coronais são denominados Monotremata (**Tachyglossus+Ornithorhynchus*) e Theria (**Homo+Didelphis*). Dentre os térios, as linhagens denominadas são Metatheria (**Didelphis¬Homo*) e Eutheria (**Homo¬Didelphis*), com os respectivos clados-coronais Marsupialia (**Didelphis+Caenolestes*) e Placentalia (*Homo+[Manis, Myrmecophaga]*).

A linhagem terópsida⁶⁰ inicia-se no Permiano com formas planígradas e heterotérmicas (e.g., *Dimetrodon*) em uma história complexa (figura 28). Foge do objetivo do presente estudo uma análise detalhada da evolução miológica nesta linhagem, mas apenas uma comparação miológica geral com os

⁶⁰ Theropsida foi proposto por Seeley (1895:168) para "...include Monotremata and Anomodontia...". Propõe-se a seguinte definição estemática: Theropsida=*Ornithorhynchus¬Lacerta*.

demais grupos-coronais, mesmo porque a resolução dentro dos epitérios ainda deixa a desejar.

Lance-Jones (1979) analisa a embriogenia dos músculos da coxa de *Mus*, tecendo comparações com *Marmosa*, mas não segue um raciocínio cladista. Incluiu em seu diagrama miogenético dicotomias e anastomoses (figura 29a). Low (1929) contribuiu com a gênese da cintura pélvica em *Ornithorhynchus* e *Tachyglossus*⁶¹ (figura 30). Romer (1922) também figura os músculos de *Didelphys*, que serão utilizados para comparação (figura 31).

Grande parte da literatura se debruça sobre a miologia de epitérios, comportando ilustrações em insetívoros (e.g., Appleton, 1928a); carnívoros (e.g., Appleton, 1928a; Kerr, 1955; Saint-Clair, 1981; Schaller *et al.*, 1999); gliros (e.g., Appleton, 1928b; Haines, 1934, 1935a, 1935b; Rinker, 1954; Kerr, 1955; Klingener, 1964; Becker, 1977), arcontes (e.g., Appleton, 1928a, 1928b; Haines, 1935a, 1935b; Kerr, 1955) e ungulados (e.g., Kerr, 1955; Sisson, 1981a, 1981b; Getty, 1981; Schaller *et al.*, 1999).

Os mamíferos mais basais (monotremados, marsupiais e edentados) parecem ter sido relativamente pouco estudados. Desconhece-se, inclusive, estudos miológicos em edentados. Mesmo Low (1929) não fornece muita resolução na gênese muscular nos monotremados estudados. Por outro lado, estes mesmos monotremados mostram ser bastante derivados osteologicamente quando comparados com os eucinodôncios não-mamalianos mais apicais.

Por outro lado, os rodêncios, com grande biodiversidade atual e literatura relativamente farta em táxons, podem não mostrar um padrão plesiomórfico representativo de miogênese quando não analisados como um todo.

Transferindo-se o modelo embriogênico de Lance-Jones (1979) para *Homo*, e utilizando-se a nomenclatura humana (Becker, 1977) (figura 29b), obtém-se uma simplificação, o que leva a crer que o padrão muscular em *Homo* seja mais plesiomórfico do que em rodêncios.

A nomenclatura miológica também é bastante confusa entre os autores consultados, utilizando diversos homônimos e sinônimos de músculos reptilianos como também homologias questionáveis. Como dito, a resolução filogenética interna dos epitérios ainda fica a desejar e convido o leitor especialista em mamíferos a explorar mais este tema, tomando os mamíferos como um todo e seguindo o raciocínio aqui utilizado para répteis.

Padrão geral de origem*inserção

O padrão de diferenciação muscular proposto por Lance-Jones (1979) (figura 29a) é sensivelmente diferente dos modelos propostos para *Gallus* e *Podarcis* (figura 13), que por sua vez também mostram diferenças entre si. Entretanto, pode-se observar a constância em certos grupos musculares e as diferenças encontradas são explicadas por fatores heterocrônicos (Klingenberg, 1998) e só um estudo mais abrangente poderia descartar estes “ruídos” que complexificam o padrão plesiomórfico.

Os músculos de *Ornithorhynchus* (segundo a nomenclatura reptiliana, figura 29c) também foram dispostos dentro do modelo miogênico de Lance-Jones (1979) para *Mus*, e pode-se observar uma

⁶¹ Como já citado, o estudo de Gräfenberg (1904) sobre a miogênese do homem não pôde ser consultado.

simplificação ainda maior que em *Homo*. A simplificação de ambos os táxons, na comparação com *Mus*, é notável. A homologia aqui proposta, de maneira tentativa, foi baseada, em grande parte, na topografia (veja roteiro nas páginas 11-12) e cerca de quatro músculos possuem homologia problemática (ILFB, PBTB, TBFL e CDFM+ISFM) pois as origens ou inserções são, às vezes, bem diferentes de seus homólogos “reptilianos” (a morfologia da pelve de mamíferos é bastante derivada, principalmente no que se refere à disposição dorsocranial da lâmina do ílio). Deve-se observar que muito das homologias já propostas se baseavam em lepidossáurios, considerados arquétipos representativos do “réptil ancestral dos demais répteis e mamíferos”. O raciocínio aqui desenvolvido mostra ênfase não em lepidossáurios, mas em quelônios, certamente uma heresia para alguns.

O reconhecimento do ILFB reptiliano, de origem ilíaca, subjacente ao ILTB e caudal ao ILFM, e inserção proximalmente na fíbula, já foi objeto de muitas discussões (e.g., Appleton, 1928b). Como o ílio de mamíferos é bastante derivado e mais de um músculo se insere lateralmente na fíbula, alguns autores (e.g., Romer, 1922) defenderam uma homologia com o “*M. biceps femoris*”. Outros (e.g., Gregory & Camp, 1918; Appleton, 1928b; Howell, 1938a; Lance-Jones, 1979), por sua vez, defenderam uma homologia com o “*M. tenuissimus*”. Ambos possuem inervação pelo plexo sacral. Dentro do modelo de diferenciação de Lance-Jones (1979), o “*M. biceps femoris*” possui origem ventral, e o “*M. tenuissimus*”, dorsal. Assim, este último concordaria melhor com o ILFB de *Gallus* e *Podarcis*.

O PBTB reptiliano origina-se ventralmente ao AMBN, e insere-se proximamente ao CRFL, laterocaudalmente na tíbia. O “*M. pectineus*” já foi tido como não possuindo homólogo reptiliano (e.g., Romer, 1922), pois sua inserção não é na tíbia, mas no fêmur. Em monotremados a inserção do “*M. pectineus*” é relativamente centrodistal (figura 30e,k), e em térios centroproximal (figura 31j). Por isto, algumas vezes o “*M. pectineus*” é relacionado ao PIFM-crn reptiliano (e.g., Gregory & Camp, 1918; Romer, 1927a; Pearson, 1926; Low, 1929), de inserção ventroproximal no fêmur, ventral à inserção do ZNFM e da origem do FMTB. Entretanto, para sê-lo, a inserção em monotremados seria muito distal. Lance-Jones (1979) observa que em *Homo*, *Mus* e *Didelphis*, o “*M. pectineus*” seria representado por um compósito oriundo de massas musculares dorsais e ventrais (Gräfenberg, 1904; Bardeen, 1906; Vaughn, 1956), tendo sido a dorsal homologizada com o PIFM-crn reptiliano (Leche, 1883; Romer, 1922) e a ventral homologizada tanto com o FMAD (Leche, 1883; Howell, 1938a) quanto com o PBTB (Gräfenberg, 1904; Vaughn, 1956), mas afirma sua opinião por este último. A condição em *Didelphis* foi figurada por Romer (1922) de maneira bem distinta (figura 31d-f) e mostra claramente as duas massas musculares. Quanto à inervação, esta também não ajuda muito. O *M. pectineus* tem sido relatado (e.g., Lance-Jones, 1979) como possuindo inervação dupla, suprido por ramos pressacrais e pelo nervo obturatório.

Esta última proposta, relacionando o “*M. pectineus*” com o PIFM-crn reptiliano, certamente foi influenciada pelo fato de que em escamados, o PIFM-vnt possui um porção ventral à origem do AMBN, i.e., o PIFM possui uma porção que cruza o AMBN ventralmente (figura 20c2-3)⁶². Já se explicitou mais de uma vez que o modelo escamadiano não pode ser utilizado indiscriminadamente para outros

⁶² Esta condição não foi ilustrada explicitamente para *Iguana* nem por Romer (1922) (figura 21b,e) nem por Haines (1934) (figura 22a). Entretanto, Rabl (1916:731, Taf.20) descreve e figura tal porção.

grupos-coronais, sem uma comparação direta, primeiramente, com *Sphenodon*, e posteriormente com arcossáurios e quelônios, respectivamente. Já que este curso está ausente tanto em *Sphenodon* como em quelônios e arcossáurios, pode-se concluir que esta parte do PIFM-vnt é autapomórfico para escamados.

O AMBN em térios não se origina do púbis, mas do ílio (figura 31a-c,g), resultado de migração pelo ligamento iliopúbico (Vaughn, 1956). Mas a condição encontrada em monotremados é originando-se do púbis (figura 30b-c,g-h,j). Quando se observa a condição teriana, o curso do PIFM é ventral ao curso do AMBN, mas a condição monotremadiana mostra o curso do PIFM dorsal ao AMBN. Por outro lado a condição do "*M. pectineus*" em ambos os clados é semelhante, com curso ventral ao AMBN. O fato de que nestes a inervação é dupla, encontra analogia com a inervação do PBTB em lepidossáurios. Desta forma, relaciona-se o "*M. pectineus*" com o PBTB reptiliano na totalidade.

O TBFL reptiliano origina-se caudalmente ao acetábulo no ílio e/ou ísquio ou ligamento iliosquiádico e insere-se medialmente na tíbia, em conjunto com o PITB. Porém em *Mus* encontra-se, aparentemente, relacionado ao CRFL (figura 29a) (em *Gallus* o TBFL está ausente e em *Podarcis* existe uma politomia no grupo ventral). Outra interpretação seria considerar o TBFL um músculo ausente e o CRFL mostrando uma complexidade ainda maior.

O ISFM, CDFM-cdl e CDFM-plv estão associados embriogenicamente em *Gallus* e *Podarcis*. O ISFM origina-se do ísquio e insere-se bem proximal e laterocaudalmente no fêmur. O CDFM, por sua vez, possui origem pélvica e caudal e insere-se caudalmente no fêmur, eventualmente emitindo um tendão (FMFB) para a perna. Em quelônios, a inserção de ambos CDFM's é bastante proximal, no tubérculo caudodorsal, e o tendão FMFB parece, ou não ser tão conspicuo, ou ausente, já que não há referências na literatura consultada. Na comparação topográfica com estes, os três músculos associados na embriogenia de *Mus*, podem ser reconhecidos como homólogos ao CDFM-plv, CDFM-cdl e ISFM: "*MM. gemelli*", "*M. obturator internus*" e "*M. quadratus femoris*", respectivamente. Esta conclusão é a mesma de Pearson (1926) para *Ornithorhynchus*. Contudo, o reconhecimento homológico para epitérios sempre foi tema de muitas discussões⁶³ (e.g., Romer, 1922; Appleton, 1928b; Haines, 1935a; Howell, 1938a; Lance-Jones, 1979).

A caracterização a seguir será baseada quase que exclusivamente em *Ornithorhynchus*, *Tachyglossus* e *Didelphys* (Mivart, 1866; Gregory & Camp, 1918; Romer, 1922; Pearson, 1926; Low, 1929; Haines, 1935a; Ellsworth, 1974), com adição da nomenclatura humana (Becker, 1977), ou, no caso do ILFB, da nomenclatura veterinária (Schaller *et al.*, 1999⁶⁴) (tabela 19). Mamíferos são, em grande parte, ortógrados. Formas planígradas também são encontradas (e.g., *Tachyglossus*, *Talpa*) (Bakker, 1971). Os termos direcionais utilizados seguirão a nomenclatura ortógrada, pois os ancestrais dos mamíferos (os eucinodôncios basais) eram heterógrados, com postura ortógrada nos membros pélvicos e planígrada nos membros escapulares, com a nomenclatura planígrada entre colchetes.

⁶³ A insistência na comparação direta entre aves e mamíferos proporcionou homologias errôneas com músculos topograficamente semelhantes, mas de embriogenia distinta (e.g., "*M. caudofemoralis*" mamaliano).

⁶⁴ O *M. tenuissimus* não é relatado nas duas edições da Nomenclatura Anatômica Veterinária à disposição (I.C.V.A.N., 1972; I.C.V.G.A.N., 1994).

ZNFM: músculo, pelo menos, trímero.

Nomina mammaliorum: *M. gluteus maximus*, *M. tensor fasciæ latæ*, *M. gluteus minimus*, *M. gluteus medius*, *M. piriformis*.

Origem: da lâmina do ílio e vértebras sacrais, podendo se estender pela fáscia sacroilíaca.

Inserção: no fêmur proximalmente, caudolateralmente à origem do FMTB, mas pode se estender distalmente pelo corpo e alcançar a fíbula em térios.

Ação: abdução, protração e rotação medial [ventral] femoral.

Inervação: dupla, lombar (nervo femoral) e sacral.

ILFB: ausente em mamíferos não-térios, em térios ausente ou atrofiado, de presença, aparentemente randômica (resíduo morfológico).

Nomina mammaliorum: *M. tenuissimus*.

Origem: diapófise da vértebra caudal II em *Felis* (Gregory & Camp, 1918).

Inserção: face lateral da fíbula, medialmente ao *M. biceps femoris* (CRFL).

Ação: abdução e flexão crural.

Inervação: nas formas em que este músculo está presente, a inervação citada é pelo plexo sacral.

Observação: (1) parece que a função do ILFB é também executada pelo *M. biceps femoris* (CRFL).

PIFM: universal e duplo, com porções lateral (PIFM-lat) e medial (PIFM-med).

Nomina mammaliorum: *M. iliacus* (PIFM-lat), *M. psoas major* (PIFM-med).

Origem: face ventral das vértebras dorsais sacralizadas e lâmina do ílio.

Inserção: face cranial [dorsal] e bordo medial [ventral] do fêmur, proximalmente.

Ação: protração e rotação lateral [dorsal] femoral.

Inervação: lombar.

Observações: (1) a nomenclatura direcional aqui utilizada para o PIFM (PIFM-lat e PIFM-med) reflete a não intenção de homologizar estes com o PIFM-crn e PIFM-cdl reptiliano; (2) já que as subdivisões do PIFM não estão relacionados de modo claro às subdivisões do PIFM reptiliano, o uso do nome *M. iliopsoas* (ILPS) seria bastante conveniente; (3) o *M. psoas minor* deve ser investigado, Lance-Jones (1979) não o menciona na miogênese de *Mus*; (4) o terceiro músculo figurado por Romer (1922; figura 31c,g), de origem imediatamente ventral ao ILTB (*M. rectus femoris*), sem fornecer qualquer comentário ou denominação, assemelha-se, topograficamente, ao músculo articular da coxa ("*M. articularis coxæ*"), encontrado em carnívoros e perissodáctilos (I.C.V.A.N., 1972; Sisson, 1981a; Saint-Clair, 1981; I.C.V.G.A.N., 1994; Schaller *et al.*, 1999), e ausente no homem e em artiodáctilos (Becker, 1977; Getty, 1981; Sisson, 1981b).

AMBN: universal, podendo ser duplo em térios.

Nomina mammaliorum: *M. sartorius*.

Origem: cranialmente ao acetábulo em monotremados; em térios migra pelo ligamento iliopúbico (ligamento ingüinal ou de Poupart) até inserir-se na lâmina do ílio, cranialmente (Vaughn, 1956).

Inserção: ligamento patelar e extremidade proximal da tíbia, medialmente.

Ação: protração e adução femoral.

Inervação: lombar (nervo femoral).

FMTB: universal, podendo ser triplo em epitérios.

Nomina mammaliorum: *M. vastus lateralis*, *M. vastus intermedius*, *M. vastus medialis*.

Origem: do corpo do fêmur cranialmente [dorsalmente] e medialmente [cranialmente].

Inserção: na crista cnemial da tíbia.

Ação: extensão crural.

Inervação: lombar (nervo femoral).

Observações: (1) a trimeria do FMTB epiteriano (informações sobre edentados são desconhecidas) é análoga ao FMTB aviário, mas não homóloga; (2) sugere-se o uso do nome *M. vastus* (VSTS) para evitar eventuais considerações homológicas inadvertidas, acompanhadas dos termos posicionais já utilizados para aves e crocodílios (VSTS-ext, VSTS-lat, VSTS-itm, VSTS-int e VSTS-med).

ILTB: músculo universal e único.

Nomina mammaliorum: *M. rectus femoris*.

Origem: lâmina do ílio, dorsalmente ao acetábulo

Inserção: tendão patelar.

Ação: extensão crural e protração femoral.

Inervação: lombar (nervo femoral).

PITB: universal e único, podendo ser duplo em epitérios.

Nomina mammaliorum: *M. gracilis*.

Origem: da face lateral do púbis e ísquio, superficialmente (ventralmente).

Inserção: extremidade proximal da tíbia e ligamento patelar, medialmente.

Ação: adução crural.

Inervação: lombar (nervo obturatório).

TBFL: universal e duplo, embora possam haver simplificações.

Nomina mammaliorum: *M. semimembranosus*.

Origem: na tuberosidade do ísquio, caudalmente, ventralmente ao CRFL-med (*M. biceps femoris*) e dorsalmente ao PITB (*M. gracilis*); pode estender-se pelo ligamento sacroisquiático em epitérios.

Inserção: face medial da tíbia, proximalmente.

Ação: extensão, adução e rotação medial [ventral] femoral.

Inervação: lombar (nervo obturatório) e sacral.

PBTB: universal e único, a dimeria é considerada derivada.

Nomina mammaliorum: *M. pectineus*.

Origem: base da eminência iliopúbica (*Eminentia iliopubica*) e bordo cranial do púbis.

Inserção: face medial [ventral] do fêmur.

Ação: adução, protração e rotação lateral [dorsal] femoral.

Inervação: tem sido relatado como possuindo inervação dupla, suprido por ramos pressacrais e pelo nervo obturatório (plexo lombar).

Observações: (1) ao se considerar que se trata de um músculo compósito digenético, com a porção mais dorsal representando o PIFM-crn e a mais ventral o PBTB, sugere-se o uso do nome *M. pectineus* (PCTN); (2) ao se confirmar esta hipótese ou não, a duplicidade (e complexidade miogênica) é considerada derivada para térios.

FMAD: músculo universal e triplo.

Nomina mammaliorum: *M. adductor longus* (FMAD-crn), *M. adductor brevis* e *M. articularis genus* (FMAD-itm), *M. adductor magnus* (FMAD-cdl).

Origem: corpos do púbis e isquio, lateralmente.

Inserção: em monotremados está restrito a uma pequena área distal no bordo dorsal do fêmur, mas em eutérios insere-se ao longo da face caudal do fêmur.

Ação: extensão e rotação medial [ventral].

Inervação: lombar (nervo obturatório).

Observações: sugere-se FMAD-crn, FMAD-itm e FMAD-cdl como nomes posicionais alternativos; (2) o *M. adductor brevis* e o *M. articularis genus* são oriundos do FMAD-itm (cf. Lance-Jones, 1979).

OBTR: músculo duplo mas podendo ser simples em térios.

Nomina mammaliorum: *M. obturator externus*.

Origem: cranial e caudalmente ao forâmen obturado.

Inserção: proximalmente na face ventral [caudal] do fêmur.

Ação: adução e rotação lateral [dorsal].

Inervação: lombar (nervo obturatório).

CRFL: músculo universal e, pelo menos, duplo, podendo ser quádruplo ou mais em alguns epitérios.

Nomina mammaliorum: *M. semitendinosus* (CRFL-lat), *M. biceps femoris* (CRFL-med).

Origem: bastante extensa, da lâmina do ílio, sacro e vértebras caudais basais (CRFL-lat); túber do ísquio (CRFL-med).

Inserção: por um tendão duplo, um passa pelo calcanhar e se insere na face plantar do pé, medialmente a origem do gastrocnêmio, e na tíbia, lateralmente ao PITB (*M. gracilis*) e distal a inserção do TBFL (*M. semimembranosus*) (CRFL-lat); e na fáscia que recobre os músculos da panturrilha, na face cranial e lateral (CRFL-med).

Ação: retrator femoral e flexão crural, na retração do membro.

Inervação: sacral.

ISFM: músculo universal e único.

Nomina mammaliorum: *M. quadratus femoris*.

Origem: face lateral do bordo caudal do ísquio, cranialmente ao TBFL (*M. semimembranosus*) e CRFL-med (*M. biceps femoris*).

Inserção: proximalmente na face caudal [ventral] do fêmur, lateralmente [dorsalmente].

Ação: adução, extensão e rotação lateral do fêmur.

Inervação: sacral.

CDFM: músculo único em monotremados, em marsupiais é duplo e em térios triplo (dois CDFM-pvl e um CDFM-cdl).

Nomina mammaliorum: *MM. gemelli* (CDFM-pvl), *M. obturatorius internus* (CDFM-cdl).

Origem: diapófises das vértebras caudais II-III em monotremados; em epitérios origina-se do bordo lateral do ísquio (CDFM-plv) e da face medial do púbis e ísquio, ao redor do forâmen obturador (CDFM-cdl).

Inserção: face ventral do fêmur, proximalmente

Ação: rotação lateral [dorsal] do fêmur.

Inervação: sacral.

Já se falou que os mamíferos, primitivamente, possuíam postura ortógrada pelo menos nos membros pélvicos (heterogradia). Por outro lado, monotremados são planígrados e o padrão de inserções femorais são bastante semelhantes aos encontrados em quelônios. Seguindo um padrão descritivo ortógrado, comenta-se, a seguir, os grupos musculares embriogênicos como proposto por Romer (1942) para *Podarcis* e já utilizado para *Sphenodon* e quelônios.

O “grupo dorsal posterior” é explícito apenas para o ILTB. O ZNFM é complexo e subdividido em muitos músculos. O trabalho de Lance-Jones (1979) é crucial para o reconhecimento deste complexo. Entretanto, o ILFB possui, como já dito, reconhecimento problemático. Assumindo a hipótese de que o *M. tenuissimus* representa o ILFB, pode-se comentar sua ausência em monotremados (*Ornithorhynchus*, *Tachyglossus*) e marsupiais (*Belideus*, *Dasyurus*, *Dendrolagus*, *Sarcophilus*, *Didelphis*, *Perameles*) (Mivart, 1866; Romer, 1922; Appleton, 1928a; Pearson, 1926; Low, 1929), embora a presença em *Didelphis* tenha sido relatada por Kerr (1955) como variação individual assimétrica (resíduo morfológico). Em epitérios, sua presença é variável (Lance-Jones, 1979), sendo atrofiado e sem muita função, estando presente em táxons pertencentes à maioria dos clados em politomia (figura 27): insetívoros (e.g., *Talpa*), carnívoros (e.g., *Canis*, *Felis*, *Lutra*), gliros (e.g., *Macroscelides*, *Erethizon*, *Cuniculus*) e arcontes (e.g., *Tupaia*, *Hapale* [= *Callithrix*], *Cebus*) (Gregory & Camp, 1918; Appleton, 1928a, 1928b; Howell, 1938a; Kerr, 1955; Saint-Clair, 1981; Schaller *et al.*, 1999). Conclui-se, preliminarmente, que no mamífero ancestral, provavelmente, o “*M. tenuissimus*” estava ausente, e a condição em epitérios pode representar processos de reversões randômicas já comentados para aves (Raikow, 1975; Raikow *et al.*, 1979).

O “grupo dorsal anterior” é reconhecido por um FMTB, um AMBN e, pelo menos, dois PIFM. O FMTB é um músculo triplo em epitérios mas simples em monotremados e marsupiais, e topograficamente não existem problemas. A trimeria em epitérios é análoga à encontrada em aves.

Entretanto, a porção intermédia (VSTS-itm) está relacionada à porção mais interna [medial] (VSTS-med), contrariamente às aves, onde está relacionada à porção mais externa [lateral] (FMTB-lat). O AMBN também não possui problemas de homologia e a migração de sua origem pelo ligamento iliopúbico em térios foi estudado por Vaughn (1956). Já o PIFM é subdividido, pelo menos, em duas massas musculares, e pode ser denominado por ILPS (ILPS-lat e ILPS-med) já que a topografia é um pouco distinta e, provavelmente, as subdivisões podem não ser correlacionáveis com o PIFM reptiliano. Um terceiro PIFM, denominado comumente como "*M. articularis coxæ*", é encontrado tanto em marsupiais como em epitérios, e sua interpretação, como plesiomorfia para térios, deve ser investigada.

O "grupo ventral flexor" é reconhecido por um PITB, dois TBFL's e um CRFL complexo, sumarizado como compreendendo uma porção lateral (CRFL-lat) e outra medial (CRFL-med). O PITB não possui problemas de homologia mas o TBFL e os CRFL's sim. Haines (1934, 1935a) comenta a problemática na homologização destes músculos, mas as suas conclusões são distintas do aqui proposto. O TBFL é duplo em monotremados e marsupiais, mas tende a se simplificar em alguns epitérios. Por outro lado, o CRFL-lat pode ser reconhecido como de origem múltipla ("*M. semitendinosus*"), e o CRFL-med, de origem também complexa ("*M. biceps femoris*").

Não há problemas no reconhecimento do "grupo ventral posterior" na comparação topográfica de inserção com quelônios. A reunião hologenética do "*M. quadratus femoris*" (ISFM), "*MM. gemelli*" (CDFM-pvl) e "*M. obturatorius internus*" (CDFM-cdl), sugerida por Lance-Jones (1979), juntamente com a sugestão de Haines⁶⁵ (1934:34) de que o homólogo do CDFM reptiliano, se representado em mamíferos, estaria inserido sobre ou perto do trocânter maior mamífero (*Trochanter major*), é congruente com a homologia aqui proposta para estes três músculos de inervação sacral.

O "grupo ventral profundo" não mostra problemas. A nomenclatura mamaliana inclusive reconhece o OBTR e os FMAD's como tais. O PBTB é aqui interpretado como mostrando uma miogenia autapomórfica, mas novos estudos são necessários para um melhor esclarecimento. A condição de um OBTR duplo em monotremados parece ser semelhante à condição queloniana e lepidossauriana. Todavia, o FMAD duplo ou triplo é claramente derivado assim como a condição do PBTB.

Pode-se hipotetizar os seguintes pontos para o mamífero hipotético ancestral (o padrão miológico e neurológico hipotético encontra-se resumido na tabela 13):

1. Postura heterógrada, com ortogradia para os membros pélvicos;
2. ZNFM trímero, pelo menos;
3. ILFB atrofiado ou mesmo ausente;
4. PIFM dímero, com origem ilíaca e vertebral;
5. AMBN simples e de origem cranial ao acetábulo;
6. FMTB simples, entretanto deve-se investigar os terópsidas não-mamalianos mais apicais com ortogradia pélvica para que esta hipótese seja testada;
7. ILTB simples;
8. PITB simples;

⁶⁵ Haines (1935b:376), posteriormente, trocou de opinião, concluindo que o CDFM reptiliano perdeu sua inserção femoral em mamíferos, e tornou-se um músculo puramente caudal.

9. TBFL duplo e inserção simples;
10. PBTB simples;
11. FMAD triplo;
12. OBTR duplo e inserção simples;
13. CRFL múltiplo e inserção múltipla;
14. ISFM simples, inserindo-se bem proximalmente no fêmur; e,
15. CDFM duplo, também inserindo-se proximalmente no fêmur, e tendão FMFB ausente.

3.1.7. Lissanfíbios

Lissanfíbios (**Rana+[Caecilia,Salamandra]*) compreendem o grupo-coronal como tratado por Duellman & Trueb (1985). As relações filogenéticas internas foram analisadas por Bolt (1981), Trueb & Cloutier (1981), Duellman & Trueb (1985), Báez & Basso (1996); Laurin & Reisz (1997), Wilkinson (1997), Laurin (1998a, 1998b) e Wilkinson & Nussbaum (1999) (figura 32). Comporta as linhagens Apoda (**Caecilia-[Rana,Salamandra]*) e Paratoidea (**Rana-Caecilia*), e os respectivos clados-coronais são denominados Gymnophiona (**Caecilia+Rhinatremata*) e Batrachia (**Rana+Triton*). Dentre os batráquios, as linhagens denominadas são Urodela (**Salamandra-Rana*) e Salientia (**Rana-Salamandra*), com os respectivos clados-coronais Caudata (**Salamandra+Cryptobranchus*) e Anura (**Rana+Ascaphus*).

São formas planígradas e os clados atuais comportam formas especializadas para o salto (anuros) ou com ausência de membros (gimnofiones). A ausência de membros nos gimnofiones implica que qualquer modelo miológico construído para batráquios, utilizando-se anuros e caudados, possa ser estendido para lissanfíbios. Por outro lado, as especializações dos anuros para o salto implicam também em especializações musculares derivadas. Desta forma, atenção especial será dada aos caudados, aparentemente com morfologia geral mais próxima do padrão tetrapodiano ancestral, que estaria, provavelmente, refletida em sua musculatura.

Padrão geral de origem×inserção

A única análise miogênica disponível para este estudo é a de Low (1926, 1927), porém esta não fornece muita resolução para que se monte uma hipótese miogenética satisfatória. Outros trabalhos⁶⁶ consultados foram Mivart (1869a, 1869b), Hoffmann (1873-8), Noble (1922)⁶⁷, Romer (1922), Appleton (1928a, 1928b) e Duellman & Trueb (1985) (figura 33, tabela 14).

A miologia de anuros é complexa na comparação com caudados, provavelmente decorrente de seus hábitos saltadores. Noble (1922) observa que a musculatura de *Ascaphus*, o anuro mais basal, não

⁶⁶ Trabalhos indisponíveis para consulta: Chiasson (1960, 1969), Dugès (1834), Humphry (1872b), Man (1873, 1874), Meckel (1828), Osawa (1904), Perrin (1892), Reese (1906), Sieglbauer (1904), Stanius (1856), Wilder (1912) e Francis (1934). Noble (1922) fornece uma extensa bibliografia sobre a miologia de anuros publicada até então.

⁶⁷ Noble (1922) observa a tentativa de muitos autores de homologizar a musculatura de anuros com a de mamíferos (especialmente o homem), utilizando homônimos não necessariamente homólogos. Observa ainda que o padrão de *Homo* deveria ser comparado primeiramente com o de marsupiais, e o de anuros primeiramente com o padrão em caudados. Só depois tentar-se-ia a homologização com mamíferos. Proposta metodológica muito semelhante a presente utilizada.

difere muito da encontrada em caudados, sendo o padrão facilmente transferido para *Eryops*, um estegocefálio basal (figura 32). Não se objetivou, no presente texto, qualquer investigação sobre a miologia de grupos-coronais externos a tetrápodes (dipnóicos e *Latimeria*, respectivamente), a fim de se procurar testar tal hipótese por interpolação. Lissanfíbios são o limite do presente estudo e as eventuais diferenças perante o modelo miológico aqui desenvolvido não podem ser assumidas como derivadas ou primitivas de um modelo englobando tais clados-coronais.

Através do roteiro preliminar já citado (páginas 43-44), e utilizando-se a nomenclatura de Duellman & Trueb (1985), pode-se reconhecer quase todos os músculos registrados para clados-coronais já tratados (figura 33). A excessão é o FMTR, que não possui as suas três partes (AMBN, FMTB e ILTB) discriminadas claramente, sendo apenas observados 2 porções (*M. iliotibialis* e *M. ilioextensorius*). O AMBN e o FMTB parecem não existir.

O AMBN tem sido homologizado com o "*M. iliotibialis*" (e.g., Noble, 1922). Todavia, o padrão dos demais clados-coronais mostra que o AMBN possui origem ventral à origem do PIFM (o curso do PIFM é dorsal ao AMBN, inserindo-se proximalmente no fêmur, ventralmente à origem do FMTB), o que não é o caso para o "*M. iliotibialis*", cuja origem é dorsal ao PIFM, assim como seu curso, mimetizando o padrão mamaliano euteriano. Um músculo com a origem topograficamente compatível com o AMBN seria o "*M. pubotibialis*", com a inserção na face ventral da tíbia, proximalmente. Mesmo assim seu reconhecimento, como sendo o AMBN, além de possuir problemas na inserção, exclui a presença do verdadeiro PBTB ("*M. pubotibialis*"), que, por sua vez, pode estar ausente em algumas formas (e.g., *Cryptobranchus*; Mivart, 1869a; Low, 1926). A inserção do verdadeiro PBTB amniotiano fazer-se-ia, ou lateralmente no fêmur (como em mamálíos), ou na face caudal da tíbia, proximalmente (como em reptílios). A inervação esperada para o AMBN e PBTB é pelo plexo crural, pelos nervos femoral e obturatório, respectivamente. Em caudados, o "*M. pubotibialis*" não possui nenhuma destas duas inervações. Assim sendo, algumas hipóteses podem ser levantadas: (1) o AMBN está representado pelo "*M. iliotibialis*", com sua origem e curso dorsal ao PIFM, conseqüente de migrações complexas na origem; (2) o AMBN está associado ao PBTB, formando o "*M. pubotibialis*", em um compósito como em mamálíos, mas possuindo inervação totalmente distinta; (3) o AMBN está ausente, sendo indiferenciado da massa FMTR, assim como o FMTB (também ausente em anuros), e com o PBTB possuindo inervação distinta da encontrada nos demais clados-coronais. A hipótese mais parcimoniosa é a (3), também explicativa para a ausência do FMTB.

Assumindo a indiferenciação do AMBN e do FMTB, é mais fácil homologizar o "*M. iliotibialis*" com o FMTR. Por outro lado, o "*M. ilioextensorius*" também representaria o FMTR, o que parece ser razoável. O reconhecimento do "*M. ilioextensorius*" e do "*M. iliotibialis*" como representativos do FMTR, implica em considerar uma gênese distinta do encontrado em amniotas, embora não se possa no momento assumí-la como plesiomórfica ou apomórfica, quer pela ausência de um estudo embriológico, quer por comparações com grupos-externos piscianos.

Outro músculo que merece atenção é FMFB. Em sáurios não-aviários o CDFM emite um tendão para a tíbia. O "*M. femorofibularis*" poderia representar este tendão. Uma investigação miogênica mais aprofundada seria bastante útil para se testar tal hipótese.

A caracterização a seguir será baseada exclusivamente em caudados, com a adição da nomenclatura de Duellman & Trueb (1986), aqui considerada como uma proposta nomenclatural informal, assumindo-se que a especialização locomotora encontrada em anuros não seja representativa de qualquer plesiomorfia. Os termos direcionais utilizados seguirão a nomenclatura planígrada.

ZNFM: tem sido registrado dois músculos associados sob esta denominação (Mivart, 1869a, 1869b; Low, 1926, 1927).

Nomina lissamphibiorum: *M. iliofemoralis*.

Origem: face lateral supracetabular da lâmina do ílio (ZNFM-cr); face medial da lâmina do ílio (ZNFM-cdl).

Inserção: proximalmente ao longo da metade da face caudal do fêmur.

Ação: abdução e retrator femoral.

Inervação: Hoffmann (1873-8:240) descreve uma inervação dupla, lombar (nervo femoral) e sacral para *Cryptobranchus japonicus*, *Triton cristatus* e *Salamandra maculata*; contrariamente, Noble (1922:53) e Low (1926:926, 1927:875) citam uma inervação puramente sacral para estas e outras formas; Romer (1922) observa ser a inervação sacral e também, eventualmente, lombar.

ILFB: único e universal.

Nomina lissamphibiorum: *M. iliofibularis*.

Origem: face lateral da lâmina do ílio, ventralmente e juntamente ao ILTB-cdl.

Inserção: metade da face lateral da fíbula.

Ação: flexão crural e retrator femoral.

Inervação: sacral.

PIFM: simples e universal, sendo muito desenvolvido.

Nomina lissamphibiorum: *M. puboischiofemoralis internus*.

Origem: face dorsal do púbis.

Inserção: face dorsal do fêmur, nos dois terços distais

Ação: protração, abdução e rotação dorsal femoral.

Inervação: lombar (nervos pressacrais e nervo femoral).

FMTR: duplo e universal, a interpretação aqui seguida reconhece dois FMTR's (FMTR-cr e FMTR-cdl); Duellman & Trueb (1985) citam duas cabeças para o FMTR-cr; trabalha-se aqui com a hipótese de um FMTR indiferenciado, onde não se reconhece o AMBN, FMTB e ILTB.

Nomina lissamphibiorum: *M. iliotibialis* (ILTB-cr), *M. ilioextensorius* (ILTB-cdl).

Origem: face lateral da lâmina do ílio, o ILTB-cr cranialmente, no bordo cranial, e o ILTB-cdl caudalmente, juntamente com o ILFB.

Inserção: tendão patelar.

Ação: extensão crural e abdução femoral.

Inervação: Low (1926) fornece inervação lombar (nervo femoral para ambas as partes em *Cryptobranchus*), mas em *Hynobius*, Low (1927) fornece suprimento somente sacral para o FMTR-crn e apenas femoral para o FMTR-cdl; Noble (1922) fornece suprimento femoral para o FMTR-crn (com *Rhyacotriton* sendo exceção, com suprimento femoral e sacral) e apenas sacral para o FMTR-cdl; Romer (1922) idem.

Observações: (1) as observações de Low (1927) parecem estar invertidas, pois o músculo mais cranial (FMTR-crn) receberia, provavelmente, uma inervação mais cranial, e o músculo mais caudal, uma inervação mais caudal; (2) o FMTB e o AMBN têm sido interpretados por vários autores como ausentes (e.g., Noble, 1922; Duellman & Trueb, 1985).

PITB: único e universal, sendo o músculo mais superficial ventralmente.

Nomina lissamphibiorum: *M. puboischiotibialis*.

Origem: da aponeurose da articulação interpúbica e interisquiática, nos dois terços mais caudais.

Inserção: face medial da tíbia.

Ação: adução e retrator femoral e flexão crural.

Inervação: apenas sacral (Low, 1927) ou dupla, lombar (nervo obturatório) e sacral (Noble, 1922; Romer, 1922; Low, 1926).

TBFL: universal e único.

Nomina lissamphibiorum: *M. caudalipuboischiotibialis*.

Origem: juntamente com o CRFL e o CDFM dos arcos das vértebras caudais IV e V.

Inserção: no PITB.

Ação: flexão caudal.

Inervação: sacral.

PBTB: único, podendo estar ausente (Mivart, 1869a; Low, 1926, 1927).

Nomina lissamphibiorum: *M. pubotibialis*.

Origem: base do processo lateral do púbis.

Inserção: na tíbia.

Ação: adução femoral e flexão crural.

Inervação: sacral.

Observações: (1) Low (1927:875) observa que em estágios embrionários, *Hynobius* possui o PBTB associado ao FMOB (FMAD+OBTR) e PITB.

FMAD: único e universal, adjunto ao OBTR.

Nomina lissamphibiorum: *M. pubifemoralis*.

Origem: face lateral do púbis, ventralmente à origem do PBTB.

Inserção: no fêmur, mais proximal que a do PBTB e distalmente à origem do FMFB.

Ação: adução e protração femoral.

Inervação: sacral; Low (1926, 1927) trata o FMAD e o OBTR conjuntamente, fornecendo inervação dupla, pelo plexo lombar (nervo obturatório) e sacral; Romer (1922) especifica apenas inervação sacral.

OBTR: único e universal, adjunto ao FMAD.

Nomina lissamphibiorum: *M. puboischiofemoralis externus*.

Origem: ao longo de toda a face ventral do púbis e ísquio, medialmente e subjacente à origem do PITB.

Inserção: na crista do fêmur (*Crista femoris*), ventralmente à inserção do CDFM.

Ação: adução e rotação ventral femoral.

Inervação: lombar (nervo obturatório) e sacral (Noble, 1922; Romer, 1922).

CRFL: único e universal.

Nomina lissamphibiorum: *M. ischioflexoris*.

Origem: tubérculo do ísquio.

Inserção: no músculo flexor comum dos dedos na face plantar do pé.

Ação: flexor crural.

Inervação: sacral.

Observações: (1) existe uma semelhança do padrão de inserção com a condição hipotetizada como plesiomórfica para mamíferos, além da registrada para alguns quelônios (*Dermochelys*, Burne, 1905) e crocodílios.

ISFM: pelo menos único.

Nomina lissamphibiorum: *M. ischiofemoralis*.

Origem: bordo lateral do ísquio, cranialmente à origem do CRFL.

Inserção: cabeça do fêmur.

Ação: retrator femoral

Inervação: sacral.

Observações: Mivart (1869a) não descreve este músculo para *Menopoma* (= *Cryptobranchus*), mas Low (1926) reconhece o ISFM como músculo duplo.

CDFM: único e universal; o FMFB é sugerido como homólogo do tendão FMFB em sáurios.

Nomina lissamphibiorum: *M. caudifemoralis*.

Origem: hemapófises das vértebras caudais IV e V (CDFM); no fêmur ventral- e distalmente à inserção do CDFM (FMFB).

Inserção: no fêmur, distalmente a crista e dorsalmente a inserção do OBTR (CDFM); face lateral da fíbula, associada ao ILFB (FMFB).

Ação: extensor femoral e flexor caudal (CDFM); flexor crural (FMFB).

Inervação: sacral.

Já que caudados possuem postura planigrada, comentar-se-á o padrão miológico segundo os

cinco grupos embriogênicos escamadianos de Romer (1942). Estes, da mesma forma que os demais grupos-coronais, podem ser facilmente reconhecidos (tabela 15).

O “grupo dorsal posterior” e o “grupo dorsal anterior” não são mais reconhecidos como tal. Do primeiro, reconhece-se, topograficamente, o ZNFM eventualmente duplo e o ILFB simples. Do segundo apenas o PIFM, e, comum a ambos, o FMTR. Quanto à inervação, o ZNFM possui suprimento duplo (lombar e sacral), eventualmente tornando-se puramente sacral; o ILFB como em todos os grupos-coronais investigados, possui inervação sacral; já o FMTR possui inervação dupla, lombar femoral e sacral. O PIFM é suprido por ramos pressacrais e pelo nervo femoral.

O “grupo ventral flexor” é composto pelo PITB, TBFL e CRFL, todos únicos. A relação da inserção do TBFL sobre o PITB é sugestiva na comparação das inserções destes nos demais clados-coronais. Quanto a inervação, o PITB possui inervação dupla (lombar e sacral); o TBFL e o CRFL possuem inervação apenas sacral.

O “grupo ventral posterior” também é facilmente homologizado. O ISFM, eventualmente duplo e o CDFM simples. Não foi encontrada na literatura, evidências da existência de dois CDFM's em lissanfíbios. Por outro lado, o FMFB é um músculo desenvolvido e funcional. Sua presença sugere homologia com o tendão FMFB encontrado em sáurios não-aviários. A inervação é constante, feita pelo plexo sacral.

O “grupo ventral profundo” é formado pelo OBTR, FMAD e PBTB únicos. A inervação é apenas sacral para o PBTB e FMAD⁶⁸, e o OBTR possui inervação dupla.

3.2. Construção de padrões hipotéticos plesiomórficos e homologias

3.2.1. Arcossáurios

Aves e crocodílios compõe o clado-coronal Archosauria (*Crocodylus+Megalosaurus*) (figuras 1, 7, 15 e 16). Sabe-se, hoje em dia, que aves são dinossáurios. O parentesco entre aves e crocodílios é a muito tempo sugerido (e.g., Romer, 1966; Galton, 1969; Romer & Parsons, 1985), mas as aves sempre foram glorificadas na sistemática por uma categoria superior à categoria destinada aos crocodílios (“classe” e “ordem”, respectivamente), e o conceito era de que as aves eram descendentes dos arcossáurios (Romer, 1942:282), mas não sendo reconhecidos como tal. Em suma, nunca foi assumido que estivessem em um mesmo nível organizacional. Foi J.A. Gauthier (Gauthier & Padian, 1985; Gauthier, 1986) que, analisando objetivamente as evidências, colocou aves e crocodílios como grupos-irmãos, e redefiniu o nome Archosauria como compreendendo o ancestral comum mais recente entre crocodílios e aves, assim como todos os seus descendentes.

As relações filogenéticas internas arcossaurianas têm sido ativamente discutidas (e.g., Gauthier, 1986; Benton & Clark, 1988; Sereno & Arcucci, 1990; Sereno, 1991; Benton, 1999; etc.), sendo as

⁶⁸ Parece ser um contra-senso que o PBTB e o FMAD, de origens preacetabulares (figura 33a), sejam relatados como possuindo inervação apenas sacral, enquanto que o OBTR, que se estende, na origem, mais caudalmente, seja relatado como possuindo inervação dupla. Contudo, siga as informações da literatura na impossibilidade de um exame sobre espécimens.

linhagens denominadas de *Crocodylotarsi* (*Crocodylus*→*Vultur*) e *Avemotatarsalia* (*Vultur*→*Crocodylus*), e os respectivos clados-coronais denominados *Crocodylia* e *Aves*, respectivamente, já tratados.

A diferença primordial entre crocodílios e aves reside na postura: crocodílios são quadrúpedes, plantígrados, e mesógrados secundários com especializações aquáticas; aves são bípedes, digitígradas e ortógradas heterógradas com especialização volante.

Ao se observar um crocodílio (*Alligator*) em postura planígrada (figuras 17 e 18), observa-se as seguintes ações musculares. O vetor do ILFM puxa o fêmur (na horizontal, abduzido) para cima (abdução), rotando-o ventralmente. O ILFM está dorsoposto ao ILTR e há um cruzamento real entre eles. O ILTR puxa o fêmur cranial e dorsalmente, rotando-o ventralmente. O fato de existirem duas inserções mostra uma divisão de funções. Quando ambas se contraem numa posição planígrada, a ação é protratora; mas a inserção caudal possui uma ação rotadora ventral devido a sua inserção mais caudal, causando, numa contração máxima, uma provável extensão da inserção cranial. A rotação ventral do fêmur faz parte de sua extensão na retração do membro (Bakker, 1971; Gatesy, 1990). Esta extensão é primariamente executada pelo músculo CDFM-cdl, responsável também pela rotação ventral (Gatesy, 1990) que é típica da retração do membro no passo de planígrados. Conseqüentemente, qualquer componente prototor do ILTR é anulado pelos músculos extensores femorais e retratores do membro (e.g., CDFM). A inserção caudal do ILTR é, por resultante, iminente um rotator ventral, e seu poder protrator é anulado pelo CDFM. O CUPD puxa o fêmur cranialmente (protração), rotando-o dorsalmente, contribuindo para a protração do membro, sendo um antagonista do CDFM-cdl, um rotator ventral e retrator femoral, e, no que se refere a rotação, também um antagonista do ILTR.

Numa postura mesógrada (figura 34a,d), a rotação medial do fêmur é minimizada no passo (Gatesy, 1990) e ocorre uma pequena modificação na função destes músculos. O ILFM continua como um abductor e rotator, embora a disposição oblíqua lateroventral do fêmur e a força da gravidade minimize a ação abduzora. Entretanto, a função postural, com leve rotação (agora medial) e proteção contra o deslocamento da cabeça do fêmur do acetábulo, possa ser mais eficiente. A ação rotadora (agora medial) do ILTR passa a ser importante, juntamente com a ação protratora, contribuindo para a adução postural e protração do membro. A protração-retração do membro em postura mesógrada (e ortógrada) pelo músculo CDFM implica numa rotação medial muito reduzida, e a resultante entre os vetores transversais deste e do ILTR são somados na adução e manutenção da postura oblíqua ventrolateral do fêmur. Deste modo, o ILTR, com a ação protratora inibida em postura planígrada, passa a ter, na postura mesógrada, uma ação protratora e função postural. O CUPD passa a ser um rotator lateral (não mais um rotator dorsal) e um protrator, passando ainda a ser um forte adutor. A rotação é antagonizada pelos ILTR e CDFM. Acredita-se que a principal ação do CUPD seja a adução e, principalmente, manutenção postural.

Tarsitano (1983) comenta que quando crocodílios utilizam uma postura bípede, a região pressacral é levantada (estendida) de forma que o CUPD e ILTR possam protrair o fêmur e o membro, aumentando a tensão e velocidade na contração muscular.

A musculatura de aves e crocodílios pode ser facilmente comparada ao se utilizar os cinco grupos embriogênicos aviários de Romer (1927a) (figura 34a-c).

O “grupo dorsal profundo” (CUPD, ILTR e ILFM), correspondente ao ZNFM, é facilmente

reconhecível. Dentre os autores consultados, Romer (1923b) foi o único que reconheceu a relação homológica deste grupo em aves e crocodílios. Walker (1977:321) e Rowe (1986:333-4), ao denominarem o CUPD e ILTR crocodiliano como "*puboischiofemoralis internus*", durante comparações com quelônios e lepidossáurios, chegaram a conclusões diferentes e homologias errôneas, refletidas nomenclaturalmente.

As diferenças notáveis entre crocodílios e aves são as origens vertebrais do CUPD e ILTR e a subdivisão inconspícua do ILTR e ILMF crocodiliano. Em aves, o CUPD e o ILTR possuem origens ilíacas; em crocodílios inserem-se na face medial da pelve (CUPD), além de ambos os músculos se originarem das vértebras truncais caudais e sacrais. O argumento para se considerar como condição plesiomórfica a crocodiliana, é a recapitulação embriogenética que se encontra em aves, com o crescimento acelerado do ílio recobrimdo a região pressacral antes da inserção efetiva da musculatura dorsal profunda primordial (Romer, 1923a, 1927a; Rowe, 1986). O ILTR é subdividido na inserção em crocodílios, mas a condição inferida para a ave ancestral é a de um ILTR duplo na origem mas único na inserção. Tal diferença leva a se considerar um ILTR único para a origem e inserção no arcossáurio ancestral. O ILMF com origem dupla poderiam representar muito bem a condição encontrada em aves. A postura ortógrada aviária certamente influenciou a disposição mais proximal das inserções do ILTR e ILMF, assim como no relativo pouco desenvolvimento do CUPD.

Entretanto, as relações entre o ILTR e o ILMF permanecem basicamente as mesmas em crocodílios e aves. Nos primeiros, o ILMF cruza, por dorsoposição, o ILTR. Por outro lado, os ILTR's aviários são pequenos, de inserção bem cranioproximal, e os ILMF's também estão inseridos bem proximalmente, consequência da ortogradia. Mesmo assim, ambos os músculos se cruzam ao se prolongar seus vetores.

Em aves, as funções dos ILMF's e ILTR's são de protração e rotação medial femoral; o CUPD é um músculo diminuto, sendo um protractor e rotator lateral femoral (Rowe, 1986), mas limitado pelo tipo de articulação femoral ortógrada. Por sua vez, o ILMF-cdl também possuiria um papel pouco significativo na rotação lateral do fêmur (Berge, 1981) devido ao seu pequeno desenvolvimento.

Estas funções são as mesmas encontradas em crocodílios na postura mesógrada e podem ser consideradas plesiomórficas para arcossáurios. Poder-se-ia assumir que o arcossáurio ancestral possuía postura, pelo menos, mesógrada, mas não a mesogradia crocodiliana, que é secundária. A alongada inserção proximodistal do ILMF crocodiliano interpondo-se entre ambos os FMTB's, é aqui interpretada como derivada e relacionada a esta mesogradia secundária. Esta inserção, numa ortogradia, ficaria restrita à extremidade proximal do fêmur (Walker, 1977), como nas aves.

Quanto à inervação, o padrão aviário e o crocodiliano é o mesmo: o CUPD e ILTR possuem inervação pelo nervo femoral (plexo lombar) e o ILMF inervação dupla, tanto pelo nervo femoral (plexo lombar) como pelo nervo isquiático (plexo sacral).

O "grupo dorsal superficial" também é facilmente discernível, comportando um ILFB, um AMBN perfurando o ligamento patelar, três ILTB's e três FMTB's (eventualmente com o FMTB-ext com uma clivagem pouco conspícua). O ILFB possui origem e inserção como em aves, exceto pela ausência da alça ILFB (também ausente nos demais clados-coronais externos). Esta alça estaria relacionada a menor

extensão genicular no passo de aves (por sua vez relacionada a sub-horizontalização femoral), onde se necessita um anteparo defletor tensional. O AMBN também perfura o ligamento patelar, inserindo-se em músculos da panturrilha. Por outro lado a inserção patelar não está presente em aves, representando uma derivação destas. As informações de qual músculo o AMBN se insere em crocodílios é matéria de investigação pois as informações são contraditórias, assim como a homologia entre estes músculos e os músculos gastrocnêmio, flexores digitais e peronial aviários. Por outro lado, pode-se argumentar que se a condição crocodiliana é variável (ou no músculo gastrocnêmio ou no músculo peronial), a condição aviária é derivada (da mesma forma que a diferenciação destes músculos em outros tantos), mas a perfuração patelar é plesiomórfica para arcossáurios. O AMBN ainda desapareceu internamente em algumas aves (e.g., Garrod, 1873; Hudson, 1937; Berger, 1966). Três ILTB's são também encontrados embriologicamente em *Gallus* (Romer, 1927a), o que indica que o ILTB-lat aviário é uma condição secundária, formada pela anastomose entre o ILTB-itm e ILTB-cdl. Esta fusão é bem variável em aves (Gadow & Selenka, 1891; Berger, 1966), tendo sido utilizada em estudos sistemáticos (e.g., Raikow *et al.*, 1980; Swierczewski & Raikow, 1981; Raikow, 1993). Por outro lado, o ILTB-crn aviário insere-se no tendão patelar, como lepidossáurios, mas a condição crocodiliana é de um ILTB-crn inserindo-se sobre o FMTB-int, e certamente representa uma derivação destes. Quanto ao FMTB, a condição conspicuamente tripla é a condição básica aviária. Crocodílios, por sua vez, mostram o FMTB-ext inconspicuamente dividido e com muito menos volume que FMTB-int, condição inversa da encontrada em aves. Ao se assumir os atuais crocodílios como secundariamente mesógrados (e aquáticos), leva a especular se nas formas crocodilotarsianas ortógradas terrestres haveria a relação aviária entre as massas musculares assim como um divisão conspícua do FMTB-ext. A inervação deste grupo também é a mesma quando aves e crocodílios são comparados (veja tabelas 3, 5 e 23).

O PIFM aqui considerado, foi sempre relacionado ao AMBN (como "*ambiens II*"), como uma porção atrofiada e sem função aparente, sendo encontrado em crocodílios, paleognatas e com um registro para neognatas (Gadow & Selenka, 1891). Primeiramente, quando relacionou-se o CUPD e o ILTR crocodilianos à musculatura profunda aviária, notou-se que o músculo tradicionalmente relacionável ao PIFM reptiliano não-arcossauriano (o "*puboisquiofemoralis internus*" de Romer, 1923b) já estava comprometido com o CUPD e o ILTR. Por outro lado, sobrou um músculo com topografia compatível. Embora a inserção não seja a mesma, a origem concorda e a inervação é relatada sempre como sendo pelo nervo femoral (plexo lombar) (Gadow & Selenka, 1891; Romer, 1923b; Kriegler, 1961), não apresentando grandes incompatibilidades. As diferenças podem ser consideradas como consequência da atrofia, heterocronia e derivação apomórfica. Um ponto que necessita investigação é a relação que existe entre o PIFM com o ILTB-crn. Ambos são músculos atrofiados em crocodílios, mas aves neognatas podem apresentar um ILTB-crn subdividido, e a parte mais profunda apresenta relações com o FMTB-med (Gadow & Selenka, 1891; Berger, 1966).

O "grupo ventral anterior profundo", composto pelo OBTR merece considerações. Em neognatas as subdivisões são pouco claras segundo a literatura consultada. Comporta cerca de 3 porções reconhecíveis: (1) uma descrita como interna ou medial, bem desenvolvida em todas as aves, e ocupando medialmente o espaço puboisquíatico, com origem única, tanto do púbis como do ísquio (a

presença de origem dupla é aqui interpretada como derivada); e duas porções descritas como externas ou laterais comportando (2) uma porção pouco desenvolvida, púbica, ventral ao acetábulo e cranial ao forâmen obturado (eventualmente sendo encontrado duplo); e (3) outra porção pouco desenvolvida, isquiática, simples, dorsocranial ao forâmen obturado. Romer (1923b, 1927a) não se aprofundou de maneira satisfatória sobre a embriogenia deste músculo em *Gallus*, e além disso, acredita-se que galomorfias não seriam especialmente úteis em um estudo embriológico, já que não mostram o OBTR-mpb⁶⁹ em adultos (Berger, 1955, 1966; Hudson *et al.*, 1959).

A homologia aqui utilizada entre aves e crocodílios foi baseada numa hipotética retroversão púbica dentro do padrão muscular crocodiliano onde o OBTR pode ser dividido em três grandes porções: duas originárias do púbis, uma ventromedial, possuindo duas origens (OBTR-mpb), outra dorsolateralmente, também possuindo duas origens (OBTR-lpb); e outra originária lateralmente do ísquio (OBTR-isc). A tríade une-se distalmente e insere-se caudolateralmente (em postura mesógrada) na extremidade proximal do fêmur. Ao retroverter este púbis crocodiliano, pode-se especular⁷⁰: (a) o bordo ventral do púbis tornar-se-ia dorsal; (b) o bordo dorsal deste tornar-se-ia ventral; (c) afim de manter o mesmo tensionamento vetorial (e por consequência a mesma ação), as origens abacetabulares do OBTR-mpb e OBTR-lpb poderiam ter migrado adacetabularmente; (d) o OBTR-isc também migraria adacetabularmente, evitando um estrangulamento por ambos os FMAD's; (e) OBTR-lpb, por outro lado, devido a adjacência com o ísquio, passaria a possuir disponível uma nova área de origem, principalmente medial, suficiente para um redimensionamento muscular, (f) além disso o processo obturatório do ísquio (*Processus obturatorius ischii*), presente basalmente em avemetatarsálios, forneceria um anteparo deflexivo vetorial compatível com o tensionamento anterior; (g) devido às origens adacetabulares do OBTR-mpb e OBTR-isc e à falta de espaço, estes atrofiariam enquanto o OBTR-lpb hipertrofiaria; (f) devido a digenia miológica entre os atrofiados OBTR-mpb e OBTR-isc aviários, a fusão entre ambos seria dificultada. Utilizando este exercício mental como modelo, chegou-se à nomenclatura aqui adotada: o OBTR-lpb crocodiliano corresponde à porção (1) aviária; o OBTR-mpb à porção (2); e o OBTR-isc à porção (3). A este exercício especulativo pode-se adicionar o comentário de Romer (1927a, 1927b) de que o OBTR galomorfiano representa o OBTR-lpb, assim disposto pela citada retroversão púbica. A inervação do OBTR é invariável em aves e crocodílios, composta pelo plexo lombar (nervo obturatório).

Entretanto, a interpretação de que o OBTR-mpb estaria ausente nas aves mais basais (tinamiformes e galoanseras) compromete tal modelo e implica na clivagem do OBTR-pub independentemente adquirida em crocodílios e, internamente, em várias aves⁷¹ (McKittrick, 191). Da mesma forma, a interpretação de que o OBTR-lpb simples é plesiomórfico para a ave ancestral

⁶⁹ McKittrick (1991:©22) tabula a presença do OBTR-isc, na ausência do OBTR-lpb, nos táxons aviários mais basais (tinamiformes e galoanseras). Um estudo miogênico, em formas possuidoras do OBTR-mpb e OBTR-isc, além do universalmente presente OBTR-lpb, é recomendável a fim de se testar a hipótese homológica aqui proposta.

⁷⁰ Deve-se enfatizar que crocodílios não são ancestrais das aves, nem tão pouco seu *Bauplan* seria o modelo ancestral. Ambos são oriundos de um terceiro *Bauplan*. A presente comparação objetiva apenas uma hipótese homológica topográfica operacional para comparação.

⁷¹ Acredito que haja um consenso em se distinguir nomenclaturalmente homoplasias convergentes (*i.e.*, em grupos filogeneticamente distantes). Contudo, a distinção nomenclatural de estruturas homoplásticas paralelas pode ser uma matéria para discussões. O reconhecimento de paralelismo é uma conclusão posterior a uma análise filogenética e, pelo modelo probabilístico, sujeito a certa instabilidade.

compromete a homologia entre as duas porções encontradas internamente nas aves e duas porções encontradas em crocodílios.

O “grupo ventral intermediário”, composto por um FMAD duplo é idêntico. Em crocodílios, entre ambas as origens, encontra-se a origem do OBTR-isc; em aves, ambas as origens são adjacentes, com eventuais fusões/indiferenciações, pois a horizontalização, alongamento e estreitamento do escapo do ísquio provavelmente expulsaram o OBTR-isc adacetabularmente (o estrangulamento seria iminente caso a origem migrasse abacetabularmente). Entretanto, enquanto em aves a inervação é única (nervo obturatório), em crocodílios o FMAD-med possui inervação lombar (nervo obturatório) e o FMAD-lat pode possuir tanto inervação lombar, pelo nervo obturatório, como inervação dupla, possuindo também sacral. Uma importante diferença entre crocodílios e aves é a coalescência das áreas de inserção e sua extensão distal. Em aves, as áreas estão separadas, e o FMAD-med é o que se estende mais distalmente. Crocodílios possuem certa coalescência nas inserções, e a inserção que mais se estende distalmente é a do FMAD-lat. A extensão do FMAD-med preclui definitivamente a passagem tanto do OBTR-isc quanto do PITB entre eles, mas a extensão do FMAD-lat, em direção ao côndilo lateral, não. Talvez a extensão distal do FMAD-med possa estar ligada ao ortogradismo, sendo indicativa também da ausência do PITB. A condição de inervação em lepidossáurios é dupla, mas em quelônios é somente obturatória, o que leva a hipotetizar esta última condição como plesiomórfica não só para arcossáurios como também para amniotas⁷².

O “grupo ventral posterior”, é qualitativamente igual (é neste grupo que as neognatas possuem mais variações, aqui interpretadas como derivações), composto por três CDFM's, um ISFM e três CRFL's. Derivações osteológicas aviárias tiveram grande influência no padrão plesiomórfico, tais como: (a) sub-horizontalização do fêmur aviário, proporcionando uma mudança no ângulo de inserção do CDFM, que passou a ser mais agudo (em relação à normal gravitacional); (b) encurtamento e especialização volante da cauda, que restringiu o torque do CDFM-cdl, na migração basal de sua origem, colaborando com o enfraquecimento da ação retratora (em realidade, esta ação foi transferida para o CRFL; Gatesy, 1990) e com o fraco desenvolvimento do trocânter CDFM (o tradicional “trocânter IV” de muitos autores), virtualmente inexistente em aves; (c) aparente ausência de tendão FMFB, que auxiliava na alavancagem retratora do CDFM-cdl; (d) sinostose ilioisquiática neognata (em paleognatas, embora esta sinostose esteja ausente, existe uma ampla membrana ilioisquiática), onde o CDFM-plv não pôde mais se originar do bordo caudal do ílio, mas transferiu-se para a superfície lateral desta sinostose, assim como o ISFM, antes originário da face medial do ísquio, e o CRFL-cdm, antes originário do ligamento ilioisquiático.

A origem do CRFL de paleognatas repete o padrão triplo crocodiliano (CRFL-lat simples e CRFL-med duplo), mas o CRFL-lat possui uma inserção femoral, como em neognatas. Tal morfologia implica em se reconhecer esta inserção como derivada (autapomórfica) para aves, e provavelmente está relacionada a nova ação retratora femoral que este músculo passou a ter na sub-horizontalização do fêmur. Digno de nota é a aparente função de alavancagem desta especialização na comparação

⁷² Neste ponto, em que a inferência para a inervação não é tão óbvia, recorre-se aos resultados da análise cladística reversa, na página 154.

funcional de alavanca que o tendão FMFB proporciona ao tendão principal do CDFM-cdl em crocodílios. Por outro lado, o CRFL-med com duas origens (CRFL-crm e CRFL-cdm) é encontrada em crocodílios e paleognatas. A presença de apenas uma origem do CRFL-med em neognatas estaria relacionada, mais uma vez, a sinostose ilioisquiática e a expansão da origem de outros músculos (*e.g.*, ISFM) sobre esta. A inervação deste grupo é pelo plexo sacral, em aves e crocodílios.

Um quinto grupo (poligenético por sinal) poderia ser adicionado ao agrupamento de Romer (1927a). Seria o dos músculos apenas encontrados em crocodílios e ausentes em aves. Tais músculos compreendem o PITB e o TBFL, que na comparação com lepidossáurios (veja adiante, página 138), são interpretados como plesiomórficos para arcossáurios. A presença do PBTB em *Crocodylus porosus* (Kriegler, 1961), sugere que o mesmo processo subtrativo ou de indiferenciação muscular, com eventuais reaparecimentos, encontrado em aves, não seja só confinado a estas, mas seja um processo evolutivo que pode ser estendido a arcossáurios e arcossauromorfos. Estes músculos serão comentados na miologia hipotética sauriana.

Hutchinson & Gatesy (2000) comparam a passada pélvica de crocodílios (um quadrúpede) e aves (um bípede), separando em duas fases: a pisada (*stance*) e o arremesso (*swing*). A pisada força o substrato, e esta força é oposta pela força da gravidade. Em quadrúpedes, na medida em que o pé é lateralmente disposto ao acetábulo, a força da gravidade cria um momento abdução na articulação coxal (figura 34d), e a sustentação do animal é compensada por movimentos contralaterais na passada ou, quando parado, pela sustentação tripodal (por três membros). O controle desta postura que tende a abdução femoral é feito por músculos adutores, principalmente o PITB, FMAD-lat (provavelmente também o FMAD-med) e OBTR-isc, originários da face lateral do ísquio. Já no arremesso, o membro é suspenso e arremessado cranialmente, voltando a sua posição inicial de uma nova passada. Os músculos atuantes nesta fase são o ILFM, ILTR, ILFB, OBTR-lpb e OBTR-mpb. O fêmur de crocodílios possuem a cabeça pouco diferenciada e dirigida diagonalmente, com um acetábulo relativamente grande. Esta configuração permite um movimento femoral relativamente amplo, pois o hipomóclio não se encontra no centro da enartrose, mas próximo da superfície da face articular da cabeça. Por outro lado, aves possuem a cabeça do fêmur bastante diferenciada e ortogonalmente direcionada, um acetábulo relativamente pequeno, criando uma enartrose justa, e um antitrocânter que limita a abdução femoral. Por serem bípedes e ortógradas, a pisada das aves é feita perto do plano sagital, e a reação à força da gravidade passa bem mais medialmente do que em crocodílios (figura 34e). Sendo bípede, a disposição parasagital do pé é necessária pois do contrário a ave perderia o equilíbrio. O controle desta postura que tende a adução femoral (principalmente quando a sustentação é feita por apenas um dos membros) é feito por músculos abdutores. O ILFM-cdl é um músculo que preenche esta função, embora de desenvolvimento geralmente restrito. Entretanto, a articulação coxal possui uma morfologia conspícua, com um antitrocânter articulando-se com o trocânter coxal e numerosos ligamentos. O ILFM-cdl seria um músculo de função postural que sustentaria esta articulação unida. Outros músculos que também estão relacionados são o ILFM-crn e o ILTR-med, primariamente rotatores mediais do fêmur, e os FMAD's. Entretanto, na disposição sub-horizontal do fêmur, tipicamente aviária, a ação do ILFM-crn e do ILTR-med implicam na abdução crural (*i.e.*, da perna), e a disposição caudolateral dos FMAD's indicam

uma ajuda na estabilização da articulação coxal e retração femoral na pisada. Na fase do arremesso, o ILFM-crn e ILTR-med também estão ativos, assim como o ILFM-cdl e o OBTR-lpb.

Gatesy (1997, 1999b) analisa eletromiograficamente a musculatura pélvica de *Alligator* e *Numida* durante a passada. Os músculos homólogos igualmente estudados foram aqui reunidos (figura 35), tratando o ILTR, ILFM e CRFL-lat aviário como músculos únicos (a intersecção temporal entre ambos os ILTR's e ILFM's encontra-se indicada, assim como as partes femoral e pélvica do CRFL-lat). Pode-se assumir que a diferenciação destes nas aves implica em especialização temporal de ações no ciclo da passada e pode-se esperar uma ampliação ou diferenciação temporal neste ciclo. Entretanto, o padrão crocodiliano é resultado do mesmo tempo de evolução que o padrão aviário, e certamente possui derivações de um padrão ancestral desconhecido. Contudo, pode-se assumir que o padrão crocodiliano, mesmo sendo conseqüente de uma mesogradia secundária, estaria mais próximo do padrão biomecânico comum a ambos.

No caso do ILTR, pode-se perceber que, em *Numida*, o músculo unificado possui uma ação temporalmente expandida por quase todo o ciclo, condição diferente da encontrada em *Alligator*, de ação bem mais restrita e concentrada no arremesso. Por outro lado a intersecção temporal de ambos ILTR's aviários encontra-se no arremesso. A condição temporal do ILFM unificado em *Numida* também é expandida na comparação com a de *Alligator*, mas a intersecção temporal de ambos ILFM's aviários no arremesso difere na comparação com a de *Alligator*. O ILFB avário mostra um tempo na ação totalmente distinto em *Numida*, pertencente à transição arremesso-pisada e expandindo-se bastante nesta em duas ocasiões distintas. Em *Alligator*, por outro lado, está restrito à transição pisada-arremesso. O AMBN de *Numida* também expande-se na pisada (em duas ocasiões distintas), mas restringe-se em *Alligator* apenas no arremesso. O FMTB-med (=FMTB-int) de *Numida* mostra uma restrição temporal na ação quando comparado com a condição ilustrada para *Alligator*. O ILTB-itm mostra padrões quase antagônicos nos dois táxons, embora com intersecção no arremesso. As condições do FMAD-med são virtualmente idênticas, com *Numida* se expandindo menos na pisada e mais no arremesso. Situação semelhante é encontrada para o CRFL-lat, embora este músculo se expanda temporalmente em *Numida*, tanto na pisada quanto no arremesso. O CDFM-cdl possui uma condição semelhante ao FMAD-med na restrição temporal de ação em *Numida*.

Pode-se então concluir que a diferenciação do ILTR e do ILFM em aves é conseqüência de especialização muscular no ciclo de passada. Em *Numida*, o ILTR não está diferenciado internamente o suficiente para ter ações temporais distintas, pois existe um tempo comum na ação refletida na ação rotatória medial. Entretanto, este raciocínio não parece muito claro para a diferenciação interna do ILFM. Parece que neste caso, embora com alguma ação temporal comum para o ILFM-crn e ILFM-cdl, suas ações são bastante diferenciadas, basicamente rotação medial para o primeiro e abdução postural para o segundo. As ações temporais do ILTR e do ILFM de *Alligator* estão totalmente incluídas na ação para estes músculos em *Numida*, e a condição crocodiliana pode ser uma boa hipótese inicial a ser aplicada ao arcossáurio ancestral.

O ILFB mostra ações temporais totalmente distintas em *Numida* e *Alligator*, mostrando divergência total entre ambos. Pela topografia anatômica crocodiliana assemelhar-se à encontrada em

lepidossáurios, interpreta-se a condição de *Numida* como altamente derivada.

O AMBN e o ILTB-itm possuem ações temporais quase distintas, mas existindo uma intersecção temporal entre a condição de *Numida* e a de *Alligator*. Estas intersecções poderiam ser utilizadas como hipótese inicial das ações temporais destes músculos no arcossáurio ancestral.

O FMTB-med e o CDFM-cdl mostram ações temporais mais reduzidas em *Numida* e mais extensas em *Alligator*. Já foi citado que o desenvolvimento morfológico na massa interna do FMTB estaria relacionado à planigradia, e o da massa externa à ortograda. Esta afirmação encontra eco na ação temporal destes músculos. Por outro lado, a brevidade da cauda de aves e a função secundária que o CDFM-cdl passa a ter na retração do fêmur (Gatesy, 1990; Gatesy & Dial, 1996a, 1996b) explicam estas diferenças. A condição crocodiliana poderia ser aplicada como hipótese inicial para a ação destes músculos no arcossáurio ancestral.

O FMAD-med e o CRFL-lat possuem ações temporais quase idênticas, mostrando que houve pouca diferenciação na ação temporal destes na passada (mesmo com uma mesograda secundária crocodiliana e uma ortograda bípede aviária), e a condição do arcossáurio ancestral não seria muito distinta.

Ao se relacionar o padrão miológico aviário e crocodiliano, deve-se ressaltar que aves possuem a cintura pélvica altamente derivada. A pelve de avemetatarsálios basais possuem o padrão trirradiado também encontrado em crocodilotársios (figura 36c-e). Como já citado, aves possuem cinco grandes modificações geralmente relacionadas ao voo (Gatesy, 1990; Gatesy & Dial, 1996a, 1996b), mas que poderiam também ser entendidas como exaptativas (Gould & Vrba, 1982), aparecendo em algum ponto da linhagem avemetatarsaliana:

1. brevidade da cauda e redução da musculatura CDFM, relacionada à dissociação da cauda como módulo locomotor aéreo e com a conseqüente migração cranial do centro de gravidade do corpo;
2. opistopubia, com retroversão do púbis e deslocamento caudal das vísceras, compensando o encurtamento da cauda no que se refere ao centro de gravidade;
3. disposição mais horizontal do ísquio e sinostose ilioisquiática, onde o ílio e o ísquio fundem-se, influenciando nas origens musculares mediais neste último;
4. disposição sub-horizontal do fêmur, com redução da retração femoral, aumento da flexão crural e extensão tarsometatarsiana, onde os pés encontram-se sob o centro de gravidade, os côndilos do fêmur são subterminais e o passo é feito principalmente pela translação cruro-pedal; e,
5. hipertrofia da porção preacetabular do ílio, precluindo origens musculares do ILTR e CUPD sobre as vértebras truncais.

Excluindo-se tais derivações, pode-se hipotetizar um “Modelo Plesiomórfico Hipotético Arcossauriano” (MPHA) comportando os seguintes pontos (resumido na tabela 16, juntamente com o suprimento neurológico inferido):

1. postura primitivamente mesógrada-ortógrada para os membros pélvicos;
2. pelve trirradiada;
3. padrão trímero para o ZNFM, simples para o CUPD e ILTR e origens vertebrais para ambos, ILFM

- provavelmente com origem dupla;
4. CUPD com ação rotatorial lateral, adutora e protratora, proporcionando rigidez para um bipedalismo, pelo menos, ocasional;
 5. vetor tensional do ILTR (em aves a resultante de ambos ILTR's) principalmente cranial (protrator e rotator medial), e secundariamente, medial (adutor);
 6. ILMF dorsoposto ao ILTR com inserção limitada proximalmente (como em aves) mas com e cruzamento real (como em crocodílios);
 7. vetor tensional do ILMF principalmente dorsal (abdutor), como encontrado em crocodílios e como resultante dos vetores de ambos os ILMF em aves, e secundariamente cranial (protrator e rotator medial);
 8. ausência de alça ILFB;
 9. PIFM com função aparentemente atrofiada;
 10. AMBN inserindo-se tanto no ligamento patelar quanto em músculos da panturrilha, após perfurar a patela;
 11. presença de um FMTB triplo (FMTB-med, FMTB-itm e FMTB-lat), provavelmente com o FMTB-int menos desenvolvido (como em aves) que o FMTB-ext, já que crocodílios são secundariamente derivados na postura;
 12. ILTB triplo, inserção comum no ligamento patelar;
 13. PITB único e associado ao TBFL na inserção;
 14. TBFL duplo com inserção comum e associada ao PITB;
 15. provável ausência do PBTB;
 16. presença de um FMAD duplo, com o FMAD-lat possuindo uma inserção mais extensa distalmente que o FMAD-med, em direção ao côndilo lateral;
 17. presença de um OBTR duplo, com uma porção púbica simples (OBTR-lpb) e outra isquiática (OBTR-isc);
 18. presença de CRFL triplo (*i.e.*, CRFL-med com duas origens e CRFL-lat simples, sem a parte femoral);
 19. presença de CDFM duplo e tendão FMFB, origem vertebral e da fossa breve para o CDFM-plv.

Derivações do padrão plesiomórfico hipotético arcossauriano

Definir um padrão hipotético geral arcossauriano não significa definir um padrão para uma forma ancestral. Formas ancestrais não são previsíveis metodologicamente, e designar um morfótipo qualquer como sendo o ancestral é simplesmente um exercício de especulação. O que se pode propor são as prováveis derivações deste modelo hipotético perante as duas linhagens arcossaurianas (Crocodylotarsi e Avemetatarsalia) descontadas considerações nomológicas. Este padrão pode, sim, ser testado em membros destas linhagens.

A aplicação em fósseis, desta hipótese desenvolvida, resume-se em encontrar inserções e origens musculares. Em realidade, estas representam uma evidência indireta para o músculo, tomando por base o padrão topográfico encontrado nas formas atuais, e assumindo sua existência. Mas ao não

encontrá-las, não se deve assumir sua ausência, mas apenas a ausência de evidência.

As derivações dentro destas linhagens são as diferenças entre o MPHA e o modelo plesiomórfico hipotético crocodiliano, por um lado, e o MPHA e o modelo plesiomórfico hipotético aviário por outro. Quando estas derivações podem ser inferidas através da topografia óssea, a morfologia discriminatória será denominada, doravante, como **marco derivativo**. Nos crocodilianos, o modelo leva em consideração: mesogradia e planigradia secundária e colonização do ambiente aquático, onde a natação pela movimentação ondulatória lateral caudal é preponderante; nas aves o modelo leva em consideração: a ortogradia plena, dissociação entre os módulos locomotores escapulares e pélvico para o bipedalismo, dissociação da cauda do módulo locomotor pélvico e especialização volante, encurtamento desta, retroversão púbica, hipertrofia ilíaca, sub-horizontalização femoral, menor extensão genicular, maior extensão tarsometatarsiana e digitigradia para compensação da migração do centro de gravidade.

DERIVAÇÕES MIOLÓGICAS AVEMETATARSALIANAS:

1. migração da origem do CUPD para o ílio e atrofia funcional;
2. subdivisão explícita (especialização) do ILTR em algum ponto;
3. migração da origem do ILTR para o ílio e inserção mais cranioproximal no fêmur;
4. subdivisão explícita (especialização) do ILM em algum ponto;
5. virtualização do cruzamento ILTR×ILFM, com a porção mais caudal da inserção do ILM disposta proximalmente e caudalmente à inserção mais caudal do ILTR (devido à virtualização no cruzamento, os planos de inserção podem estar no mesmo nível);
6. aparecimento da alça do ILFB, defletindo o vetor tensional do músculo na flexão genicular e restringindo a extensão tibiofibular;
7. anastomose do ILTB-itm e ILTB-cdl, mimetizando um ILTB-lat indiviso;
8. clivagem do FMTB-med e subdivisão explícita do FMTB-lat;
9. AMBN perdendo a inserção sobre o ligamento patelar, mas persistindo a perfuração patelar e inserção sobre músculos da panturrilha;
10. supressão do PITB e TBFL;
11. migração da inserção do FMAD-med distalmente e do FMAD-lat proximalmente, assim como uma separação mais efetiva das áreas de inserção;
12. OBTR-pub clivando-se em OBTR-mpb e OBTR-lpb, podendo ambos mostrar clivagem;
13. CRFL-lat passando a possuir uma inserção femoral, mimetizando o CDFM e tendão FMFB;
14. atrofia funcional do CDFM-cdl;
15. tendência a fusão e reorganização das origens musculares no ílio, ísquio e vértebras caudais craniais, devido a sinostose ilioisquiática.

DERIVAÇÕES MIOLÓGICAS CROCODILOTARSIANAS:

1. extensão proximodistal da inserção do ILM no fêmur interpondo-se entre as origens do FMTB;
2. clivagem da área de inserção do ILTR (devido a extensão proximal da inserção do ILM?);
3. ampliação do cruzamento real do ILTR×ILFM, com porção mais distal da inserção do ILM

disposta cranialmente à parte mais proximal das inserções do ILTR, ou seja, cranioproximalmente há, necessariamente, um cruzamento real dos músculos (devido a este cruzamento real, o nível de inserção do ILFM passa a ser necessariamente mais alto – dorsal no fêmur disposto horizontalmente – do que o nível de inserção do ILTR);

4. maior desenvolvimento do FMTB-int em relação ao FMTB-ext (e reversão da clivagem explícita do FMTB-ext, provavelmente em emidossáurios);
5. ILTB-crn inserindo-se sobre o FMTB-int;
6. OBTR-pub clivando-se em OBTR-mpb e OBTR-lpb, e ambos também mostrando clivagem.

3.2.2. Lepidossáurios

Escamados e *Sphenodon* compõe o clado-coronal Lepidosauria (**Lacerta*+*Sphenodon*) (figuras 1, 7 e 19). As relações filogenéticas internas foram analisadas por Gauthier *et al.* (1988c). As linhagens são denominadas de Lacertilia (**Lacerta*–*Rhynchocephalus*⁷³) e Rhynchocephalia (**Rhynchocephalus*–*Lacerta*) e os respectivos clados-coronais são denominados Squamata e *Sphenodon*, já tratados. O modelo plesiomórfico para lepidossáurios deve ser construído pela comparação de *Sphenodon* e escamados atuais.

Embora o padrão muscular inferido para arcossáurios seja relativamente conclusivo na comparação entre aves e crocodílios, a condição em arcossaumorfos necessita uma comparação com lepidossáurios pois alguns pontos permanecem em aberto. Os músculos PITB, TBFL e PBTB não são encontrados em aves e o PIFM hipotetizado para arcossáurios necessita ainda ser homologizado com o PIFM escamadiano e esfenodonciano.

A história filogenética comum a arcossáurios e lepidossáurios deve ser assumida como plesiomórfica para sáurios (figura 1), **até evidências em contrário**. A situação nos clados intermediários menos inclusivos (*e.g.*, tecodôncios, arcossauriformes), deve ser inferida através de interpolação do padrão muscular hipotético plesiomórfico para sáurios, derivando para arcossáurios, procurando-se evidências osteológicas em táxons fósseis e considerando argumentos nomológicos.

O “grupo dorsal posterior” é facilmente reconhecível (ZNFM, ILTB e ILFB). O ZNFM é simples em lepidossáurios. A condição em cameleontídeos necessita ser investigada, mas seria o único táxon com alguma diferenciação. O ILTB possui alguma variação. É relatado como possuindo uma origem cranial e outra lateral ou sendo apenas uma lâmina contínua. A presença de duas origens em *Sphenodon* e em alguns escamados (e também arcossáurios) leva a interpretar que origem dupla é plesiomórfica e a nomenclatura ILTB-crn e ILTB-lat refletem esta hipótese homológica. O ILFB parece possuir topografia universal em lepidossáurios e, excetuando a presença de alça ILFB em aves, também é o caso em arcossáurios.

A inervação também não mostra grandes variações. O ZNFM possui universalmente inervação dupla e o ILFB inervação sacral; o ILTB-crn possui inervação lombar e o ILTB-lat inervação dupla

⁷³ *Sphenodon* Gray, 1872, é *nomen correctum* de *Sphaenodon* Gray, 1831 (*cf. art. 33.2.2*); *Rhynchocephalus* Owen, 1845, é sinônimo objetivo júnior de *Sphenodon* Gray, 1831.

(alguma variação é encontrada internamente em escamados), sugerindo tratar-se de plesiomorfia.

O “grupo dorsal anterior” também é facilmente discernível, comportando um FMTB, um AMBN e três PIFM's (escamados, internamente, podem possuir até cinco divisões reconhecíveis). O FMTB em lepidossáurios possui uma aparente especialização em três porções, entretanto estas diferenciações não são conspícuas (Kriegler, 1961), como as encontradas em arcossáurios. Quelônios possuem a mesma morfologia, o que leva a crer que seja plesiomórfico. Entretanto, no que se refere à miogênese, não existem dados para se traçar homologias entre as porções medial, central e lateral em relação ao FMTB-int e FMTB-ext de arcossáurios. Nota-se que a disposição topográfica nestes é distinta, com o complexo ZNFM (CUPD, ILTR e ILFM) inserindo-se entre as origens. Este não é o caso em lepidossáurios, pois o ZNFM insere-se caudalmente ao FMTB (lateralmente na transposição para uma hipotética ortogradia). Interessante é o caso encontrado em cameleontídeos, formas arborícolas ortógradas, onde as porções mais desenvolvidas são a central e lateral, analogia encontrada em aves. Em lepidossáurios, tipicamente planígradas, a condição normal é a porção mais desenvolvida ser a medial, analogia encontrada em crocodílios. Pode-se, assim, concluir uma relação direta entre o tipo postural e o desenvolvimento diferencial do FMTB.

O AMBN é universalmente simples, sem perfuração patelar e com inserção somente no ligamento patelar. O PIFM é basicamente trímero em lepidossáurios. *Sphenodon* é relatado como possuindo uma (Byerly, 1925), duas (Perrin, 1895; Osawa, 1898), três (Kriegler, 1961) ou quatro (Ellsworth, 1974) partes. Assim, a trimeria do PIFM parece realmente ser plesiomórfica para lepidossáurios, com *Sphenodon* mostrando certa variabilidade. Neste último, não é relatado a presença de parte do PIFM-vnt com curso ventral ao AMBN, e esta condição é aqui interpretada como autapomórfica para escamados. A inserção do PIFM em escamados e *Sphenodon* ocupa duas regiões adjacentes à origem do FMTB (Perrin, 1895), condição distinta da de quelônios que possuem um PIFM dímero inserido em apenas uma área, correspondendo, topograficamente, à área cranial. Interpreta-se, assim, a condição lepidossauriana bastante derivada e a relatada variação em *Sphenodon*, como indiferenciações ontogenéticas ou reversão.

A inervação é constante em lepidossáurios: FMTB e AMBN pelo nervo femoral. Romer (1942:266) comenta o erro de homologia no que se refere às ramificações pré-femorais e pré-obturatórias do plexo lombar, ao considerá-las como sendo o nervo obturatório. Estas ramificações suprem o PIFM em todos os lepidossáurios, mas necessita-se de um estudo homológico específico.

O “grupo ventral flexor”, é composto pelo complexo PITB, um TBFL e dois CRFL's. O PITB é um músculo com variações no desenvolvimento morfológico nas diversas subdivisões em escamados. Em *Sphenodon* parece, ou ser simplificado, ou possuir um padrão diferenciatório distinto. Como o PITB em arcossáurios e quelônios é um músculo simples, interpreta-se a condição de complexidade como apomórfica na linhagem lepidossauomorfa, necessitando de estudos mais profundos. O TBFL como um músculo único e o CRFL duplo, com tendão de inserção também duplo, é universal em lepidossáurios.

Quanto à inervação, encontra-se uma constância: o PITB como um todo possui inervação dupla (escamados possuem variações internas nas subdivisões musculares), o TBFL e o CRFL possuem sempre inervação sacral.

O “grupo ventral posterior”, sem problemas de homologia, é composto por um ISFM e dois CDFM’s. O ISFM é um pequeno músculo de inserção bem proximal no fêmur e o CDFM, composto por uma porção pélvica e outra caudal, inserção comum e um tendão FMFB que dirige-se à pólite e insere-se no músculo gastrocnêmio. A inervação é constante, feita pelo plexo sacral.

O “grupo ventral profundo” é composto pelo complexo OBTR, um FMAD e um PBTB. Embora se necessite um investigação aprofundada na miogênese do OBTR em escamados, as subdivisões encontradas podem ser reunidas em basicamente duas porções (OBTR-lat e OBTR-med). Estas duas porções são encontradas topograficamente em *Sphenodon*, induzindo a serem representativas do padrão plesiomórfico ancestral lepidossauriano. O FMAD, por sua vez, também seria único em lepidossáurios, sendo a condição dupla derivada para os ortógrados cameleontidas. O PBTB, embora possua variações internamente em escamados, é único em *Sphenodon* (assim como em quelônios, e residual em crocodílios). A inervação do OBTR é obturatória como regra, com variação interna em escamados, onde pode ser também dupla (plexo sacral). O FMAD possui inervação dupla universal (obturatória e sacral). Por outro lado, o PBTB possui variação. Ela é obturatória *ou* femoral em escamados e obturatória e femoral em *Sphenodon*. Avaliando-se ambas as condições, interpreta-se a inervação obturatória como primitiva, sendo a condição de *Sphenodon* derivada, assim como a de clados internos de iguânios e de autarcoglossos.

A interpretação topográfica supracitada é a mesma fornecida por Romer (1942:292), mas alguns pontos adicionais podem, ainda, ser comentados:

- a. PITB único é encontrado em quelônios e crocodílios; logo, em lepidossáurios seria múltiplo e derivado, podendo *Sphenodon* mostrar variação reversiva;
- b. CRFL de origem dupla é o padrão encontrado em escamados e *Sphenodon* (e também em quelônios); logo, arcosáurios seriam derivados, com origem tripla, secundariamente modificado em neognatas; e,
- c. TBFL com origem dupla e inserção única é encontrado em quelônios e crocodílios; lepidossáurios seriam derivados e simplificados.

Pode-se hipotetizar um “Modelo Plesiomórfico Hipotético Lepidossauriano” (MPHL), comportando os seguintes pontos (resumido na tabela 17, juntamente com o suprimento neurológico inferido):

1. Postura planígrada;
2. ZNFM simples;
3. ILFB simples;
4. PIFM, pelo menos, trímero, com duas áreas de inserção, cranial- e caudalmente à origem do FMTB;
5. AMBN não perfurando o ligamento patelar e inserindo-se neste;
6. FMTB inconspicuamente dividido, sendo a porção medial a mais desenvolvida (correlacionado a planigradia) e origem cranial à inserção do ZNFM;
7. ILTB duplo;
8. PITB em complexificação, a miogênese precisa ser investigada;

9. TBFL universalmente simples;
10. PBTB simples;
11. FMAD simples;
12. OBTR duplo e inserção dupla;
13. CRFL duplo, anastomosando-se distalmente e inserindo-se por um tendão duplo na tíbia e nos músculos da panturrilha;
14. ISFM simples, inserindo-se bem proximalmente no fêmur; e,
15. CDFM duplo com presença do tendão FMFB.

3.2.3. Saurios

Arcossaurios e lepidossaurios compõem o clado-coronal Sauria (**Lacerta+Crocodylus*) (figuras 1 e 7). As linhagens são denominadas de Archosauromorpha (**Crocodylus-Lacerta*) e Lepidosauromorpha (**Lacerta-Crocodylus*) e os respectivos clados-coronais são denominados Lepidosauria e Archosauria, já tratados.

Nesta seção avaliar-se-á o padrão hipotético dos ancestrais diretos de *Sphenodon*, escamados, crocodílios e aves, comparando-se os modelos hipotéticos inferidos para lepidossaurios e arcossaurios. Algumas homologias entre arcossaurios e lepidossaurios são propostas, em um padrão distinto do que é encontrado na literatura.

Comparando-se a miogênese de *Gallus* e *Podarcis* descritas em Romer (1927a, 1942), pode-se observar algumas diferenças (figura 13, interpretadas através dos respectivos textos). Embora haja igualdade na diferenciação dos “hologenéticos” grupos ventral e dorsal, o “grupo ventral flexor” de *Podarcis* (PITB+TBFL+CRFL) é “digenético”, assim como o “grupo dorsal posterior” (ZNFM+ILTB+ILFB) é “paragenético”. O padrão de diferenciação muscular de *Gallus* é, comparativamente, supressivo em alguns pontos (ausência de PIFM, TBFL, PITB, PBTB) e neomórfico em outros (complexificação do ZNFM, ILTB e FMAD). O padrão de *Podarcis* é neomórfico apenas para o PITB, se comparado ao padrão crocodiliano. Entretanto, existe uma clara congruência topográfica entre os demais músculos e uma relação “hologenética” interna do FMTR (ILTB+AMBN+FMTB) e deste com o ILFB e ZNFM, independentemente de ordem, assim como entre (CDFM+ISFM)+CRFL e entre OBTR+FMAD.

O problema de homologia entre arcossaurios e lepidossaurios reside nos seguintes pontos: (1) relação miogênica seqüencial entre ZNFM e ILFB; (2) falsas relações homológicas entre o CUPD arcossauriano e o PIFM lepidossauriano; (3) presença do PIFM, TBFL e PBTB em arcossaurios; e, (4) homologias entre os OBTR's.

Uma das grandes diferenças notadas por Romer (1942) entre *Gallus* e *Podarcis* é o tempo na diferenciação interna do “grupo dorsal”. Em *Gallus*, o ZNFM é o primeiro a se destacar e o ILFB é o segundo, mas em *Podarcis* ocorre o inverso. Esta diferença poderia estar relacionada à complexificação do ZNFM em *Gallus* e é explicada pela heterocronia, onde diferentes espécies podem passar a possuir seqüenciamentos distintos na ontogenia (Klingenberg, 1998). Em termos topográficos e neurológicos, não existem problemas no reconhecimento do ZNFM e ILFB para ambos os clados.

Por outro lado, o histórico de hipóteses homológicas entre o CUPD arcossauriano e o PIFM lepidossauriano é complexo. O CUPD aviário foi inicialmente relacionado à massa muscular ZNFM, que dá origem também ao ILTR e ILFM (Romer, 1927a). Posteriormente, este mesmo autor (Romer, 1942), ao estudar a miogenia de *Podarcis*, trocou de opinião (comentada por Walker, 1977, e Rowe, 1986), considerando o CUPD aviário não mais derivado desta massa, mas oriundo da massa tricipital (FMTR) que dá origem ao AMBN, ILTB e FMTB, conseqüentemente, hipotetizando ser homólogo do PIFM lepidossauriano. Rowe (1986) observa que a primeira opinião de Romer (1927a) é mais acurada, e os músculos derivados da massa ZNFM possuem origem profunda e adjacente ao acetábulo, inserindo-se na metade proximal do fêmur, e estando dispostos caudomedialmente ao curso do nervo femoral; em contraste, os derivados da massa tricipital originam-se longe do acetábulo (tanto no ílio quanto do púbis), e inserem-se na tíbia ou fíbula (não no fêmur), e dispendo-se cranialmente ao nervo femoral. Defendeu ainda a notável semelhança entre o padrão aviário e crocodiliano, mas utilizou uma nomenclatura distinta para ambos os clados. Ao mesmo tempo em que denominou os músculos aviários como "*Cupeddicus*" e "*M. ilioprochantericus*", denominou os homólogos crocodilianos como "*M. pubo-ischio-femoralis internus, pars medialis*" e "*M. pubo-ischio-femoralis internus, pars dorsalis*", respectivamente. A utilização desta nomenclatura fez com que relacionasse o CUPD e ILTR crocodiliano ao PIFM lepidossauriano e queloniano (confira sua tabela 2). Assim, o PIFM lepidossauriano de *Podarcis*, assumido por Romer (1942) como relacionado ao FMTR, foi assumido como relacionado ao ZNFM.

Romer (1942:281,287) não tinha dúvidas quanto a genia do PIFM de *Podarcis*, e não questionou sua relação com o FMTR (a despeito de sua inserção no fêmur, e de sua origem, parcialmente, próxima do acetábulo), mas questionou sim a origem ZNFM para o CUPD. Resumindo, Romer (1942) trouxe o CUPD aviário para a massa FMTR, e Rowe (1986) trouxe o PIFM lepidossauriano para a massa ZNFM, e ambos assumiram semelhantes homologias. Rowe (1986), assim, assumiu o ILTR arcossauriano como homólogo às partes diferenciadas do PIFM lepidossauriano, posição inicialmente seguida por Romer (1923b), mas não posteriormente (1927a, 1942).

Ao assumir-se o CUPD aviário como realmente proveniente da massa ZNFM (cf. Romer, 1927a; Rowe, 1986), e que o PIFM lepidossauriano é proveniente da massa tricipital (cf. Romer, 1942), a homologia, proposta por ambos os autores é incompatível. O ZNFM arcossauriano diferencia-se em até 5 músculos e representa um apomorfia destes. Por outro lado, o PIFM lepidossauriano, diferenciado em até 5 porções em alguns escamados, também representa uma apomorfia destes, já que a condição queloniana e mamaliana é de apenas 2 porções (em térios parece que o PIFM é triplo secundariamente).

A questão que se abre é a existência de algum músculo arcossauriano que poderia ser considerado homólogo ao PIFM lepidossauriano. Este músculo possuiria as seguintes características: (1) seria relacionado à massa FMTR; (2) teria origem cranial ao acetábulo e medial no púbis; (3) teria inserção no fêmur, com íntima relação com o FMTB; (4) teria inervação lombar femoral ou de algum ramo pressacral; e, (5) teria disposição espacial dorsal ao AMBN e cranial ao ILTB-crn.

O "*ambiens II*" descrito por Gadow & Selenka (1891) e Romer (1923b) para crocodílios e aves paleognatas se encaixa nesta hipótese, embora bastante atrofiado e inserindo-se sobre o FMTB-int.

O PIFM lepidossauriano (figuras 20c1-3, 21g, 24c, 36a-b) necessita de um anteparo defletor para,

durante sua contração, movimentar o fêmur e não “escorregar” pelo bordo lateral do púbis. Este anteparo, também encontrado em quelônios (figura 26e) e lissanfíbios (figura 33a,c), é o processo lateral do púbis e sua presença*ausência poderia ser utilizada para a inferência de um PIFM funcional ou não, em formas fósseis (marco derivativo).

Walker (1977) procurou reconhecer este processo lateral em arcossáurios crocodilotársios aetossaurianos (figura 36c-d), mas a topografia observada é incompatível com uma função defletora, além de ser muito abacetabular. Avemetatarsálios basais (figura 36e) confirmam esta interpretação. Por outro lado, pode-se, dentro da linhagem arcossauromorfiana, procurar qual o clado que possui processo lateral do púbis, e, por consequência, um PIFM funcional. A ausência do processo lateral do púbis não é sinônimo da ausência do músculo mas da ausência de uma funcionalidade, como reconhecido para crocodílios e aves, e representa um marco derivativo.

Romer (1922, 1923a, 1923b, 1923c, 1927b), ao homologizar o PIFM lepidossauriano com o CUPD-ILTR crocodiliano, através de uma semelhante origem vertebral, e ao tratar os répteis em um sentido clássico (excludente de aves) e gradacional, propôs uma suposta migração dorsal do PIFM-cdl lepidossauriano sobre a coluna como um carácter arcossauriano relacionado a ortogradia. Origem vertebral para o PIFM é também relatada em quelônios e mamíferos e deve ser considerada como plesiomórfica. Por outro lado o verdadeiro PIFM arcossauriano é atrofiado. Conclui-se que não há fundamento na proposta do citado autor.

Por sua vez o AMBN, originado apenas do tubérculo preacetabular em arcossáurios, possui uma origem adicional no processo lateral do púbis ou do ligamento puboisquiático. Esta origem adicional é também encontrada em quelônios, o que leva a considerar a origem dupla como plesiomórfica para sáurios.

Não existindo, pelo menos, um estudo embriológico para crocodílios, a homologia entre o PITB, TBFL e PBTB encontrados nestes e em lepidossáurios, e ausentes em aves, é apenas topográfico. Fenômenos heterocrônicos podem complexificar o que topograficamente parece ser simples. Em crocodílios o PITB é um músculo único e o TBFL duplo, em aparente “hologenia”. A simplicidade do PITB e a duplicidade na origem do TBFL encontradas em quelônios atestam que este poderia ser o padrão plesiomórfico para sáurios. Lepidossauromorfos teriam complexificado o PITB e simplificado o TBFL em sua linhagem em direção aos lepidossáurios. O PBTB parece ser um resíduo morfológico para arcossáurios, e seu grande desenvolvimento em quelônios confere sua presença ancestralmente em sáurios, com complexificação em alguns escamados.

As homologias internas do OBTR duplo lepidossauriano e o complexo OBTR arcossauriano, já complexo no que se refere às homologias entre crocodílios e aves, permanecem obscuras. Entretanto o padrão queloniano não difere muito do lepidossauriano, sugerindo que a condição arcossauriana seria derivada. Sua inervação é invariável em arcossáurios, composta pelo plexo lombar (nervo obturatório). Em lepidossáurios também, embora haja variação interna em escamados.

Pode-se hipotetizar um “Modelo Plesiomórfico Hipotético Sauriano” (MPHS) comportando os seguintes pontos (resumido na tabela 18, juntamente com o suprimento neurológico inferido):

1. Postura planígrada;

2. ZNFM simples;
3. ILFB simples;
4. PIFM dímero e funcional, onde a presença de processo lateral do púbis é discriminatória, e apenas uma área de inserção, cranialmente à origem do FMTB;
5. AMBN com origem dupla, do tubérculo preacetabular e do processo lateral do púbis ou do ligamento puboisquiático, com inserção sobre o ligamento patelar, mas sem perfurá-lo;
6. FMTB inconspicuamente dividido, sendo a porção medial a mais desenvolvida (correlacionado a planigradia) e origem cranial à inserção do ZNFM;
7. ILTB duplo;
8. PITB simples e provavelmente pouco desenvolvido;
9. TBFL duplo, provavelmente na sua origem;
10. PBTB simples, mas bastante desenvolvido;
11. FMAD simples;
12. OBTR duplo, provavelmente possuindo o padrão lepidossauriano de diferenciação interna;
13. CRFL duplo, anastomosando-se distalmente e inserindo-se por um tendão duplo na tíbia e nos músculos da panturrilha;
14. ISFM simples, inserindo-se bem proximalmente no fêmur; e,
15. CDFM duplo com presença do tendão FMFB.

3.2.4. Reptílios

Embora tradicionalmente quelônios, lacertílios e crocodílios sejam reconhecidos como “répteis”, o uso de “reptílios” visa um afastamento deste conceito, para uma maior aproximação do conceito nominalista cladístico como utilizado neste trabalho.

Reptilia foi aqui definido como *Testudo+Lacerta*. Se a hipótese de Braga & Rieppel (1997) não for refutada e sustentar, no futuro, o holofiletismo entre quelônios e lepidossáurios, crocodílios não poderiam mais ser denominados como reptílios (embora o senso-comum sempre os denominará de “répteis”).

Por outro lado, Laurin & Reisz (1995) e Lee (1997) analisam as relações filogenéticas entre quelônios e pareiasáurios, concluindo uma holofilia entre ambos, mas sem incluir nenhum lepidossáurio, embora os primeiros tenham incluído alguns sáurios.

Visando chegar a um consenso entre as análises de Braga & Rieppel (1997), assim como as de Gauthier *et al.* (1988a), Laurin & Reisz (1995) e Lee (1997), que defendem relações reptilianas mais ortodoxas (incluindo aves), reuniu-se as tipologias concernentes à definição de vários nomes (*Procolophon*, *Pareiasaurus*, *Captorhinus*, *Placodus*, *Nothosaurus*, *Testudo*, *Rhynchocephalus*, *Lacerta* e *Crocodylus*), tratando-as, conjuntamente, em uma mesma matriz, sem supressão de caracteres (logo, existe redundância entre alguns deles), repolarizações (logo, caracteres redundantes podem possuir polarizações distintas) ou reavaliações, segundo o seguinte método: (1) redução dos termos aos epônimos ou prótipos (eventualmente putativos); (2) o grupo-externo é mantido e assumido como

hipotético; (3) termos não comuns a todas as matrizes são completados como de estado desconhecido; (4) ordena-se os termos segundo sua completeza; (5) suprime-se todos os termos exceto os quatro mais completos (incluindo o grupo-externo); (6) procede-se diversas análises cíclicas, onde o termo imediatamente mais completo, antes suprimido, é reconduzido a cada novo ciclo; (7) suprime-se os termos sinápsidos em politomia. O resultado filogenético dos gêneros nominativos supracitados encontra-se na figura 7.

Este resultado sustenta a hipótese da dicotomia reptiliana nos clados-coronais Sauria (**Lacerta*+*Crocodylus*) e Chelonii (*Testudo*+*Pelomedusa*). As respectivas linhagens são denominadas de Testudomorpha (*Testudo*↔*Lacerta*) e Sauromorpha (*Lacerta*↔*Testudo*) (figuras 1 e 7). O padrão plesiomórfico hipotético para o réptil ancestral deve, portanto, ser a comparação do encontrado em quelônios com o encontrado em sáurios, **até evidências em contrário**.

Quelônios possuem o tronco revestido por um casco, autapomorfia conspícua que faz com que as origens musculares tenham áreas disponíveis à migração. O réptil ancestral provavelmente não possuía tal morfologia, e as derivações relacionadas ao casco podem ser eliminadas de qualquer modelo. Excetuando-se este detalhe, a comparação topográfica miológica entre sáurios e quelônios mostra poucos problemas.

O ZNFM e o ILFB são semelhantes quanto à simplicidade, e o estado reptiliano seria semelhante. A inervação simples do ZNFM queloniano é interpretada como derivada, já que é dupla em sáurios e mamíferos. O PIFM encontra-se duplo em quelônios e estágios embriogenéticos de *Podarcis* (Romer, 1942), mostrando ser um estado plesiomórfico para ambos.

Quanto ao FMTR existem alguns pontos a se discutir. O AMBN, simples e sem perfuração patelar, teria origem dupla, no tubérculo preacetabular e no processo lateral do púbis ou do ligamento puboisquiático. Quelônios só possuem esta segunda origem, o que leva a considerá-los derivados. O FMTB mostraria diferenciação inconspícua, como em lepidossáurios e quelônios, provavelmente com a porção ventral mais desenvolvida. O ILTB parece ter sido simples, e sua inervação apenas pelo plexo lombar, já que este estado é o encontrado em quelônios e mamíferos, e a condição em sáurios é interpretada como derivada.

O PITB seria único, já que a condição complexa lepidossauriana é interpretada como derivada, sendo semelhantes a condição única queloniana e a crocodiliana. O TBFL seria duplo na origem e simples na inserção, pois é igualmente encontrado em quelônios e crocodílios, diferentemente da condição lepidossauriana, simples na origem, que parece ser derivada.

O PBTB, FMAD e OBTR não oferecem qualquer problema de homologia na topografia, e o padrão dímero básico encontrado em quelônios e lepidossáurios é assumido como plesiomórfico. O FMAD, por outro lado, possuiria inervação apenas obturatória, estado encontrado em mamíferos, assim como o estado inferido para sáurios.

Da mesma forma, o CRFL, ISFM e CDFM não mostram problemas de topografia e inervação. A presença de FMFB não pode ser hipotetizada como provável, mas a presença em quelônios deve ser investigada.

Pode-se, desta forma, hipotetizar um “Modelo Plesiomórfico Hipotético Reptiliano” (MPHR)

comportando os seguintes pontos (resumido na tabela 19, juntamente com o suprimento neurológico inferido):

1. Postura planígrada;
2. ZNFM simples;
3. ILFB simples;
4. PIFM dímero e funcional, onde a presença de processo lateral do púbis é discriminatória, e possuindo apenas uma área de inserção, cranialmente à origem do FMTB;
5. AMBN com origem dupla, no tubérculo preacetabular e no processo lateral do púbis ou do ligamento puboisquiático, e inserção no ligamento patelar, sem perfuração;
6. FMTB inconspicuamente dividido, sendo a porção medial a mais desenvolvida (correlacionado a planigradia) e origem cranial à inserção do ZNFM;
7. ILTB simples;
8. PITB simples e provavelmente pouco desenvolvido;
9. TBFL duplo somente na origem;
10. PBTB simples, mas bastante desenvolvido;
11. FMAD simples;
12. OBTR duplo, provavelmente possuindo o padrão lepidossauriano de diferenciação interna;
13. CRFL duplo, mas somente na origem, anastomosando-se distalmente e inserindo-se por um tendão duplo na tíbia e nos músculos da panturrilha;
14. ISFM simples, inserindo-se bem proximalmente no fêmur; e,
15. CDFM duplo, eventualmente com tendão FMFB.

3.2.5. Amniotas

Reptílios e mamíferos compõem o clado-coronal Amniota (**Homo+Testudo*) (figuras 1 e 7). As linhagens são denominadas de Sauropsida (**Lacerta↯Homo*) e Theropsida (*Ornithorhynchus↯Lacerta*) e os respectivos clados-coronais são denominados Reptilia e Mammalia, já tratados.

Nesta seção comentar-se-á um eventual padrão hipotético dos ancestrais diretos de mamíferos e reptílios, comparando-se os modelos hipotéticos inferidos para ambos. A presente seção não é um estudo aprofundado. O modelo aqui inferido para mamíferos possui alguns pontos obscuros. A morfologia da lâmina do ílio, direcionada cranialmente, e a falta de um modelo miogênico baseado em um clado mamaliano menos complexo, de preferência um clado não-epiteriano, proporciona apenas uma sugestão. Alguns músculos (ZNFM, ILFB, PIFM, PBTB, CRFL) mostram suas gêneses e/ou topografias sensivelmente diferentes. Entretanto, a comparação miológica entre mamíferos e “répteis” foi tema da grande maioria dos autores supracitados que trabalharam com a musculatura mamaliana.

Dentro do raciocínio aqui desenvolvido, não há conflitos entre o padrão de inervação inferido para mamíferos e o inferido para reptílios. Por outro lado, a morfologia autapomórfica da lâmina do ílio de mamíferos, traz o mesmo problema citado para o casco em quelônios. Qualquer derivação decorrente, ou concorrente, com esta morfologia será descartada.

A presença de um ZNFM dímero em lissanfíbios, polímero em mamíferos e simples em répteis, confere um potencial ZNFM dímero para o amniota ancestral. Mas a denominação da primeira clivagem do ZNFM, onde o músculo-irmão cranial (ZNFM-crn) receberia o nome de CUPD em lissanfíbios e mamíferos necessita de um estudo embriológico comparativo. Por outro lado pode-se afirmar a presença do ILFB dentro do padrão reptiliano. O PIFM em répteis possui um padrão de clivagem sensivelmente diferente do encontrado em mamíferos, e o padrão em lissanfíbios representa um outro padrão distinto, sendo não clivado. Contudo, o padrão lissanfíbiano possui curso e origem semelhantes ao encontrado em répteis. Por outro lado, a inserção lissanfíbiana é sensivelmente distal, possuindo alguma semelhança com o encontrado em mamíferos monotremados (figura 30k). Assim, o padrão amniotiano é relativamente indeterminado, mas pode-se assumir o padrão lissanfíbiano como plesiomórfico pela semelhança no curso e origem com répteis, e pela inserção mais distal pela vaga semelhança com mamíferos monotremados.

A presença do FMTR trímero é comum a mamíferos e répteis, e muito provavelmente estava presente no amniota ancestral, com o AMBN e o ILTB simples. Baseado na condição planígrada de mamíferos monotremados e de répteis, o FMTB simples ou inconspicuamente dividido pode ser inferido como plesiomórfico para amniotas. A presença de um ortogradia iniciada em terápsidas (Blob, 2001) poderia por à prova tal afirmativa, mas os terápsidas mais basais também eram planígrados.

A presença de continuidade do púbis no ísquio, formando o puboísquio, em mamíferos e lissanfíbios, mostra que o amniota ancestral provavelmente possuía igual morfologia, e o ligamento puboisquiático seria uma derivação de répteis, conseqüente da interrupção do puboísquio. Desta forma, o PITB, originário deste ligamento em répteis seria originado, sim, do puboísquio. Isto forneceria uma ampla área para sua origem. A origem dupla do TBFL pode ser hipotetizada para o amniota ancestral, mas a inserção deveria ser simples, na face medial da tíbia, como em quelônios e mamíferos.

Excetuando-se o problema miogenético do PBTB em mamíferos térios, e a inserção femoral mamaliana, que foram aqui interpretados como derivações em ambos os clados, o PBTB amniota deveria assemelhar-se à condição reptiliana, semelhante à lissanfíbiana.

Como já citado, mamíferos monotremados são planígrados, provavelmente planígrados secundários (já que teridôncios basais mostram uma ortogradia heterógrada pélvica), e possuem um FMAD duplo ou triplo, assim como térios. A dimeria do FMAD foi relacionada ao ortogradismo em arcossáurios e escamados cameleontidas, e a condição monotremadiana é interpretada como conservativa e reversiva na medida em que terápsidas não-terapsidianos eram planígrados. A condição reptiliana para o FMAD é aqui hipotetizada como plesiomórfica para amniotas. Quanto ao OBTR, pode-se partir do padrão duplo básico reptiliano basal, originado do puboísquio.

A multiplicidade do CRFL é interpretada como derivada para mamíferos, e estaria correlacionada com o alinhamento craniocaudal da lâmina do ílio e a supressão da espinha caudal deste osso. O não alinhamento deste osso é encontrada em cinodôncios basais (e.g., *Thrinaxodon*; Carroll, 1988:385, fig.17-36) e, assim, hipotetiza-se uma condição semelhante à reptiliana para o amniota ancestral.

A condição amniotiana plesiomórfica hipotetizada para o ISFM e o CDFM, bastante derivada no que concerne ao último em mamíferos, parece ser também bastante próxima da reptiliana.

Pode-se, desta forma, hipotetizar os seguintes pontos para o amniota hipotético ancestral (resumido na tabela 20, juntamente com o suprimento neurológico inferido):

1. Postura planígrada;
2. ZNFM eventualmente duplo;
3. ILFB simples;
4. PIFM eventualmente simples, e possuindo apenas uma área de inserção, cranialmente à origem do FMTB, eventualmente inserindo-se mais distalmente;
5. AMBN com origem dupla, no tubérculo preacetabular e no processo lateral do púbis ou do ligamento puboisquiático, e inserção no ligamento patelar, sem perfuração;
6. FMTB inconspicuamente dividido, sendo a porção medial a mais desenvolvida (correlacionado a planigradia) e origem cranial à inserção do ZNFM;
7. ILTB simples;
8. PITB simples mas com uma ampla área de origem;
9. TBFL duplo mas somente na origem, inserção na face medial da tíbia;
10. PBTB simples mas bastante desenvolvido;
11. FMAD simples, com inserção na face caudal do fêmur;
12. OBTR duplo, provavelmente possuindo o padrão dímero básico reptiliano basal de diferenciação interna;
13. CRFL duplo, mas somente na origem, anastomosando-se distalmente e inserindo-se por um tendão duplo na tíbia e nos músculos da panturrilha;
14. ISFM simples, inserindo-se bem proximalmente no fêmur; e,
15. CDFM duplo, tendão FMFB indeterminado.

3.2.6. Tetrápodes

Amniotas e lissanfíbios compõe o clado-coronal Tetrapoda (**Homo+Rana*) (figuras 1 e 7). As linhagens são denominadas de Amniotomorpha (*Homo→Rana*) e Amphibia (*Rana→Homo*), e os respectivos clados-coronais são denominados Amniota e Lissamphibia, já tratados.

Como já citado, não se pode assumir o padrão lissanfíbiano como plesiomórfico. Certamente ele contém derivações. Contudo, o que este padrão possui em comum com o padrão amniotiano hipotetizado pode ser representativo do padrão tetrapodiano ancestral.

Provavelmente no tetrápode ancestral o ZNFM não era um músculo simples, principalmente no que se refere a sua origem. O ILFB e PIFM não deveriam ser muito distintos do encontrado em lissanfíbios e o hipotetizado para amniotas. A inervação não apresenta problemas.

O FMTR, em lissanfíbios e tetrápodes, parece ser distintos quanto a especializações, denominadas AMBN, FMTB e ILTB em tetrápodes e FMTR-crn e FMTR-cdl em lissanfíbios. A inervação em lissanfíbios é também suprida pelo plexo sacral, o que leva a crer que o amniota ancestral perdeu este suprimento, só restituído a partir de saúrios.

A presença de puboísquio foi aqui hipotetizada para o amniota ancestral e certamente também

é o caso para o tetrápode ancestral. Os músculos de origem ventral ao acetábulo passam a possuir uma ampla área de origem disponível. A inserção do TBFL sobre o PITB em lissanfíbios (figura 33c,f) leva a crer que a associação destes no tetrápode ancestral era tal que eventualmente poder-se-ia reconhecer um só músculo hologenético (aqui denominado como “*pubotibioflexorius*” – PTFL), suportado na topografia de crocodílios (figura 17h) e na miogenia de escamados (figura 13b), mas não na miogenia de mamálios (figura 29a). Tal relação de inserção entre ambos é reconhecida em crocodílios e lepidossáurios, embora não muito conspícua nos quelônios e mamálios exemplificados. As diferenças de inervação hipotetizadas para amniotas (obturatória para o PITB e obturatória e sacral para o TBFL) e lissanfíbios (obturatória e sacral para o PITB e apenas sacral para o TBFL) indicariam padrões de clivagens paralelos na miogênese, caso semelhante ao FMTR (entretanto, neste último, as clivagens parecem ser distintas e divergentes).

O PBTB, embora topograficamente semelhante, possui inervações distintas em amniotas (nervo obturatório) e lissanfíbios (plexo sacral), e pouco pode ser dito o padrão plesiomórfico tetrapodiano ancestral.

FMAD e OBTR podem estar bastante associados em lissanfíbios (figura 33c), e da mesma forma que o PTFL, arrisca-se a denominá-lo como FMOB (“*femorobturatorius*”) ao hipotetizar o padrão tetrapodiano. Esta relação hologenética está suportada na miogenia de aves (figura 13a), escamados (figura 13b) e mamálios (figura 29a). As diferenças de inervação entre amniotas (apenas obturatória para ambos os músculos) e lissanfíbios (apenas sacral para o FMAD e dupla, obturatória e sacral, para o OBTR), pode representar derivações lissanfibianas.

O CRFL com origem apenas da ala do ílio e inserção única, no músculo flexor comum dos dedos na face plantar do pé, é interpretado como derivado em lissanfíbios, e o amniota ancestral é hipotetizado como possuindo origem e inserções duplas. Quanto à inervação não existem problemas de homologia.

A hologenia entre o ISFM e o CDFM é suportada miogênicamente em aves (figura 13a), escamados (figura 13b) e mamálios (figura 29a), e proponho o nome “*ischiocaudofemoralis*” (ICFM) para este agrupamento que em lissanfíbios é composto por três músculos: ISFM, CDFM e FMFB. O ISFM parece ser derivado internamente em lissanfíbios, e a condição única é hipotetizada para o tetrápode ancestral, assim como a presença de apenas um CDFM (como em lissanfíbios). O FMFB é aqui hipotetizado como homólogo do tendão FMFB de sáurios não-aviários. A inervação destes três músculos é constante em ambos os clados.

Pode-se, desta forma, hipotetizar os seguintes pontos para o tetrápode hipotético ancestral (resumido na tabela 21, juntamente com o suprimento neurológico inferido):

1. Postura planígrada;
2. ZNFM eventualmente duplo;
3. ILFB simples;
4. PIFM simples, e possuindo apenas uma área de inserção, cranialmente à origem do FMTB, inserindo-se bem distalmente;
5. FMTR provavelmente não diferenciado, representando uma massa muscular única;
6. PTFL duplo, com uma porção cranial (PITB) de origem puboisquiática e outra caudal (TBFL), de

origem ilíaca, eventualmente sobre o ligamento ilioisquiático e algumas vértebras, e inserção conjunta;

7. PBTB simples;
8. FMOB eventualmente duplo, com uma origem mais dorsal (FMAD) e outra mais ventral (OBTR) no puboísquio, inserção proximodistal no fêmur;
9. CRFL duplo, mas somente na origem, anastomosando-se distalmente e inserindo-se por um tendão duplo na tíbia e nos músculos da panturrilha e/ou do pé;
10. ISFM simples, inserindo-se bem proximalmente no fêmur;
11. CDFM simples; e,
11. FMFB presente como músculo funcional.

3.3. Análise cladística reversa da musculatura pélvica

3.3.1. Aspectos metodológicos

Fazendo agora o caminho inverso do que foi procedido, pode-se avaliar a evolução da musculatura na linhagem pró-aviária, denominada como “linhagem padrão”, partindo-se de um tetrápode ancestral hipotético. Deve-se atentar que os aspectos evolutivos aqui enunciados são baseados nos clados-coronais e as modificações enunciadas se procedem a partir do nó, mais especificamente em qualquer ponto da linhagem até o próximo nó. As hipóteses a serem desenvolvidas devem ser assumidas como hipóteses de trabalho quando aplicadas a fósseis, que representa o teste final para o modelo.

Foram escolhidos cerca de 50 termos, divididos em 4 categorias: (1) exemplos factuais, comportando “gêneros” em que informações estão disponíveis na literatura; (2) generalizações factuais, comportando nomes de mais alta ordem, onde os estados estão explicitados procurando-se refletir o padrão geral através de mais de um “gênero” consultado (e.g., Caudata, Cryptodira, Pleurodira, Autarchoglossa, Iguania e Neoaves); (3) generalizações hipotéticas coronais, baseando-se em clados coronais, em que se pode hipotetizar seus estados plesiomórficos através da interpolação dos estados dos termos incluídos (e.g., “Mamífero ancestral”, “Réptil ancestral”, “Quelônio ancestral”, “Sáurio ancestral”, “Lepidossáurio ancestral”, “Arcossáurio Ancestral”, “Crocodílio Ancestral” e “Ave Ancestral”); (4) generalizações hipotéticas estemáticas, baseando-se em clados estemáticos, em que também se pode hipotetizar seus estados através da interpolação dos estados dos termos incluídos, e que representam um ponto de partida de investigação de qualquer forma incluída nesta linhagem até seu clado coronal mais exclusivo (e.g., “Lepidossauromorfo basal”, “Arcossauromorfo basal”, “Crocodilotársio basal” e “Avementatarsálio basal”). Para a inferência dos estados dos clados mais inclusivos, foi utilizado o método de Maddison *et al.* (1984), na medida em que mostram variabilidade.

O cladograma foi montado através de uma matriz operacional (tabela 22) que reflete a filogenia dos termos utilizando, basicamente, as seguintes hipóteses filogenéticas: Gauthier *et al.* (1989) para tetrápodes não-saurianos; Estes *et al.* (1988) para lepidossáurios; Brochu (1999) para crocodílios; e, Sibley & Ahquist (1990) para aves. Procurou-se uma intersecção entre os termos utilizados neste último

trabalho com os utilizados por McKittrick (1991), procurando-se elementos comuns, e reunindo as neoaves em um só termo, reflexo da já citada falta de consenso entre suas relações filogenéticas internas, e com grande parte dos estados tabulados em polimorfia.

Os termos oriundos de generalizações hipotéticas podem ser considerados prováveis se inferidos por decisão positiva; mas são especulativos se houver decisão equívoca ou negativa, já que os táxons coronais externos podem possuir estados com variações internas ou a morfologia óssea não apresenta suporte para tal decisão.

Um dos problemas que deve ser considerado é a presença de alguns dados potencialmente não representativos. Crurotársios são, plesiomorficamente, terrestres, e muitos deles ortógrados, e seus representantes atuais são mesógrados e aquáticos. Paleognatas e algumas galomorfos possuem hábitos bastante cursoriais e relativa redução na capacidade de vôo (embora não seja verdade para as demais galoanseras incluídas). A ave ancestral poderia ser bem mais voadora e menos cursorial. Contudo, as semelhanças na comparação entre os atuais crocodílios e aves, díspares no modo de locomoção, são representativos de um modelo ancestral, pois pode se esperar uma homoplasia bastante reduzida.

Foram selecionados os seguintes caracteres:

- ©1. Clivagem do ZNFM: músculo duplo (0); músculo quádruplo ou múltiplo (1); músculo triplo (2); músculo único (3).
- ©2. Inervação do ZNFM: femoral e sacral (0); somente sacral (1); somente femoral (2).
- ©3. Existência do CUPD: ausência ou músculo indiferenciado (0); embora não seja explícito, o ZNFM estende-se pelo ílio, alcançando as vértebras sacrais (1); conspicuamente diferenciado (2).
- ©4. Origem do ILTR: ausência ou músculo indiferenciado (0); presença, origem única (1); presença, origem dupla (2).
- ©5. Inserção do ILTR: ausência ou músculo indiferenciado (0); dupla (1); única (2).
- ©6. Clivagem do ILMF: ausência ou músculo indiferenciado (0); presença, origem dupla (ILFM-crn e ILMF-cdl) (1); presença, origem única (2).
- ©7. Existência do ILFB: presença, mas sem alça (0); ausência ou músculo indiferenciado (1); presença, com alça (2).
- ©8. Existência do PIFM: presença, originado medialmente do púbis e bem desenvolvido, sem divisão (0); presença, originado do ílio e bem desenvolvido, com, pelo menos, duas divisões (1); presença, originado do púbis e estendendo-se pelo ílio, bem desenvolvido, com, pelo menos 2 divisões (2); presença, originado do púbis e estendendo-se pelo ílio, bem desenvolvido e com, pelo menos, 3 divisões (3); presença, atrofiado, único e originado do púbis (4); presença, atrofiado, único e originado da ala preacetabular do ílio (5); ausência (6).
- ©9. Clivagem do FMTR: com padrão duplo, onde não se pode determinar a homologia entre o AMBN, FMTB e ILTB (0); triplo, basicamente, podendo-se determinar o AMBN, FMTB e ILTB, embora reduções possam estar presentes (1).
- ©10. Inervação do FMTR: femoral e sacral (0); somente femoral (1).
- ©11. Existência do AMBN: ausência ou músculo indiferenciado (0); presença, com origem limitada

- ao processo pectineal e processo lateral do púbis (ou ligamento puboisquiático) (1); músculo único ou duplo, mas originado do ílio e/ou do ligamento iliopúbico (2); com uma origem conspicuamente dupla, no processo pectineal e outra no púbis (3).
- ©12. Clivagem do AMBN: ausência ou músculo indiferenciado (0); presença, sem divisão longitudinal (1); dividido longitudinalmente (2).
- ©13. Inserção do AMBN: ausência ou músculo indiferenciado (0); apenas no tendão patelar do FMTB (1); no tendão patelar do FMTB e em músculos flexores da panturrilha, perfurando o tendão patelar (2); apenas nos músculos flexores da panturrilha, perfurando a patela (3).
- ©14. Clivagem do FMTB: ausência ou músculo indiferenciado (0); músculo único (1); músculo inconspicuamente dividido (2); conspicuamente dividido em dois (FMTB-ext e FMTB-int), mas com o FMTB-int apresentando subdivisões (VSTS-med e VSTS-itm) (3); conspicuamente dividido em dois (FMTB-ext e FMTB-int), e com o FMTB-ext inconspicuamente dividido (4); conspicuamente dividido em três partes (FMTB-lat, FMTB-itm e FMTB-med), pelo menos (5).
- ©15. Clivagem do FMTB-lat: ausência ou músculo indiferenciado (0); músculo único ou restrito a parte proximal (1); músculo duplo, com uma parte proximal e outra distal (2).
- ©16. Clivagem do FMTB-itm: ausência ou músculo indiferenciado (0); músculo único ou restrito a parte proximal (1); músculo duplo, com uma parte proximal e outra distal (2).
- ©17. Clivagem do FMTB-med [FMTB-int]: ausência ou músculo indiferenciado (0); músculo único na origem (1); músculo duplo na origem (2).
- ©18. Clivagem do ILTB na origem: ausência ou músculo indiferenciado (0); músculo único (1); músculo duplo (ILTB-crn e ILTB-lat) (2); músculo triplo (ILTB-crn, ILTB-itm e ILTB-cdl) (3); músculo aparentemente duplo, mas o ILTB-lat possui uma aponeurose onde se pode discernir partes pre- e postacetabulares (4).
- ©19. Clivagem do ILTB-lat: ausência ou músculo indiferenciado (0); músculo duplo (1).
- ©20. Clivagem do PITB: presença, músculo simples (0); presença, músculo único e atrofiado (1); presença, músculo triplo (2); ausência (3).
- ©21. Inervação do PITB: obturatória e sacral (0); obturatória (1).
- ©22. Clivagem do TBFL: presença, com origem única (0); presença, com origem dupla (1); ausência (2).
- ©23. Inervação do TBFL: sacral (0); obturatória e sacral (1); obturatória (2).
- ©24. Existência do PBTB: presença (0); ausência (1).
- ©25. Inervação do PBTB: sacral (0); nervo prozonal do plexo lombar (1); obturatória (2); obturatória e femoral (3); femoral (4).
- ©26. Clivagem do FMAD: músculo único, pode estar associado ao OBTR (0); músculo duplo (1); músculo triplo ou múltiplo (2).
- ©27. Inervação do FMAD: sacral (0); obturatória (1); obturatória e sacral (2).
- ©28. Clivagem do OBTR: músculo único e associado ao FMAD (0); músculo único e dissociado do FMAD (1); músculo duplo, ou múltiplo, mas sem reconhecimento do padrão reptiliano basal ou arcossauriano (2); músculo duplo, ou múltiplo, reconhecendo-se o padrão reptiliano basal

- (OBTR-lat e OBTR-med) (3); músculo duplo, ou múltiplo, reconhecendo-se o padrão arcossauriano (OBTR-lpb e OBTR-isc) (4).
- ©29. Inserção do OBTR: única (0); dupla (1).
 - ©30. Inervação do OBTR: obturatória e sacral (0); somente obturatória (1); somente sacral (2).
 - ©31. Existência do OBTR-mpb: ausência ou músculo indiferenciado (0); presença (1).
 - ©32. Existência do OBTR-lpb: ausência ou músculo indiferenciado (0); presença, origem dupla (1); presença, origem única (2).
 - ©33. Existência do OBTR-isc: ausência ou músculo indiferenciado (0); presença (1).
 - ©34. Clivagem do CRFL: origem e inserção únicas (0); origem dupla, inserção comum (1); origens e inserções independentes (2).
 - ©35. Inserção do CRFL: única (0); dupla, após anastomose (1); dupla, sem anastomose (2).
 - ©36. Origem do CRFL-lat: ausência ou músculo indiferenciado (0); pélvica e/ou vertebral (ou do ligamento ilioisquiático) (1); somente pélvica (2).
 - ©37. Existência do CRFL-lat, pars femoralis: ausência ou músculo indiferenciado (0); presença (1).
 - ©38. Clivagem do CRFL-med: ausência ou músculo indiferenciado (0); origem única (1); origem dupla (2).
 - ©39. Clivagem do CDFM: músculo único (0); músculo duplo (pelo menos), reconhecendo-se o CDFM-plv e CDFM-cdl (1).
 - ©40. Clivagem do CDFM-plv: ausência ou músculo indiferenciado (0); origem dupla, vertebral e pélvica, embora podendo ser inconspícua (1); origem dupla, somente pélvica (2); origem simples, somente pélvica (3); origem simples, somente vertebral (4).
 - ©41. Existência do CDFM-cdl: ausência ou músculo indiferenciado (0); presença (1).
 - ©42. Existência do FMFB: presença, como músculo independente (0); presença, como um tendão associado ao CDFM (1); ausência (2).

3.3.2. Evolução da musculatura pélvica

O tetrápode ancestral talvez possuísse certa complexidade na clivagem do ZNFM (©1, ©3; figura 37) pois caudados e amniotas basais mostram relativas subdivisões. Entretanto, não se pôde evidenciar um padrão comum. Sabe-se, contudo, que aumentou sua complexidade em direção aos mamíferos e regrediu em direção aos réptilos. Esta morfologia permanece inalterada até arcossáurios, onde volta a complexificar-se, com o aparecimento do CUPD, ILTR e ILMF. A restrição na inervação (©2; figura 37) é uma derivação interna de caudados e mamíferos, e, ambigualmente, também de quelônios, permanecendo constante a inervação dupla (femoral e sacral) em toda a linhagem padrão.

O CUPD (©3; figura 37) apresenta-se conspícuo em arcossáurios, mas amniotas basais (mamíferos e quelônios) mostram que o ZNFM já apresenta alguma clivagem. Se esta clivagem inicial é homóloga à clivagem inicial de arcossáurios, a situação em lepidossáurios é simplificada e derivada. Contudo, pode-se argumentar que o CUPD encontra-se como um músculo bem diferenciado apenas em arcossáurios.

O ILTR (©4, ©5; figuras 37 e 38) é uma apomorfia de arcossáurios. Conforme os dados tabulados, o músculo possui origem e inserção únicas no arcossáurio ancestral. Por sua vez, a duplicidade na origem é plesiomórfica somente para aves, e a duplicidade da inserção é plesiomórfica somente para crocodílios. Já foi aqui comentado que uma inserção dupla possui um importante poder rotator femoral relacionado à passada em mesógrados e ortógrados.

Embora se necessite maiores investigações sobre a clivagem do ILFM em crocodílios, os dados tabulados mostram (©6; figura 38) que este músculo é uma apomorfia de arcossáurios, e, dentro do registro disponível, parece ter sido primitivamente duplo. Também já se comentou que a divisão deste músculo estaria correlacionada à divisão funcional relacionada à passada em aves. Contudo, na medida em que crocodílios são secundariamente mesógrados, esta diferenciação tornou-se menos conspícua, chegando a um relativo desaparecimento por indiferenciação, de maneira aparentemente distinta da encontrada em algumas aves, que sugere supressão.

O ILFB (©7; figura 38) é um músculo de presença constante, muito provavelmente presente no tetrápode ancestral. Mamíferos mostram sua ausência, com algumas variações, que sugerem que o mamífero ancestral já não o possuía. Em aves se encontra a alça defletora tensional, uma apomorfia conseqüente do (ou exaptada para o) seu modo de locomoção. A inervação sacral é constante para tetrápodes.

O PIFM (©8; figura 38) é um dos pontos que recebeu especial atenção e, as atuais conclusões são baseadas em novos conceitos de homologia. Existe variação nas aves paleognatas e virtual ausência nas neognatas. Sua ausência pode ser assumida como plesiomórfica, com os registros sendo interpretados como “rezíduos morfológicos” de natureza reversiva. Contudo, pode-se reconhecer que o padrão duplo é encontrado em amniotas não-arcossaurianos. A clivagem tripla se encontra apenas em lepidossáurios. Arcossáurios, por outro lado, reduziram sua função, aparentemente correlacionada com o desenvolvimento do ZNFM. A inervação é constantemente suprida por nervos pressacrais do plexo lombar, embora em arcossáurios estes possam estar mais associados ao nervo femoral, o suficiente para se tornarem indistintos nomenclaturalmente.

A clivagem do FMTR (©9; figura 39) parece ser distinta em caudados e amniotas, mas nestes últimos, pode-se reconhecer sempre três músculos. A inervação femoral (©10; figura 39) única do amniota ancestral reverte à dupla no sáurio ancestral.

O AMBN, de presença virtualmente constante (apenas neoaves mostram sua ausência), possui uma origem relativamente constante no processo pectineal aviário e processo lateral do púbis (com variação pelo ligamento puboisquiático) (©11; figura 39). As derivações são apenas encontradas em mamíferos, anseriformes e internamente em neoaves, talvez com alguma relação à clivagem na origem (©12; figura 39). A inserção (©13; figura 40), por outro lado, mostra uma variação mais contundente. Mamíferos, quelônios e sáurios apresentam apenas uma inserção no tendão patelar, que se perdura em crocodílios. Contudo, nestes arcossáurios, o AMBN passa também a possuir relações com músculos flexores do pé, após perfurar o ligamento patelar. Aves perderam a inserção patelar, permanecendo apenas com a inserção nestes músculos flexores. A ação do AMBN com esta inserção tem sido relacionada, em neognatas, à função de empoleiramento (Berge, 1981).

O FMTB possui alguma complexidade (©14; figura 40) em amniotas, mas o padrão mamaliano de clivagem é distinto do encontrado em arcossáurios, e a situação de quelônios e lepidossáurios parece ser distinta também. Eventualmente poderia ser considerada como plesiomórfica para arcossáurios, mas estudos mais aprofundados são necessários neste sentido. Crocodílios mostram um padrão simplificado do aviário (como notado por McKitrick, 1991), mas esta simplificação poderia ser advinda de sua postura mesógrada secundária, e não ser representativo do crocodilotársio basal. Pode-se notar que a clivagem do FMTB-lat (©15; figura 40) é ambígua para a ave ancestral. Por outro lado, a clivagem do FMTB-itm (©16; figura 40) está restrita às paleognatas mais apicais, talvez relacionado à cursorialidade. Já o FMTB-med (©17; figura 41) pode ser hipotetizado como duplo para a ave ancestral.

O ILTB (©18, ©19; figura 41) apresenta, em amniotas basais (mamíferos e quelônios), uma origem única (embora existam certas variações derivadas internamente em quelônios). A presença de duas partes é apomórfica para sáurios e a presença de três partes, consequência da clivagem do ILTB-lat, é apomórfica para arcossáurios. Aves revertem esta clivagem mostrando uma homoplasia na presença de um ILTB-lat através da anastomose parcial do ILTB-itm e ILTB-cdl (figura 12d1).

O PTFL (PITB+TBFL) inicialmente mostra uma duplicidade em tetrápodes. No amniota ancestral, o PITB é um músculo simples (©20; figura 41) e o TBFL (©22; figura 42) possui origem dupla. Já em lepidossáurios, o PITB se complexifica ao mesmo tempo em que o TBFL se simplifica. A história de clivagem de ambos, assim como a de inervação (©21, ©23; figura 42), evidencia que a complexidade do primeiro está correlacionada à simplicidade do segundo e às mudanças de inervação em ambos. Por outro lado, mais uma vez pode-se perceber que a condição presente em crocodílios é bastante semelhante à encontrada em quelônios. Em aves, o PTFL encontra-se ausente, e a inervação indicada para estes é apenas hipotética e conservativa.

O perda do PBTB (©24; figura 42) é apomórfica para arcossáurios. A variação no padrão de inervação (©25; figura 43) é derivação interna de mamíferos e lepidossáurios e, da mesma forma que o PTFL, a inervação indicada para este músculo nas aves é apenas hipotética e conservativa.

O FMOB (FMAD+OBTR), é, a princípio, eventualmente duplo no tetrápode ancestral. Já o FMAD (©26; figura 43) torna-se mais complexo, paralelamente, tanto em mamíferos como em arcossáurios. A inervação (©27; figura 43), por outro lado, mostra variações internamente em mamíferos, lepidossáurios e crocodílios.

A análise de clivagem do OBTR (©28; figura 43) mostra problemas. A dificuldade na homologização do padrão reptiliano basal (quelônios e lepidossáurios) com o padrão arcossauriano, assim como a homologia inferida entre o padrão crocodiliano e aviário confere certo grau de especulação. Parece claro que o OBTR mamaliano mostra derivações internas adquiridas paralelamente ao padrão reptiliano basal. Embora não se tenha conseguido fornecer alguma hipótese de homologia entre o OBTR-lat+OBTR-med e o OBTR-lpb+OBTR-isc, a presença do primeiro em quelônios e lepidossáurios faz supor uma possível plesiomorfia. Mesmo com estes problemas, o OBTR só mostra inserção dupla (©29; figura 44) desenvolvida internamente em mamíferos, lepidossáurios e anseriformes. Por outro lado, a inervação (©30; figura 44) é relativamente constante em todos os tetrápodes (salvo variações internas em escamados).

Quanto ao padrão de clivagem arcossauriano, os dados tabulados mostram que o OBTR-mpb (©31; figura 44) crocodiliano e aviário podem ser questionados quanto à homologia, podendo se pensar em homoplasia⁷⁴; da mesma forma, a clivagem do OBTR-lpb (©32; figura 44) também seria homoplásica. Por outro lado, o OBTR-isc (©33; figura 45) parece ser mais fácil de homologizar, e as evidências sugerem a sua presença no arcossáurio ancestral. Entretanto, a tabulação da presença deste músculo em aves é problemática devido ao pequeno tamanho e dificuldade de acesso, além de imprecisões na distinção deste em relação ao OBTR-mpb. Seguiu-se McKittrick (1991) na tabulação do único músculo encontrado em algumas aves como sendo o OBTR-isc (compare os estados tabulados para a ©31 e ©33, tabela 22). Um estudo mais aprofundado é necessário visando, inclusive, denominações representativas da homologia e diferenciação. Se identificados de maneira distinta, a interpretação aqui proferida muda. Assim, a condição que pode ser hipotetizado para o arcossáurio ancestral é de um OBTR duplo (OBTR-lpb e OBTR-isc), sendo ambos com origens únicas.

O CRFL possui origem dupla (©34; figura 45) e inserção anastomosada dupla (©35; figura 45) em réptilios. Variações são encontradas apenas em criptódios, escamados e neoaves. Paralelamente, a condição em mamíferos se assemelha na variação, mas pode-se acrescentar que a homologia dos músculos deve ser vista com cautela. O CRFL-lat (©36; figura 45) com origem dupla, pélvica e vertebral, é apomórfica para amniotas e variações são encontradas apenas internamente nas aves. A parte femoral do CRFL-lat (©37; figura 46) estaria presente na ave ancestral, embora exista variação interna em aves. O CRFL-med (©38; figura 46) possuía origem única amniota ancestral e a duplicidade na origem é apomórfica para o arcossáurio ancestral, com simplificação em neognatas.

A homologia entre o CDFM reptiliano e o mamaliano sempre foi motivo de discussões e a homologia aqui proposta é distinta do encontrado na literatura. Contudo, com esta hipótese homológica, o padrão de clivagem (©39; figura 46) passa a ser mais homogêneo e pode-se prever que ambos CDFM's estavam presentes no amniota ancestral, com alguma simplificação (supressão ou indiferenciação) internamente em mamíferos, quelônios e neoaves (a condição em crocodílios merece estudos mais aprofundados na miologia de *Gavialis*). Utilizando a topografia (©40; figura 46) como argumento discriminatório, o CDFM-plv possui origem vertebral e pélvica em saúrios (quelônios, lepidossáurios e crocodílios). Em aves paleognatas, o CDFM-plv também possui duas origens, levando a crer que a origem postacetabular é homóloga à origem pélvica sauriana e a origem iliovertebral homóloga à origem vertebral. Aves neognatas possuem apenas uma origem, potencialmente homóloga da origem iliovertebral de paleognatas. Mamíferos terianos possuem duas origens ilíacas, mas a situação de um CDFM simples em mamíferos monotremados, com origem vertebral, dificulta sua interpretação como sendo este músculo.

O CDFM-cdl (©41; figura 47) estava presente no amniota ancestral e, com excessão da condição incerta de monotremados, está apenas ausente internamente em quelônios e algumas aves. O FMFB (©42; figura 47) possui história um pouco complexa. Seguiu-se a hipótese homológica de que o FMFB

⁷⁴ Permito-me definir homologia, na ausência de argumentos embriológicos, como a arte do "está perto e é parecido". A correlação de estruturas em posições topograficamente correspondentes e de morfologia, aparentemente, semelhante não fornece grandes problemas, mas comparações entre organismos com morfologias pouco semelhantes, e filogeneticamente adjacentes, possuem um componente subjetivo bastante grande.

de caudados, presente como músculo pleno, seria o homólogo do tendão FMFB de lepidossáurios e crocodílios. Entretanto, está ausente em mamíferos, quelônios e aves, o que leva a concluir que o tendão FMFB representa uma reversão com derivação do padrão caudadiano, posteriormente desaparecendo novamente em aves.

As apomorfias explicitada para os clados coronais podem, em realidade, serem hipotetizadas para os membros externos das linhagens mais inclusivas. Algumas delas podem ser inferidas pela anatomia óssea, outras não.

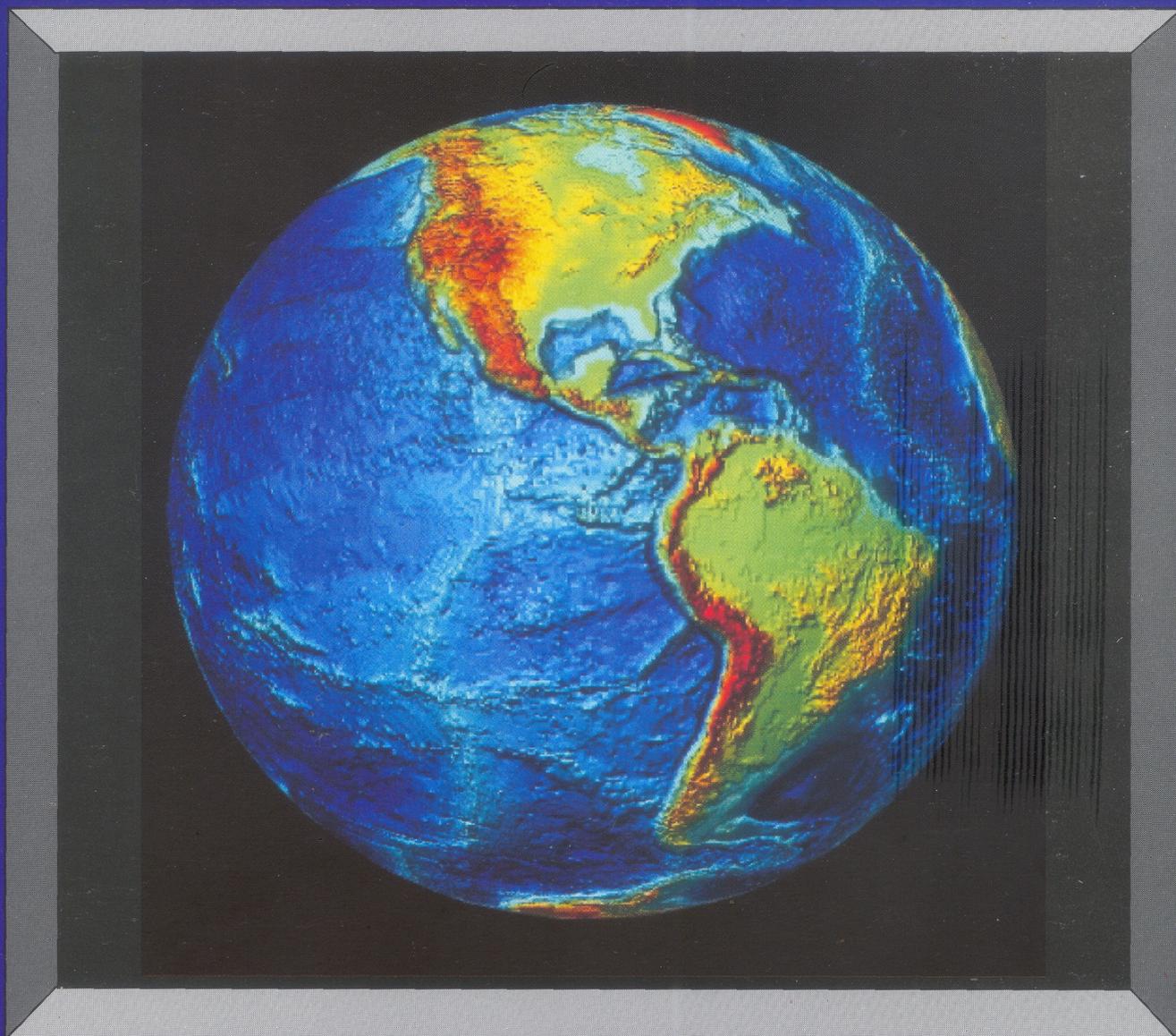
Pôde-se observar muitas derivações lepidossaurianas, iniciadas em algum ponto da linhagem lepidossauromorfiana, o que implica que os lepidossáurios (e precisamente *Sphenodon*) não são bons modelos para se inferir a morfologia de arcossáurios fósseis, mais precisamente, dinossáurios. A aparente morfologia externa de crocodílios levou a fazer-se relações com lepidossáurios que podem ser consideradas totalmente sem fundamento. Considerar-se *Sphenodon* como chave de interpretação e exemplo de primitividade é um grande erro. Em alguns pontos (©8, ©19, ©25, ©39, ©40) *Sphenodon* é até mais derivado que lepidossáurios, apresentando inclusive variações e simplificações até mesmo individuais. Contrariando bastante o senso comum, o modelo miológico pélvico arcossauriano é mais próximo do queloniano do que do lepidossauriano.

Em relação à linhagem arcossauromorfiana pode-se notar algumas apomorfias que apareceram em algum ponto anterior ao aparecimento do arcossáurio ancestral e posterior ao aparecimento do sáurio ancestral. A inserção do AMBN nos músculos da panturrilha, confia uma função certamente mais ampla do que a observada em aves, relacionada à flexão dos dedos do pé na flexão total do membro pélvico em um eventual descanso. A clivagem em tríade do FMTB também é uma morfologia que deve ser hipotetizada como aparecendo em algum ponto basal da linhagem arcossauromorfiana.

Crocodílios mostram o FMTB-ext (FMTB-lat+FMTB-itm) menos desenvolvido que o FMTB-int (=FMTB-med) e tal condição foi aqui relacionada à mesogradia reversiva destes. Crocodilotársios ortógrados poderiam possuir o desenvolvimentos inverso destes FMTB's, numa semelhança com aves.

Quanto à linhagem avemetatarsaliana, as evidências apresentadas mostram apenas que um FMTB-med duplo pode ser hipotetizados com relativa certeza para sua base, aparecendo em algum ponto da linhagem avemetatarsaliana. As informações sobre a clivagem do FMTB-lat são ambíguas.

Muitas das apomorfias aviárias aqui citadas (©4, ©7, ©14, ©17, ©18, ©20, ©22, ©37, ©40) estão provavelmente correlacionadas ao bipedalismo ortógrado e especializações volantes (e.g., sinostose ilioisquiática, brevidade da cauda, etc.) e, certamente poderão ser encontradas em membros basais da linhagem avemetatarsaliana.



Programa de Pós-Graduação em Geociências

Mestrado e Doutorado - Porto Alegre

Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Instituto de Geociências

Departamento de Paleontologia e Estratigrafia

Pós-Graduação em Paleontologia

Padrão muscular da coxa de arcossauromorfos fósseis.

Aplicação do cladismo reverso e teste de hipóteses.

Volume II

(TEXTO)

Edio-Ernst Kischlat

Tese apresentada ao curso de pós-graduação em Paleontologia e Estratigrafia como pré-requisito para obtenção do título de Doutor em Ciências.

Orientador: Prof. (D.Sc.) Mário Costa Barberena

Co-Orientadora: Prof^a. (D.Sc.) Lígia Krause

BANCA EXAMINADORA:

Prof. (D.Sc.) César Leandro Schulz (UFRGS)

Prof. (D.Sc.) Ulisses Caramaschi (UFRJ)

Prof^a. (D.Sc.) Ana María Báez (UBA)

21 de Fevereiro de 2003

Kischlat, Edio-Ernst

Padrão muscular da coxa de arcossauromorfos fósseis: Aplicação do cladismo reverso e teste de hipóteses. / Edio-Ernst Kischlat. - Porto Alegre: UFRGS, 2003.

3v., xii+451p., 90fig., 28tab.

Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Instituto de Geociências. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil, 2003.

Orientador: Prof. (D.Sc.) Mário Costa Barberena

Co-Orientadora: Prof^a. (D.Sc.) Lígia Krause

1. Paleontologia. 2. Archosauria. 3. Paleovertebrados.
I. Título.

CDD 567.97

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

CONTEÚDO

Volume I

1. Introdução.	1
2. Material & métodos.	5
2.1. Material.	5
2.1.1. Abreviaturas institucionais.	5
2.1.2. Material estudado.	5
2.2. Métodos.	6
2.2.1. Cladismo reverso: formulação de hipótese.	6
2.2.2. Nomenclatura miológica.	10
2.2.3. Nomenclatura osteológica.	14
2.2.4. Nomenclatura postural.	17
2.2.5. Nomenclatura sistemática filogenética.	18
2.2.5.1. Considerações sobre filogenia e cladismo.	18
2.2.5.2. Categorias lineanas, conceito de espécie e morfótipos.	22
2.2.5.3. Considerações nomenclaturais.	26
2.2.5.4. Proposta de uma notação padrão para definições de clados.	28
2.2.5.4.1. Tipologia.	29
2.2.5.4.2. Nomes do grupo-família.	31
2.2.5.4.3. Nomes com incongruência semântica.	31
2.2.5.4.4. Coordenação tipológica entre nomes.	32
2.2.5.4.5. Comentários sobre alguns nomes reptilianos.	32
2.2.5.4.6. Listagem das definições dos nomes discutidos.	68
3. Análise miológica nos grupos-coronais.	73
3.1. Padrões miológicos internos.	73
3.1.1. Aves.	73
3.1.1.1. Aves neognatas.	74
3.1.1.2. Aves paleognatas.	80
3.1.1.3. Padrão miológico hipotético ancestral aviário.	83
3.1.2. Crocodílios.	86
3.1.3. Escamados.	94
3.1.4. <i>Sphenodon</i>	101
3.1.5. Quelônios.	106
3.1.6. Mamálios.	112
3.1.7. Lissanfíbios.	121
3.2. Construção de padrões hipotéticos plesiomórficos e homologias.	126

3.2.1. Arcossáurios.	126
3.2.2. Lepidossáurios.	137
3.2.3. Saurios.	140
3.2.4. Reptílios.	143
3.2.5. Amniotas.	145
3.2.6. Tetrápodes.	147
3.3. Análise cladística reversa da musculatura pélvica.	149
3.3.1. Aspectos metodológicos.	149
3.3.2. Evolução da musculatura pélvica.	152

Volume II

4. Revisão das propostas miológicas para táxons arcossauromorfianos fósseis.	157
4.1. Introdução.	157
4.2. Modelos avemetatarsalianos ornitisquianos.	157
4.2.1. O modelo de A.S. Romer para <i>Thescelosaurus</i>	158
4.2.2. O modelo de P.M. Galton para <i>Hypsilophodon</i>	164
4.2.3. O modelo de W.P. Coombs, Jr., para <i>Euoplocephalus</i>	169
4.2.4. Modelos parciais e evolução da musculatura em ornitisquios.	173
4.3. Modelos avemetatarsalianos paquipedossaurianos.	178
4.3.1. O modelo de F. von Huene para <i>Plateosaurus</i>	179
4.3.2. O modelos de M.R. Cooper para <i>Massospondylus</i>	185
4.3.3. Modelos parciais e evolução da musculatura em paquipedossáurios.	189
4.4. Modelos avemetatarsalianos teropodianos.	191
4.4.1. O modelo de W.K. Gregory & C.L. Camp para <i>Ornitholestes</i>	191
4.4.2. O modelo de D.A. Russel para <i>Dromiceiomimus</i>	195
4.4.3. O modelo de A.S. Romer para <i>Tyrannosaurus</i>	200
4.4.4. Modelos parciais e evolução da musculatura em terópodes.	206
4.5. Modelos crocodilotarsianos.	220
4.5.1. O modelo de A.D. Walker para <i>Ornithosuchus</i>	220
4.5.2. O modelo de D.S. Nash para <i>Orthosuchus</i>	224
4.5.3. Modelos parciais e evolução da musculatura em crocodilotársios.	228
4.6. Modelos arcossauromorfianos basais.	236
4.6.1. O modelo de A.S. Romer para <i>Euparkeria</i> e <i>Erythrosuchus</i>	237
4.6.2. O modelo de M.J. Benton para <i>Hyperodapedon</i>	240
4.6.3. Modelos parciais e evolução da musculatura em arcossauromorfos basais.	244
5. Aplicação do modelo proposto para arcossáurios triássicos sul-rio-grandenses.	253
5.1. O fêmur de Faixa Nova (<i>Avemetatarsalia Saurischia indeterminata</i>	253

5.1.1. Descrição.	253
5.1.2. Discussão.	254
5.2. Considerações sobre a anatomia femoral de <i>Staurikosaurus</i> e <i>Guaibasaurus</i>	255
5.3. Saurísquido indeterminado de Botucaraí.	256
5.3.1. Descrição.	257
5.3.2. Discussão.	259
5.4. <i>Karamuru vorax</i> , novo táxon (Crocodylotarsi, Suchia).	261
5.4.1. Diferenciação preliminar dos demais táxons sul-rio-grandenses relacionados.	262
5.4.2. Descrição da cintura pélvica e fêmur.	263
5.5. Considerações sobre a hipótese filogenética de Parrish (1993).	271
5.6. Comentários sobre a anatomia de <i>Prestosuchus chiniquensis</i>	272
6. Conclusões.	275
7. Referências bibliográficas.	287
Volume III	
8. Figuras & tabelas.	333

4. Revisão das propostas miológicas para táxons arcossauromorfianos fósseis

4.1. Introdução

Foram consultadas quase todas as obras relativas à miologia pélvica em arcossauromorfos. Existem algumas propostas bem sucintas, outras mais elaboradas, e alguns autores utilizaram mais de um publicação para a sua proposta. A nomenclatura e a topografia inferidas, são, às vezes, confusas. O volume muscular ilustrado, por outro lado, é uma matéria quase especulativa, conseqüente do entendimento do autor. Esta dificuldade na quantificação da massa muscular é discutida por alguns autores (e.g., McGowan, 1979, 1982, 1986; Paul, 1987; Bryant & Seymour, 1990).

A atual análise partirá do MPHA (“Modelo Plesiomórfico Hipotético Arcossauriano”) aqui desenvolvido, inicialmente abordando os avemetatarsálios, posteriormente os crocodilotársios. Um segundo passo, partindo-se do MPHS (“Modelo Plesiomórfico Hipotético Sauriano”), será a abordagem das propostas sugeridas para arcossauromorfos não-arcossaurianos. O objetivo aqui é contrapor as opiniões pessoais de alguns autores que descreveram a miologia pélvica, analisando prós e contras das respectivas hipóteses. Pode-se argumentar que estes autores não utilizaram qualquer método em particular de inferência (a não ser escolhendo um ou mais táxons atuais como modelos) mas apenas procurando evidências topográficas ósseas compatíveis com um modelo subjetivo inferido. Mesmo assim, muitos pontos em comum existem entre estas propostas e o MPHA e o MPHS.

4.2. Modelos avemetatarsalianos ornitísquianos

Ornitísquios (*Stegosaurus*–*Allosaurus*) representam uma das divergências mais basais conhecidas dentro da linhagem avemetatarsaliana (figura 7). O estudo da morfologia pélvica e de modelos musculares já propostos podem ser avaliados no reconhecimento de marcos derivativos, que podem corroborar ou refutar estes modelos, assim como ordenar as derivações previstas dentro da linhagem avemetatarsaliana (enumeradas na página 134).

Ornitísquios mais derivados (ortópodes) podem ser divididos em três linhagens: (1) tireóforos (*Ankylosaurus*–*Triceratops*; figura 48b-d), que culminam em formas predominantemente quadrúpedes, graviportais e encouraçadas (eurípodes) (Coombs *et al.*, 1990); (2) ponderópodes (*Ceratops*–*Camptosaurus*; figura 48e-f), composto por formas bípedes – paquicefalossáurios e ceratópsios – estas últimas também culminando em formas quadrúpedes; e (3) ornitópodes (*Camptosaurus*–*Triceratops*; figura 48g-j), composto por formas bípedes ortógradas.

A característica morfológica derivada mais conspícua na pelve de ornitísquios é a opistopubia. Entretanto o ornitísquio mais basal, e mais antigo, *Pisanosaurus* (Mesotriássico argentino), não possui a pelve bem preservada. Contudo, Sereno (1991a, 1997) relata a possibilidade de que não seja opistopúbica. Seqüencialmente, *Lesothosaurus* (Eojurássico da África meridional), já mostra uma pelve

opistopúbica (figuras 48a e 49a). Tireóforos, mais especificamente anquilossáurios, mostram derivações morfológicas na pelve, especialmente no que se refere a ala do ílio curvada sobre o acetábulo e a redução do púbis como um todo (figura 49b-c). Tal derivação certamente se refletiria sobre o padrão muscular, já que estes animais eram graviportais (Coombs, 1979). Embora ornitópodes (figura 49f-h) sejam relativamente conservativos na morfologia geral (o que também se refletiria na musculatura), ponderópodes, principalmente ceratópsios (figura 49d-e), também mostram derivações no que se refere ao opistopúbis, com seu encurvamento e relativo encurtamento. Este encurtamento também teria ocorrido em ornitópodes hadrosauriformes, paralelamente a tireóforos e ponderópodes (figura 49h).

O primeiro estudo sobre a musculatura pélvica ornitisquiana foi o de Dollo (1883, 1888a), abordando as inserções musculares no fêmur de *Iguanodon* (um ornitópode). Posteriormente, Gregory (1919) anunciou seu estudo nunca efetivamente publicado. Seus desenhos, figurando o tireóforo *Stegosaurus*, o ponderópode *Triceratops* e os ornitópodes *Camptosaurus* e *Trachodon* (= *Hadrosaurus*), só foram publicados posteriormente por Romer (1927b). Romer partiu deste estudo e discutiu a totalidade da musculatura pélvica, primeiro preliminarmente (1923a), depois, utilizando o ornitópode *Thescelosaurus* como padrão, de maneira mais aprofundada (1927b), tecendo comentários sobre o estudo não publicado de Gregory. Lull & Wright (1942) abordaram a musculatura do ornitópode *Anatosaurus*, mas seu trabalho não se encontra disponível para um estudo crítico. Janensch (1955) discute áreas de inserção no fêmur de ornitópode *Dysalotosaurus*⁷⁵, comentando o trabalho de Romer (1927b). Galton (1969), utilizou o ornitópode *Hypsilophodon* e também o estudo de Romer (1927b) como base, e comenta algumas inconsistências de seu modelo. Seus resultados são aplicados em estudos posteriores (Galton, 1974, 1975). Walker (1977) comenta algumas destas propostas sobre ornitópodes, também comentando inconsistências. Como já dito, a pelve dos ornitópodes citados é bastante semelhante à de *Lesothosaurus*, o que significa que sua morfologia (e conseqüentemente padrão muscular) pode ser assumido como relativamente plesiomórfico.

Ponderópodes foram tratados por Russel (1935)⁷⁶, e tireóforos por Coombs (1979), abordando a musculatura de *Chasmosaurus* e *Euoplocephalus*, respectivamente. Coombs (1979) seguiu, basicamente, o modelo de Romer (1927b). Bakker (1971) faz alguns comentários rápidos sobre a musculatura do tireóforo *Stegosaurus* e do ponderópode *Triceratops*.

4.2.1. O modelo de A.S. Romer para *Thescelosaurus*

Romer publicou diversos trabalhos sobre a miologia pélvica, relativos a crocodílios (1923b), aves (1927a) e escamados (1942). Introduziu o assunto primeiramente de maneira sucinta (1923a), juntamente com seu modelo desenvolvido para o terópode *Tyrannosaurus* (1923c, a ser comentado

⁷⁵ *Dysalotosaurus* é sinônimo subjetivo júnior de *Dryosaurus* (cf. Sues & Norman, 1990:500).

⁷⁶ Infelizmente todas as tentativas de adquirir tal trabalho foram frustradas e não se pôde avaliar a real importância deste estudo sobre avemetatarsálios ornitisquios ceratópsios.

adiante, página 200). Culminou com um estudo mais amplo (1927b), comportando diversos ortópodes⁷⁷, mas utilizando apenas o ornitópode hipsilofodôncio *Thescelosaurus* (figura 48i) como ilustrativo de uma condição primitiva. A escolha da pelve de *Thescelosaurus* é providencial pela sua semelhança à pelve ornitisquiana mais antiga conhecida (*Lesothosaurus*, do Eojurássico) (figura 49a). Entretanto, o autor assumiu alguns falsos pressupostos, que proporcionaram algumas inconsistências topográficas e funcionais, tais como: (1) euornitópodes possuíam uma postura tripodal; (2) as formas mais apicais (hadrossauriformes) era aquáticas; e, (3) existia alguma proximidade filogenética entre ornitísquios e aves. A opistopubia ornitisquiana é, realmente, bastante sugestiva para se hipotetizar uma proximidade filogenética entre estes e as aves, tendo sido defendida até recentemente (Galton, 1970)⁷⁸.

Romer (1927b) argumenta que o método utilizado para sua reconstrução miológica (figuras 50 e 51) foi o cruzamento de informações advindas do reconhecimento de origens e inserções de músculos no osso com a suposta posição de músculos crocodilianos e aviários já descritos (Romer, 1923b, 1927a). Este método não difere muito do aqui utilizado, exceto por duas questões: (1) não se utilizou um modelo aviário e outro crocodiliano, mas sim um modelo plesiomórfico hipotético arcossauriano; e, (2) não se pôde estudar diretamente o material fóssil. Logo, um exame seria necessário para um teste e refinamento dos comentários que serão feitos.

CUPD: no MPHA seria um músculo único de presença bastante provável; mas o autor assumiu homologias distintas, tratando o CUPD juntamente com o ILTR.

Denominação original: "*Pubo-ischio-femoralis internus*" (*partim*).

Observações: (1) a origem provável seria semelhante a de crocodílios, na face medial do ílio e vértebras sacrais; (2) a inserção hipotetizada para o ILTR, como sendo na face medial do fêmur, seria, sim, compatível com a do CUPD.

ILTR: no MPHA seria um músculo de origem e inserção simples; foi hipotetizado como músculo simples, mas sendo bastante anômalo na origem, inserção e ação, e comportando juntamente o CUPD.

Denominação original: "*Pubo-ischio-femoralis internus*" (*partim*).

Origem: principalmente das vértebras caudotrunciais, e eventualmente de áreas do ílio e púbis, com curso ventral à espinha cranial do ílio (que por sua vez possui uma face ventral plana, formando a incisura ILTR).

Inserção: grande parte inserida no trocânter coxal (*Trochanter coxalis*, "*greater trochanter*") (cf. Romer, 1927b:254), mas também na face medial do fêmur.

⁷⁷ Thyreophora: *Scelidosaurus*, *Stegosaurus*, *Dacentrurus*, *Kentrurosaurus*, *Polacanthus*, *Struthiosaurus*, *Hoplitosaurus*, *Ankylosaurus*, *Nodosaurus*, *Stegopelta*; Ceratopsia: *Psittacosaurus*, *Protiguanodon*, *Protoceratops*, *Leptoceratops*, *Brachyceratops*, *Monoclonius*, *Triceratops*; Ornithopoda: *Nanosaurus*, *Laosaurus*, *Dryosaurus*, *Hypsilophodon*, *Thescelosaurus*, *Camptosaurus*, *Iguanodon*, *Hadrosaurus*, *Trachodon*, *Corythosaurus*, *Saurolophus*, *Kritosaurus*, *Parasaurolophus*. Incluiu ainda um saurísquio terópode: *Troodon*.

⁷⁸ É curioso que esta opistopubia sugira uma proximidade maior com aves do que a propubia saurisquiana. Romer (1923c) utilizou explicitamente o modelo crocodiliano na sua reconstrução miológica saurisquiana. Entretanto, o cladismo mostra que aves são saurísquios opistopúbicos, e a opistopubia ornitisquiana e a aviária são morfologias convergentes. Conseqüentemente, é esperado que a miologia pélvica também seja morfológicamente convergente, mas não inteiramente igual.

Observações: (1) Romer (1927b:234) acreditou que este músculo seria o correspondente do CUPD aviário, hipótese não suportada aqui; (2) parece que a origem vertebral hipotetizada é demasiadamente extensa para estas formas com a porção trunca da coluna vertebral relativamente pouco móvel (*cf.* Romer, 1927b) e com a ação de rotação medial inferida como plesiomorfia; (3) a origem ilíaca é provável, mas a origem púbica deve ser reavaliada no que se refere a origem do PIFM; (4) a inserção no trocânter coxal é totalmente errônea e poderia representar a inserção do ISFM; (5) a inserção acessória na face medial do fêmur (não figurada) deve ser avaliada como sendo a inserção do CUPD; (6) a ação hipotetizada é a de extensor (inserção principal trocantérica), adutor (inserção acessória medial) e flexor femoral, distinta da ação em arcossáurios atuais (rotação medial e protração femoral); (7) pode-se concluir que este músculo apresenta problemas na construção hipotética e deve ser totalmente reavaliado.

ILFM: no MPHA estaria presente, podendo ter origem dupla, mas inserção única ou coalescente; o autor hipotetizou um músculo duplo, comportando um padrão semelhante ao aviário.

Denominação original: “*Ilio-trochantericus*” (ILFM-crn), “*Ilio-femoralis (externus)*”⁷⁹ (ILFM-cdl).

Origem: da parte dorsal e preacetabular da ala do ílio (ILFM-crn); relacionado à crista supracetabular, cranialmente à origem do ILFB (ILFM-cdl).

Inserção: caudalmente no trocânter coxal, com curso dorsal à incisura formada pelos trocânteres coxal e “inferior” (“*lesser trochanter*”) (ILFM-crn); sobre o “trocânter inferior”, lateralmente (e não no topo, em continuação ao “trocânter inferior”) (ILFM-cdl).

Observações: (1) a inserção do ILFM-crn no trocânter coxal é totalmente errônea; (2) a inserção do ILFM-cdl lateralmente no “trocânter inferior” é pouco provável; (3) a ação hipotetizada para o ILFM-crn (retrator femoral) é distinta da prevista pelo MPHA (rotator medial e protrator femoral); (4) a ação hipotetizada para o ILFM-cdl (com função postural, auxiliando o posicionamento da cabeça do fêmur na articulação, durante a adução e abdução femoral) está de acordo com o MPHA; (4) pode-se concluir que estes músculos apresentam problemas na construção hipotética e devem ser reavaliados.

ILFB: no MPHA estaria presente, sendo um músculo único e universal em todos os reptílios coronais, não havendo razão para se pensar em sua ausência, *a priori*; entretanto, a presença da alça ILFB é indeterminada.

Denominação original: “*Ilio-fibularis*”.

Origem: de uma área relativamente grande na face lateral da ala do ílio, caudalmente ao antitrocânter.

Inserção: presumivelmente na face lateral da extremidade proximal da fíbula, mas o autor figurou também uma inserção acessória nos músculos da panturrilha.

Observações: (1) a inserção dupla ilustrada concorda com o MPHA; (2) a ortogradia pélvica implica em atentar para eventuais impressões da alça ILFB sobre a extremidade distal do fêmur; (3) a ação de flexão

⁷⁹ Deve-se notar que Romer (1927b:256) insiste em tecer comparações homológicas deste músculo com os glúteos mamalianos. Volto a afirmar que comparações entre mamíferos e dinossáurios (obviamente incluindo aves) é aqui totalmente desencorajado. Em tempos de cladismo, tal procedimento é anacrônico.

e relativa adução crural está de acordo com o MPHA.

PIFM: no MPHA estaria presente e atrofiado, com a sua ação restrita; o autor não o hipotetizou, mas utilizou o nome "*Pubo-ischio-femoralis internus*" para o ILTR+CUPD, assumindo uma homologia somente com o CUPD aviário.

Observações: (1) o autor (p.242) observa que o processo prepúbico é uma lâmina diagonalmente disposta com a extremidade abacetabular ampla, não podendo ser o local de origem do AMBN devido ao curso deste inserindo-se no tendão patelar; (2) o PIFM aqui hipotetizado para arcossáurios, poderia estar perfeitamente presente, originando-se adacetabularmente no processo prepúbico, dorsalmente, como hipotetizado para a suposta origem do ILTR; (3) sua inserção poderia ser sobre o FMTB-int (como nos arcossáurios atuais que o possuem) ou, eventualmente mostrando uma reversão especulativa, sobre o fêmur, medial- e proximalmente, sobre as rugosidades descritas pelo autor (pp.255-6), mais evidenciadas em "*Corythosaurus, Triceratops, and a few other forms*".

AMBN: no MPHA estaria presente como músculo único, perfurando a patela; o autor hipotetizou um músculo aparentemente pouco desenvolvido.

Denominação original: "*Triceps femoris, ambiens*".

Origem: "indubitavelmente" da região logo cranial ao acetábulo, mas pouco marcado.

Inserção: no ligamento patelar, embora afirmando que a inserção sobre músculos da panturrilha fosse impraticável, figurou-a em suas ilustrações.

Observações: (1) a perfuração patelar e a inserção sobre músculos da panturrilha, embora citada como impraticável pelo autor, seria bastante provável, já que é prevista pelo MPHA; (2) a ação de extensão crural, hipotetizada pelo autor, parece ser simplista, já que o torque parece ter sido muito pequeno para um extensor; (3) por outro lado, a inserção nos músculos da panturrilha é compatível para um flexor digital; (4) a inserção no ligamento patelar é provável e plesiomórfica.

FMTB: no MPHA estaria presente, sendo um músculo, pelo menos, triplo; o autor o descreveu como dividido pelo "trocâter inferior" em porções externa e interna, mas cita ainda uma terceira porção medialmente.

Denominação original: "*Triceps femoris, femoro-tibialis*".

Origem: como um todo, do corpo do fêmur; face caudal do corpo do fêmur, lateral ao "trocâter inferior" (FMTB-lat); face cranial do corpo do fêmur, medialmente ao "trocâter inferior" (FMTB-itm); face medial do corpo do fêmur, cranialmente ao trocâter CDFM (FMTB-med).

Inserção: sua ilustração mostra uma inserção na tíbia, através do ligamento patelar.

Observações: (1) devido ao ortogradismo, o FMTB-int seria menos desenvolvido que o FMTB-ext (FMTB-lat+FMTB-itm).

ILTB: no MPHA estaria presente, devendo ser triplo; entretanto, o autor o descreveu como um músculo duplo (ILTB-crn e ILTB-lat).

Denominação original: “*Triceps femoris, ilio-tibialis*”.

Origem: da maior parte da espinha cranial (ILTB-crn) e ao longo do bordo dorsal do ílio (ILTB-lat), sem indicações de subdivisão.

Inserção: sua ilustração mostra uma inserção comum no ligamento patelar.

Observações: (1) Romer (1927b) observa que a espinha cranial tende a se curvar lateralmente em ornitópodes apicais (hadrossáurios), tornando o vetor tensional protractor do ILTB-crn mais paralelo ao eixo de simetria; (2) à protração femoral com certa abdução, observada pelo autor para o ILTB-lat, deve-se adicionar a extensão crural.

PITB: no MPHA estaria presente, entretanto a ortogradia pélvica implica no estrangulamento deste por ambos FMAD's (cf. figura 18c); o autor defende sua ausência devido à retroversão púbica e na ausência de qualquer ponto de origem no ísquio, além de um eventual conflito com o OBTR-lpb.

Denominação original: “*Pubo-ischio-tibialis*”.

Observações: (1) a topografia da origem em crocodílios, cranial- e adacetabularmente no ísquio, juntamente com o ortogradismo, opistopubia ornitisquiiana (e, por comparação, com o modelo aviário) e a eventual proximidade das origens dos FMAD's, levam a aceitar que realmente o PITB estivesse ausente; (2) entretanto, a disposição mais distal da inserção do FMAD-lat (veja adiante) suporta sua presença.

TBFL: no MPHA estaria presente, sendo um músculo duplo; o autor tratou parte deste músculo (TBFL-vnt) juntamente com o CRFL-crm, sem mencionar a existência do TBFL-drs, e assumindo ser homólogo do CRFL-med aviário.

Denominação original: “*Flexor tibialis internus*” (*partim*) (TBFL-vnt).

Origem: de uma projeção óssea (ou rugosidade) do bordo dorsal do ísquio, na metade do osso (TBFL-vnt).

Inserção: na tíbia, na região do joelho (TBFL-vnt).

Observações: (1) o TBFL-drs não foi hipotetizado pelo autor, mas pelo modelo aqui sugerido, sua presença é bastante provável, com a origem na ala do ílio, caudalmente ao CRFL-lat; (2) o autor homologizou o TBFL-vnt com o “*ischio-flexorius*” aviário (em realidade o CRFL-med); (3) existe uma relação topográfica entre a suposta origem do TBFL-vnt ornitisquiiano e a origem do CRFL-med aviário (cf. figuras 11f e 14a) que deve ser investigada; (4) a presença de origem dupla para o CRFL-med em aves paleognatas e crocodílios (figura 17k-l), a embriogenia de *Gallus*, assumida como representativa para aves (figura 12), e a topografia das origens do ISFM, FMAD e TBFL-vnt em crocodílios (figura 17k-l), induzem a considerar a origem muscular proposta pelo autor, como mais compatível com o TBFL-vnt do que com o CRFL-med.

PBTB: no MPHA estaria ausente; o autor também o hipotetizou como tal, sugerido pela ausência tanto em crocodílios quanto em aves.

Denominação original: “*Pubo-tibialis*”.

Observações: não há porque se pensar na sua presença.

FMAD: no MPHA estaria presente como músculo duplo; o autor sugeriu dois músculos por ser a condição arcossauriana coronal, mas levantando a possibilidade de ser único.

Denominação original: “*Adductor femoris*”.

Origem: rugosidades na face lateral do ísquio, dorsalmente à origem do OBTR-lpb e ventralmente à origem do ISFM.

Inserção: sobre uma leve crista, estendendo-se, distalmente, a partir do trocâter CDFM, em direção ao côndilo lateral.

Observações: (1) a ausência do OBTR-isc entre as origens dos FMAD's possibilita um grau de coalescência nas origens destes que encontra suporte nas aves, desta forma, a eventual presença de apenas uma superfície de origem não impede de se reconhecer dois FMAD's; (2) o autor reconhece, como inserção, uma crista que se dirige ao côndilo lateral, o que induziria a pensar numa inserção crocodiliana (embora separada), com o FMAD-lat possuindo uma extensão mais distal que o FMAD-med, e proporcionando espaço para o PITB.

OBTR: no MPHA estaria presente como músculo duplo; o autor defendeu que a opistopubia ornitisquiiana poderia ter proporcionado condições homoplásicas para o OBTR (*cf.* Romer, 1927b:245), com uma porção originada simultaneamente do púbis e ísquio (OBTR-lpb), e uma outra porção, atrofiada ou ausente, originada somente do ísquio (OBTR-isc).

Denominação original: “*Pubo-ischio-femoralis externus, anterior part*” (OBTR-lpb), “*Pubo-ischio-femoralis externus, posterior part*” (OBTR-isc).

Origem: do hiato puboisquiático, onde se pode observar seu limite cranioventral no púbis, que possui um sulco abacetabularmente à articulação escapular puboisquiática (entre o processo obturatório do ísquio e o escapo do púbis), e o limite caudodorsal, com um sulco ao longo do escapo do ísquio, não sendo um músculo de origem medial no púbis e ísquio, como em aves, mas sim lateral (OBTR-lpb); confinada entre as origens dos FMAD's adacetabularmente no ísquio (OBTR-isc).

Inserção: provavelmente, caudal e medialmente ao trocâter coxal, em uma fossa.

Observações: (1) embora o púbis de ornitíscios possua uma ampla área que poderia ser usufruída pela origem do OBTR-mpb, o autor não sugeriu sua presença, concordando com o MPHA; (2) a presença do OBTR-isc foi descrita como pouco provável pelo autor, conseqüente da retroversão púbica, com migração adacetabular pelo estrangulamento dos FMAD's; (3) entretanto, o MPHA prevê um OBTR-isc presente, e a nomenclatura permite uma morfologia homoplásica ao modelo aviário (*i.e.*, com origem na extremidade adacetabular do ísquio).

CRFL: no MPHA estaria presente como músculo triplo, com um CRFL-lat e dois CRFL-med (origens isquiática – CRFL-crm – e do ligamento ilioisquiático – CRFL-cdm); entretanto o autor hipotetizou apenas a origem ilíaca (CRFL-drs) e uma provável origem isquiática (CRFL-crm).

Denominação original: “*Flexor tibialis externus*” (CRFL-lat); “*Flexor tibialis internus*” (*partim*) (CRFL-crm).

Origem: do bordo caudal do ílio, por dedução (CRFL-lat); indeterminada (CRFL-crm).

Inserção: na tíbia, na região do joelho.

Observações: (1) o CRFL-crm foi hipotetizado como podendo estar presente, mas sem deixar qualquer evidência; (2) esta assunção foi baseada em aves neognatas, onde o CRFL-med possui origem única, conseqüente da sinostose ilioisquiática, mas paleognatas possuem o CRFL-med com origem dupla (CRFL-crm e CRFL-cdm), como em crocodílios; (3) ornitísqüios, aves paleognatas e crocodílios não possuem sinostose ilioisquiática, o que leva a concluir uma origem dupla para o CRFL-med em ornitísqüios, originados da extremidade adacetabular do ísquio, junto ao bordo caudal (CRFL-crm) e do ligamento ilioisquiático (CRFL-cdm).

ISFM: no MPHA estaria presente como músculo único, como sugerido pelo autor.

Denominação original: “*Ischio-trochantericus*”.

Origem: face dorsomedial do ísquio, em uma crista alongada que se estende abacetabularmente.

Inserção: especulada como próxima da cabeça, na face caudal, como encontrado em lepidossáurios.

Observações: (1) a ilustração de Romer mostra, realmente, uma origem na face lateral do ísquio; (2) a inserção figurada é muito “lepidossauriana”, pois o músculo que se insere mais proximalmente em arcossáurios é o OBTR e não o ISFM; (3) por outro lado, a inserção figurada para o ILTR, caudalmente ao trocânter coxal, poderia representar a inserção deste músculo.

CDFM: no MPHA estaria presente como músculo triplo (CDFM-plv com uma origem ilíaca e outra vertebral) e com eventual presença do tendão FMFB, muito semelhante à hipótese do autor.

Denominação original: “*Coccygeo-femoralis brevis*” (CDFM-plv), “*Coccygeo-femoralis longus*” (CDFM-cdl).

Origem: parcialmente do bordo ventral da espinha caudal do ílio, de um superfície ampla (fossa CDFM-plv); porções ventrais das vértebras caudais, diapófises e costelas (CDFM-cdl); do trocânter CDFM (FMFB).

Inserção: sobre o trocânter CDFM (“*Trochanter IV*”) (CDFM); nos músculos da panturrilha (FMFB).

Observações: (1) a presença de trocânter CDFM pendente, há muito comentado na literatura (Dollo, 1888a), seria um marco derivativo da presença do tendão FMFB, um possível estabilizador genicular; (2) existem duas opções para a inserção do CDFM-plv, a condição aviária (*i.e.*, preferencialmente proximal ao trocânter CDFM) e a condição crocodiliana (*i.e.*, lateral ao citado trocânter).

4.2.2. O modelo de P.M. Galton para *Hypsilophodon*

Galton (1969, 1974, 1975) utiliza os dados de Romer (1927b) e os aplica na reconstrução miológica da pelve e do fêmur (figura 52a-d) de *Hypsilophodon* (figuras 48h e 49g). Em alguns pontos, este autor chega a conclusões distintas, mas também defende uma estreita relação filogenética entre ornitísqüios e aves (Galton, 1970). Devido à proximidade filogenética (e morfológica) entre *Thescelosaurus* e *Hypsilophodon*, serão notadas apenas pontos diferenciais entre ambas as propostas.

CUPD: o autor seguiu Romer (1927b) no uso do nome e homologias, hipotetizando um músculo composto pela mistura de CUPD, ILTR e PIFM.

Denominação original: “*M. pubo-ischio-femoralis internus, ventral part*”.

Origem: de uma área bem definida na face lateral do processo prepúbico.

Inserção: corpo do fêmur, proximal à depressão na base do trocânter CDFM, e, possivelmente, mediodistal ao “trocânter inferior”.

Observações: (1) a origem no púbis parece ser mais provável para o PIFM, e a origem do CUPD seria, em realidade, na face medial do ílio e vértebras sacrais; (2) a inserção no corpo do fêmur seria, provavelmente, feita na depressão medial ao trocânter CDFM (figura 52h), e não na área proximal a esta; (3) esta topografia conferiria uma ação de abdução e rotação lateral, prevista no modelo aqui sugerido; (4) o autor comenta que esta depressão é bastante cranial em *Dysalotosaurus*, compatível com a ação aqui proposta, podendo ainda ser interpretado como uma derivação adicional; (4) a impressão mediodistal ao “trocânter inferior” deve ser, provavelmente, referida ao ILTR (figura 52g); (5) esta mesma área foi referida como sendo uma inserção do ILFM-cdl; (6) pode-se concluir que este músculo apresenta problemas na construção hipotética e deve ser totalmente reavaliado.

ILTR: o autor, seguindo o modelo de Romer (1927b), distinguiu-o mais claramente do CUPD, e a inserção sugerida como simples, também mostra imperfeições, embora sendo um pouco distinta.

Denominação original: “*M. pubo-ischio-femoralis internus, dorsal part*”.

Origem: superfície ventral das diapófises das vértebras caudotruncais.

Inserção: cranialmente à crista na face lateral do trocânter coxal, o curso do músculo dispõe-se sob o ILFM-cdl, cruzando-o.

Observações: (1) a inserção, embora seguindo um padrão de cruzamento semelhante ao crocodiliano (ILTR sob o ILFM), confere uma ação de retrator femoral, bastante distinta da encontrada no MPHA (protração e rotação medial femoral); (2) a área de inserção provável seria a área mediodistal ao “trocânter inferior” (figura 52e-h), hipotetizada pelo autor como sendo de inserção do CUPD e do ILFM-cdl.

ILFM: as diferenças dizem respeito à inserção, que da mesma forma, são improváveis.

Denominação original: “*M. ilio-trochantericus*” (ILFM-crn), “*M. ilio-femoralis*” (ILFM-cdl).

Inserção: caudalmente à crista na face lateral do trocânter coxal, o curso do músculo dispõe-se sob o ILFM-cdl, cruzando-o; cobrindo o “trocânter inferior” e estendendo-se sobre uma área mediodistal (ILFM-cdl).

Observações: (1) o autor comenta que o ílio de hipsilofodôncios não fornece evidências diretas da presença do ILFM-crn, mas sugere a inserção deste como um pouco diferente do hipotetizado por Romer (1927b), embora sua improvável ação (extensor femoral) permaneça semelhante; (2) a inserção do ILFM-cdl cobrindo o “trocânter inferior” parece improvável, mas se fosse no tópo (figura 52e-h), e em continuidade a este, conferiria uma ação abduutora, protratora e, eventualmente, rotatora medial, o que seria próximo do MPHA; (3) a inserção do ILFM-cdl na área mediodistal ao trocânter “inferior” (ausente

nas ilustrações), também especulada para a inserção do CUPD, é improvável (esta seria sim referida ao ILTR); (4) o cruzamento de ambos os ILFM's não encontra suporte em arcossáurios atuais, sendo, portanto, improvável; (5) da mesma forma que Romer (1927b), pode-se concluir que estes músculos apresentam problemas na construção hipotética e devem ser totalmente reavaliados.

ILFB: sem modificações, exceto pelos comentários acerca da origem e inserção.

Denominação original: “*M. ilio-fibularis*”.

Origem: sem indicação clara de área de origem na ala do ílio.

Inserção: numa área bem definida caudalmente na face lateral da extremidade proximal da fíbula.

Observações: (1) o MPHA prevê inserção adicional nos músculos da panturrilha (*cf.* Romer, 1927b).

PIFM: o autor sugere a independência de tal músculo (contrariamente a Romer, 1927b, que o tratou indistintamente do ILTR), mas teve dúvidas quanto a denominação.

Denominação original: “*M. pubo-tibialis*”, mas lançou dúvidas, também referindo-o como “*M. pubo-tibialis or the ventral part of the M. pubo-ischio-femoralis*”.

Origem: de uma área bem definida na face lateral do processo prepúbico.

Inserção: se representando o “*M. pubo-tibialis*” (PBTB), seria na face medial da extremidade proximal da tíbia, mas se representasse a “*ventral part of the M. pubo-ischio-femoralis*” (CUPD), sua inserção seria craniomedialmente ao “trocânter inferior”.

Observações: (1) o PBTB estaria muito provavelmente ausente em ornitíscios, exceto como eventual resíduo morfológico, logo a inserção sugerida é improvável; (2) o CUPD insere-se craniomedialmente ao trocânter CDFM, em uma depressão (figura 52h); logo a inserção secundariamente hipotetizada também é improvável, sendo melhor referida ao ILTR; (3) a inserção provável para o PIFM seria sobre o FMTB-int (*cf.* figura 17f); (4) embora a construção hipotética das inserções não esteja de acordo com o modelo aqui sugerido, a origem de um PIFM concorda perfeitamente com o MPHA; (5) mas parece incompatível que o PIFM, com uma origem tão bem marcada, teria uma inserção atrofiada sobre outro músculo (o FMTB-int); (6) são necessários estudos sobre material ósseo a fim de se detectar derivações dentro padrão aqui inferido por interpolação.

AMBN: sem modificações.

Denominação original: “*M. triceps femoris, M. ambiens*”.

Origem: claras impressões musculares no processo prepúbico, adacetabularmente.

Inserção: na crista cnemial (presumivelmente através do tendão patelar, como em arcossáurios atuais) e, acessoriamente, por um tendão que cruza o joelho e se insere na cabeça externa do músculo gastrocnêmio.

Observações: (1) é necessário um estudo homológico entre os músculos da panturrilha de aves e crocodílios; (2) a ação de extensão crural, hipotetizada pelo autor, parece ser simplista, já que o torque parece ter sido muito pequeno para tal; (3) a origem no prepúbis seria mais caudal e diferenciada da origem do PIFM; (4) a inserção no ligamento patelar é provável e plesiomórfica.

FMTB: o autor relata a presença de linhas intermusculares que delimitariam três porções.

Denominação original: “*M. triceps femoris, M. femoro-tibialis*”.

Origem: faces cranial e lateral do corpo do fêmur, estendendo distalmente (extremidade distal não preservada) a partir da base do “trocânter inferior” (FMTB-lat); face cranial e medial do corpo do fêmur, desde a área mediodistal ao “trocânter inferior” referida como uma das inserções do CUPD (em realidade seria a inserção do ILTR) (FMTB-itm); faces medial e caudal do corpo do fêmur, envolvendo distalmente o trocânter CDFM (FMTB-med).

Observações: (1) já foi comentado que a ortogradia favorece um maior desenvolvimento do FMTB-ext em relação ao FMTB-int.

ILTB: sem modificações.

Denominação original: “*M. triceps femoris, M. ilio-tibialis*”.

Observações: (1) o autor, assim como Romer (1927b), comenta que a espinha cranial do ílio está hipertrofiada e curvada lateralmente em alguns ornitíscios, resultando em um processo livre das costelas truncais subjacentes, a qual serviria como ponto de inserção do músculo dorsal do tronco (o que aumentaria sua extensão) e como ponto de origem do ILTB-crn, direcionando o vetor tensional mais craniocaudalmente e melhorando sua ação de protração femoral.

PITB: sem modificações, ausente.

Denominação original: “*M. pubo-ischio-tibialis*”.

Observações: (1) a topografia da inserção do FMAD poderia fornecer evidências para a presença do PITB.

TBFL: o autor seguiu Romer (1927b), embora tenha interpretado a segunda origem citada por ele como sendo o TBFL-drs (e não como o CRFL-med).

Denominação original: “*M. flexor-tibialis internus*”.

Origem: não há qualquer área de origem do TBFL-vnt que possa ser hipotetizada como homóloga a descrita por Romer (1927b) para *Thescelosaurus*; nem evidências de origem na espinha caudal da ala do ílio (TBFL-drs), como em crocodílios.

Inserção: face caudal da extremidade proximal da tibia.

Observações: espera-se a inserção comum para ambos TBFL's como em crocodílios, na face medial da tibia.

PBTB: sem modificações, ausente; todavia o autor utilizou o nome “*M. pubo-tibialis*” para o músculo aqui interpretado como PIFM.

FMAD: sem modificações.

Denominação original: “*M. adductor femoralis*”.

OBTR: o autor hipotetizou a presença apenas do OBTR-lpb, pela falta de evidência para as demais partes; entretanto, assumiu a ausência do OBTR-isc para aves (contrariamente ao modelo aqui desenvolvido, baseado principalmente na tabulação de McKittrick, 1991:©22).

Denominação original: “*M. obturator internus*” (OBTR-lpb).

Inserção: em uma pequena área circular rugosa na face caudal da extremidade proximal do fêmur, proximal ao trocânter CDFM.

Observações: (1) o autor assume que a ação do OBTR em crocodílios é de um protrator femoral, o que não é verdade, pois se trata de um rotator lateral (tanto em aves como em crocodílios), e comenta uma presumível nova ação, como um retrator, sem suporte no MPHA.

CRFL: o autor hipotetizou apenas o CRFL-lat.

Denominação original: “*M. flexor-tibialis externus*” (CRFL-lat).

Origem: indeterminada, sobre a porção caudal da ala do ílio (CRFL-lat).

Inserção: face caudal da extremidade proximal da tíbia (CRFL-lat).

Observações: (1) espera-se uma inserção comum para os três CRFL's, através de um tendão duplo inserido caudalmente na tíbia e no músculo gastrocnêmio.

ISFM: sem modificações.

Denominação original: “*M. ischio-trochantericus*”.

Observações: (1) a inserção sugerida tanto pelo autor como por Romer (1927b) não parece ser provável; (2) por outro lado, a inserção hipotetizada para o ILFM-crn poderia realmente ser do ISFM (figura 52e), fornecendo uma ação de rotação lateral e eventual retração femoral.

CDFM: no modelo aqui desenvolvido estaria presente como músculo triplo (CDFM-plv com uma origem ilíaca e outra vertebral) e presença do FMFB.

Denominação original: “*M. caudi-femoralis brevis*” (CDFM-plv), “*M. caudi-femoralis longus*” (CDFM-cdl).

Origem: fossa CDFM-plv e das faces laterais dos corpos da última vértebra sacral e da primeira caudal (CDFM-plv); provavelmente das faces laterais dos corpos e das faces ventrais das diapófises das vértebras caudais do terço cranial (CDFM-cdl); a morfologia pendente do trocânter CDFM mostra a origem do tendão FMFB.

Inserção: embora o autor tenha sido explícito quanto à inserção sobre o trocânter CDFM (p.18), ele comenta, logo depois (p.19), que o CDFM-plv insere-se na face lateral do trocânter CDFM, e que o CDFM-cdl insere-se na depressão medial a este trocânter; caudalmente na extremidade proximal da fíbula (FMFB).

Observações: (1) a última vértebra sacral de *Hypsilophodon* não é homóloga à segunda (e última) vértebra sacral de crocodílios, pois diversas vértebras caudais encontram-se sacralizadas (cf. Galton, 1974; Novas, 1996); (2) o autor afirma (p.41) que o trocânter CDFM projeta-se em direção à área de origem do CDFM-cdl, mas a inserção deste músculo não seria sobre este trocânter, mas sim numa depressão medialmente disposta; (3) assume-se que um músculo não se inseriria sobre um trocânter,

mas, sim, o trocânter seria a continuação vetorial ossificada de tal músculo, assim, a provável inserção do CDFM-cdl seria no trocânter CDFM (mas não sobre ele); (4) a depressão medial ao trocânter CDFM seria a área de inserção do CUPD (figura 52f,h); (5) uma depressão proximal ao trocânter CDFM (figura 52h) é compatível com o modelo aviário de inserção do CDFM-plv; (6) a morfologia pendente do FMFB foi considerada pelo autor como conseqüência de tensionamento (posição aqui aceita) sendo aqui considerada uma evidência indireta da existência do FMFB, embora sua condição permaneça em aberto, sendo, ou estritamente tendinosa (plesiomórfica), visando estabilização da articulação genicular e alavancagem do CDFM, ou parcialmente muscular (derivada reversiva), efetivando uma flexão crural.

4.2.3. O modelo de W.P. Coombs, Jr., para *Euoplocephalus*

Coombs (1979) propõe um modelo de reconstrução muscular da pelve (figuras 53a-e e 54) para tireóforos anquilossáurios (figuras 48c e 49c), basendo-se principalmente em *Euoplocephalus*, mas recorrendo a informações sobre *Ankylosaurus*, *Hylaeosaurus*, *Nodosaurus*, *Panoplosaurus*, *Pinacosaurus*, *Sauropelta*, *Struthiosaurus* e *Talarurus*. O modelo foi baseado no de Romer (1927b) e Galton (1969) para hipsilofodôncios (*Thescelosaurus* e *Hypsilophodon*), seguindo a nomenclatura destes.

A pelve de tireóforos (figura 49b-c) difere da pelve dos demais ornitíscios por possuir a lâmina do ílio direcionada lateralmente, de modo que está disposta em um plano horizontal, uncinando-se sobre o membro pélvico. Esta morfologia é bastante evidente em anquilossáurios, e certamente adulterou o padrão hipotetizado para os hipsilofodôncios já tratados (assumido como um padrão essencialmente plesiomórfico para ornitíscios).

CUPD: o autor não diferencia claramente este músculo do ILTR, mas a origem assinalada é coerente com o CUPD.

Denominação original: “*Pubo-ischio-femoralis internus*” (*partim*).

Origem: da sinostose entre as costelas caudotrunciais e os corpos e diapófises das vértebras caudotrunciais, cranialmente ao acetábulo (não figurada).

Inserção: juntamente com o ILTR numa área rugosa adjacente à cabeça do fêmur.

Observações: (1) a origem especulada é coerente com o MPHA, mas a inserção, assumida como conjunta ao ILTR, é totalmente anômala; (2) os fêmures de *Euoplocephalus* e *Ankylosaurus* mostram claramente a impressão CUPD adjacente ao trocânter CDFM, embora bastante distal (figura 53h) (Coombs, 1979; Coombs & Maryaľska, 1990).

ILTR: o autor trata este músculo juntamente com o CUPD.

Denominação original: “*Pubo-ischio-femoralis internus*” (*partim*).

Origem: amplamente da face ventral da espinha cranial do ílio, caudalmente limitada pela origem do ILFM-crn e lateralmente pela origem do ILTB-crn.

Inserção: juntamente com o CUPD, numa área rugosa adjacente à cabeça do fêmur.

Observações: (1) a hipertrofia da espinha cranial do ílio, articulando-se com vértebras caudotrunciais,

mimetizariam uma condição semelhante (mas distinta) à encontrada em aves, onde o CUPD e ILTR passam a se originar do ílio; (2) o autor comenta que a inserção sobre o trocânter coxal, sugerida por Romer (1927b), é improvável, fornecendo uma inserção alternativa, que, por sua vez, também parece improvável; (3) o local aqui hipotetizado para a inserção seria na região mediodistal ao “trocânter inferior”, que forneceria uma ação de rotação medial e protração femoral, compatível com o MPHA (figura 53f,h); (4) não são relatadas evidências que suportam uma inserção dupla para o ILTR.

ILFM: o autor reconhece dois ILFM's, separados entre si pela crista supracetabular, e segue Romer (1927b) em assumir que o ILFM-crn representaria o ILTR.

Denominação original: “*Ilio-trochantericus*” (ILFM-crn), “*Ilio-femoralis externus*” (ILFM-cdl).

Origem: de uma área bastante grande na espinha cranial do ílio, estendendo-se caudalmente até uma ampla área lateral ao acetábulo, homóloga à crista supracetabular (ILFM-crn); das partes mais caudais desta área (ILFM-cdl).

Inserção: porção caudal da área rugosa adjacente à cabeça do fêmur (ILFM-crn); face cranial do “trocânter inferior”, bem lateralmente na área rugosa adjacente à cabeça do fêmur (ILFM-cdl).

Observações: (1) como formulado, o curso do ILFM-cdl está dorsoposto ao ILFM-crn junto as suas inserções, reproduzindo os modelos, já refutados, de Romer (1927b) e de Galton (1969); (2) a área rugosa adjacente à cabeça do fêmur é compatível com a inserção do ILFM-cdl, pois conferiria uma ação abdução (figura 53g); (3) a face cranial do “trocânter inferior” seria, por sua vez, compatível com a inserção do ILFM-crn, conferindo uma ação de rotação medial (figura 53f); (4) desta forma não há cruzamento entre o ILFM-crn e o ILFM-cdl, mas sim um cruzamento virtual de ambos com o ILTR; (5) a área rugosa indicada como de inserção do ILFM-cdl poderia ser referida ao ISFM.

ILFB: músculo presumivelmente único.

Denominação original: “*Ilio-fibularis*”.

Origem: sem indicação de área de origem na ala do ílio, entretanto é relacionada uma área caudal ao acetábulo.

Inserção: previsivelmente numa área rugosa lateral na extremidade proximal da fíbula (trocânter ILFB).

Observações: (1) a presença do trocânter ILFB é diagnóstica da presença deste músculo; (2) a origem sugerida pode não representar a origem real do ILFB.

PIFM: o autor não especulou sua presença, mas pela hipótese aqui formulada estaria presente e atrofiado, pelo menos com a origem e a inserção conforme o MPHA.

AMBN: assumido como único.

Denominação original: “*Triceps femoris, ambiens*”.

Origem: sobre uma impressão rugosa na região inferida como processo acetabular púbico do ílio, mas que, eventualmente, devido a sinostose entre o púbis e ílio, pode ser entendida como o processo acetabular ilíaco do púbis.

Inserção: presumivelmente no ligamento patelar do FMTB, sem evidências de uma inserção sobre músculos da panturrilha.

Observações: (1) o autor comenta a atrofia do púbis em anquilossáurios, assim como a sinostose entre o púbis e o ílio em *Euoplocephalus*, dificultando a distinção entre estes ossos; (2) o autor não menciona a perfuração do ligamento patelar e a inserção acessória nos músculos da panturrilha, prováveis pelo MPHA; (3) a inserção no ligamento patelar é provável e plesiomórfica; (4) a ação sugerida, de protração femoral e extensão crural, pode ser simplista, já que o torque parece ter sido muito pequeno para tal.

FMTB: o autor relata a ausência de linhas musculares que proporcionariam evidências de subdivisões.

Denominação original: "*Triceps femoris, femoro-tibialis*".

Origem: faces cranial, lateral e medial do corpo do fêmur.

Inserção: na crista cnemial, esta por sua vez é baixa; as ilustrações do autor mostram um ligamento patelar alongando-se na inserção até o terço distal.

Observações: (1) devido ao ortogradismo, espera-se um FMTB-ext mais desenvolvido que o FMTB-int.

ILTB: o MPHA prevê três porções, mas o autor reconhece duas (ILTB-crn e ILTB-lat).

Denominação original: "*Triceps femoris, ilio-tibialis*".

Origem: ao longo do bordo ventrolateral do segmento preacetabular do ílio, onde, perto do acetábulo, distingue-se o limite de duas áreas.

Inserção: presumivelmente no ligamento patelar do FMTB.

Observações: (1) o autor comenta que o ílio está disposto em um plano essencialmente horizontal, e que o bordo dorsal do ílio encontra-se ventralizado, recobrimdo a face lateral da ala do ílio; (2) a espinha cranial do ílio também possui morfologia bastante derivada, e o limite entre o ILTB-crn e ILTB-lat registrado pelo autor é craniodorsal ao acetábulo, posição sustentada em arcossáurios atuais; (3) mesmo com tais derivações, a ação muscular hipotetizada pelo autor (protração femoral e extensão crural) concorda com o MPHA.

PITB: o autor não especulou sua presença, mas o MPHA suporta a presença deste músculo.

TBFL: o autor, ao seguir Romer (1927b), hipotetizou a presença do TBFL-vnt e ignorou qualquer hipótese para o TBFL-drs.

Denominação original: "*M. flexor-tibialis internus*" (TBFL-vnt).

Origem: de estrias ao longo do bordo dorsal do escapo do ísquio, caudalmente a uma depressão rasa no centro do escapo (TBFL-vnt).

Inserção: indistinta, presumivelmente da face caudal da extremidade proximal da tíbia, em conjunto com o CRFL-lat.

Observações: (1) o erro de Romer (1927b) em homologizar o "*ischio-flexorius*" aviário (CRFL-med) com o TBFL-vnt influenciou o autor em não reconhecer o TBFL-drs e confundir o TBFL-vnt com o CRFL-med; (2) a inserção conjunta com o CRFL-lat está, portanto, errada.

PBTB: o autor não inferiu sua presença, sendo que o MPHA suporta sua ausência.

FMAD: o MPHA suporta um músculo duplo, reconhecido pelo autor, embora sem encontrar evidências diretas.

Denominação original: “*Adductor femoralis*”.

Origem: provavelmente ao longo do bordo ventral do ísquio.

Inserção: face caudal do fêmur, distalmente ao trocânter CDFM.

OBTR: o autor seguiu Romer (1927b) em relação à topografia do OBTR-lpb, e comenta a extrema redução do opistópúbis, relacionada ao quadrupedalismo, que preclui a presença deste músculo, entretanto sugere a presença do OBTR-isc.

Denominação original: “*Obturator*” (OBTR-isc).

Origem: do ísquio, perto do acetábulo (OBTR-isc), mas comenta que todo o OBTR poderia estar suprimido.

Inserção: numa área caudal, perto da cabeça do fêmur (OBTR-isc).

Observações: (1) a natureza altamente derivada da pelve de anquilossáurios torna difícil a aplicação do modelo aqui desenvolvido sem evidências topográficas diretas.

CRFL: ao seguir Romer (1927b), o autor hipotetizou a presença do CRFL-lat e confundiu o CRFL-med com o TBFL-vnt.

Denominação original: “*Flexor-tibialis externus*” (CRFL-lat).

Origem: numa proeminência na extremidade caudal do ílio, medial à origem do ILFB e do músculo iliocaudal (CRFL-lat).

Inserção: face caudal da extremidade proximal da tíbia, em conjunto com o TBFL-vnt (CRFL-lat).

Observações: (1) o erro de Romer (1927b) em homologizar o “*ischio-flexorius*” aviário (CRFL-med) com o TBFL-vnt influenciou o presente autor em não reconhecer o TBFL-drs e confundir o TBFL-vnt com o CRFL-med; (2) a inserção conjunta com o TBFL-vnt é, portanto, improvável; (3) espera-se uma inserção conjunta entre o CRFL-lat e o CRFL-vnt através de um tendão duplo inserido caudalmente na tíbia e no músculo gastrocnêmio, eventualmente com alguma associação com o PITB.

ISFM: o autor hipotetizou um músculo único e bastante pequeno.

Denominação original: “*Ischio-trochantericus*”.

Origem: de uma área rugosa estendendo-se ao longo do bordo dorsal do ísquio.

Inserção: perto da cabeça do fêmur, sem deixar qualquer marca.

Observações: (1) a inserção especulada pelo autor para o ILTR e CUPD, em uma área rugosa adjacente à cabeça do fêmur, poderia se referir a este músculo.

CDFM: no MPHA estaria presente como músculo triplo (CDFM-plv com uma origem ilíaca e outra vertebral) e com eventual presença do tendão FMFB.

Denominação original: “*Coccygeo-femoralis longus et brevis*” (CDFM-cdl e CDFM-plv).

Origem: espinha caudal do ílio e de vértebras caudais adjacentes e, já que o ísquio bloqueia a passagem deste músculo de vértebras caudais basais, seria provável que se originasse ainda de vértebras caudais mais terminais (CDFM-plv); das vértebras caudais mais terminais ainda, através de tendões ossificados (CDFM-cdl); trocânter CDFM sem evidências do FMFB.

Inserção: ambos CDFM's no trocânter CDFM.

Observações: (1) o padrão de origem dupla hipotetizado para o CDFM-plv se repete; (2) um exame sobre espécimens é necessário a fim de se observar se a inserção do CDFM-plv segue uma condição aviária (*i.e.*, preferencialmente proximal ao trocânter CDFM), ou uma condição crocodiliana (*i.e.*, lateral ao citado trocânter), ou mesmo um terceira condição autapomórfica, consequência do graviportalismo quadrúpede (nomologia); (3) nada pode ser dito sobre a presença do FMFB, embora seja provável.

4.2.4. Modelos parciais e evolução da musculatura em ornitísqios

O trabalho de Walker (1977) será comentado mais pormenorizadamente adiante, mas pode-se adiantar três conclusões importantes por ele proferidas: (1) a inserção do ILM se faz sobre o “trocânter inferior” (“*lesser trochanter*”); (2) refuta o cruzamento real ilustrado entre o ILTR e o ILM, defendidos por Romer (1927b) e Galton (1969), que forneceria uma ação de retrator femoral para o ILTR, anômala na comparação com arcossáurios atuais; (3) a inserção do ILTR fazer-se-ia craniomedialmente ao “trocânter inferior”.

Excetuando-se o estudo de Coombs (1979) e o trabalho indispönível de Russel (1935), o único trabalho que lida com tireóforos (*Stegosaurus*) e ponderópodes (*Triceratops*) é o de Bakker (1971) (figura 55a,d), que Walker (1977) comenta como não fundamentado anatomicamente e pouco acurado e restrito ao ILM e ILTR. Todos os demais estudos referem-se a neornitópodes. Mesmo assim, o modelo de Romer (1927b) para *Thescelosaurus* (um hipsilofodôncio) sempre foi utilizado como padrão básico, mas, como já citado, a pelve de neornitópodes mostram uma morfologia muito semelhante a pelve de *Lesothosaurus*.

Na discussão a seguir, compara-se o MPHA com as hipóteses miológicas propostas já comentadas. Algumas das inserções e origens musculares femorais em conformidade com o MPHA, estão indicadas nas figuras 52e-h (*Hypsilophodon*), 53f-h (*Euoplocephalus*), 55b-c (*Stegosaurus*) e 55e (*Triceratops*).

A origem do CUPD deveria ser na face medial do ílio e vértebras sacrais e a inserção medialmente no corpo do fêmur. Janensch (1955), em seu estudo sobre *Dysalotosaurus*, comenta uma bem marcada fossa proximocranial ao trocânter CDFM que estaria relacionada ao CUPD crocodiliano, observando que o modelo de Romer (1927b) não previa tal músculo. Tal fossa é encontrada quase que universalmente em ornitísqios e é compatível com o MPHA. Nos modelos ornitísqios aqui estudados, o CUPD, ou não foi hipotetizado (Romer, 1927b), ou foi inferido com uma origem púbica e inserção femoral distinta do MPHA (Galton, 1969), ou mesmo possuindo uma origem derivada mas compatível com o MPHA mas com inserção proximolateral no fêmur (Coombs, 1979). Conclui-se que tal

músculo nunca foi hipotetizado efetivamente, em grande parte conseqüente de uma suposta homologia com o PIFM lepidossauriano e assunções gradistas. Sugere-se que esta fossa craniomedial ao trocânter CDFM, local de inserção do CUPD em arcossáurios atuais, receba o nome “fossa CUPD” (*Fossa musculi cuppedicus*).

O ILTR seria esperado como possuindo uma origem única vertebral com curso sob a espinha cranial do ílio e inserção única, mediodistal ao “trocânter inferior”. A inserção dupla foi hipotetizada por Romer (1927b), mas em locais improváveis. Mesmo assim, não existem evidências de sua existência. A inferência desta duplicidade é baseada nas condições crocodiliana e aviária, já discutidas no seu aspecto homoplásico. Nos modelos estudados, este músculo foi sempre hipotetizado com alguma variação na origem, estendendo-se duvidosamente sobre o ílio e o púbis (Romer, 1927b), embora a origem ilíaca para anquilossáurios (Coombs, 1979) possa ser interpretada como provável e derivada do MPHA. Entretanto, a inserção no trocânter coxal é totalmente improvável (Romer, 1927b; Galton, 1969, 1974, 1975; Coombs, 1979). Contrariamente, Walker (1977) hipotetiza a inserção do ILTR craniomedialmente ao “trocânter inferior” (figura 52i), posição compatível com o MPHA. Bakker (1971) figura o ILTR único para *Stegosaurus* e, aparentemente, duplo para *Triceratops* (figura 55a,d), inserindo-se medialmente ao “trocânter inferior”. Suas ilustrações são pouco acuradas e mostram origens ilíacas e, supostamente, truncovertebrais, fugindo do MPHA. Sugere-se, para a depressão medial ao “trocânter inferior”, hipotetizada como a inserção do ILTR, a denominação de “fossa ILTR” (*Fossa musculi ilirotrochantericus*).

O ILMF é eventualmente esperado como um músculo duplo, de origem cranial na ala do ílio (ILFM-crn) e da crista supracetabular (ILFM-cdl), e de inserção comum, ou bastante coalescente, no “trocânter inferior”. Todos os modelos estudados (Romer, 1927b; Galton, 1969, 1974, 1975; Coombs, 1979) previram uma origem dupla. Por outro lado, Walker (1977) hipotetiza uma origem única, restrita à porção preacetabular do ílio (figura 52i). Este é um ponto que necessita investigações sobre espécimens, entretanto, a origem dupla é prevista pelo MPHA, talvez com o ILMF-cdl disposto mais cranialmente, dorsalmente ao acetábulo, como em aves, o que forneceria um elemento abductor não previsto por Walker (1977).

Da mesma forma, os três modelos hipotetizaram a inserção do ILMF-crn lateralmente no trocânter coxal, e a inserção do ILMF-cdl sobre o “trocânter inferior” (Romer, 1927b; Galton, 1969, 1974, 1975; Coombs, 1979). Tal hipótese, iniciada por Romer (1927b), assume o cruzamento entre os cursos do ILMF-crn e ILMF-cdl. Embora o ILMF-cdl permaneça com uma ação de protração femoral, o ILMF-crn passa a ter uma ação de retração femoral. Walker (1977) chama a atenção para este fato, observando que seria uma ação totalmente nova (daí defender a existência de apenas um ILMF, figura 52i). Comparações com crocodílios e aves não suportam tanto esta nova ação como também seu cruzamento, sendo portanto altamente improvável. O MPHA defende ações protratora, rotatora medial e abductora para o fêmur e, na presença de dois ILMF's, o ILMF-cdl teria ação abductora e função postural, como em aves. As inserções de ambos os ILMF's seriam provavelmente coalescentes sobre o “trocânter inferior” (em realidade o “trocânter inferior” seria a continuação ossificada do ILMF), talvez com o ILMF-crn inserido mais craniomedialmente, proporcionando funções protratora e rotatora medial. Desta forma, sugere-se

o uso do nome “trocânter ILM” (*Trochanter musculi iliofemoralis*) para esta topografia óssea proximolateralmente no fêmur de neonitópodes (figura 52e-h), sendo pouco desenvolvida no fêmur de tireóforos (figuras 53f-g e 55b-c). Bakker (1971) figura o ILM único para *Stegosaurus* e *Triceratops*, inserindo-se sobre o trocânter coxal, posição não suportada pelo MPA.

O MPA é conservativo na presença, origem e inserção do ILFB. Este músculo é universal em todos os amniotas (embora de homologia problemática em mamíferos). Sua origem é assumida como caudal na face lateral da ala do ílio, entretanto uma série de outros músculos encontrados em crocodílios e aves (CRFL-lat), ou somente em crocodílios (TBFL-drs), são previstos pelo MPA como podendo ser originados de áreas próximas, o que dificulta discriminações claras sobre possíveis áreas sem o estudo direto sobre espécimens. Por outro lado, a inserção do ILFB é feita sobre uma topografia caracteristicamente rugosa na face lateral da extremidade proximal da fíbula, utilizada nos três modelos. Esta rugosidade na fíbula será aqui, doravante, denominada de “trocânter ILFB” (*Trochanter musculi iliofibularis*).

Em aves, o ILFB possui uma alça defletora vetorial (*Ansa ILFB*), provavelmente relacionada à migração do centro de gravidade (ortogradismo com disposição medial da cabeça do fêmur em relação ao acetábulo, sub-horizontalização femoral, brevidade da cauda e flexão genicular, para citar algumas morfologias relacionadas). Ornitíscios compartilham, com as aves, o ortogradismo com disposição medial da cabeça do fêmur em relação ao acetábulo. Desta forma, é interessante a investigação da presença de alça ILFB, que normalmente deixa impressões no fêmur aviário, lateralmente na extremidade distal (Baumel, 1979a; Baumel & Witmer, 1993). Estas eventuais impressões não puderam ser aqui investigadas sobre espécimens.

O reconhecimento do PIFM em arcossáurios é uma proposta nova, embora este nome tenha sido utilizado para outros músculos. O MPA prevê um músculo pouco desenvolvido, com origem púbica e inserção sobre o FMTB-int. Romer (1927b) hipotetizou uma origem compatível ao ILTR; Galton (1969) não soube exatamente a qual músculo relacionar esta área, ficando entre o PBTB e o CUPD; Coombs (1979) não fez qualquer menção a uma área compatível. Walker (1977), seguiu a topografia de Galton (1969), mas utilizou homologias lepidossaurianas que acabaram por relacioná-lo ao CUPD (figura 52i). Quanto a inserção, nenhum destes autores citou o hipotetizado pelo MPA. Galton (1969) e Walker (1977) hipotetizaram uma inserção femoral, sendo que o último autor relacionou a fossa CUPD. Uma eventual inserção femoral representaria uma reversão ao estado plesiomórfico previsto para saurios (modificado em arcossauromorfos e já estabelecido em arcossáurios).

O MPA prevê um AMBN com origem púbica preacetabular e inserção sobre músculos da panturrilha, perfurando o ligamento patelar (bastante provável já que se encontra em aves e crocodílios), e no ligamento patelar (plesiomorfia de amniotas e encontrado em crocodílios). Esta última inserção desapareceu em algum ponto da linhagem avemetatarsaliana, já que está ausente em aves. Os três autores (Romer, 1927b; Galton, 1969; Coombs, 1979), assim como Walker (1977), hipotetizaram origens semelhantes ou compatíveis, mas a proximidade com o acetábulo forneceria um torque reduzido para um extensor crural em formas ortógradas com disposição medial da cabeça do fêmur. Sobre a inserção, os três autores indicaram a crista cnemial (ou o ligamento patelar). Contudo, no que se refere à inserção

sobre músculos da panturrilha, Romer (1927b) afirmou que seria impraticável, mas mesmo assim, figurou-a; Galton (1969) assumiu sua existência (não figurado) e Coombs (1979) declarou que não possuía evidências indicativas. Dentre as inserções, esta seria a mais provável de existir, já que é encontrada nos arcossáurios atuais. Esta inserção é citada como relacionada ao empoleiramento (Berge, 1981) em aves, pois com a flexão genicular e cruropedal, o AMBN seria estendido e tracionaria os músculos flexores digitais, flexionando os dedos. Em crocodílios esta inserção existe na ausência de empoleiramento, levando a considerar que esta morfologia é uma exaptação (Gould & Vrba, 1982) desenvolvida na linhagem arcossauromorfiana, posteriormente ao aparecimento do sáurio ancestral.

Pode-se assumir um FMTB triplo, com o FMTB-ext mais desenvolvido que o FMTB-int devido a ortogradia ornitisquiana. A origem femoral e a inserção cnemial não oferecem problemas nos três modelos apresentados, juntamente com as observações de Walker (1977). Galton (1969) figurou linhas musculares que podem ser homologizadas com o padrão aviário.

O MPHA assume um ILTB triplo, com origens ao longo da crista dorsal do ílio e inserções no ligamento patelar. O ILTB-crn é discriminado pela espinha cranial do ílio hipertrofiada, tendendo ao direcionamento lateral na linhagem ornitopodiana, aumentando o torque e desviando o vetor tensional para uma direção mais paralela ao plano de simetria do corpo. Se a ortogradia aviária puder ser correlacionada à reconstituição do ILTB-lat, a presença deste passa a ser provável, não só em ornitíscios, como também em terópodes basais. A condição mamaliana mostra um ILTB indiferenciado, mas a ação do ILTB-crn é mimetizada pelo AMBN, com uma origem bastante derivada. Os três autores, assim como Walker (1977), hipotetizaram um ILTB-lat reconstituído.

O PITB é suportado pelo MPHA, encontrando eco nas prováveis inserções do FMAD, mas deve ser investigado no que se refere à opistopubia e ao ortogradismo ornitisquiano, condições também aviárias.

O TBFL é um assunto um pouco mais complexo por algumas razões: (1) o TBFL está ausente em aves; (2) a opistopubia ornitisquiana e a putativa ancestralidade aviária induziram um padrão aviário a ser seguido; e (3) o CRFL é facilmente confundido com o TBFL, tanto em origens como em inserções. O MPHA prevê dois prováveis estados para o TBFL: (1) estado crocodiliano, duplo, com uma porção originária da região caudal da lâmina do ílio, caudalmente ao CRFL-lat (TBFL-drs) e outra da região abacetabular do ísquio, eventualmente localizada medialmente (TBFL-vnt); suas inserções seriam comuns, associadas ao PITB, na face medial da tíbia; (2) estado aviário, em que se encontra ausente, provavelmente devido a derivações volantes (que não se encontram em ornitíscios). Romer (1927b) não hipotetizou o TBFL-drs, e o TBFL-vnt possui uma área de origem topograficamente fácil de ser confundida com a do CRFL-med; Galton (1969) e Coombs (1979) seguiram Romer (1927b), mas o primeiro autor parece ter hipotetizado a origem mais dorsal (não figurada) como sendo o TBFL-drs (e não como o CRFL-med). A presença de ambos TBFL's em ornitíscios merece ser melhor explorada sobre o exame em espécimens, e pouco pode ser adicionado ao MPHA.

O PBTB é um músculo muito provavelmente ausente, sua presença em crocodílios é supostamente apenas um resíduo morfológico. Apenas Galton (1969) utilizou este nome com dúvidas, para o músculo aqui interpretado como sendo o PIFM.

A constância quantitativa do FMAD confere poucos problemas na aplicação do MPHA para ornitíscios. Todos os três autores relatam sua existência dupla, com origens e inserções compatíveis. Romer (1927b) levantou a hipótese de ser único (embora figurando-o como duplo) e uma origem coalescente poderia realmente ser encontrada, já que o OBTR-isc estaria disposto mais adacetabularmente. Entretanto, as inserções poderiam possuir um padrão topográfico distinto do encontrado em aves, se assemelhando mais à condição crocodiliana, e proporcionando espaço para o curso do PITB. Entretanto, o padrão aviário parece estar presente em *Stegosaurus* (figura 55c).

O OBTR é um músculo complexo no que se refere às homologias. O MPHA prevê um músculo duplo, onde o OBTR-mpb aviário é homoplásico do OBTR-mpb crocodiliano. Romer (1927b) observa que o OBTR-lpb teria origem lateral no púbis e isquio, e não medial, como em aves. Tal observação é interessante no fato de que convergências utilizam soluções semelhantes, mas não iguais. Galton (1969) sugeriu que apenas o OBTR-lpb estaria presente e Coombs (1979) comenta a extrema redução do opistópúbis em tireóforos (*Euoplocephalus*), relacionada ao quadrupedalismo, que precluiria a presença do OBTR-lpb, mas sugere a presença do OBTR-isc. A ausência de evidência do OBTR-mpb (que não significa evidência de ausência) encontra eco no MPHA.

Já foi dito que o CRFL tem sido confundido com o TBFL em suas porções, devido ao fato de se valorizar o modelo aviário em detrimento de um modelo conjunto entre crocodílios e aves. O MPHA prevê o CRFL como um músculo triplo, composto pelo CRFL-lat, de origem caudal na lâmina do ílio, e dois CRFL-med (CRFL-crm e CRFL-crm), de origens isquiática, adacetabular e caudalmente no bordo, e do ligamento ilioisquiático, respectivamente. A inserção seria comum, na face lateral da tíbia ou adjacências. O CRFL-lat foi sempre hipotetizado na origem em conformidade com o MPHA, embora sua exata área tenha sido resultado de deduções, e não de induções, mas o CRFL-med possui problemas no reconhecimento e confusão com o TBFL-vnt. O uso do modelo aviário neognata, implica um CRFL-med de origem única, conseqüente da sinosteose ilioisquiática. Entretanto, aves paleognatas possuem o CRFL-med com origem dupla, como crocodílios, e ambos, assim como ornitíscios, não possuem sinosteose ilioisquiática. Romer (1927b) reconhece sua provável presença, mas sem deixar qualquer traço; Galton (1969) não o menciona e Coombs (1979) o confundiu com o TBFL-vnt. A inserção comum dos três CRFL's, através de um tendão duplo, tanto caudalmente na tíbia, como no músculo gastrocnêmio, é a hipótese aqui sustentada.

O ISFM não apresenta muitos problemas na comparação do MPHA com os modelos utilizados. Romer (1927b) utiliza uma área caudal ao trocânter coxal, tanto como de inserção do ILTR, como do ISFM. Esta área seria, provavelmente, apenas referida ao ISFM. Galton (1969) hipotetizou uma inserção para o ILM-crm também caudalmente no trocânter coxal, e esta seria relacionada, da mesma forma, para o ISFM. Apenas Coombs (1979) hipotetizou uma inserção compatível com o MPHA, com uma ação de rotação lateral.

Dollo (1883) foi o primeiro a relacionar a inserção dos CDFM's (denominando o CDFM-plv como "*muscle ischio-fémoral*", e o CDFM-cdl como "*muscle caudo-fémoral*") sobre uma crista na face caudal do fêmur. Esta crista foi denominada como "*Quatrième trochanter*", e tem sido aqui denominada como trocânter CDFM. Dollo (1888a) ainda relaciona a morfologia pendente do trocânter CDFM em certos

ornitíscios (*Camptonotus* [= *Camptosaurus*]), à presença do FMFB (recorrendo ao estudo de Sutton, 1885, que relata sua presença em filhotes de *Struthio*), e relacionando esta morfologia à tensão causada pelo músculo gastrocnêmio. Janensch (1955) também comenta esta morfologia em *Dysalotosaurus*, mas observa que a inserção do CDFM-plv não está muito diferenciada.

Romer (1927b) hipotetizou um CDFM-cdl e um CDFM-plv simples, com presença de tendão FMFB. Galton (1969) e Coombs (1979), por outro lado, comentaram a presença de CDFM-plv de origem dupla, mas apenas o primeiro autor inferiu o FMFB através da pendência do trocânter CDFM.

Tais discussões suportam o MPHA com dois CDFM's: um originário exclusivamente de vértebras caudais (CDFM-cdl), outro originário tanto do ílio quanto de algumas vértebras caudais basais (CDFM-plv). Esta é a condição básica de crocodílios. Em aves neognatas existe alguma variação na presença de tanto do CDFM-cdl quanto do CDFM-plv, mas a dualidade parece ser plesiomórfica. Aves paleognatas possuem o CDFM-plv duplo, com uma origem ilíaca e outra supracetabular (Berger, 1966), homóloga à condição encontrada em crocodílios (Romer, 1923b). No que se refere à inserção, o CDFM-cdl faz-se-ia, provavelmente, no trocânter CDFM, e o CDFM-plv seguiria um padrão mais aviário, preferencialmente proximal ao trocânter CDFM, pelo menos nas formas cursoriais bípedes. O FMFB estaria presente, pois é encontrado em crocodílios (que não possuem trocânter CDFM pendente), mas seu registro em aves é apenas relatado por Sutton (1885) em filhotes de *Struthio*. Sua presença, então, pode ser inferida, já que a morfologia pendente do trocânter CDFM pode ser encontrada em tireóforos basais (*Scelidosaurus*) e terossáurios (Romer, 1927b).

4.3. Modelos avemetatarsalianos paquipodossaurianos

Paquipodossáurios (*Morosaurus*→*Allosaurus*) são compostos por duas grandes linhagens (figura 7): (1) os prossaurópodes, e (2) os saurópodes. Prossaurópodes foram formas inicialmente bípedes (figura 56a) com tendência à graviportalidade, o que implica em um quadrupedalismo secundário (figura 56b). Possuíam a cabeça do fêmur direcionada craniomedialmente. Sauríscios foram formas graviportais quadrúpedes, com pescoço e cauda bastante alongados (figura 56c-d), e com a cabeça do fêmur direcionada totalmente medialmente.

Huene (1908) foi o primeiro a propor um modelo para a musculatura pélvica utilizando um dinossáurio fóssil. Baseou-se no prossaurópode *Plateosaurus* (figura 57a-f). Romer (1923c), utilizando seu modelo para *Tyrannosaurus*, ilustrou as origens musculares pélvicas para o saurópode *Camarasaurus* (figura 58i) e Colbert (1964), utilizando também este modelo, figurou as origens musculares pélvicas para o prossaurópode *Thecodontosaurus*⁸⁰ (figura 58h). Galton (1969) aplicou alguns dados de seu modelo ornitísciano em *Plateosaurus* (figura 57j), e Cooper (1981a), baseando-se no tese de doutorado de Raath (1977), propôs um modelo para o prossaurópode *Massospondylus* (figura 58a-d).

⁸⁰ Colbert (1964) utilizou o nome *Palaeosaurus*, entretanto, Benton *et al.* (2000) observam que o nome válido é *Thecodontosaurus*.

4.3.1. O modelo de F. von Huene para *Plateosaurus*

Deve-se salientar que no início do século pouco se sabia sobre a filogenia dinossauriana e crocodílios eram tratados como formas relacionadas aos lacertílios, tais assunções levaram a muitas propostas errôneas de homologias (refletidas nomenclaturalmente) que, no presente texto, tem sido abordados. Ao confrontar-se estes modelos com o MPHA, percebe-se que alguns músculos são artificiais, e tanto origens quanto inserções estão, por vezes, trocados, e a ação inferida, equivocada. Huene (1908:290-297)⁸¹ faz menção às informações de H.F. Gadow, sem maiores referências (provavelmente já citadas em páginas anteriores). Não se sabe assim, a qual trabalho esta citação refere-se. Potencialmente, existem quatro obras: Gadow (1880, 1882a, 1882b), todas indisponíveis, e Gadow & Selenka (1891). Esta última, versando apenas sobre miologia aviária, parece ser uma revisão de publicações anteriores sobre o assunto e foi assumida como a fonte das informações no entendimento nomenclatural miológico. Outra obra consultada foi a de Hoffmann (1890b), que versa sobre a miologia de lacertílios e crocodílios, assumida como fonte alternativa das asserções de Huene (1908) no que se refere a crocodílios. Estas assunções podem, potencialmente, levar a alguns erros de interpretação e origem das informações que devem, necessariamente, ser considerados pelo leitor. Deve-se ainda observar que Huene (1908) menciona sempre a condição de origens e inserções em crocodílios e aves, o que é muito interessante pois não utiliza a condição em lepidossáurios. Esta postura difere em muito de autores posteriores (e.g., Walker, 1977).

Outro ponto a se esclarecer são as ilustrações (sem escala) de Huene (1908:figs.286-289). O ílio e o ísquio ilustrados (figura 57d) são mencionados como sendo de "*Teratosaurus suevicus*", um crocodilotársio; e o púbis (figura 57b-c) como sendo de "*Sellosaurus gracilis*", outro prossaurópode. As legendas discriminatórias dos músculos estão, por vezes trocadas, não havendo coincidência entre o texto e o que está indicado. Assim, procurou-se chegar a um consenso. O outro ponto a se observar é que as normas dorsal e ventral do púbis (fig.287) estão invertidas. As semelhanças destas ilustrações com os ossos figurados em Huene (1926) e Galton (1990) são marcantes e parecem estar em escalas semelhantes. Atentou-se, desta forma, a reunião destas ilustrações com as de Galton (1990) (figura 57d,g-i), assumindo-se uma escala aproximada.

Plateosaurus é um paquipedossáurio prossaurópode, secundariamente quadrúpede, de hábitos herbívoros, registrado no Triássico Superior da Europa (Keuper). Embora ortógrado, a cabeça do fêmur era direcionada craniomedialmente.

CUPD: o MPHA assume um músculo único, com origem na face medial do ílio e vértebras sacrais, e inserção medial no corpo do fêmur, com curso ventral à espinha cranial do ílio, mas a reconstrução miológica do autor não permite visualizar qualquer músculo compatível.

Denominação original: "*Pubo-ischio-femoralis internus, dritte Teil*" (*partim*).

Origem: o autor cita a origem crocodiliana (faces ventrais das diapófises e corpos das vertebrae sacrais

⁸¹ A aquisição deste trabalho foi muito laboriosa. Além de ser antigo e extenso, não há qualquer cópia no Brasil e apenas estas páginas, referentes à miologia de *Plateosaurus*, foram gentilmente remetidas pelo dr. D.J. Gower (Natural History Museum, London).

I-II e caudal I, face medial do ílio e, secundariamente, do ísquio) e aviária (bordo ventral preacetabular da ala do ílio) sem comentar a provável situação em *Plateosaurus*.

Inserção: da mesma forma, cita o padrão crocodiliano (terço proximal da face medial do fêmur) e o padrão aviário (face mediocaudal do fêmur, distal ao colo), mas observa que em dinossáurios triássicos (e.g., *Sellosaurus*), inseriria-se fortemente no “trocâter menor” (“*Trochanter minor*”).

Observações: (1) não há porque duvidar que a origem deste músculo não esteja de acordo com o modelo crocodiliano, pois o desenvolvimento da porção preacetabular da ala do ílio é derivado em aves; (2) o “trocâter menor” ilustrado (figura 57f) é a tuberosidade do ligamento da cabeça (cf. Novas, 1996; *Tuberositas ligamenti capiti femoris*); (3) esta inserção foi considerada por Romer (1923c:615) como sendo muito improvável; (4) a fossa CUPD está presente em espécimens de *Plateosaurus* examinados (e.g., AMNH 2106), o que indica que a inserção do CUPD é topograficamente igual àquela de ornitísqüios.

ILTR: o MPHA prevê um músculo com origem truncovertebral, inserção única na extremidade proximal do fêmur e curso ventral à espinha cranial do ílio; foi hipotetizado como músculo simples, mas sendo bastante anômalo na origem, inserção e ação.

Denominação original: “*Quadratus lumborum*”.

Origem: é assumido como de conformação semelhante a de crocodílios, como sendo das faces ventromediais das costelas e das diapófises das últimas 6 vértebras truncais e da sacral I (embora sua ilustração mostre origem *dorsolateral* nas costelas).

Inserção: no “trocâter maior” (“*Trochanter major*”).

Observações: (1) Romer (1923c:615) comenta que o ILTR dispõe-se sob o ILMF, e a direção vetorial indicada na inserção (figura 57e) é a oposta, e que o ILTR não se insere no “trocâter maior”, mas provavelmente perto; (2) observa ainda que o vetor indicado na ilustração do fêmur (figura 57e) seria oposto; (3) o MPHA mostra que o ILMF estaria dorsoposto ao ILTR, mas com inserção limitada proximalmente e com cruzamento real; (4) tal hipótese implica na inserção do ILTR lateralmente na cabeça do fêmur (onde se encontra uma protuberância óssea, denominada como “trocâter inferior” [“*lesser trochanter*”] por Galton, 1990), cruzando o ILMF por baixo (como em crocodílios) (figura 57h); (4) a presença de “trocâter inferior” é nítida em *Plateosaurus* (figuras 57h e 59a-b), sendo situado lateroproximalmente ao “trocâter maior”; (6) como hipotetizado pelo MPHA, este, sim, forneceria a ação de rotação medial do fêmur.

ILFM: no MPHA prevê um músculo de origem dupla; o autor hipotetizou um músculo simples.

Denominação original: “*Ileo-femoralis externus*”⁸².

Origem: face lateral da ala do ílio, de disposição bastante cranial.

Inserção: em uma projeção óssea denominada como “trocâter maior” (“*Trochanter major*”), topograficamente localizado proximomedialmente no corpo do fêmur.

⁸² A grafia “*ileo*” parece ser indiscriminadamente usada por alguns autores (e.g., Hoffmann, 1890a, 1890b), entretanto “*ileo*” refere-se ao intestino, e não a qualquer músculo (Walker, 1973).

Observações: (1) Romer (1923c) observa que a origem era provavelmente mais ampla que o figurado; (2) “*Trochanter major*” é a primeira denominação para esta projeção (Walker, 1977) de inserção do ILMF, e, neste caso, a denominação “trocânter ILMF” é preferível; (3) a inserção do ILMF neste trocânter, proporciona uma extensa ponte sobre um espaço que seria ocupado pelo curso do ILTR; (4) esta inserção é confirmada por Romer (1923c), embora denominando-o como “trocânter superior” (“*greater trochanter*”); (5) Galton (1990) não ilustra o “trocânter ILMF” (figura 57g-h), mas espécimens examinados o sustentam (figura 59a-b); (6) o MPHA reconhece um ILMF duplo e as inserções seriam coalescentes; (7) assim hipotetizado, a provável ação do ILMF-crn seria a de protração e rotação medial do fêmur, e a do ILMF-cdl seria a abdução (função postural).

ILFB: no MPHA estaria presente, sendo um músculo simples.

Denominação original: “*Ileo-fibularis 2*”.

Origem: na ala do ílio, caudalmente ao ILMF e ILTB.

Inserção: assumido pelo autor como sendo distalmente ao sexto proximal da fibula, craniolateralmente, seguindo um padrão crocodiliano com interação com os músculos da panturrilha.

Observações: (1) na nomenclatura miológica crocodiliana, a reunião nominal do ILFB com o ILTB-cdl foi comum a vários autores (tabela 4); (2) o ILFB possui um padrão de inserção×origem muito estável em réptilios coronais, e a inserção na fibula, no aqui denominado trocânter ILFB, também é universal; (3) Romer (1923c) comenta, contudo, que a origem deveria ser mais caudal e mais ventral, o que está de acordo com o MPHA; (4) a origem ilustrada seria provavelmente referível ao ILTB.

PIFM: no MPHA estaria presente, sendo um músculo atrofiado, de origem adacetabular no púbis e inserção sobre o FMTB-int; o autor hipotetizou uma origem compatível, mas seu curso e inserção são anômalos.

Denominação original: “*Pubo-ischio-femoralis internus*” (*partim*).

Origem: face dorsal do púbis, em uma superfície rugosa, passando pelo forâmen obturado.

Inserção: lateralmente ao trocânter CDFM.

Observações: (1) a origem é compatível com o MPHA, pois o PIFM cruza dorsalmente o AMBN; (2) o curso pelo forâmen obturado não possui base anatômica, sendo totalmente especulativo e improvável; (3) a inserção femoral também é especulativa, e a área indicada poderia pertencer ao FMTB-lat; (4) a inserção permanece sobre o FMTB-med, como hipótese até novas evidências; (5) Romer (1923c) observa que o músculo nominado como “*Pubo-tibialis*” poderia ser o PIFM (denominado por ele como “*Ambiens II*”), entretanto, o PIFM cruza o AMBN dorsalmente; (6) por outro lado, a impressão ilustrada não poderia ser designada para o OBTR-mpb, pois este possuiria um curso ventral ao AMBN, e aceitando-se a origem do AMBN como correta, sua origem deveria ser bem mais abacetabular; (6) concordando com a origem púbica, o PIFM seria mais desenvolvido do que em crocodílios e aves, concordando inclusive com o eventual desenvolvimento maior do PIFM em ornitíscios.

AMBN: no MPHA estaria presente como músculo único, de origem adacetabular no púbis e inserção

sobre músculos da panturrilha, eventualmente também se inserindo no ligamento patelar.

Denominação original: “*Ambiens*”.

Origem: da extremidade adacetabular do púbis.

Inserção: sobre o tendão do músculo peronial caudal.

Observações: (1) a inserção sobre o ligamento patelar é provável e plesiomórfica.

FMTB: no MPHA estaria presente como músculo triplo, e a ortogradia implica na possibilidade de maior desenvolvimento do FMTB-ext do que do FMTB-int; o autor hipotetizou um músculo simples e relativamente, pouco desenvolvido.

Denominação original: “*Femoro-tibialis*”.

Origem: na face cranial do corpo do fêmur, na metade distal.

Inserção: na crista cnemial da tibia.

Observações: (1) a área de origem indicada pelo autor não seria apenas na metade distal do fêmur, mas estendendo proximalmente até, pelo menos, no nível do “trocânter maior”, como encontrado em crocodílios e aves, posição também defendida por Romer (1923c:615); (2) a inserção do FMTB na crista cnemial é universal para amniotas; (3) o exame sobre espécimens de *Plateosaurus* (e.g., AMNH 2106) não mostram linhas intermusculares que sustentariam um FMTB triplo.

ILTB: no MPHA estaria presente, devendo ser triplo (ILTB-crn, de origem na espinha cranial ala do ílio, ILTB-itm originando-se ao longo do bordo dorsal da ala do ílio, ILTB-cdl de origem cranial e adjacente ao ILFB); entretanto, o autor o hipotetizou como um músculo topograficamente apenas compatível com o ILTB-itm, com duas improváveis origens isquiáticas.

Denominação original: “*Ileo-fibularis 1*” (ILTB-itm), “*Extensor ileo-tibialis*” (especulativo).

Origem: na ala do ílio, dorsalmente ao ILFM e cranialmente ao ILFB (“*Ileo-fibularis 1*”); do ísquio, através de duas improváveis áreas de origens (“*Extensor ileo-tibialis*”).

Inserção: sobre o joelho.

Observações: (1) o ILTB está incompleto (cf. Romer, 1923c) e, como ilustrado seria compatível ao ILTB-itm, mas certamente se estendendo caudalmente, até o início do ILTB-cdl; (2) por outro lado, a origem do ILTB-lat (ILTB-itm+ILTB-cdl) se estenderia por todo o bordo dorsal da ala do ílio, compreendendo as regiões hipotetizadas pelo autor para o ILFB e CRFL-lat; (3) espera-se um ILTB-crn originado lateralmente na espinha cranial da ala do ílio, onde o autor sugeriu ser a inserção do músculo ílio-costal (“*Ileo-costalis*”); (4) as origens isquiáticas são especulativas (como comentado por Romer, 1923c), e poderiam ser referidas ao PITB e ao CRFL-crm; (5) a inserção sobre o joelho é assumida como sendo sobre o tendão patelar; (6) este músculo deve ser totalmente reavaliado quanto às origens.

PITB: o MPHA hipotetiza um PITB único, pouco desenvolvido; o autor é confuso quanto ao seu reconhecimento, e a área de origem recebe uma denominação distinta.

Denominação original: “*Extensor ileo-tibialis 2*”.

Origem: de uma área craniolateral adacetabular no ísquio.

Inserção: no joelho.

Observações: (1) a propubia e o direcionamento craniomedial da cabeça do fêmur possibilita a presença deste músculo (contrariamente aos ornitíscios e às aves), mas em saurópodes graviportais, com torção ortogonal da cabeça do fêmur, deveria ser melhor avaliado; (2) a origem inferida é compatível com o PITB (e não com o ILTB ou TBFL-vnt); (3) espera-se uma inserção semelhante àquela encontrada para crocodílios (*i.e.*, face medial da tíbia, após unir-se com o tendão do TBFL).

TBFL: o MPHA hipotetiza um TBFL duplo, de origens ilíaca e isquiática, e inserção tibial conjunta com o TBFL; embora um pouco confuso, o autor parece ter reconhecido estas duas porções.

Denominação original: “*Flexor tibialis internus*” (TBFL-drs), “*Flexor tibialis internus 2*” (TBFL-vnt).

Origem: lateralmente na ala do ílio, ventralmente ao CRFL dorsal (TBFL-drs); próximo ao bordo cranioventral do ísquio, lateral e abacetabularmente (TBFL-vnt).

Inserção: no joelho.

Observações: (1) Romer (1923c) observa que o local de origem do TBFL-drs está incorreto; (2) o local de origem do TBFL-vnt é também duvidoso, pois se espera estar presente próximo ao bordo caudodorsal do ísquio, medialmente (como em crocodílios); (3) espera-se uma inserção conjunta dos TBFL's, semelhante àquela encontrada para crocodílios (*i.e.*, face medial da tíbia, após unir-se com o PITB).

PBTB: o MPHA hipotetiza sua ausência, quando muito seria um resíduo morfológico (como eventualmente encontrado em crocodílios); o autor hipotetiza sua presença.

Denominação original: “*Pubo-tibialis*”.

Origem: de uma área assumida pelo autor como homóloga ao processo lateral do púbis lepidossauriano.

Inserção: extremidade proximal da fíbula.

Observações: (1) o autor assumiu a presença deste músculo, através da comparação com *Sphenodon* (erro já comentado, e cometido, por muitos autores); (2) Romer (1923c) descarta sua presença, comentando que a impressão de origem poderia ser referida ao PIFM (“*Ambiens 2*”), ou ao local de inserção do tendão do músculo oblíquo externo, um músculo truncal; (3) a segunda opção parece ser a mais provável (a primeira já foi comentada como improvável); (4) o processo lateral do púbis (*i.e.*, processo defletor tensional do PIFM) está ausente em arcossáurios.

FMAD: o MPHA hipotetiza um músculo duplo, de origem isquiática e inserção ao longo da face caudal do fêmur; o autor hipotetiza sua presença como músculo duplo mas as origens e inserções são confusas, dificultando um entendimento.

Denominação original: “*Pubo-ischio-femoralis posterior p. 1*” (?FMAD-lat), “*Ischio-femoralis*” (FMAD-med).

Origem: bordo cranial adacetabular do ísquio (FMAD-med), bordo cranial abacetabular do ísquio (?FMAD-lat).

Inserção: no trocânter CDFM e face caudal do fêmur (?FMAD-lat); no trocânter CDFM (FMAD-med).

Observações: (1) Romer (1923c) confirma a origem do FMAD-med, mas a origem ilustrada para o ?FMAD-lat é anômala; (2) o ISFM foi tratado conjuntamente com o ?FMAD-lat, passando a impressão

de que o autor inverteu o ísquio na descrição de sua topografia, tratando o bordo cranial como caudal e vice-versa; (3) a inserção de ambos os FMAD's sobre o trocânter CDFM é altamente improvável; (4) a inserção sobre a face caudal do fêmur pode ser hipotetizada para ambos os FMAD's (posição também defendida por Romer, 1923c), provavelmente acompanhada pelo FMTB pelos lados; (5) a reconstrução do autor para este músculo apresenta problemas e deve ser totalmente reformulada.

OBTR: o MPHA hipotetiza um músculo duplo, com uma porção púbica (OBTR-lpb) e outra isquiática (OBTR-isc); o autor hipotetiza estas porções.

Denominação original: “*Pubo-ischio-femoralis externus 1*” (OBTR-lpb), “*Pubo-ischio-femoralis externus 2*” & “*Pubo-ischio-femoralis externus*” (OBTR-isc).

Origem: face ventral do púbis (OBTR-pub), face lateral do ísquio (OBTR-isc).

Inserção: no trocânter CDFM.

Observações: (1) a ausência do OBTR-mpb é suportada pelas origens hipotetizadas para o PIFM e para o AMBN, assim como a presença e orientação transversal da lâmina do púbis e a sínfise interpúbica alcançando uma posição bastante adacetabular, que mostram uma topografia totalmente distinta da encontrada em crocodílios (e aves); (2) a sínfise interpúbica alcançando tal topografia adacetabular, com o hiato interpúbico reduzido, preclui um OBTR-mpb de origem adacetabular (onde se hipotetiza a origem do PIFM), pois este deveria cruzar o AMBN ventralmente; (3) assim, ou se desloca o AMBN muito adacetabularmente, ou se considera um OBTR-mpb ausente; (4) esta ausência também encontra eco no MPHA e nas conclusões proferidas para ornitísqüios; (5) a origem isquiática para o OBTR-isc é confirmada por Romer (1923c); (6) a inserção no trocânter CDFM é muito improvável, e o MPHA prevê uma inserção comum a ambos os OBTR's, caudolateralmente ao trocânter ILTR e proximalmente ao trocânter CDFM (semelhante ao encontrado em crocodílios); (7) Romer (1923c:616), contrariamente, indica a área distal à tuberosidade do ligamento da cabeça (“trocânter menor”), o que seria improvável.

CRFL: o MPHA hipotetiza um músculo triplo, com uma origem íliaca (CRFL-lat), outra isquiática (CRFL-crm) e outra sobre o ligamento ilioisquiático (CRFL-cdm); o autor hipotetizou as duas primeiras porções.

Denominação original: “*Flexor tibialis externus*” (CRFL-lat), “*Extensor ileo-tibialis 1*” (CRFL-crm).

Origem: região caudodorsal da ala do ílio (CRFL-lat), face lateral do ísquio, adacetabularmente (CRFL-crm).

Inserção: extremidade proximal da tibia, lateralmente, e na articulação do pé, juntamente com o gastrocnêmio (CRFL-lat); no joelho (CRFL-crm).

Observações: (1) a origem do CRFL-lat é compatível, assim como a inserção dupla, na tibia e na articulação do pé; (2) tal descrição implica numa inserção dupla, compatível com o MPHA; (3) contudo o CRFL-crm (e também o não hipotetizado CRFL-cdm) teriam uma inserção conjunta com o CRFL-lat neste tendão duplo; (4) a parte femoral do CRFL-lat, encontrado em aves, estaria ausente (sua presença estaria relacionado à locomoção aviária).

ISFM: o MPHA hipotetiza um músculo simples, de origem medial no ísquio e inserção bem proximal na face caudal do fêmur; o autor o trata juntamente com o ?FMAD-lat.

Denominação original: “*Pubo-ischio-femoralis posterior p. 2*”.

Origem: bordo caudal do ísquio, em comum com o ?FMAD-lat (contudo a origem do FMAD-lat é ilustrada no bordo cranial).

Inserção: “trocâter maior” (“*Trochanter major*”).

Observações: (1) a origem descrita como sendo do bordo caudal do ísquio e sua ilustração no bordo cranial leva a considerar que o autor confundiu a topografia do ísquio (cranial×caudal); (2) o exame de espécimens (e sua própria ilustração, figura 57d), mostra o bordo caudal do ísquio sulcado, caracterizando um origem muscular compatível com a origem do ISFM; (3) Romer (1923c) comenta alguns destes problemas; (4) a inserção especulada é altamente improvável, mas deveria, sim, se inserir proximalmente na cabeça do fêmur, laterocaudal e distalmente à inserção do OBTR, o que forneceria uma ação de rotação lateral ao fêmur (compatível com o MPHA).

CDFM: o MPHA hipotetiza um músculo de origem tripla e tendão FMFB; o autor hipotetizou origem dupla e presença do FMFB.

Denominação original: “*Caudo-ileo-femoralis*” (CDFM-plv); “*Caudo-femoralis*” (CDFM-cdl), “*Tendo trochanterico-fibularis*” (FMFB).

Origem: face lateral do ílio (CDFM-plv), diapófises das vértebras caudais (CDFM-cdl), trocâter CDFM (FMFB).

Inserção: face lateral do terço médio do fêmur, laterodistalmente ao trocâter CDFM, assim como no bordo lateral do fêmur, estendendo-se pela face cranial do fêmur (CDFM-plv); trocâter CDFM (CDFM-cdl); fíbula (FMFB).

Observações: (1) a inserção do CDFM-plv laterodistalmente ao trocâter CDFM, assim como pela face cranial do fêmur é improvável (*cf.* Romer, 1923c:615); (2) por outro lado, a área indicada como inserção do PIFM possuiria base anatômica, dentro do modelo crocodiliano, para ser a inserção do CDFM-plv e deve ser investigada; (3) contudo, o modelo crocodiliano pode não ser plesiomórfico, mas sim derivado para crocodílios (vide página 235); (4) a graviportalidade do táxon em questão implica em considerações nomológicas; (5) a morfologia relativamente pendente do trocâter CDFM (figura 57h) suportaria a presença do FMFB.

4.3.2. O modelo de M.R. Cooper para *Massospondylus*

Cooper (1981a), explicitamente, não propôs um trabalho compreensivo, mas devido a presença de várias marcas musculares no fêmur de *Massospondylus*, comentou as prováveis origens e inserções de alguns músculos (figura 58a-d). Seu estudo baseou-se explicitamente no trabalho de Raath (1977)⁸³,

⁸³ Indisponível para consulta.

mas consultou Walker (1977)⁸⁴ em algumas ocasiões, principalmente no que se refere a sua hipótese para o PIFM.

Devido a proximidade filogenética entre *Massospondylus* e *Plateosaurus*, apenas os pontos relevantes em relação ao MPHA serão tratados.

CUPD: o autor segue o modelo de Walker (1977) no reconhecimento de um PIFM trímero lepidossauriano.

Denominação original: “*Puboischiofemoralis internus medius*”.

Origem: embora reconhecendo a falta de evidências, assumiu o modelo de Walker (1977) em reconhecer como originário da face medial da extremidade adacetabular do púbis.

Inserção: numa depressão rasa na face caudal do fêmur, imediatamente proximolateral ao trocânter CDFM.

Observações: (1) a origem indicada contraria a condição crocodiliana, que seria a mais provável (*i.e.*, da face medial do ílio e vértebras sacrais); (2) tal origem indicada poderia, sim, ser hipotetizada para o PIFM; (3) a inserção hipotetizada é igualmente improvável, sendo esta área potencialmente referível ao CDFM-plv; (4) a provável área de inserção seria aquela indicada para o CDFM-cdl (*i.e.*, craniomedialmente ao trocânter CDFM, numa depressão oval).

ILTR: o autor segue o modelo de Walker (1977) no reconhecimento de um PIFM trímero lepidossauriano.

Denominação original: “*Puboischiofemoralis internus dorsalis*”.

Origem: indeterminada.

Inserção: numa área fracamente marcada imediatamente distal à cabeça do fêmur, na face craniolateral.

Observações: (1) não há porque se pensar que a área de origem fosse distinta da encontrada em crocodílios (*i.e.*, das diapófises das vértebras truncais mais caudais); (2) a presença de ampla incisura ventral à espinha cranial suporta tal afirmativa; (3) a área de inserção hipotetizada pelo autor é improvável, sendo que Galton (1969:16) observa que tal área em *Hypsilophodon*, possui marcas bem desenvolvidas que seriam para ligamentos da articulação coxal (*cf.* Baumel, 1979b; Baumel & Raikow, 1993); (4) a área de inserção provável seria proximal àquela indicada pelo autor para o ILFM (figura 58b-c), descrita como proeminente, semelhante à encontrada em *Plateosaurus*; (5) desta forma, se reconhece um cruzamento real entre o ILTR e o ILFM.

ILFM: o autor hipotetizou um músculo simples.

Denominação original: “*Iliofemoralis (iliotrochantericus)*”.

Origem: metade cranial da concavidade central da ala do ílio, ventralmente à crista dorsal.

Inserção: na área imediatamente caudal ao “trocânter inferior” (“*lesser trochanter*”).

Observações: (1) a origem hipotetizada seria melhor referida ao ISFM, com alguma relação com o ILTR; (2) o local provável de inserção seria no trocânter ILFM (*i.e.*, “trocânter inferior”; figura 58e); (3) na

⁸⁴ As idéias de Walker (1977) serão comentadas adiante (página 206).

ausência de um exame sobre espécimens, parece não haver evidências de uma origem dupla, prevista pelo MPHA; (3) entretanto poderia haver uma inserção dupla e coalescente, prevista pelo MPHA; (4) a ação hipotetizada pelo autor (abdução e rotação medial) concorda com o MPHA (função postural).

ILFB: não comentado, apenas ilustrada sua origem.

Denominação original: “*M. iliofibularis*”.

Origem: na metade caudal da ala do ílio, caudalmente ao ILFM e ventralmente ao ILTB-lat.

Inserção: no trocânter ILFB da fíbula, numa proeminência em crista.

Observações: (1) a origem e a inserção hipotetizada estão de acordo com o MPHA.

PIFM: o autor segue o modelo de Walker (1977) no reconhecimento de um PIFM trímero lepidossauriano, e assume sua ausência.

Denominação original: “*Puboischiofemoralis internus ventralis*”.

Observações: (1) o MPHA prevê a presença de um PIFM atrofiado, com origem na face medial da extremidade adacetabular do púbis e inserção sobre o FMTB-int; (2) a área hipotetizada pelo autor como pertencente à origem do CUPD poderia representar a origem do PIFM.

AMBN: o autor comenta a inexistência de qualquer marca no púbis, assim como de qualquer ondulação em seu bordo que poderia indicar a origem do AMBN.

Denominação original: “*M. ambiens*”.

Observações: (1) o MPHA prevê sua presença, com origem preacetabular no púbis e inserções no ligamento patelar e músculos da panturrilha.

FMTB: autor não comenta este músculo mas o ilustra como um músculo de tripla origem.

Denominação original: “*M. femorotibialis posticus*” (FMTB-lat); “*M. femorotibialis externus*” (FMTB-itm); “*M. femorotibialis medius*” (FMTB-med).

Origem: o autor não descreve este músculo, comenta apenas que uma crista sigmoidal disposta ao longo da face caudal do fêmur é interpretada como a marca de divisão do FMTB.

Inserção: não comentada.

Observações: (1) as áreas de origem indicadas pelo autor são anômalas, pois o o FMTB-ext (FMTB-lat e FMTB-itm) limitam, medial e lateralmente, as inserções do ILFM e ILTR em aves; (2) por outro lado, em crocodílios, o ILFM cliva fortemente o FMTB, definindo o FMTB-ext e o FMTB-int, porém esta condição é aqui interpretada como derivada para crocodílios; (3) seguindo o modelo aviário, a área proximal, ilustrada como pertencendo ao FMTB-med, é improvável, sendo melhor referida ao FMTB-itm; (3) a crista comentada como limitante entre o FMTB-med e o FMTB-lat seria, em realidade, a área de inserção do FMAD.

ILTB: o autor hipotetizou um ILTB-crn e ilustra um ILTB-lat com origem contínua.

Denominação original: “*Sartorius*” (ILTB-crn), “*M. iliotibialis*” (ILTB-lat).

Origem: da espinha cranial cartilaginosa do ílio (ILTB-crn); ilustrado como do bordo dorsal da ala do ílio (ILTB-lat).

Inserção: ligamento patelar do FMTB.

Observações: (1) o MPHA prevê um músculo de origem tripla; (2) a hipótese da espinha cranial do ílio ser cartilaginosa necessita ser avaliada sobre espécimens de vários táxons, a fim de se chegar a evidências mais conclusivas.

PITB: não comentado ou ilustrado.

TBFL: não comentado ou ilustrado.

PBTB: não comentado ou ilustrado.

FMAD: não comentado ou ilustrado.

Observações: (1) a crista comentada como limitante entre o FMTB-med e o FMTB-lat seria, em realidade, a área de inserção do FMAD-lat.

OBTR: não comentado ou ilustrado.

CRFL: não comentado ou ilustrado.

ISFM: o autor comenta a presença deste músculo.

Denominação original: "*M. ischiofemoralis*".

Origem: ao longo do bordo dorsal do escapo do ísquio, em um sulco bem definido.

Inserção: na área imediatamente caudal ao "trocânter inferior" ("*lesser trochanter*"), juntamente com o ILFM.

Observações: (1) a origem descrita concorda com o MPHA; (2) as relações do ISFM são, sim, com o ILTR, e não com o ILFM; (3) a inserção do ISFM se faria um pouco mais caudolateralmente a do ILTR; (4) a relação do ISFM com o ILTR em um fêmur de cabeça não totalmente direcionada medialmente é encontrada em crocodílios (figura 17m); (5) assim disposto, o ISFM possui a ação de rotação lateral e retrator femoral, concordando com o MPHA.

CDFM: o autor hipotetizou dois músculos, sem citar a presença do FMFB.

Denominação original: "*Caudifemoralis brevis*" (CDFM-plv); "*Caudifemoralis longus*" (CDFM-cdl).

Origem: face ventral do sacro e ílio caudalmente ao acetábulo (CDFM-plv); face ventral das vértebras caudais craniais e intermediárias (CDFM-cdl).

Inserção: numa pronunciada marca lateralmente no trocânter CDFM (CDFM-plv); numa pronunciada marca medialmente ao CDFM (CDFM-cdl).

Observações: (1) a origem dupla hipotetizada para o CDFM-plv está de acordo com o MPHA; (2) a

inserção do CDFM-plv lateralmente no trocânter CDFM é viável na comparação com crocodílios (figura 17n) e a inserção indicada para o CUPD, proximalmente ao trocânter CDFM, é viável na comparação com aves; (3) a natureza graviportal do táxon implica em considerações nomológicas; (4) a inserção do CDFM-cdl medialmente ao trocânter CDFM não encontra suporte no MPHA, e esta área é, provavelmente, a inserção do CUPD; (4) o trocânter CDFM é descrito (e figurado) como “distintamente pedendente”, indicando a origem do FMFB.

4.3.3. Modelos parciais e evolução da musculatura em paquipedossáurios

Como visto, o modelo de Huene (1908) mostra muitas imperfeições, mas como já citado, foi o primeiro modelo proposto. Cooper (1981a), por outro lado, se eximiu de um estudo aprofundado, e diversos músculos não foram sequer citados. Cometeu o engano de considerar um PIFM trímero lepidossauriano e tratar nominalmente o ILMF como “iliotrocantérico”, engano inserido na literatura por Romer (1927a, 1927b), e que persiste até recentemente (e.g., Berge & Zweers, 1993) no reconhecimento do ILMF-crnl como “iliotrocantérico”, a despeito das conclusões de Rowe (1986).

Galton (1969) ilustrou sucintamente a pelve de *Plateosaurus* (figura 57j), com as origens musculares do CUPD, ILTR, ILTB-crnl e OBTR-lpb. O CUPD possui uma origem vertebral improvável, e o ILTR uma origem por demais extensa. Não há porque se pensar que o modelo crocodiliano não pudesse ser aplicado quase que diretamente, salvo a extensão do ILTR encontrada neste último, já que a incisura ventral à espinha cranial do ílio é bem mais marcante. O ILTB-crnl concorda com o MPHA, assim como a origem do OBTR-lpb, embora esta última pudesse ser mais ventral do que lateral no escapo do púbis.

Dentro dos paquipedossáurios, apenas outros dois táxons foram tratados, mesmo assim de maneira sucinta. Colbert (1964) ilustra a pelve de *Thecodontosaurus* (figura 58h), e Romer (1923c) ilustra a pelve de *Camarasaurus* (figura 58i), ambos baseados no modelo de Romer (1923c) desenvolvido sobre *Tyrannosaurus*.

É necessário um estudo mais aprofundado sobre a musculatura em paquipedossáurios saurópodes, assim como a eventual natureza cartilaginosa da espinha cranial, hipotetizada por Cooper (1981a). A investigação sobre as diferenças no padrão miológico pélvico encontradas entre mamíferos cursoriais e graviportais que formam grupos-irmãos (e.g., hiracóideos e proboscídeos) forneceriam argumentos nomológicos que poderiam ser aplicados nas tendências graviportais de saurópodes (e também em ornitíscios tireóforos). Saurópodes são bastante graviportais e uma das características encontradas no fêmur é o direcionamento totalmente medial da cabeça (figura 59c-g).

Algumas conclusões gerais podem ser resumidas quanto a musculatura plesiomórfica. O CUPD pode ser hipotetizado sem problemas, pois sua impressão de inserção na face medial do fêmur (fossa CUPD) é facilmente observada. A pelve mostrando uma ampla incisura ventral à espinha cranial do ílio indica uma provável origem vertebral para o ILTR, assim como uma origem ilíaca e sacral para o CUPD (figuras 57d,j e 58a,h-i). O “trocânter inferior” de Galton (1990), indicado para *Plateosaurus*, está intimamente relacionado à inserção do ILTR e pode ser denominado como “trocânter ILTR” (*Trochanter*

musculi ilirotrochantericus). Por outro lado, o “trocâter inferior” de Cooper (1981a), indicado para *Massospondylus*, refere-se à inserção do ILM (“*Trochanter major*” de Huene, 1908, para *Plateosaurus*). Nestes prossaurópodes ocorre um cruzamento real entre os cursos do ILTR e ILM. Já os saurópodes possuidores de fêmur com direcionamento medial da cabeça (figura 59c-g), não parecem possuir cruzamento entre o ILTR e o ILM. O “trocâter maior” de Huene (1908), que pode ser denominado como trocâter ILM (*Trochanter musculi iliofemoralis*), teria um posicionamento no bordo lateral do fêmur (numa ação iminente de abdução) e o trocâter ILTR passou a ter uma morfologia menos conspícua, como uma impressão rugosa alongada e um pouco oblíqua, mas permanecendo com a ação de rotação medial e protração femoral. Tal migração entre as inserções do ILTR e ILM, precluindo um cruzamento, processou-se também em ornitíscios e neotetanuros de maneira independente. O reconhecimento de origem dupla para o ILM (prevista pelo MPHA) é sustentada por uma baixa crista supracetabular encontrada em algumas formas sauropodianas (e.g., *Apatosaurus*; Ostrom & McIntosh, 1966:193,pl.64), que poderia ser associada à origem do ILM-cdl; contudo as inserções de ambos ILM's deveriam ser coalescentes.

A presença de um PIFM relativamente bem desenvolvido na origem púbica acetabular é digna de nota, entretanto sua inserção permanece sobre o FMTB-int, como hipótese de trabalho, até novas evidências. A ausência de processo lateral do púbis (i.e., processo defletor tensional do PIFM) preclui um PIFM de ação semelhante a lepidossáurios. Em saurópodes, a inserção do AMBN sobre o ligamento patelar poderia ser preponderante em relação à inserção sobre músculos flexores digitais da panturrilha, pois a anatomia do pé não permite muita flexão nos dedos. Por outro lado, a inserção no ligamento patelar é provável e plesiomórfica.

Embora linhas musculares não sejam visíveis no corpo do fêmur nos paquidossáurios aqui tratados (figura 59c-g), é provável que o FMTB tenha sido triplo, com o FMTB-ext mais desenvolvido que o FMTB-int devido a ortogradia, e subdividido, englobando, proximalmente, as inserções do ILTR e ILM. Comparações com o VSTS de mamíferos proboscídeos podem ajudar no entendimento desta morfologia. O ILTB certamente possuía um desenvolvimento bem maior que o ilustrado por Huene (1908). Romer (1923c) e Colbert (1964), por outro lado, ilustraram um ILTB único e contínuo para *Thecodontosaurus* e *Camarasaurus*. Cooper (1981a), por sua vez, ilustrou um ILTB-lat de origem indivisa. Entretanto, a não ser que se conclua que tal morfologia seja conseqüente da graviportalidade paquidossauriana, não há porque se hipotetizar tais condições. A hipótese inicial deve ser de um ILTB triplo com inserção sobre o ligamento patelar do FMTB, na pior das hipóteses duplo, com o ILTB-itm e ILTB-cdl com origens coalescentes, formando virtualmente um ILTB-lat.

A presença do PITB é provável e deve ser investigado como correlacionado ao padrão de inserção dos FMAD's. Cooper (1981a) ilustrou (figura 58f) o fêmur de *Massospondylus* com uma crista oblíqua que se dirige ao côndilo lateral. Esta crista pode ser referida à inserção do FMAD-lat, o que implica em um padrão crocodiliano de inserções, suportando a presença do PITB. Romer (1923c) hipotetizou a presença do PITB em *Camarasaurus*.

Os locais de origem do TBFL (duplo), FMAD (duplo), CRFL (triplo) e ISFM indicados por Romer (1923c) para *Camarasaurus*, assim como a ausência do PBTB, estão de acordo com o MPHA, e não há

porque questioná-los a princípio.

A ausência do OBTR-mpb é prevista pelo MPHA. Huene (1908), Romer (1923c), Colbert (1964) e Galton (1969) não o reconheceram em *Plateosaurus*, *Camarasaurus* e *Thecodontosaurus*. A orientação transversal da lâmina do púbis e extensão da sínfise interpúbica, alcançando uma posição bastante adacetabular, é uma condição tanto encontrada em avemetatarsálios basais (*Lagerpeton*, *Marasuchus*), como também em crurotársios basais (e.g., belodôncios) e tecodôncios não-arcossaurianos, sendo portanto plesiomórfica. Esta morfologia suporta a conclusão de que o OBTR-mpb crocodiliano possuiria uma gênese distinta do OBTR-mpb aviário.

Não há porque se pensar na ausência do ISFM, e sua inserção poderia ser feita caudolateralmente no fêmur, numa estrutura que tem sido denominada como uma saliência lateral (“*bulge*”; Salgado *et al.*, 1997:©19; Upchurch, 1998:©187), o que forneceria uma ação de rotator lateral femoral para este músculo.

A presença de um CDFM-plv de origem dupla (ilíaca e vertebral) é provável, assim como a inserção do CDFM-cdl no trocânter CDFM. A inserção do CDFM-plv seguindo um modelo mais crocodiliano, lateralmente ao trocânter CDFM, deve ser melhor investigada sobre espécimens bem preservados. Além da graviportalidade dos membros deste clado poder sugerir derivações, esta condição de inserção lateral pode ser interpretada como derivada para crocodílios (página 235). A presença de FMFB deve ser investigada quanto à graviportalidade de paquipedossáurios, mas a morfologia pendente para o trocânter CDFM pode ser reconhecida em prossaurópodes (Galton, 1973; Cooper 1981a).

4.4. Modelos avemetatarsalianos teropodianos

Cerca de quatro autores se debruçaram sobre a miologia pélvica de terópodes não-aviários. Gregory & Camp (1918) ilustraram a pelve de *Ornitholestes* (Avetheropoda) (figura 60g), com diversas origens musculares, mas não desenvolveram o assunto no texto. Romer (1923c) tratou da musculatura de *Tyrannosaurus* (Tyrannoraptora, Deinodontia) (figura 63a) e seu trabalho serviu de base para todos os demais. Tarsitano (1983) e Paul (1988) utilizaram este modelo e fizeram algumas modificações em suas propostas miológicas parciais de *Tyrannosaurus*. Russel (1972) tratou da musculatura de *Dromiceiomimus* (Maniraptoriformes, Ornithomimosauria), e, embora tenha se baseado no trabalho de Romer (1923c), suas conclusões são distintas e muitas delas contrariam não só o MPHA, mas também argumentos nomológicos. Perle (1985) reconstruiu sucintamente a musculatura de *Tarbosaurus* (Tyrannoraptora, Deinodontia), *Segnosaurus* (Sauraves, Oviraptorosauria) (figura 63b) e *Velociraptor* (Eumaniraptora, Paraves) (figura 63c). Finalmente, Chatterjee (1999) utiliza um modelo semelhante para *Protoavis*. Todos estes táxons representam animais cursoriais, ortógrados, bípedes e carnívoros, com a cabeça do fêmur dirigida medialmente.

4.4.1. O modelo de W.K. Gregory & C.L. Camp para *Ornitholestes*

Ornitholestes (figura 60g) é um terópode celurossauriano basal conforme as análises filogenéticas

recentes (Gauthier, 1986; Sereno, 1999b, 1999c; Holz, 1994, Carrano, 2000). Gregory & Camp (1918) não discutiram em que bases foi formulada sua hipótese miológica, comportando apenas o desenho da pelve (figura 61). O fêmur, até onde se sabe, nunca foi ilustrado apropriadamente, e encontra-se esmagado (Osborn, 1903). Entretanto, este modelo possui muitos pontos em concordância com o MPHA.

Gregory & Camp (1918:515) explicam que o estudo foi publicado de maneira incompleta devido ao alistamento militar de C.L. Camp. Como a musculatura do espécimen não foi descrita ou figurada com os músculos representados, mas apenas com as prováveis origens musculares, procedeu-se uma interpretação livre, baseada no MPHA. A nomenclatura utilizada originalmente, pouco ajuda na hipotetização de músculos (as tabelas de sinônimos musculares aqui fornecidas mostram o caos nomenclatural) e suas relações miogenéticas. Qualquer conclusão feita apenas no uso desta induz a erros grosseiros.

CUPD: não foi hipotetizado.

ILTR: não foi hipotetizado.

ILFM: hipotetizado como uma única origem.

Denominação original: "*Iliofemoralis*".

Origem: extensamente da ala do ílio, cranialmente à origem do ILFB.

Observações: (1) a extensão da origem é compatível com o MPHA.

ILFB: hipotetizados como uma única origem caudalmente à origem do ILFM.

Denominação original: "*Iliofibularis*".

Origem: de uma área relativamente grande na face lateral da ala do ílio, caudalmente a crista supracetabular.

Observações: (1) a origem é compatível com o MPHA.

PIFM: hipotetizado como presente e relativamente não atrofiado.

Denominação original: "*Pubi-ischiotrochantericus internus*".

Origem: de uma área relativamente grande na face medial adacetabular do ísquio, estendendo-se também dorsalmente pelo processo púbico do ílio até a incisura ILTR.

Observações: (1) é notável esta hipótese no que se refere ao PIFM, cuja origem está de acordo com o MPHA e com o observado para paquipedossáurios e ornitíscuios; (2) Romer (1923c:616) duvida desta topografia, homologizando o PIFM com o CUPD.

AMBN: hipotetizado como presente.

Denominação original: "*Ambiens*".

Origem: extremidade adacetabular do púbis, lateral e um pouco medialmente e se estendendo um pouco pelo processo púbico do ílio.

Observações: (1) a origem é compatível com o MPHA.

FMTB: na ausência de ilustração do fêmur, apenas uma área supracetabular na pelve foi hipotetizada como sendo do FMTB, entretanto não existe fundamentação anatômica para tal (veja CDFM).

ILTB: hipotetizado como músculo duplo (ILTB-crn e ILTB-lat).

Denominação original: “*Iliotibialis internus*” (ILTB-crn), “*Iliotibialis externus*” (ILTB-lat).

Origem: amplamente da espinha cranial (ILTB-crn) e ao longo do bordo dorsal do ílio (ILTB-lat).

Observações: (1) o MPHA prevê três origens, com o ILTB-lat diferenciado; (2) entretanto, o autor ilustrou um ILTB-lat contínuo em sua origem.

PITB: não foi hipotetizado ou individualizado.

Denominação original: “*Ischiofemoralis*” (*partim*) (PITB).

Origem: porção abacetabular da incisura tíróide.

Observações: (1) a origem do PITB foi, provavelmente, tratada em conjunto com o OBTR-isc (veja adiante).

TBFL: apenas o TBFL-drs foi hipotetizado.

Denominação original: “*Flexor tibialis internus*” (*partim*) (TBFL-drs).

Origem: região caudal da face lateral da ala do ílio, ventralmente à origem do CRFL-lat.

Observações: (1) embora não tenha sido hipotetizado, o autor utilizou a denominação supracitada também para o CRFL-crm; (2) a origem hipotetizada para o TBFL-drs é compatível com o MPHA.

PBTB: não foi hipotetizado e o MPHA não suporta sua presença.

FMAD: foi hipotetizado como músculo duplo, mas as origens parecem anômalas.

Denominação original: “*Pubi-ischiofemoralis externus*” (FMAD-lat), “*Adductor longus?*” (?FMAD-med).

Origem: ao longo da face lateral do escapo do ísquio (FMTB-lat), porção adacetabular da incisura tíróide (?FMTB-med).

Observações: (1) *Ornitholestes* é o primeiro táxon no seqüenciamento de descendência assumido como representativo (figura 7) a possuir uma desenvolvida incisura no processo obturatório do ísquio (aqui denominada como incisura tíróide); (2) Romer (1923c:616) não indica qualquer origem muscular para a região adacetabular a esta incisura e trata o “*Adductor longus?*” como homólogo do PITB, e reconhece a área tratada como “*Pubi-ischiofemoralis externus*” como o FMAD-lat, observando sua extensão abacetabular improvável; (3) o ortogradismo implica no estrangulamento do OBTR-isc por ambos os FMAD’s e, por isso, Romer (1923c) reconhece um FMAD-med com origem reduzida, assim como o OBTR-isc; (4) o FMAD-med provavelmente estaria presente na região abacetabular do processo obturatório, juntamente com o PITB e OBTR-isc; (5) logo, a origem muscular para a região adacetabular da incisura tíróide (denominada como “*Adductor longus?*” e tentativamente relacionada ao FMAD-med)

é, *a priori*, especulativa, merecendo um exame direto sobre o espécimen; (6) o FMAD-lat está de acordo com o MPHA.

OBTR: foi hipotetizado com um músculo triplo, contrariando o MPHA.

Denominação original: “*Obliquus externus et internus*” (OBTR-mpb), “*Pubi-ischiofemoralis externus*” (OBTR-lpb), “*Ischiofemoralis*” (*partim*) (OBTR-isc).

Origem: ao longo da face craniomedial do escapo do púbis (OBTR-mpb); ao longo da face lateral do escapo do púbis (OBTR-lpb); face lateral do ísquio, no processo obturatório, abacetabular à incisura tiróide (OBTR-isc).

Observações: (1) o reconhecimento de um OBTR-mpb (*i.e.*, OBTR-pub clivado) deve ser reinvestigado; (2) a região abacetabular do processo obturatório é o local de origem de três músculos (PITB, FMAD-med e OBTR-isc) e, provavelmente, os autores trataram estes três músculos conjuntamente (aqui interpretado nominalmente como OBTR-isc); (3) Romer (1923c:616) trata a área referida ao “*Ischiofemoralis*” como o OBTR-isc; (4) o OBTR-isc deveria ser restrito para não ser estrangulado por ambos os FMAD's, mas não numa condição radical como encontrada em ornitíscios e aves.

CRFL: foi hipotetizado como músculo duplo.

Denominação original: “*Flexor tibialis externus*” (CRFL-lat); “*Flexor tibialis internus*” (*partim*) (CRFL-crm).

Origem: da região caudal da lâmina do ílio, dorsalmente à origem do TBFL-drs (CRFL-lat), das faces lateral e medial, e bordo caudal do ísquio, dorsalmente à origem do ISFM (CRFL-crm).

Observações: (1) o CRFL-lat e o CRFL-crm estão de acordo com o MPHA; (2) notável é a área rugosa de origem do CRFL-crm; (3) o CRFL-cdm seria originado do ligamento ilioisquiático e sua presença é bastante provável.

ISFM: foi representado como músculo único, coerente com o MPHA.

Denominação original: “*Pubi-ischiofemoralis posterior*”.

Origem: ao longo da metade adacetabular da face medial do ísquio.

Observações: (1) a origem hipotetizada é coerente com o MPHA.

CDFM: foi representado como músculo único.

Denominação original: “*Caudi-iliofemoralis*” (CDFM-plv), “*Part of Femorotibialis*” (?CDFM-plv).

Origem: da fossa encontrada no bordo ventral da espinha caudal do ílio (fossa CDFM-plv), estendendo-se pelas vértebras caudais (CDFM-plv); uma origem supracetabular é ilustrada (?CDFM-plv).

Observações: (1) a origem do CDFM-plv é compatível com o MPHA; (2) o CDFM-cdl, embora não ilustrado, estaria presente; (3) a porção supracetabular ilustrada, foi relacionada pelo autor, ao FMTB, mas em *Struthio* (*cf.* figura 14a), representa a origem do CDFM-plv (Berger, 1966); (4) mesmo assim, esta área é improvável de existir como origem muscular em qualquer dinossáurio não-aviário (quer do FMTB, quer do CDFM-plv) devido ao relativo pouco desenvolvimento da sinosteose da região sinsacral e conseqüente disposição muscular; (5) em aves, devido a este desenvolvimento e sinosteose, a origem

vertebral do CDFM-plv se encontra originando-se sobre a face lateral do ílio, e a antes origem íliaca encontra-se disposta mais cranialmente, adjacente ao acetábulo.

4.4.2. O modelo de D.A. Russel para *Dromiceiomimus*

Russel (1972) reconstrói a miologia pélvica de *Dromiceiomimus* (figura 62a-b), baseando-se, explicitamente, em Romer (1923b, 1923c, 1942). Comenta que o sistema muscular de répteis está sujeito às mesmas variações morfológicas encontradas no sistema esquelético, entretanto as relações topográficas entre os músculos, assim como entre os ossos, permanecem basicamente conservativos. Entretanto, sua hipótese, ao também utilizar o modelo lepidossauriano de Romer (1942), incluiu inconsistências não só com o MPHA em muitos pontos, mas também em alguns fatores nomológicos (e.g., relação entre a inserção distal do CDFM-cdl e a cursorialidade).

No mesmo ano, Osmólska *et al.* (1972), ao descreverem *Gallimimus* (figura 60h), grupo-irmão de *Dromiceiomimus* (Barsbold & Osmólska, 1990), seguem, explicitamente, o modelo de Russel (1972), e fornecem algumas evidências osteológicas que contrariam este mesmo modelo. Ambos estudos serão comentados simultaneamente.

CUPD: hipotetizado como presente.

Denominações originais: “*Puboischiofemoralis internus, first division*” (Russel, 1972); “*Mm. pubo-ischio-femorales*” (*partim*) (Osmólska *et al.*, 1972).

Origem: diapófises e arcos neurais das vértebras truncais preacetabulares (conjuntamente com o ILTR).

Inserção: face medial da metade proximal do fêmur, juntamente com o OBTR.

Observações: (1) a origem no ílio é evidenciada pela presença da fossa CUPD (*cf.* Chiappe, 1996) que seria o local de origem deste músculo, podendo ser reconhecida em *Gallimimus* (Osmólska *et al.*, 1972:pl.45-2b); (2) na linhagem avemetatarsaliana, esta fossa é um marco derivativo na aquisição do padrão aviário de musculatura; (3) a inserção conjunta entre o CUPD e OBTR (também hipotetizada por Osmólska *et al.*, 1972), não possui fundamento anatômico; (4) esta área serve apenas para a inserção do CUPD (figura 62c-d).

ILTR: hipotetizado com músculo único.

Denominação original: “*Quadratus lumborum*” (Russel, 1972).

Origem: diapófises e arcos neurais das vértebras truncais preacetabulares.

Inserção: após cursar ventralmente a espinha cranial do ílio, insere-se proximalmente no fêmur, medialmente aos “trocânteres proximolaterais” (“*proximolateral trochanters*”).

Observações: (1) deflexão lateral da espinha cranial da ala do ílio forma uma incisura que pode ser denominada por “incisura ILTR” (*Incisura musculi iliotrochantericus*); (2) esta incisura delimita uma área relativamente curta (se comparado à condição crocodiliana) para a origem do ILTR, e representa um outro marco derivativo que se aproxima da condição aviária; (3) a origem do ILTR sobre os arcos neurais está anatomicamente errada, seria sim, provavelmente, sobre os corpos vertebrais; (4) os “trocânteres

proximolaterais” representam o trocânter ILFM e o trocânter coxal; (5) a região medial a estes, em *Gallimimus* e *Struthiomimus*, é composta por uma fossa relativamente profunda (Osborn, 1916; Osmólska *et al.*, 1972; figura 62c-e); (4) esta inserção nesta fossa é compatível com a ação protratora e rotatora medial do fêmur, plesiomórfica para arcossáurios e pode ser denominada como “fossa ILTR” (*Fossa musculi iliotrochantericus*).

ILFM: hipotetizado como um músculo duplo, de acordo com o MPHA.

Denominação original: “*Iliofemoralis, anterior head*” (ILFM-crn), “*Iliofemoralis, posterior head*” (ILFM-cdl) (Russel, 1972); “*Ilio-femoralis*” (Osmólska *et al.*, 1972).

Origem: de uma ampla área na face lateral do ílio e composta por duas impressões, limitadas entre si por um sulco raso.

Inserção: provavelmente nos “trocânteres proximolaterais” (“*proximolateral trochanters*”) (supostamente trocânter ILFM e trocânter coxal do fêmur).

Observações: (1) a área de origem de ambos ILFM’s é muito ampla, se estendendo muito caudalmente; (2) em aves, o ILFM-cdl está associado a crista supracetabular e poderia ser este também o caso, sobrando uma ampla área caudalmente, que poderia ser relacionada ao ILFB; (3) isto implica em um ILFM com limite caudal não ultrapassando muito o acetábulo; (4) a inserção ilustrada para o ILFM-crn concorda com o MPHA, mas a do ILFM-cdl não, e sua inserção deveria ser também sobre o trocânter ILFM; (5) o MPHA hipotetiza um músculo duplo, e este poderia ser realmente o caso pois o trocânter ILFM possui dois cumes em *Gallimimus* (Osmólska *et al.*, 1972; figura 62d-e) e *Struthiomimus* (Osborn, 1916; figura 62c), mostrando ser a inserção de dois vetores tensionais, compatíveis com um ILFM duplo (mas completamente distinto do ilustrado, figura 62b); (6) a ação destes vetores seria de abdução (cume lateral, mais proximal, referido ao ILFM-cdl) e abdução e rotação medial (cume cranial, mais distal, aqui referido ao ILFM-crn); (7) estas ações concordam com o MPHA; (8) a disposição totalmente medial da cabeça do fêmur implica no posicionamento do trocânter ILFM lateralmente à inserção do ILTR (*i.e.*, ausência de cruzamento real entre o ILTR e ILFM).

ILFB: hipotetizado como músculo simples, mas sua origem é muito caudal.

Denominação original: “*Iliofibularis*” (Russel, 1972); “*Ilio-fibularis*” (Osmólska *et al.*, 1972).

Origem: ilustrado como sendo da porção mais caudal do lâmina do ílio.

Inserção: insere-se lateroproximalmente na fíbula (trocânter ILFB), sem alça ILFB.

Observações: (1) a área de origem parece ser muito caudal, compatível com a área de origem do CRFL-lat; (2) a área de origem do ILFB seria, provavelmente a ilustrada para o ILFM-cdl, na sua porção mais caudal; (3) o trocânter ILFB é ilustrado por Osmólska *et al.* (1972:pl.47-3b) distalmente no terço proximal da fíbula.

PIFM: o autor hipotetizou um PIFM lepidossauriano, com uma porção homologizável com o CUPD, uma porção púbica e outra porção isquiática, discordando com o MPHA.

Denominação original: “*Puboisquiofemoralis internus, pubic head*” (*partim*) (PIFM), “*Puboischiofemoralis*

internus, ischiadic head” (especulativo) (Russel, 1972); “*Mm. pubo-ischio-femorales*” (*partim*) (Osmólska *et al.*, 1972).

Origem: bordo dorsal (e eventualmente sobre a face medial) do púbis (PIFM), face medial do ísquio (especulativo para o PIFM).

Inserção: juntamente com o CUPD (PIFM), juntamente com o ILTR (“PIFM” isquiático especulativo).

Observações: (1) embora o PIFM seja considerado provável em arcossáurios, o desenvolvimento mostrado pelo autor parece ser muito extenso, provavelmente englobando a área do OBTR-mpb; (2) Osmólska *et al.* (1972) não fornecem qualquer evidência que suporte um PIFM de desenvolvimento compatível com o ilustrado por Russel (1972); (3) a porção “isquiática” proposta não possui sustentação filogenética em arcossáurios atuais, sendo especulativa; (4) a origem indicada para esta porção é compatível com a origem do TBFL-vnt; (5) a inserção indicada também é especulativa e o MPHA prevê uma inserção sobre o FMTB-int, já que não existe um anteparo defletor do vetor tensional (processo lateral do púbis).

AMBN: o autor declara ser difícil imaginar sua presença pois o bordo cranial do púbis é reto e não possui qualquer evidência de impressões, seria, quando muito um músculo fraco; o MPHA prevê sua presença.

Denominação original: “*Ambiens*” (Russel, 1972), “*M. ambiens*” (Osmólska *et al.*, 1972).

Origem: bordo cranial do púbis, na extremidade adacetabular (Osmólska *et al.*, 1972).

Observações: (1) como já observado, a ausência de evidências osteológicas não implica na ausência do músculo em questão; (2) Osmólska *et al.* (1972) relatam a presença do tubérculo AMBN em *Gallimimus*, contrariando as conclusões de Russel (1972); (3) a inserção do AMBN, prevista pelo MPHA, seria dupla, na inserção no ligamento patelar (plesiomorfia) e, muito provavelmente, perfurando este ligamento e inserindo-se nos músculos da panturrilha, o que seria especialmente útil para bípedes durante durante a alimentação no solo (Tarsitano, 1983) na medida em que flexionam os dedos na flexão do membro.

FMTB: o autor não dá muita atenção ao FMTB, ilustra-o com origem distal, lateralmente no fêmur e observa apenas que este insere-se, juntamente com o ILTB, na crista cnemial cranial; o MPHA prevê um músculo triplo.

Denominação original: “*Femorotibialis*” (Russel, 1972), “*M. femoro-tibialis*” (Osmólska *et al.*, 1972).

Origem: ilustrado com origem distal, lateralmente no fêmur; Osmólska *et al.* (1972) observam uma impressão muscular oblonga e profunda, limitada medialmente por uma crista, na face cranial do fêmur, distalmente, dorsalmente ao côndilo medial, seria para o FMTB (Russel, 1972, contrariamente, ilustra esta impressão lateralmente – figura 62b).

Inserção: ilustrado como inserindo-se, juntamente com o ILTB, na crista cnemial.

Observações: (1) não há porque pensar que um animal cursorial, bípede, ortógrado, com disposição medial da cabeça do fêmur, e morfologia geral semelhante à aviária (o suficiente para os autores proporem nomes tais como *Gallimimus*, *Ornithomimus*, *Struthiomimus*, etc.) não possuísse um FMTB triplo; (2) linhas intermusculares são observáveis medialmente (e provavelmente também lateralmente)

no corpo do fêmur de *Gallimimus* (Osmólska *et al.*, 1972:pl.47), discriminando um FMTB triplo; (3) em algum ponto da linhagem avemetatarsaliana, o FMTB-lat e o FMTB-med se subdividiram em porções proximais superficiais e distais profundas, e a impressão descrita por Osmólska *et al.* (1972) seria compatível com a discriminação de uma origem para a porção distal do FMTB-med; (4) a crista cnemial de *Gallimimus* (Osmólska *et al.*, 1972:130,fig.15b) apresenta-se virtualmente dupla, composta por uma crista cnemial cranial e por uma crista cnemial lateral, sendo esta uma morfologia aviária (*cf.* Baumel, 1979a; *cf.* Baumel & Witmer, 1993); (5) a crista cnemial lateral é o local de inserção da parte distal do FMTB-lat em aves (Berger, 1966) e poderia ser utilizada como marco derivativo para a presença de clivagem para este músculo.

ILTB: o autor hipotetizou um ILTB único, mas bastante extenso.

Denominação original: “*Iliotibialis*” (Russel, 1972), “*M. ilio-tibialis*” (Osmólska *et al.*, 1972).

Origem: originando-se na crista dorsal do ílio, dorsalmente ao ILFM.

Inserção: na crista cnemial da tíbia (provavelmente, no tendão patelar).

Observações: (1) não há porque se pensar em um ILTB indiferenciado; (2) a deflexão ventral da espinha cranial do ílio, restringindo a incisura ILTR, mostraria a discriminação do ILTB-crn; (3) o MPHA prevê um ILTB-lat diferenciado, mas a fusão prevista em algum ponto da linhagem avemetatarsaliana e ao estado inconclusivo em ornitísquios e paquipedossáurios, aponta para investigações adicionais.

PITB: não hipotetizado, sua presença é prevista pelo MPHA, entretanto a disposição das inserções dos FMAD's pode sustentar sua presença.

TBFL: o autor hipotetizou apenas o TBFL-drs (mas o MPHA prevê também o TBFL-vnt) como um músculo não muito forte.

Denominação original: “*Flexor tibialis*” (TBFL-drs) (Russel, 1972; Osmólska *et al.*, 1972).

Origem: região caudoventral da ala do ílio (TBFL-drs).

Inserção: extremidade proximal da tíbia, caudalmente (TBFL-drs).

Observações: (1) a origem indicada para o TBFL-drs parece ser compatível com o MPHA, mas excessivamente ventral; (2) o TBFL-vnt seria originado da face medial do ísquio, local hipotetizado para o improvável PIFM isquiático; (3) a inserção parece ser compatível com o MPHA, mas, provavelmente seria em comum com o TBFL-vnt e PITB, este último se presente.

PBTB: não hipotetizado, e o MPHA o preclui.

FMAD: não hipotetizado, e o MPHA prevê um FMAD duplo.

Observações: (1) não há porque se pensar que um FMAD duplo estivesse ausente, oriundo da face lateral do ísquio e inserindo-se ao longo da face caudal do fêmur; (2) as áreas de inserções dos FMAD's podem ser evidenciadas em *Gallimimus* (Osmólska *et al.*, 1972:pl.46) e compõe-se de duas cristas paralelas que convergem para o côndilo lateral, numa condição semelhante à crocodiliana (*cf.* figura 17), mas com um espaçamento maior entre elas, o que suportaria a presença do PITB; (3) o local de inserção

hipotetizado pelos autores como sendo do CDFM-cdl (o que traria inconsistências biomecânicas, veja adiante), é a continuação da crista medial e poderia, sim, ser referido à porção mais proximal da inserção do FMAD-med (figura 62c-d).

OBTR: hipotetizado como músculo duplo (OBTR-lpb e OBTR-isc), de acordo com o MPHA.

Denominação original: “*Puboischiofemoralis externus, pubic head*” (OBTR-lpb), “*Puboischiofemoralis externus, ischiadic head*” (OBTR-isc) (Russel, 1972).

Origem: ao longo da face lateral do púbis (OBTR-lpb), ao longo da face lateral do ísquio (OBTR-isc).

Inserção: face medial do fêmur, conjuntamente com o CUPD.

Observações: (1) o púbis de *Gallimimus* (Osmólska *et al.*, 1972) mostra um alongado sulco na sua face lateral que representaria a origem do OBTR-lpb (figura 62f); (2) a origem do OBTR-isc certamente era bastante reduzida a uma área adacetabular, dado ao estrangulamento que sofreria por ambos os FMAD's; (3) a inserção comum com o CUPD é especulativa, e o provável local seria caudolateralmente na extremidade proximal do fêmur; (4) Osmólska *et al.* (1972) relatam que a área caudal ao trocânter coxal é um pouco pronunciada caudalmente em *Gallimimus*, coerente com a inserção do OBTR em arcossáurios atuais.

CRFL: parcialmente citado (CRFL-crm apenas), mas não ilustrado; o MPHA hipotetiza três porções.

Denominação original: “*Flexor tibialis internus*” (Russel, 1972), “*M. flexor tibialis internus, pars 3*” (Osmólska *et al.*, 1972) (CRFL-crm).

Origem: bordo caudal adacetabular do ísquio, em dúvida com a inserção do músculo isquiocaudal.

Inserção: não citada.

Observações: (1) o CRFL-lat originar-se-ia da área indicada para o ILFB; (2) a provável origem do CRFL-crm seria àquela indicada para o músculo isquiocaudal (possibilidade que Russel, 1972, e Osmólska *et al.*, 1972, citaram); (3) a origem do CRFL-cdm seria no ligamento ilioisquiático; (4) a inserção do CRFL como um todo, prevista pelo MPHA, seria dupla, parcialmente na tíbia e no músculo gastrocnêmio.

ISFM: hipotetizado como músculo único, em conformidade com o MPHA.

Denominação original: “*Ischiotrochantericus*” (Russel, 1972).

Origem: ilustrado como sendo da face medial do ísquio.

Inserção: não descrita ou ilustrada.

Observações: (1) a inserção seria distalmente àquela do OBTR, na face caudal do fêmur; (2) o fêmur de *Gallimimus* mostra uma leve protuberância caudolateralmente na extremidade proximal do fêmur (Osmólska *et al.*, 1972:pl.51.1a), compatível com a inserção em arcossáurios atuais.

CDFM: hipotetizado como músculo duplo, mas o CDFM-cdl mostra inconsistências topográficas com o MPHA e com os hábitos cursoriais inferidos pelo próprio autor.

Denominação original: “*Caudifemoralis brevis*” (CDFM-plv) (Russel, 1972); “*Caudifemoralis longus*” (Russel, 1972), “*Caudi-femoralis longus*” (CDFM-cdl) (Osmólska *et al.*, 1972).

Origem: da fossa CDFM (CDFM-plv), das diapófises das vértebras caudais basais (CDFM-cdl).

Inserção: ilustrado com sendo no trocânter CDFM (CDFM-plv), face caudal do fêmur, distalmente além da metade do corpo (CDFM-cdl).

Observações: (1) as origens citadas pelo autor correspondem às origens previstas pelo MPHA para o CDFM-plv (uma origem pélvica e outra caudovertebral basal; (2) o CDFM-cdl originar-se-ia das demais vértebras caudais (mesmo em aves o CDFM origina-se de vértebras terminais sinosteosadas, que formam o pigóstilo); (3) a inserção indicada para o CDFM-cdl sobre uma área tão distal não possui base anatômica; (4) esta área pertenceria ao FMAD-med; (5) Russel (1972) faz extensas comparações biomecânicas com *Struthio*, concluindo que ornitômímidas eram cursoriais, com membros pélvicos poderosos e “represent a degree of adaptation to a cursorial mode of existence which has not often been equaled in the history of life on Earth”; (6) tal adaptação é simplesmente impossível, em termos de biomecânica, com o CDFM-cdl inserindo tão distalmente no fêmur, pois esta inserção distal forneceria tração e não velocidade (cf. Parrish, 1986a); (7) a inserção do CDFM-cdl seria no trocânter CDFM (i.e., “fourth trochanter”), sendo compatível com a cursorialidade inferida para estas formas e não agredindo a anatomia de arcossáurios atuais; (8) por outro lado, a inserção do CDFM-plv sobre o trocânter CDFM é incompatível, sendo, sim, preferencialmente proximal ao trocânter CDFM (condição aviária), necessitando de um exame sobre espécimens para uma conclusão mais acurada; (9) o trocânter CDFM ilustrado para *Gallimimus* (Osmólska et al., 1972:pl.51.1a) não fornece evidências de um FMFB bem desenvolvido, e a proximidade com aves, indica, se tanto, um fraco desenvolvimento.

4.4.3. O modelo de A.S. Romer para *Tyrannosaurus*

O modelo de Romer (1923a, 1923c) serviu como base para a maioria dos estudos miológicos publicados posteriormente (e.g., Colbert, 1964; Russel, 1972; Walker, 1977; Cooper, 1981a; Perle, 1985) e alguns autores fizeram inserções e críticas, no que se refere a *Tyrannosaurus* (Tarsitano, 1983; Paul, 1988) que serão comentados simultaneamente. A.S. Romer comenta que grande número das áreas de origem musculares no púbis e no ísquio são absolutamente determináveis em saurísquios e assume uma proximidade morfológica entre *Tyrannosaurus* e crocodílios. Pode-se mesmo observar que seu modelo (figura 64a-f) é, por vezes, excessivamente “crocodiliano” em algumas inferências. Tarsitano (1983) argumenta que a posição horizontal ilustrada para a coluna é imprópria. Provavelmente a coluna estava disposta em um ângulo de cerca de 20E acima da horizontal (figura 65b-c). Por outro lado, Paul (1988) observa que a que a articulação coxofemoral, assim como a genicular, ilustradas por Tarsitano (1983) estão por demais extendidas (figura 65d-e).

O padrão esperado em *Tyrannosaurus*, pela proximidade filogenética aviária e pelo bipedalismo, é de que seja mais aviário do que o discutido em *Ornitholestes* e *Dromiceiomimus*.

Tyrannosaurus representa um clado composto por formas carnívoras, que variaram desde 5 até 15 metros de comprimento, comportando os maiores predadores terrestres já conhecidos (Holtz, 1994). Os crocodílios *Purussaurus* e *Deinosuchus* possuem crânios que, se comparados com as proporções de crocodílios recentes, induzem a comprimentos maiores, mas eram aquáticos. O nome *Deinodontia* Flower, 1928, é aqui utilizado para este clado, aqui definido por base-stemática (*Deinodon*→*Vultur*).

Romer (1923c) também tece críticas ao modelo apresentado por Huene (1908) para o paquipedossáurio *Plateosaurus*, e por Gregory & Camp (1918) para o terópode *Ornitholestes*.

CUPD: concordando com o MPHA na origem e inserção, entretanto, a proximidade filogenética aviária força a contrariar esta origem.

Denominação original: “*Pubo-ischio-femoralis internus 1*”.

Origem: ilustrado como originado ventrolateralmente na última vértebra caudotruncal (XIII), transpassando o ílio através da incisura ILTR, juntamente com o ILTR, medialmente a este.

Inserção: não ilustrada, mas faz-se medial e proximalmente no fêmur, provavelmente na fossa CUPD.

Observações: (1) Chiappe (1996) reconhece que o CUPD origina-se numa depressão ventral na incisura ILTR, junto ao processo púbico do ílio (*Fossa musculi cuppedicus ilii*); (2) o reconhecimento de uma origem pélvica para o CUPD mostra uma condição mais aviária do que o MPHA propõe; (3) o curso passaria a ser mais vertical, e com o fêmur posicionado menos verticalmente, a ação da adução e rotação lateral concorda com o MPHA.

ILTR: hipotetizado seguindo o modelo crocodiliano, com inserção dupla, contrariando o MPHA.

Denominação original: “*Pubo-ischio-femoralis internus 2*”.

Origem: nas vértebras caudotruncas, e atravessando a incisura ILTR.

Inserção: dupla, a inserção proximal insere-se no trocânter coxal, a inserção medial insere-se medialmente ao trocânter ILFM.

Observações: (1) a deflexão lateral da ponta ventral da espinha cranial da ala do ílio, compõe, juntamente com a incisura ILTR, um verdadeiro canal, partindo obliquamente das vértebras caudotruncas e craniossacrais, e dirigindo-se ao fêmur; (2) por este canal, o ILTR contrai-se (Romer, 1923a), podendo ser denominado por “canal ILTR” (*Canalis musculi ilirotrochantericus*); (3) como ilustrado, a inserção “proximal”, forneceria uma ação retratora para o fêmur, sem qualquer base anatômica atual e bastante improvável (Charig, 1972; Walker, 1972, 1977); (4) a inserção “medial”, medialmente ao trocânter ILFM, fornece uma ação rotadora medial e protratora, sendo provavelmente a única inserção do ILTR e compatível com o MPHA (*cf.* Walker, 1977:328); (5) desta forma, como ilustrado, este músculo possuía funções antagônicas (protração×extensão) ao contrair-se, uma característica bastante improvável; (6) a morfologia da incisura ILTR e do canal ILTR precluem a origem cranial extensamente figurada, e o ILTR provavelmente possuiria uma origem bem mais limitada.

ILFM: hipotetizado como músculo único e seguindo o modelo crocodiliano de inserção.

Denominação original: “*Ilio-femoralis*”.

Origem: amplamente da face lateral do ílio, e estendendo-se caudalmente ao acetábulo.

Inserção: lateralmente ao longo do corpo do fêmur, estendendo-se bem distalmente.

Observações: (1) a origem com uma extensão caudal à crista supracetabular do ílio parece ser pouco provável; (2) a crista supracetabular pode ser hipotetizada como a origem do ILFM-cdl, como em aves; (3) a área mais cranial, como a origem do ILFM-crn; (4) a área caudal à crista supracetabular poderia ser atribuída ao ILFB; (5) a inserção proposta, ocupando uma área lateral do fêmur, é de um músculo com

uma ação extremamente abduutora, compatível a um mesógrado com reduzida discriminação medial da cabeça (e.g., crocodílios), mas incompatível com um ortógrado com cabeça do fêmur medialmente disposta; (6) assim disposto, o ILMF ao contrair-se, deslocaria a cabeça do fêmur do acetábulo; (7) a inserção do ILMF faz-se-ia sobre o desenvolvido trocânter lateralmente disposto; (8) este trocânter é subdividido em dois cumes, compatível com uma inserção dupla; (9) o cume mais distal seria referido ao ILMF-crn, que possuiria uma ação de protração e rotação medial; (10) o cume mais proximal seria referido ao ILMF-cdl que possuiria uma ação de abdução (função postural).

ILFB: sua presença é sempre constante em répteis, com alça ILFB ausente.

Denominação original: “*Ilio-fibularis*”.

Origem: ala do ílio, ventrocaudalmente, ventral à origem do ILMF.

Inserção: lateralmente na extremidade proximal da tíbia e no músculo gastrocnêmio externo.

Observações: (1) a origem do ILFB é ilustrada como disposta ventralmente à origem do ILMF; (2) em arcossáurios atuais é dorsal, assim como em *Sphenodon*; (3) assim sendo, a origem provável seria a utilizada por Gregory & Camp (1918) para *Ornitholestes*, disposta caudalmente à crista supracetabular; (4) a inserção no músculo gastrocnêmio externo possui suporte em crocodílios (Romer, 1923b) e aves (Berger, 1966); (5) não existem evidências de presença de alça ILFB.

PIFM: este nome foi utilizado para o CUPD e ILTR, entretanto o PIFM hipotetizado pelo MPHA pode ser reconhecido.

Denominação original: “*Ambiens 2*”.

Origem: oriundo de um tubérculo preacetabular e adacetabular no púbis, normalmente indicado como a origem do AMBN.

Inserção: sobre o FMTB-int.

Observações: (1) a origem em crocodílios é *abacetabular* ao AMBN, e proveniente da face medial da base do púbis (Romer, 1923b), mas o curso é dorsal ao AMBN; (2) a origem indicada para *Ornitholestes* por Gregory & Camp (1918) se assemelha neste sentido e a aqui indicada parece ser derivada, talvez conseqüente de um desenvolvimento ainda menor do PIFM em tiranoraptos; (3) admite-se que o PIFM não possuísse uma ação notável.

AMBN: o autor hipotetiza um músculo em conformidade com o MPHA.

Denominação original: “*Ambiens 1*”.

Origem: oriundo de um tubérculo preacetabular e adacetabular no púbis.

Inserção: no ligamento patelar, medialmente ao ILTB-itm, e perfurando o ligamento patelar através de um tendão que cruza o joelho até a face lateral da perna, onde junta-se com músculos da panturrilha.

Observações: (1) embora haja variações em crocodílios e aves (inclusive com supressão do músculo), a origem inferida pelo autor é sustentada filogeneticamente; (2) a perfuração do ligamento patelar é sustentado em arcossáurios atuais; (3) a inserção no ligamento patelar é provável e plesiomórfica.

FMTB: o autor hipotetiza um músculo duplo, com uma porção interna e outra externa, e com o ILMF

inserindo-se entre ambos, seguindo o padrão crocodiliano.

Denominação original: “*Femoro-tibialis*”.

Origem: estendendo-se bem proximalmente, provavelmente alcançando a região medial do trocânter ILM (FMTB-int); estendendo-se também bem proximalmente, alcançando o trocânter coxal (FMTB-ext).

Inserção: na crista cnemial.

Observações: (1) a presença de apenas dois FMTB's é improvável, e o complexo FMTB era certamente triplo; (2) a face cranial da extremidade distal do fêmur mostra uma impressão proximal ao côndilo medial semelhante à encontrada em ornitomimossáurios o que leva a concluir que também representa a origem da porção distal do FMTB-med; (3) devido a ortogradia e torção ortogonal de *Tyrannosaurus*, o FMTB-int era, provavelmente, menos desenvolvido que o FMTB-ext.

ILTB: o autor hipotetizou-o seguindo o padrão crocodiliano, e este padrão triplo encontra suporte no MPHA.

Denominação original: “*Ilio-tibialis 1*” (ILTB-crn), “*Ilio-tibialis 2*” (ILTB-itm), “*Ilio-tibialis 3*” (ILTB-cdl).

Origem: na espinha cranial hipertrofiada da ala do ílio, onde se encontra uma incisura que suportaria a distinção da origem (ILTB-crn); ao longo do bordo dorsal do ílio, estendendo-se caudalmente ao acetábulo (ILTB-itm); na porção caudal deste (ILTB-cdl).

Inserção: sobre o FMTB-int (ILTB-crn), os demais (ILTB-itm e ILTB-cdl) sobre o tendão patelar, lateralmente ao AMBN.

Observações: (1) a diferenciação do ILTB-lat em dois (ILTB-itm e ILTB-cdl) é suportada no MPHA; (2) o autor utilizou uma inserção “crocodiliana” para o ILTB-crn – sobre o FMTB-int – que não seria provável pois a crista cnemial assemelha-se àquela encontrada em aves, embora não tão elaborada; (3) em aves, a inserção do ILTB-crn ou é feita craniomedialmente no ligamento patelar ou diretamente na tíbia, medialmente na base da crista cnemial cranial (Berger, 1966).

PITB: o autor hipotetizou um PITB fraco (previsto pelo MPHA), e o padrão aviário de inserção dos FMAD's implica na sua atrofia.

Denominação original: “*Pubo-ischio-tibialis*”.

Origem: adacetabularmente no processo obturatório do ísquio.

Inserção: ilustrado como sendo na face medial da extremidade proximal da tíbia, juntamente com o TBFL.

Observações: (1) o autor comenta a dificuldade em localizar a origem do PITB (p.608), mas, posteriormente (p.611) observou sua discriminação em um espécimen; (2) embora o MPHA hipotetiza a sua existência, o padrão aviário de inserção dos FMAD's (FMAD-med disposto mais distalmente) poderia indicar sua atrofia ou ausência (veja adiante).

TBFL: o autor hipotetizou dois TBFL's, seguindo o modelo crocodiliano e sustentado pelo MPHA.

Denominação original: “*Flexor tibialis internus 2*” (TBFL-drs), “*Flexor tibialis internus 1*” (TBFL-vnt).

Origem: porção mais caudal da ala do ílio, ventralmente à origem do CRFL-lat (TBFL-drs); face lateral do escapo do ísquio, abacetabularmente (TBFL-vnt).

Inserção: ilustrado como sendo na face medial da extremidade proximal da tíbia, juntamente com o PITB.

Observações: (1) a origem do ligamento ilioisquiático pertence, em realidade, ao CRFL-cdm; (2) a origem do TBFL-drs (assim como a do CRFL-lat) poderia se estender cranialmente, já que a origem do ILFB seria também mais cranial, contudo a proximidade aviária fornece um desenvolvimento maior de CRFL-lat em relação ao TBFL-drs (ausente nestas); (3) a opistopubia aviária mostra o CRFL-med numa posição semelhante ao hipotetizado para o TBFL-vnt, entretanto assume-se as miogenias descritas por Romer (1927a, 1942) como corretas, com o CRFL-med hologenético com o CRFL-lat, e o TBFL-vnt (crocodiliano) hologenético com o TBFL-drs e PITB.

PBTB: o autor hipotetiza este músculo como ausente, o que encontra suporte no MPHA.

Denominação original: “*Pubo-tibialis*”.

FMAD: hipotetizado como músculo duplo, encontra respaldo no MPHA.

Denominação original: “*Adductor 1*” (FMAD-med), “*Adductor 2*” (FMAD-lat).

Origem: do ápice do processo obturatório do ísquio (FMAD-med); ao longo da face lateral do escapo do ísquio (FMAD-lat).

Inserção: conjuntamente ao longo da face caudal do terço distal do fêmur, o FMAD-lat mais proximalmente, o FMAD-med mais distalmente.

Observações: (1) o autor comenta a dificuldade em localizar a origem do FMAD-med (p.608), mas observou que a origem do FMAD-lat é determinável com razoável precisão; (2) o ortogradismo aproxima os FMAD's, propiciando o estrangulamento do PITB e deslocando a origem do OBTR-isc adacetabularmente; (3) a origem do FMAD-lat poderia ser mais extensa no escapo do ísquio; (4) a inserção mais proximal do FMAD-lat e mais distal do FMAD-med representa o padrão aviário, precludor da presença do PITB; (5) esta condição representa um marco derivativo na aquisição de um padrão aviário de inserção dos FMAD's; (6) tal marco derivativo poderia ser também utilizado para o reconhecimento da ausência total do PITB.

OBTR: o autor hipotetiza apenas dois OBTR's (OBTR-lpb e OBTR-isc), afirmando (p.611) que o OBTR-mpb não estava presente.

Denominação original: “*Pubo-ischio-femoralis externus 2*” (OBTR-lpb), “*Pubo-ischio-femoralis externus 3*” (OBTR-isc).

Origem: face lateral do escapo do púbis (OBTR-lpb), face lateral do escapo do ísquio (OBTR-isc).

Inserção: comum, caudalmente na extremidade proximal do fêmur, distalmente à inserção do ISFM.

Observações: (1) o autor (p.611) observa que o local de origem do OBTR-isc é determinável com razoável precisão; (2) o MPHA não prevê a presença do OBTR-mpb, corroborado pela morfologia estiliforme do escapo do púbis; (3) o autor estende a ausência do OBTR-mpb a todos os saurísquios (concordando com o MPHA, exceto pelo fato de que aves também são saurísquios); (4) a área indicada como de inserção (figura 64e) poderia pertencer, em realidade ao ISFM, e a inserção do OBTR seria mais proximal (figura 64m), como em aves e crocodílios, na face caudal do fêmur.

CRFL: o autor hipotetizou um CRFL duplo (CRFL-lat e CRFL-crm), aparentemente confundindo o

CRFL-cdm com o TBFL-vnt.

Denominação original: “*Flexor tibialis externus*” (CRFL-lat), “*Flexor tibialis internus 3*” (CRFL-crm), “*Flexor tibialis internus 4*” (CRFL-cdm).

Origem: caudalmente na face lateral da ala do ílio, bem dorsalmente, entre as origens do ILTB-cdl, ILFB e TBFL-drs (CRFL-lat); da face lateral do ísquio, adacetabularmente (CRFL-crm); presumivelmente do ligamento ilioisquiático (CRFL-cdm).

Inserção: aparentemente o CRFL-lat e o CRFL-crm anastomosam-se e se inserem caudalmente na tibia.

Observações: (1) a origem do CRFL-lat (assim como a do TBFL-drs) poderia se estender cranialmente, já que a origem do ILFB seria também mais cranial, contudo a proximidade aviária fornece um desenvolvimento maior de CRFL-lat do que do TBFL-drs (ausente nestas); (2) a inserção comum através de um tendão duplo, na tibia (e também no músculo gastrocnêmio), encontra suporte no MPHA; (3) existe uma impressão lateral na face caudal do fêmur que poderia indicar a inserção da parte femoral do CRFL-lat, o que representaria um marco derivativo na aquisição de um padrão aviário de especialização do CRFL-lat.

ISFM: hipotetizado como um músculo único, mas sua inserção é, aparentemente, muito “escamadiana” (*i.e.*, se inserindo no colo do fêmur).

Denominação original: “*Ischio-trochantericus*”.

Origem: face medial do escapo do ísquio.

Inserção: extremidade proximal do fêmur, proximalmente ao OBTR, no colo do fêmur.

Observações: (1) a origem medial no ísquio encontra semelhança em crocodílios, mas não em aves com sinosteose ilioisquiática; (2) o músculo que se insere mais proximalmente é o OBTR em aves e crocodílios, e não há porque se pensar que em *Tyrannosaurus* fosse diferente; (3) logo, a inserção no colo do fêmur, proximalmente ao OBTR, não encontra base anatômica; (4) a provável inserção seria aquela indicada pelo autor para o OBTR.

CDFM: o autor hipotetiza um CDFM duplo, com o CDFM-plv possuindo uma origem contínua.

Denominação original: “*Coccygeo-femoralis longus*” (CDFM-cdl), “*Coccygeo-femoralis brevis*” (CDFM-plv).

Origem: da fossa CDFM-plv do ílio e de vértebras sacrais e caudais mais basais (CDFM-plv); de vértebras caudais basais com extensão indeterminada sobre vértebras caudais intermédias (CDFM-cdl); tendão FMFB presente, partindo do CDFM-cdl, próximo de sua inserção.

Inserção: no trocânter CDFM, o CDFM-cdl medialmente, o CDFM-cdl lateralmente; tendão FMFB indeterminado.

Observações: (1) o MPHA sugere uma origem para o CDFM-plv provavelmente dupla (no ílio e nas vértebras sacrais e caudais mais basais); (2) a inserção do CDFM-cdl seria no trocânter CDFM; (3) a inserção do CDFM-plv seria preferencialmente proximal ao trocânter CDFM (condição aviária), necessitando de um exame sobre espécimens para uma conclusão mais acurada; (4) a situação do FMFB é indeterminada, a ausência de trocânter CDFM pendente e a proximidade filogenética com as aves fazem o FMFB ser apenas possível.

4.4.4. Modelos parciais e evolução da musculatura em terópodes

Walker (1977)⁸⁵ faz comentários sobre os modelos musculares de Romer (1923c, 1927b), Galton (1969), Bakker (1971) e Russel (1972). Baseia-se em *Ornithosuchus* (um crurotársio dromeossuquiano), *Hypsilophodon* (um avemetatarsálio ornitisquiano) e *Tyrannosaurus* (figura 65a), discutindo incongruências biomecânicas. Suas idéias são baseadas nas seguintes assunções: (1) *Ornithosuchus* seria um avemetatarsálio; (2) aves são oriundas de crurotársios halopodianos esfenossúquidas; (3) o PIFM trímero lepidossauriano (PIFM-cdl, PIFM-itm e PIFM-vnt) é encontrado em arcossáurios, e seus homólogos seriam o ILTR, CUPD e um terceiro músculo, eventualmente correlacionado ao PIFM arcossauriano (sendo, assim, o verdadeiro homólogo operacional); (4) este último PIFM teria uma porção ventral ao AMBN (como em escamados); (5) o processo lateral do púbis, cuja ação é a deflexão tensional do PIFM, possui homólogo em arcossáurios. As primeiras duas assunções foram refutadas filogeneticamente (Serenó & Arcucci, 1990; Sereno, 1991b; Juul, 1994), as três últimas foram aqui refutadas (o PIFM trímero é apomórfico de lepidossáurios, a porção do PIFM ventral ao AMBN é apomórfica de escamados, e o processo lateral do púbis está ausente em arcossáurios). Seu modelo é, basicamente, lepidossauriano, mas algumas de suas conclusões encontram eco no MPHA. Nesta seção serão apenas comentadas as incongruências no que se refere a saurísquios terópodes e sua aplicação junto aos crurotársios sera comentada adiante (página 220).

O CUPD, homologizado com PIFM-itm lepidossauriano, estaria originado da face medial do ílio em *Tyrannosaurus*. Já em *Hypsilophodon* e *Ornithosuchus*, esta analogia é menos visível. No primeiro (figura 52i) é mostrado como originado do púbis, lateralmente no prepúbis, e parecendo estar conjugado com o PIFM; e no segundo (figura 71a-b) da face dorsal da extremidade adacetabular do púbis em uma condição extremamente lepidossauriana. Quanto à inserção, assumiu a fossa CUPD de *Alligator* como homólogo da inserção do PIFM-itm de *Uromastix* (escamado utilizado como exemplo, em vez de *Podarcis*).

Sobre o ILTR, homologizado com o PIFM-cdl lepidossauriano, assumiu como inserindo-se numa depressão imediatamente proximal (em *Ornithosuchus*) ou medial (em *Allosaurus*, *Tyrannosaurus* e *Hypsilophodon*) ao “trocâter inferior” (“*lesser trochanter*”), observando que qualquer inserção sobre o trocâter coxal, ou caudalmente a este, é considerada improvável (o trocâter coxal é o local de inserção utilizado por Galton, 1969, para o ILTR em *Hypsilophodon*).

O autor defendeu também um ILFM único e indiferenciado, assumido como originando-se na lâmina do ílio e inserindo-se no “trocâter inferior”⁸⁶ (trocâter ILFM) em *Ornithosuchus*, *Tyrannosaurus* e *Hypsilophodon*. Sugeriu, inclusive, que o trocâter de inserção é a continuação vetorial do ILFM, que

⁸⁵ É curiosa a conclusão pronunciada por Walker (1977:320) sobre estudos anteriores: “*birds and crocodiles share an immediate common ancestry in the Trias, and are not independently descended from thecodontians*”. Embora formulada por caminhos distintos, esta afirmação está em plena concordância com as definições nomenclaturais aqui propostas. Aves e crocodílios compartilham uma ancestralidade comum no Triássico, sendo descendentes diretos de tecodôncios (em realidade, sendo verdadeiros tecodôncios).

⁸⁶ Walker (1977) conclui que o ILFM insere-se sobre o “*lesser trochanter*” de crurotársios (*Ornithosuchus*), ornitisquios (*Hypsilophodon*) e saurísquios (*Tyrannosaurus*). Este trocâter situa-se proximolateralmente na extremidade proximal do fêmur. Entretanto, *Plateosaurus* mostra um trocâter (figuras 57h e 59a-b) topograficamente semelhante, que não haveria problemas em ser denominado como “*lesser trochanter*”, o que induziria a considerá-lo como a inserção do ILFM.

apontaria sempre para o seu local de inserção.

O ILFB possuiria uma área de origem mais cranial, concordando com o MPHA. O verdadeiro PIFM arcossauriano poderia ser considerado como tendo sido homologizado com o PIFM-vnt, que teria uma porção ventral ao AMBN (figuras 20c2-3 e 21c), aqui interpretado como apomórfico para escamados. Logo esta porção, de curso ventral ao AMBN em *Tyrannosaurus* (figura 65a) e *Ornithosuchus* (figura 71a-b), é totalmente especulativa (em *Hypsilophodon*, parece que o PIFM e o CUPD estão conjugados; figura 52i). Se o verdadeiro PIFM existiu nestas formas, ele teria curso dorsal ao AMBN, e na ausência do processo lateral do púbis, teria uma ação atrofiada, como nos arcossáurios atuais. Já o FMAD, utilizando o modelo lepidossauriano, foi hipotetizado como um músculo simples. Os demais músculos ilustrados (ILTB-crñ, AMBN, CDFM-cdl e CDFM-plv) não mostram novidades.

Embora Walker (1977) suporte seu modelo com o improvável padrão lepidossauriano, as inserções do CUPD, ILTR e ILMF estão notavelmente de acordo com o MPHA.

Tarsitano (1983) propôs alternativas para alguns músculos de *Tyrannosaurus*, partindo do modelo de Romer (1923c), utilizando, explicitamente os padrões lepidossauriano, crocodiliano e aviário. Em contraste, observou que a pelve aviária é muito modificada e ressaltou a correspondência das impressões musculares com as encontradas em crocodílios. Inovou em alguns pontos, mas foi bastante conservador em outros.

Este autor descreveu a origem do CUPD como em crocodílios (na vértebra sacral I e na face medial do ílio) mas a figurou como sendo na incisura ILTR⁸⁷ (figura 65c), e a inserção é descrita como cranialmente ao trocânter CDFM. A ação foi assumida como de um importante protractor, mas da forma como foi ilustrada, formando um arco, não possui base anatômica. O MPHA fornece uma ação de adutor e rotator lateral. O ILTR é ilustrado com uma extensão muito ampla nas vértebras caudotrunciais e inserção na face lateral do fêmur, distalmente à cabeça. Postula, ainda, uma ação protratora e abduzora (“*lifting*”). Esta inserção na face lateral da extremidade proximal do fêmur é distinta da proposta por Romer (1923c), mas igualmente, sem base anatômica. Mesmo assim, tal inserção forneceria uma ação protratora e rotatora medial, mas nunca abduzora.

Postulou uma origem para o ILMF semelhante à de Romer (1923c) mas sua inserção é absurda, na face caudal do fêmur, com o músculo possuindo uma ação retratora. O PIFM foi tratado em conjunto com o AMBN, e a porção referente não foi considerada relevante. O autor hipotetiza um AMBN com origem púbica e perfuração patelar, mas apenas com inserção nos músculos da panturrilha, que se aproximaria mais da condição aviária do que da crocodiliana por hipótese. Esta inserção nos músculos flexores digitais seria muito útil para um predador bípede ortógrado com membros escapulares bastante reduzidos. Considerou, ainda, um ILTB único, oriundo do bordo dorsal da ala do ílio e inserção na extremidade proximal da tíbia, com ação de protração e abdução femoral.

O TBFL foi hipotetizado como de origem dupla e inserção única, sem a presença do PITB. Apenas o CRFL-lat foi ilustrado. As origens e inserções concordam com Romer (1923c). Ambos os CDFM's foram ilustrados, assim como a presença do tendão FMFB, que se insere no músculo gastrocnêmio.

⁸⁷ Com boa vontade, esta origem pode ser interpretada como sendo na fossa CUPD do ílio.

Paul (1988) ilustra a pelve de *Tyrannosaurus* com a hipótese de um PIFM de origem extensamente púbica e deflexão sobre o púbis, em semelhança a répteis coronais basais. É visível a incongruência entre a suposta extensão do músculo e o ângulo de deflexão (figura 65d-e). A virtual ausência da lâmina horizontal do púbis (o escapo é estiliforme) é totalmente distinta da condição horizontal encontrada em répteis coronais basais, possuidores de processo lateral do púbis (figuras 20c7, 21g, 24c e 26e).

Russel (1972) e Walker (1977) comentam que as inserções do ILTR e do ILMF seriam, na comparação com os mesógrados crocodílios, mais proximalmente dispostas em formas ortógradas. Nestas o ILMF teria uma função notavelmente postural, segurando o fêmur durante a protração do membro, pois o acetábulo geralmente possui uma dimensão maior que a cabeça do fêmur.

Perle (1985) comenta a modificação miológica pélvica entre dinossaúros braquiliacos (paquipedossáurios e terópodes basais), os dinossaúros dolicoilíacos propúbicos (o deinodôncio *Tarbosaurus*; figura 66a) e os opistopúbicos (as sauraves *Segnosaurus*, *Velociraptor* e *Archaeopteryx*; figura 66b-c). O autor assume a hipótese homológica de Walker (1977), em que o PIFM trímero escamadiano é encontrado em arcossáurios, com o PIFM-itm homólogo ao CUPD, o PIFM-cdl homólogo ao ILTR e uma porção ventral ao AMBN, homóloga ao PIFM-vnt. Na medida em que esta hipótese já foi aqui rejeitada, muito de suas idéias tornam-se apenas especulação sem base anatômica. Também utiliza elementos do modelo miológico teropodiano de Romer (1923c) para o deinodôncio *Tyrannosaurus* e do modelo ornitísciano de Romer (1927b) para o ornitópode *Thescelosaurus*, pois a propubia do deinodôncio *Tarbosaurus* e a opistopubia das sauraves *Segnosaurus* e *Velociraptor* implicariam o uso de diferentes modelos. Entretanto, sabe-se que esta opistopubia ocorreu independentemente em ornitíscios (figuras 48 e 49) e sauraves (figura 63b-e).

O CUPD e o ILTR são mostrados em *Tarbosaurus* (figura 66a) com origens púbica e truncovertebral, respectivamente, e inserção, aparentemente conjunta, na fossa CUPD. Por outro lado, o autor não figura a presença destes músculos nos opistopúbicos *Segnosaurus* e *Velociraptor* (figura 66b-c). Como já visto anteriormente, estas origens e inserções são totalmente anômalas e não há porque se pensar que o CUPD e o ILTR estivessem ausentes nestes táxons opistopúbicos, onde a incisura ILTR encontra-se bem desenvolvida (embora a presença de fossa CUPD no ílio deva ser investigada), e de posição filogenética bem próxima das aves. O ILMF é ilustrado como músculo simples em *Tarbosaurus*, mas de origem muito caudal. Por outro lado, *Segnosaurus* e *Velociraptor*, mostram um ILMF duplo, com cruzamento distal próximo das inserções femorais. Este cruzamento é o mesmo proposto por Romer (1927b) e Galton (1969) e não possui base anatômica. Entretanto, o reconhecimento de duas massas musculares originadas do ílio em *Segnosaurus* e *Velociraptor* (embora com uma extensão caudal extrema que merece ser investigada) concorde com o MPHA, sendo explicitamente encontrado em aves e já inferido conclusivamente para *Dromiceiomimus* e *Tyrannosaurus*, através da morfologia do trocânter ILMF e da relação da crista supracetabular aviária com o ILMF-cdl (figura 66d). O ILMF-crn, por sua vez, se originaria da ampla área lateral preacetabular da ala do ílio.

O ILFB, nas três formas ilustradas, foi disposto segundo o modelo de Romer (1923c), e o MPHA hipotetiza uma origem um pouco mais cranial. A opistopubia reflete a disposição mais caudal do centro de gravidade e a proximidade aviária induz a investigar a presença de alça ILFB. Com já citado, não

existe base anatômica para se pensar em um PIFM diferente do encontrado em crocodílios e aves paleognatas, e a porção ventral ao AMBN, com extensa origem no púbis de *Tarbosaurus* é totalmente especulativa. Esta mesma área foi designada como origem do OBTR-lpb em *Segnosaurus* e *Velociraptor*. O AMBN está em conformidade com o MPHA, embora a inserção nos músculos da panturrilha não tenha sido ilustrada. O FMTB foi ilustrado de modo simples, provavelmente representando o FMTB-ext. Aparentemente, apenas o ILTB-crn foi considerado, e a origem ilustrada para *Tarbosaurus* e *Velociraptor* parece muito dorsal. A morfologia uncinada da espinha cranial formando um processo indicaria uma origem mais apical. Por outro lado, *Segnosaurus* mostra uma morfologia bastante uncinada nesta região (figura 66c-d), que pode ser interpretada como derivada e discriminatória da origem do ILTB-crn.

O PITB não foi tratado, mas a aquisição do padrão aviário de inserção dos FMAD's, tornaria sua presença inviável nos opistopúbicos *Segnosaurus* e *Velociraptor*. O ortogradismo com membros parassagitais implicam uma proximidade muito grande para as origens e corpos dos FMAD's, que em Aves chegam a ser variavelmente coalescentes proximalmente. O autor só reconheceu o TBFL-vnt nos três táxons tratados, contrariando o modelo de Romer (1923c) mesmo para *Tarbosaurus*. O MPHA prevê a presença do TBFL-drs nos três táxons, mas a opistopubia sauraviária pode ser um argumento contra a presença em *Segnosaurus* e *Velociraptor*. Não há porque se pensar na presença do PBTB nos três táxons tratados, e o autor não hipotetiza sua presença nestes, mas utiliza sua presença como neomorfia em ornitíscios (utilizando o modelo, e a dúvida, de Galton, 1969).

O autor ilustrou apenas um FMAD para as três formas, e a condição dupla seria a provável. Quanto ao OBTR, reconheceu o OBTR-lpb como um protrator femoral (o MPHA o hipotetiza como um rotator lateral) que mudaria de ação nas formas opistopúbicas para ser um retrator. Esta ação não é reconhecida nem mesmo em Aves. Não ilustrou nenhum OBTR em *Tarbosaurus* (a origem do OBTR-lpb seria na face lateral do púbis, utilizada como sendo a origem da especulativa porção do PIFM ventral ao AMBN), mas nos táxons sauraviários tratados reconheceu o OBTR-lpb (originado extensamente da face lateral do (opisto)púbis e reconhecido como homólogo do OBTR-lpb aviário) e o OBTR-isc. A ação do OBTR-lpb em Aves é a de rotação lateral do fêmur, também reconhecida para o OBTR-lpb crocodiliano. Não há porque se pensar que nestas sauraves passasse a ser um extensor femoral (sua ilustração comporta até mesmo uma ação de rotator medial). A origem tão abacetabular ilustrada, embora compatível com a ação especulada pelo autor, não seria verdadeira (o OBTR é o músculo de inserção mais proximal em arcossáurios atuais). O OBTR-lpb deveria ainda ser um rotator lateral do fêmur, e sua extensão na origem deveria ser sim, bastante limitada à região adacetabular. Quanto ao OBTR-isc, é ilustrado uma origem também extensamente abacetabular para um músculo que passa entre ambos os FMAD's. A proximidade entre os FMAD's em formas ortógradas e com disposição medial da cabeça do fêmur, aliada a uma origem adacetabular (eventualmente com alguma coalescência), preclui um OBTR-isc de origem tão extensa. A extensão levaria ao problema de estrangulamento semelhante ao citado para o PITB.

O MPHA prevê um CRFL triplo, encontrado mesmo em aves paleognatas, mas apenas o CRFL-lat foi hipotetizado pelo autor. O ISFM possui o mesmo problema de inserção proximal "escamadiana", como utilizado por Romer (1923c) para *Tyrannosaurus* e já comentado na sua imperfeição. A origem isquiática lateralizada nos táxons sauraviários é possível, dada a proximidade

filogenética aviária, mas deve ser revisto sobre espécimens. O CDFM foi hipotetizado como duplo pelo autor e suas ilustração não fornece evidências de um CDFM-plv com origem dupla (prevista pelo MPHA). As inserções de ambos os CDFM's são ilustradas como conjuntas, sobre o trocânter CDFM. O tendão FMFB não foi ilustrado ou citado e sua presença, ante a condição indeterminada em aves, deve ser assumida apenas como possível.

Chatterjee (1999) faz considerações sobre os principais músculos pélvicos (figura 66e) de *Protoavis*, táxon de afinidades problemáticas que segundo a análise filogenética do próprio autor fornece uma natureza ornitoraciana (Chatterjee, 1991, 1997, 1999), mas que vem sendo questionada (Chiappe, 1995; Padian & Chiappe, 1998). Embora sua posição filogenética dificulte algumas conclusões, o modelo apresentado por Chatterjee (1999) pode ser comentado quanto às inconsistências relativas ao MPHA.

O CUPD foi hipotetizado com uma origem compatível (da fossa CUPD do ílio), mas a inserção indicada poderia, em realidade, pertencer ao ILTR. Este, ilustrado como indiviso, por sua vez, possui uma origem do processo estiliforme da espinha cranial (relacionado ao ILTB-crnl). A presença da incisura ILTR suporta sua origem vertebral e/ou do fundo desta incisura. Quanto a inserção, o ILTR, aparentemente, concorda com o MPHA, inclusive com o cruzamento real com o ILFM (em realidade, foi ilustrado o cruzamento com o ILFM-cdl). O ILFM foi hipotetizado como um músculo duplo, mas com cruzamento entre suas partes. O cruzamento do ILFM-cdl sobre o ILFM-crnl é uma hipótese proposta primeiramente por Romer (1927b) e já foi aqui comentada e refutada. O ILFB possui origem e inserção compatíveis com o MPHA, mas o PIFM não foi tratado. O AMBN é ilustrado como originado do púbis e com inserção apenas no ligamento patelar, numa condição reptiliana basal (*i.e.*, sem inserção sobre os músculos da panturrilha). Foi indicado apenas o FMTB-lat, e o MPHA prevê, pelo menos, um FMTB triplo. Apenas o ILTB-crnl foi ilustrado. A morfologia estiliforme ventral da espinha cranial comportaria uma origem mais ventral. Por sinal, esta morfologia encontra algum paralelo em segnosáurios (figura 66c). Ao seguir um modelo aviário (em concordância com seu posicionamento filogenético inferido pelo autor), o PITB, o TBFL e o PBTB não foram ilustrados. O FMAD foi ilustrado como único, com inserção bem proximal ao côndilo lateral do fêmur, fugindo assim, do modelo aviário, aproximando-se do modelo crocodiliano. O OBTR foi ilustrado como duplo, em concordância com o MPHA, mas com inserção dupla. O OBTR-isc é indicado como possuindo a ação de rotação medial femoral, fugindo da ação encontrada nos arcossáurios atuais e como ilustrado para o OBTR-lpb. O CRFL não foi ilustrado e o ISFM concorda com o MPHA. Apenas o CDFM-cdl foi ilustrado, estando, aparentemente, em concordância com o MPHA.

Carrano (2000) comenta a evolução da anatomia pélvica e femoral em dinossáurios, onde o estado primitivo é encontrado nos arcossáurios mais basais (linhagens crocodilotarsiana e avemetatarsaliana). Tais caracteres (figura 67) comportam: (a) articulação parassagital nos membros pélvicos (ausência ou presença); (b) postura (quadrúpede ou bípede); (c) expansão da porção preacetabular da ala do ílio (não expandido ou expandido); (d) condição do trocânter ILFM (não protuberante, protuberante mas não coalescente com o trocânter coxal, ou protuberante e coalescente com o trocânter coxal); (e) orientação da cabeça do fêmur (45E craniomedial ou totalmente medial); e (f) expansão da porção postacetabular da ala do ílio (não expandido ou expandido).

A articulação do joelho e a do tornozelo de dinossauromorfos restringem a movimentos no plano parassagital, precluindo extensivas abduções e aduções. O autor considerou os crurotársios como não

possuindo este tipo de articulação (figura 67a). A homologia de certos caracteres tarsianos são problemáticos na comparação entre ornitocélidos e crurotársios, dificultando uma interpretação mais abrangente (cf. Sereno & Arcucci, 1990; Sereno, 1991b). Mas, com exceção dos belodôncios, crurotársios (e.g., aetossáurios, ornitossúquios, teratossáurios⁸⁸) parecem possuir articulações tibiotarsianas restritas ao plano parassagital. Entretanto, esta condição não é a encontrada em arcossauromorfos não-arcossaurianos. Assim, a condição arcossauriana ancestral é ambígua mais pela dificuldade de interpretação entre homologias do que pela conclusão de postura parassagital, levando a considerar que esta desenvolveu-se paralelamente nas duas linhagens.

A postura quadrúpede é plesiomórfica para arcossáurios e o bipedalismo desenvolveu-se tanto na linhagem crocodilotarsiana (e.g., “popossáurios”) quanto na linhagem avemetatarsaliana (figura 67b). Excluindo-se *Lagerpeton*, pela falta de ossos da cintura e membros escapulares preservados, e as controvérsias sobre pterossáurios e *Scleromochlus*, o bipedalismo está bem documentado no dinossauriforme basal *Marasuchus* (Bonaparte, 1975; Sereno & Arcucci, 1994; mas consulte Paul, 1988:241 para uma reconstrução quadrúpedal). O autor comenta que parece provável que as articulações parassagitais dos membros pélvicos tenham precedido um bipedalismo permanente por simples razões de suporte e estabilidade. Por outro lado, a reversão ao quadrúpedalismo aconteceu três vezes entre os dinossáurios, independentemente nas linhagens neoceratopsiana, tireoforiana e sauropodiana.

A porção preacetabular da ala do ílio é o local de origem de alguns músculos responsáveis pela protração femoral (ILTR, ILM-crn) e extensão crural (ILTB). O ílio é cranialmente expandido em neornitísquios, certos saurópodes e em neoterópodes (figura 67c). Assim sendo, esta expansão ocorreu, de maneira independente, em algum ponto das linhagens ornitísquiana, sauropodiana e na que culmina nos neoterópodes (clado estemático *Anonomastos*⁸⁹). A expansão cranial do ílio aumentaria a extensão craniocaudal destes músculos, assim como tenderia a capturar a origem vertebral de alguns (CUPD e ILTR), deslocando lateralmente sua origem. MPHA hipotetiza a presença do ILTB-crn em todos os arcossáurios e o desenvolvimento da espinha cranial do ílio em neornitísquios evidencia o grande desenvolvimento que o ILTB-crn pode ter adquirido. Este aumento na massa muscular extensora crural contribuiu para o aumento da passada nestes animais. A expansão da porção preacetabular da ala do ílio em neoterópodes proporcionou uma grande área para a origem do ILM-crn, e a captura das origens do CUPD (já em avípodas; Chiappe, 1996) e do ILTR (pelo menos em aves), deslocando as origens destes músculos lateralmente. No que se refere ao ILTR, este deslocamento aumentou seu poder de rotação medial femoral (i.e., aumentou a manobrabilidade postural, importante no bipedalismo).

O trocânter ILM reflete, nomenclaturalmente, a inserção muscular aqui hipotetizada. Nos avemetatarsálios encontra-se protuberante mas não coalescente com o trocânter coxal em neornitísquios, certos neoceratossáurios e em avípodas. Assim, a morfologia protuberante desenvolveu-se, independentemente, nas linhagens ornitísquiana, neoceratossauriana e tetanuriana

⁸⁸ Embora o holofiletismo de teratossáurios necessite de uma análise comprobatória, este nome será utilizado para formas tradicionalmente reconhecidas como “prestossúquios”, “raussúquios” e “popossáurios”.

⁸⁹ *Anonomastos* = inominado.

(figura 67d). Nas linhagens ornitísciana e tetanuriana, o autor discriminou um segundo estado derivado, descrevendo-o como protuberante e coalescente com o trocânter coxal. Esta morfologia é encontrada internamente em neoceratópsios, em paquicefalossáurios e em eurípodes, assim como nos terópodes neotetanuras. Assim, esta morfologia desenvolveu-se independentemente em cinco ocasiões, nas linhagens neoceratopsiana, paquicefalossauriana, euornitopodiana, euripodiana e harpagossauriana.

A cabeça do fêmur craniomedialmente (=diagonalmente) direcionada (em um ângulo de aproximadamente 60E-45E em relação ao eixo transcondilar), aparentemente se articula ventralmente à crista supracetabular do ílio. Isto significa que a cabeça não se insere ortogonalmente no acetábulo, mas apenas diagonalmente, e que a rotação do fêmur pelo seu eixo longitudinal estava restringida. Tal morfologia é refletida em uma superfície sinuosa no trocânter coxal, que Novas (1993:406) descreveu como “fossa trocântérica” (“*trochanteric fossa*”). Por outro lado, neornitíscios, certos saurópodes e avípodes possuem uma orientação totalmente medial (figura 67e). Assim, conclui-se que o estado apomórfico foi adquirido, independentemente, três vezes: em algum ponto das linhagens genassauriana, sauropodiana e tetanuriana. Com esta orientação medial, a inserção do ILFM e do ILTR (eventualmente duplos) passaram a ser dispostos mais cranialmente e não tanto lateralmente. A ação rotacional de ambos passou a ser evidenciada, e no caso do ILFM, a ação abdutória ficou mais restrita à porção caudal deste, que se especializou em um músculo postural. O desenvolvimento da porção preacetabular da ala do ílio em neoterópodes estaria correlacionada com o desenvolvimento do ILFM-crn, por sua vez correlacionado com o poder de manobrabilidade exigido pelo animal em seus hábitos cinegéticos. A captura das origens do CUPD (já em avípodes) e do ILTR (pelo menos em aves), deslocando as origens destes músculos lateralmente, foi apenas mais uma consequência (por sinal bem documentada embriologicamente; Romer, 1942).

A porção postacetabular da ala do ílio é o local de origem de muitos músculos flexores geniculares (ILFB, TBFL-drs e CRFL-lat) e retratores femorais (CDFM-plv). O desenvolvimento desta região provavelmente afetou a retração do membro pelo aumento da ação destes músculos, que aumentariam a amplitude de translação do fêmur e da perna durante a fase de suporte na passada. Esta expansão está presente em neornitópodes, sauropodomorfos e neoterópodes (figura 67f). Assim, desenvolveu-se independentemente em três ocasiões distintas em algum ponto das linhagens ornitopodiana e paquipedossauriana, e também na linhagem que culmina em neoterópodes (clado estemático *Anonomastos*).

Estes estados quando contrapostos a análises filogenéticas mostram um grau relativamente alto de homoplasia. Carrano (2000) observa que a homoplasia atua como um “ruído de fundo”, e pode ou representar simplesmente o aumento de probabilidade de semelhantes estados se repetirem no tempo evolutivo ou representar efeitos de alguma pressão ambiental externa. O autor assumiu que a homoplasia reflete respostas semelhantes em porções de distintas linhagens que estão sujeitas à pressões seletivas semelhantes. Entretanto, deve-se, aqui, salientar, que a homoplasia pode ser simplesmente consequência de interpretações errôneas de morfologias equivalentes e descritivamente iguais, e este é um aspecto que deve ser levado em consideração. Nada mais é que o erro humano na avaliação morfológica de certa estrutura e tabulação numa matriz como pertencendo a um determinado estado descrito de maneira imprecisa ou vaga. A presença de uma crista lateral na extremidade proximal do

fêmur de *Plateosaurus*, topograficamente posicionada em uma área onde se encontra o trocânter ILMF (“*lesser trochanter*”) em ornitíscios e terópodes, levaria à tabulação de um determinado estado homoplásico não-homólogo ao encontrado em terópodes avípedes. Pelo modelo aqui seguido, esta crista refere-se à inserção do ILTR e pode-se mesmo denominá-la como trocânter ILTR.

Outro ponto a ser comentado no estudo de Carrano (2000) é o posicionamento da origem do ILMF e ILFB. Nas ilustrações publicadas (figura 68a-b) de *Herrerasaurus* (um terópode basal) e *Gorgosaurus* (um tiranoraptor deinodonziano) pode-se observar que posicionou o ILMF preacetabularmente e o ILFB estendendo-se até a região supracetabular. Esta posição para a origem do ILFB é um ponto que foi questionado no modelo de Romer (1923c) para *Tyrannosaurus*, em que este músculo foi hipotetizado numa posição bastante caudal. Por outro lado, os modelos de Gregory & Camp (1918) para *Ornitholestes* e Russel (1972) para *Dromiceiomimus* hipotetizam um posicionamento bem mais cranial.

Hutchinson & Gatesy (2000) se propuseram a um estudo cladístico miológico visando a inferência de origens e inserções musculares em arcossáurios avemetatarsálios e crurotársios. A base deste estudo é a comparação eletromiográfica entre *Alligator* e *Numida* (Gatesy, 1997, 1999a, 1999b). Suas conclusões diferem um pouco do aqui hipotetizado e uma das críticas a se fazer é o uso de duas nomenclaturas distintas para músculos assumidamente homólogos. Para aves utilizaram a nomenclatura de Baumel *et al.* (1979, 1993) e para a crocodiliana a de Romer (1923c). Isto implica em um reconhecimento embutido para crocodílios da nomenclatura de réptilios coronais basais (lepidossáurios e quelônios) e obscurece a verdadeira afinidade entre aves e crocodílios na exclusão destes réptilios. Este embutimento se reflete na homologização entre o PIFM reptiliano com o ILTR crocodiliano (e, por extensão, aviário), inclusive com hipóteses de migração muscular interpretada como derivação arcossauriana. Estas hipóteses já foram propostas há algum tempo (Romer, 1922, 1923a, 1923b, 1923c) e já foram comentadas e refutadas.

Os citados autores discutiram a evolução miológica do FMAD, ILMF, CUPD, ILTR e OBTR-lpb⁹⁰ dentro de uma hipótese cladística⁹¹ comportando cerca de cinco clados em uma linhagem de descendência sequencialmente mais exclusiva (figura 7): Archosauria, Dinosauriformes, Neotetanurae, Eumaniraptora e Carinatae⁹². Entretanto, seus resultados diferem substancialmente da hipótese aqui desenvolvida.

A origem do ILMF foi assumida como dorsal ao acetábulo em réptilios e dirigiu-se para a porção preacetabular do ílio em dinossáurios (especialmente terópodes), correlacionada com a sacralização de vértebras truncais. A concavidade preacetabular torna-se pronunciada em algumas sauraves

⁹⁰ Nominalmente, estes músculos foram denominados como *M. adductor femoris* (FMAD), *M. iliiochantericus caudalis* (ILFM-cn), *M. iliofemoralis externus* (ILFM-cdl), *M. pubo-ischio-femoralis internus 1* (CUPD), *M. pubo-ischio-femoralis internus 2* (ILTR) e *M. pubo-ischio-femoralis externus/M. obturatorius medialis* (OBTR-lpb).

⁹¹ Esta metodologia se assemelha bastante a aqui utilizada.

⁹² Nominalmente, utilizaram Archosauria, Dinosauromorpha, Tetanurae, Eumaniraptora, Ornithurae, respectivamente. Entretanto, seguiu-se as definições aqui propostas, escolhendo nomes nodais. No texto, os autores seguem, provavelmente, Carrano (2000) na denominação de alguns clados. Como o objetivo é o clado e não os nomes, estes também serão substituídos, concordando com a presente proposta nomenclatural, a saber: Maniraptora por Sauraves e Neornithes por Aves.

(especialmente aves), sendo demarcada caudalmente pela crista supracetabular (denominada por eles como “processo supratrocantérico” [*“supratrochanteric process”*]). Neste clado, o centróide de origem era marcadamente cranial ao acetábulo. Em dinossauriformes basais (*Marasuchus* e *Lewisuchus*), a “plataforma trocantérica” do fêmur (*“trochanteric shelf”*) foi assumida como possuindo uma porção cranial e outra caudal (figura 68c). A porção caudal foi inferida como sendo a inserção do ILM-cdl e a porção cranial, expandida proximalmente em dinossáurios, e comumente denominada por “trocânter inferior” (*“lesser trochanter”*), inferida como a inserção do ILM-crn. Desta forma, os autores concluíram que a plataforma trocantérica representa a inserção do ILM-cdl (partes desta plataforma expandiram-se em um “trocânter posterior” [*“posterior trochanter”*] em muitas avialas, mas reduziu-se nas carenadas) e que a divisão do ILM estava estabelecida já em dinossauriformes. Assim, na linhagem de descendência, a inserção do ILM-cdl permaneceu relativamente estável e a do ILM-crn migrou medialmente.

A condição dupla hipotetizada pelos autores encontra suporte no MPHA, entretanto, as origens ilustradas são muito dorsais e a fossa imediatamente ventral seria melhor referida como a real origem do ILM. No que se refere ao fêmur, a ilustração dos autores difere da publicada por Novas (1992b, figura 69a). O cruzamento real do ILM sobre o ILTR, aqui hipotetizado para paquipedossáurios, também poderia ser vislumbrado no fêmur de *Marasuchus*, e a “plataforma trocantérica” seria melhor referida a uma composição conjunta do ISFM com o ILM-cdl. Em aves, o ISFM se dispõe entre ambos ILM's (cf. figura 11g).

O mesmo padrão topográfico osteológico de *Marasuchus* é repetido em *Herrerasaurus* e *Saturnalia*⁹³ (figura 69b-f). *Syntarsus* e *Ceratosaurus* mostram uma leve diferença, onde o ILM não cruza com o ILTR (figura 69g-n). Em *Herrerasaurus* e *Syntarsus*, o trocânter ILM (denominado em ambos como *“anterior trochanter”*⁹⁴ por Novas, 1996:726, e Rowe, 1989:131, respectivamente) não é muito desenvolvido. *Piatnitzkysaurus*, *Megalosaurus* e *Allosaurus* (figura 69o-u) são ligeiramente mais derivados, com o trocânter ILM dispondo-se bem proximalmente e a inserção do ILTR desviada bem medialmente. Nestes dois últimos (cf. Glut, 1997:588, para *Megalosaurus*), existe uma morfologia dupla para o trocânter ILM, mostrando uma inserção dupla real. Embora a pelve nem sempre mostre evidências claras de um ILM duplo (Madsen, 1976), esta condição é sugestiva pela presença de crista supracetabular em alguns táxons (e.g., *Gallimimus*) e pela extensão cranial da porção preacetabular do ílio, o que implica uma ampla extensão cranial para a origem do ILM, o que levaria a especializações de ação e, provavelmente, subdivisão da massa muscular em conformidade. Esta expansão preacetabular do ílio já é encontrada em neoterópodes (figura 67c). Assim, o MPHA encontra evidências conclusivas de um ILM duplo em neoterópodes (e também em ornitíscios e paquipedossáurios), com o ILM-cdl inserindo-se no ápice do “trocânter inferior”, em uma ação predominantemente abdução, e o ILM-crn inserindo-se na base deste, no denominado “trocânter acessório” (*“accessory trochanter”*), o que forneceria uma ação rotadora medial femoral. Nomenclaturalmente pode-se denominar, assim, um “trocânter ILM-crn” e um “trocânter ILM-cdl”.

⁹³ Langer (2001) propõe uma hipótese filogenética alternativa em que *Herrerasaurus* e *Eoraptor* seguem a seguinte topologia: (Ornithischia (*Herrerasaurus* (*Eoraptor* (Theropoda (Sauropodomorpha+*Saturnalia*))))).

⁹⁴ Novas (1996:728) hipotetizou o “trocânter anterior” como sendo o local de inserção do ILTR (*“M. puboischiofemoralis internus pars dorsalis”*), hipótese aqui rejeitada.

A plataforma trocantérica merece uma outra interpretação. Ela é aqui hipotetizada como sendo a inserção do ISFM. Em arcossáurios atuais (*cf.* figuras 11h e 17m), o ISFM possui relações com as inserções do ILTR e do ILMF, e não é o músculo que se insere mais proximalmente. O ISFM inserido na plataforma trocantérica (figura 69a-b,g,i-k,n,q,u) teria uma clara ação de rotação lateral e uma abdução complementar (que pode ser interpretada como derivação). Esta plataforma é típica em terópodes com disposição diagonal da cabeça do fêmur. Em formas com disposição medial, sua presença não é conspícua e geralmente encontrada na face caudal do osso (como já citado para ornitíscuios e paquipedossáurios). A discussão de Upchurch (1998:©187) sobre um bojo no bordo lateral do fêmur em alguns paquipedossáurios pode muito bem ser relacionada à inserção do ISFM caudalmente e a inserção do ILMF-cdl lateralmente. O “trocâter posterior” (“*Posterior trochanter*”) de Chiappe (1996:©56) representaria um outro estado para a inserção do ISFM em formas com disposição medial da cabeça do fêmur. Assim, pode-se denominar um “trocâter ISFM” (*Trochanter musculi ischiofemoralis*) que pode possuir diferentes estados (um deles é a condição espiralizada e com relações com o ILMF-cdl, encontrada em sauríscuios basais⁹⁵, *cf.* Langer, 2001). Novas (1996:728) interpretou a “plataforma trocantérica” (“*trochanteric shelf*”) de modo um pouco distinto, cranialmente sendo a inserção do ILMF-crn (e não do ILMF-cdl) e caudalmente a inserção do ISFM⁹⁶.

Raath (1990) relacionou a morfologia da extremidade proximal do fêmur (grácil×robusto) de *Syntarsus rhodesiensis* como representativa de dimorfismo sexual, onde o morfótipo robusto seria a fêmea. Esta conclusão foi tomada tomando por base parâmetros tafonômicos. Entretanto, o morfótipo robusto mostra a plataforma trocantérica bastante desenvolvida, coalescente com o trocâter ILMF. A ação de ambos os músculos conjugados forneceriam uma rotação lateral e abdução, com um componente retrator. A pergunta que poderia ser feita é qual hábito poderia estar relacionado com o movimento de rotação lateral, conjugado com o de abdução e retração? Preliminarmente, pode-se indicar a cópula. Embora em aves, o macho monte sobre a fêmea, em crocodílios o macho “abraça” a fêmea com as pernas. Um modelo intermediário para arcossáurios terrestres mesógrados e ortógrados indicaria um posicionamento do macho sobre a fêmea com apenas uma perna, enquanto a outra estaria sobre o substrato, sustentando e equilibrando o corpo, e impedindo a fêmea de eventuais escapes.

O ILTR e o CUPD foram assumidos por Hutchinson & Gatesy (2000), como músculos hologenéticos⁹⁷, originados medialmente do ílio e do ísqiuo (através de um modelo lepidossauriano) que, em algum ponto da linhagem de descendência seqüencial, migraram para a face lateral do ílio. A fossa CUPD do ílio, encontrada em muitos neotetanuras, parece indicar, pelo menos, a migração do CUPD. Os autores hipotetizaram ainda que o “trocâter acessório” (aqui hipotetizado como o trocâter ILMF-crn) presente na base do “trocâter inferior” em muitos neotetanuras, seria o local de inserção do

⁹⁵ Neste sentido, a sua presença em *Marasuchus* levaria a um questionamento de suas afinidades dinosauriformianas não-dinosaurianas. Uma análise cladística preliminar resultou no entendimento de *Marasuchus* como um verdadeiro terópode não-herreraviano (figura 80b).

⁹⁶ Novas (1996:728) assumiu o ILMF-crn e o ISFM como retratores femorais. Esta função para o ILMF-crn foi inicialmente indicada por Romer (1923c, 1927b), e rejeitada por Walker (1977). Quanto ao ISFM, embora a condição aviária suporte um componente retrator, a condição arcossauriana suporta apenas um rotator lateral.

⁹⁷ Esta hogenia não está só embutida na nomenclatura crocodiliana utilizada, mas também nas assunções homológicas (Hutchinson & Gatesy, 2000:741).

ILTR. Argumentaram ainda que um sulco transversal e marcas de inserção são encontradas em órnicas basais (*Rahonavis*, enanciónrnicas e ictiónrnicas) e que não existem evidências conspícuas sobre o momento filogenético da divisão do ILTR em ILTR-lat e ILTR-med.

O modelo aqui desenvolvido defende uma outra disposição. O ILTR e o CUPD formam uma massa muscular paragenética. O ILTR possuiria uma origem principalmente vertebral e o CUPD uma origem principalmente da face medial do ílio (sendo um modelo basicamente crocodiliano). Na medida em que a ala do ílio expandiu-se e curvou-se ventralmente em dinoaves, propiciou a formação de um amplo canal para a passagem do ILTR. Este canal (canal ILTR) perdura até as ornitotóraxes basais (Chiappe, 1996). A fossa CUPD encontrada em neotetanuras atesta a migração do CUPD para o ílio, mas o ILTR deveria ainda originar-se primariamente das vértebras truncais mais caudais, e esta migração apenas completou-se em carenadas. Seguindo o modelo de cruzamento real entre o ILTR e o ILMF, com o ILTR passando sob o ILMF, pode-se argumentar que esta é a condição plesiomórfica encontrada em *Marasuchus* (eventualmente também em ornitísquios não-genassaurianos), paquipedossáurios (e.g., *Saturnalia*) e *Herrerasaurus*. Assim, o ILTR passava sob o ILMF e se inseria lateralmente na extremidade proximal do fêmur. A condição vista em *Megalosaurus* (cf. Glut, 1997:588) é bastante semelhante, sendo intermediária para a condição vista em *Allosaurus* (figura 69s-t), ambos já com a cabeça de fêmur dirigida medialmente (cf. figura 67e). Neste último, o ILTR inserir-se-ia medialmente ao trocânter ILMF (condição já comentada para ornitísquios), em uma fossa pronunciada. O cruzamento entre o ILMF e o ILTR se repete, embora não de maneira real, mais virtual. O “trocânter inferior” representa a ossificação da inserção do ILMF-cdl, e o “trocânter acessório”, referido pelos autores para o ILTR, seria realmente a inserção do ILMF-crn.

A divisão do ILTR pode ter sido consequência do padrão motor aviário (Hutchinson & Gatesy, 2000). O ILTR-lat torna-se ativo tardiamente na pisada e continua no arremesso, já o ILTR-med é acionado na metade do arremesso e termina tardiamente na pisada (Gatesy, 1999b), mostrando especializações de ação na passada. A adoção de uma articulação femoral bem flexionada em ornitotóraxes (evidenciada pelo posicionamento dos cõndilos do fêmur) pode refletir esta transformação (Hutchinson & Gatesy, 2000). A inserção do CUPD não mostra grandes variações em arcossáurios, exceto pela ausência de fossa CUPD (o que não implica em ausência de CUPD) ou mesmo pela ausência do músculo em algumas aves (e.g., *Eugenes*; Zusi & Bentz, 1984).

Hutchinson & Gatesy (2000) assumiram que a morfologia do ísquio em arcossáurios basais seria muito semelhante à de crocodílios e aves, sendo que estas últimas mostrariam a ausência do OBTR-isc. A perda do OBTR-isc e do processo obturatório do ísquio seriam relacionadas à da migração “de outras origens musculares pélvicas” e cerca de três alterações evolutivas moveram as origens do FMAD-lat e do FMAD-med caudal e lateralmente em relação à articulação coxal: (1) aumento da retroversão isquiática em sauraves e, especialmente, carenadas; (2) aumento da amplitude caudal da pelve em sauraves; e (3) perda da sínfise isquiática em ornitotóraxes mais derivadas. Estas modificações transformaram a ação do FMAD de adutor femoral para retrator femoral, hipotetizando que a postura ortógrada, bípede e sagital, tornou a abdução femoral mais importante que a adução em aves, liberando os FMAD's para uma nova função.

De modo geral, pouco pode-se adicionar a estas idéias. Os autores assumiram que o OBTR

externo mais comumente encontrado em aves representa o OBTR-mpb crocodiliano. A hipótese aqui assumida sustenta, sim, que este OBTR externo representa o OBTR-isc (cf. McKittrick, 1991:©22), e que o processo obturatório do ísquio também se encontra presente (cf. Baumel, 1979a:118).

Os autores utilizaram homologias semelhantes ao desenvolvido neste trabalho, entre o OBTR crocodiliano e o aviário, principalmente no que se refere ao OBTR-lpb (a situação do OBTR-mpb × OBTR-isc já foi comentada). Expuseram que as sauraves mudaram radicalmente a posição do púbis, primeiro numa posição quase vertical, depois numa posição bem retroverida em carenadas. Esta retroversão moveria o OBTR-lpb de uma posição cranioventral ao acetábulo para uma posição caudoventral. O OBTR-mpb teria permanecido na região adacetabular do escapo do púbis. As inserções do OBTR eram, provavelmente, comuns e localizadas na região caudolateral do fêmur, distalmente ao trocânter coxal. Fósseis revelariam que esta inserção migrou lateralmente ao mesmo tempo que a cabeça do fêmur influiu medialmente dentro de neotetanuras. Esta rotação da extremidade proximal do fêmur aumentou o momento de alavancagem do OBTR para a rotação lateral femoral, aumentando a capacidade do OBTR-lpb de produzir este movimento durante a fase do arremesso. Os autores concluíram que o aumento de capacidade do OBTR-lpb rotar o fêmur lateralmente precedeu a retroversão púbica, ao mesmo tempo em que o músculo perdia a habilidade na protração femoral. Assim, a inserção do OBTR-mpb seria encontrada, na extremidade proximal do fêmur, caudolateralmente, e a do OBTR-lpb, lateralmente no trocânter coxal.

A retroversão do púbis traz uma incongruência biomecânica para o OBTR-lpb, não comentada por Hutchinson & Gatesy (2000). Na medida em que o púbis retroverte-se, o OBTR-lpb deve ser, a princípio, hipotetizado como possuindo uma ação de rotação lateral femoral (como encontrado em crocodílios e aves) e não deveria ser tão extenso abacetabularmente. Em aves, o ligamento isquiopúbico, inserido no processo obturatório do ísquio, forma o bordo caudal do forâmen obturado aviário (cf. Baumel, 1979a; cf. Baumel & Witmer, 1993) e deflete o vetor tensional de um OBTR-lpb, bastante extenso abacetabularmente e disposto na face medial do púbis, ísquio e membrana isquiopúbica. A posição intermediária quase vertical do púbis em sauraves basais (e.g., *Velociraptor*), dificulta entendê-lo como um rotator lateral femoral, a não ser que o fêmur se disponha sub-horizontalmente. Mas se não o fosse, esta ação permaneceria a mesma para o OBTR-mpb, restrito a porção adacetabular do púbis. Pode ser que o OBTR-lpb restringiu-se funcionalmente e topograficamente à região ventral ao acetábulo até uma retroversão que o recapitasse a esta ação, e enquanto este posicionamento não ocorria, a funcionalidade do músculo permaneceu com o OBTR-mpb e OBTR-isc. Por outro lado, talvez este seja um ponto importante no reconhecimento do início da clivagem do OBTR-pub aviário, com o real aparecimento do OBTR-mpb e OBTR-lpb.

A análise cladística reversa forneceu evidências para se afirmar que o OBTR-mpb crocodiliano representa um correspondente homoplásico do OBTR-mpb aviário por um lado, e que o OBTR-mpb não estava presente na ave ancestral. Mas poder-se-ia argumentar que a clivagem do OBTR-pub (em OBTR-mpb e OBTR-lpb) poderia estar correlacionado à retroversão púbica, anteriormente ao aparecimento da ave ancestral. Logo, a distribuição deste músculo nas aves atuais poderia ser apenas o resultado de reversões.

Um ponto que não tem sido abordado é a impressão muscular encontrada distalmente nos

fêmures de diversos táxons. *Allosaurus* (figura 69s), *Gallimimus* (figura 62e) e *Tyrannosaurus* (figura 64k) mostram uma impressão na face cranial do fêmur, disposta *medialmente*; *Herrerasaurus* (figura 69b-c) mostra uma impressão semelhante, mas disposta *lateralmente*. Pela topografia, parece claro que as impressões não são homólogas. A tabulação de dados aviários suportam apenas que o FMTB-med poderia estar realmente subdividido na ave ancestral. Berger (1966:398) comenta que a parte distal do FMTB-med pode estar originada da face craniomedial do fêmur, logo proximalmente ao côndilo medial, em *Grus canadensis* (Neoaves). Esta interpretação poderia ser utilizada para se denominar tal depressão como “impressão FMTB-med-dist” (*Impressio pars distalis musculi femorotibialis medialis*). Entretanto, esta não é a condição encontrada em *Herrerasaurus*. A tabulação dos dados aviários é ambígua para o reconhecimento da clivagem do FMTB-lat em avemetatarsálios não-aviários, mas a crista cnemial dupla, onde a crista cnemial lateral é o local de inserção da parte distal do FMTB-lat em aves, pode ser reconhecida já em neoterópodes (Gilmore, 1920; Padian, 1986; Colbert, 1989). A crista cnemial de *Herrerasaurus* não parece ser dupla (*cf.* Novas, 1993:fig.8) mas era robusta, e a presença desta depressão poderia ser referida a parte distal do FMTB-lat.

Utilizando a mesma metodologia de Hutchinson & Gatesy (2000), pode-se propor um modelo preliminar para a evolução na musculatura pélvica. Utilizou-se apenas alguns táxons como discriminantes em uma linhagem de descendência sequencial mais exclusiva: *Marasuchus* (Dinosauriformes), *Herrerasaurus* (Herreravia), *Syntarsus* (Neotheropoda), *Piatnitzkysaurus* (Avipoda), *Megalosaurus* (Dinoaves), *Allosaurus* (Neotetanurae), *Gallimimus* (Maniraptoriformes), *Tyrannosaurus* (Tyrannoraptora), *Ingenia* (Sauraves) e *Dromaeosaurus* (Eumaniraptora).

1. CUPD: origem da face medial do ílio até, pelo menos, neotetanuras, onde passa a ser da incisura ILTR (fossa CUPD); inserção no corpo do fêmur, medialmente em toda a linhagem.
2. ILTR: origem vertebral simples até, pelo menos, avialas; inserção simples cruzando o ILFM por baixo é encontrada em neoterópodes, em avípodas parece não existir mais um cruzamento real; a origem dupla aparece em algum ponto da linhagem aviala, relacionada a passada aviária bípede, quando se necessita maior controle rotacional para o fêmur e membro como um todo (manobrabilidade);
3. ILFM: origem dupla com inserção fortemente coalescente; o ILFM cruza o ILTR por cima até neoterópodes, mas em avípodas este cruzamento torna-se virtual; inserção com evidências de duplicidade em neotetanuras.
4. ILFB: bastante conservativo na linhagem com origem ilíaca e inserção fibular e sobre músculos da panturrilha; assumindo a retroversão púbica como correlacionada a migração do centro de gravidade e conseqüentes derivações miológicas dado a modificação na locomoção, a alça ILFB pode ter aparecido em sauraves.
5. PIFM: atrofiado, com origem púbica e inserção sobre o FMTB-int; tende ao desaparecimento em algum ponto das avialas mas retorna como resíduo morfológico em aves (especialmente paleognatas).
6. AMBN: bastante conservativo na linhagem com origem púbica e inserção tibial e em músculos da panturrilha; a inserção tibial desaparece, pelo menos, em aves, assim como o próprio músculo internamente nestas (principalmente em neoaves);

7. FMTB: o bipedalismo de *Marasuchus* suportaria um FMTB-ext mais desenvolvido que o FMTB-int; herrerávios mostram uma impressão distal lateralmente no fêmur que poderia ser utilizada como marco derivativo da clivagem do FMTB-lat e neotetanuros mostram uma impressão distal medialmente no fêmur que, por sua vez, representaria a clivagem do FMTB-med; inserção conservativa na tíbia, sendo a parte distal do FMTB-lat se inserindo na crista cnemial lateral, presente em neoterópodes;
8. ILTB: muito provavelmente triplo em dinossauriformes primitivamente, embora a coalescência entre as origens do ILTB-itm e ILTB-cdl possam ter existido já em herrerávios; a inserção do ILTB como um todo parece ser conservativa em avemetatarsálios (no tendão patelar).
9. PITB: tende ao desaparecimento com aparecimento do padrão aviário de inserção dos FMAD's (FMAD-med relativamente mais distal que o FMAD-lat), que estrangularia o PITB; assim estaria pouco desenvolvido primitivamente e, se existiu nos ortógrados avípodes, deveria ser atrofiado, sua ausência total ocorreu em algum ponto dos avialas.
10. TBFL: duplo primitivamente em dinossauriformes e possivelmente presente até tiranorruptores; as derivações miológicas, advindas da retroversão púbica e modificação na locomoção, podem ter influenciado no desaparecimento deste músculo totalmente em algum ponto dos avialas.
11. PBTB: ausente em arcossáurios, e sua presença em avemetatarsálios com membros parassagitais parece improvável a não ser como resíduo morfológico.
12. FMAD: bastante conservativo na duplicidade, embora a coalescência nas origens seja encontrada em avialas, eventualmente correlacionada com a migração adacetabular do OBTR-isc; o aparecimento do padrão aviário de inserção (FMAD-med relativamente mais distal que o FMAD-lat) deve ser investigado, e sua presença pode já estar presente em tiranorruptores.
13. OBTR: primitivamente duplo (OBTR-lpb e OBTR-isc); a retroversão púbica sauraviária causou mudanças no OBTR-lpb, eventualmente implicando na sua clivagem (e especialização), até a conformação encontrada no OBTR-lpb aviário (posição medial e extensão abacetabular); a inserção deste músculo é a inserção mais proximal encontrada na face caudal do fêmur e pode ser identificada com relativa facilidade em *Syntarsus*, *Megalosaurus*, *Allosaurus* e *Tyrannosaurus*.
14. CRFL: primitivamente duplo com origem tripla, este padrão só se modifica em avialas euórnitas; a diferenciação do CRFL-lat, com uma inserção femoral, pode, eventualmente, ser encontrada em tiranorruptores (exaptação?), mas estaria mais relacionada às derivações miológicas advindas da retroversão púbica e modificação na locomoção em sauraves.
15. ISFM: simples e relativamente conservativo, exceto pela lateralização da origem em algum ponto das avialas; um ponto a se discutir é a inserção femoral: esta é logo distal à inserção do OBTR e muito provavelmente esteja representado em algumas formas pela plataforma trocantérica (*"trochanteric shelf"*) em dinossauriformes basais possuidores de cabeça do fêmur disposta diagonalmente (e.g., *Marasuchus*, *Herrerasaurus*, *Syntarsus*); em sauraves tem sido denominado como trocânter posterior (*"posterior trochanter"*) (e.g., *Patagopteryx*; Chiappe, 1996).
16. CDFM: primitivamente duplo com origem tripla; nas aves atuais o CDFM-cdl pode estar ausente, assim como o CDFM-plv; a expansão da porção postacetabular do ílio sobre as vértebras caudais em avialas levou a origem vertebral do CDFM-plv ser capturada pelo ílio em algum ponto da

linhagem, e a origem ilíaca se dispôs caudalmente ao antitrocâter; em aves neognatas, devido a sinostose ilioisquiática, esta origem dupla se desfez, existindo apenas uma origem única e ilíaca; o FMFB parece ter sido presente primitivamente em herrerávios (*Herrerasaurus* possui o trocâter CDFM levemente pendente), mas desaparecido funcionalmente em neoterópodes, sendo que em aves não tem sido relatado (cf. Berger, 1966).

4.5. Modelos crocodilotarsianos

Basicamente existem duas propostas de reconstrução muscular para a coxa de crocodilotársios fósseis (figura 70). Walker (1977) utilizou *Ornithosuchus* (figura 70c), embora acreditando que fosse um avemetatarsálio e não um verdadeiro crurotársio, e Nash (1975) utilizou *Orthosuchus* (figura 70h), um crocodiliforme protossuquiano (Wu *et al.*, 1997). Paul (1987) ilustra a musculatura pélvica de *Saurosuchus* utilizando, provavelmente, o modelo de Walker (1977).

Crurotársios têm sido pouco estudados no que se refere à musculatura, talvez pela indução de que sejam bastante semelhantes ao padrão crocodiliano. Entretanto, formas basais virtualmente planígradas (belodôncios) são conhecidas (Parrish, 1986b), assim como formas ortógradas (dromeossúquios basais) que mostram tendências ao bipedalismo (“popossáurios”). Internamente nas formas mais derivadas, aqui denominadas por emidossáurios (*Crocodylus+Geosaurus*; figuras 7 e 16), é que se efetivou o mesogradismo e a colonização do ambiente aquático (cf. Frey, 1988b), independentemente nas linhagens talatossuquiana e metassuquiana.

As derivações miológicas crocodilotarsianas já citadas (página 136) provavelmente se referem à adaptações mesógradas secundárias e aquáticas:

1. extensão proximodistal da inserção do ILFM no fêmur interpondo-se entre as origens do FMTB;
2. clivagem do ILTR na inserção (conseqüência da extensão proximal da inserção do ILFM?);
3. ampliação do cruzamento real do ILTR×ILFM, com porção mais distal da inserção do ILFM disposta cranialmente à parte mais proximal das inserções do ILTR, ou seja, cranioproximalmente há necessariamente um cruzamento real dos músculos (devido a este cruzamento real, o nível de inserção do ILFM passa a ser necessariamente mais alto – dorsal no fêmur disposto horizontalmente – do que o nível de inserção do ILTR);
4. maior desenvolvimento do FMTB-int em relação ao FMTB-ext (e reversão da clivagem explícita do FMTB-ext, provavelmente em emidossáurios);
5. ILTB-crn inserindo-se sobre o FMTB-int;
6. OBTR-pub clivando-se em OBTR-mpb e OBTR-lpb, e ambos também mostrando clivagens.

Desta forma, o MPHA pode ser hipotetizado como relativamente conservativo até emidossáurios.

4.5.1. O modelo de A.D. Walker para *Ornithosuchus*

Walker (1977) propõe um modelo de reconstrução muscular da pelve, considerado comum a *Ornithosuchus* (figura 71a-b) (antes considerado um membro da linhagem pró-aviária), *Tyrannosaurus*

(um saurísquio terópode) e *Hypsilophodon* (um ornitísquio), discutindo as diferenças com os modelos de Romer (1923c, 1927b) e Galton (1969). Entretanto, suas idéias são baseadas em assunções equivocadas que já foram comentadas.

Ornitossúquios (*Ornithosuchus*–[*Crocodylus*,*Vultur*]) são crocodilotársios (Sereno & Arcucci, 1990; Sereno, 1991b; Parrish, 1993; Juul, 1994) e compreendem *Ornithosuchus*, *Riojasuchus* e *Venaticosuchus*. Já foram considerados como um clado basal dentro da linhagem pró-aviária, principalmente pela assunção de que a morfologia do tarso fosse ancestral da encontrada em ornitódiros. Sereno & Arcucci (1990), posteriormente, defenderam afinidades crocodilotarsianas. Análises ulteriores (Sereno, 1991b; Parrish, 1993; Juul, 1994; *contra* Bennett, 1996b) e os estudos em andamento suportam tal proposta. Esta pretensa relação com a linhagem pró-aviária foi embasada nas semelhanças da articulação dos ossos tarsianos (astrágalo e calcâneo). Diferentes interpretações de homologia relacionam a morfologia encontrada em ornitossúquios como mais relacionada à encontrada em dinossauriformes (*Marasuchus*, *Herrerasaurus*, *Plateosaurus*, etc.) (*cf.* Novas, 1989) ou como derivada da encontrada em crocodilotársios (*cf.* Sereno, 1991b). Mas recentes análises filogenéticas defendem que a morfologia encontrada em ornitossúquios e dinossauriformes é homoplásica (*i.e.*, convergentes numa aparente semelhança mas com origens distintas) (*cf.* Parrish, 1993; Juul, 1994). É interessante destacar que a análise cladística é baseada em pressupostos de homologia com interpretações pessoais distintas. Entretanto, quando a análise traz à tona a incoerência nos dados, deve-se abordar o problema mais a fundo.

Pode-se concluir que o membro pélvico mostra características tais que mimetizam a condição avemetatarsaliana, e espera-se que este mimetismo possa se estender para outras partes do corpo.

CUPD: utilizando o modelo lepidossauriano, este músculo foi hipotetizado de maneira errônea.

Denominação original: “*Puboischiofemoralis internus medialis*”.

Origem: da face dorsal da extremidade adacetabular do púbis.

Inserção: face medial do fêmur, craniodorsalmente à fossa CUPD.

Observações: (1) a origem púbica não possui base anatômica; (2) o modelo crocodiliano de origem (das vértebras sacrais e da face medial do ílio) deve ser utilizado como ponto de partida para uma investigação mais aprofundada; (3) a fossa do CUPD foi utilizada como inserção da suposta parte ventral do PIFM; (4) o fêmur figurado do Long & Murry (1995:65) mostra uma notável fossa CUPD, assim como o figurado por Walker (1964:94) e Bonaparte (1971b:43) (figura 73g,k).

ILTR: utilizando o modelo lepidossauriano, este músculo foi hipotetizado de maneira errônea.

Denominação original: “*Puboischiofemoralis internus dorsalis*”.

Origem: das vértebras truncais mais caudais.

Inserção: face lateral do fêmur, numa depressão imediatamente proximal ao “trocânter inferior” (“*lesser trochanter*”).

Observações: (1) existem duas inserções teóricas possíveis: (a) proximalmente ao “trocânter inferior” (com cruzamento real entre o ILTR e ILM) (figura 71a) e, (b) medialmente ao “trocânter inferior” (com cruzamento virtual entre o ILTR e o ILM); (2) Long & Murry (1995) observam que a superfície proximal

ao “trocâter inferior” no material norte-americano é plana; (3) a superfície medial ao “trocâter inferior” é rugosa em *Ornithosuchus* e no material norte-americano; (4) em *Riojasuchus* é côncava e alongada; (5) na ausência de um exame sobre espécimens, a inserção medial ao “trocâter inferior” parece ser a mais provável; (6) tal inserção forneceria uma ação de rotação medial, concordando com o MPHA.

ILFM: utilizando o modelo lepidossauriano, hipotetizou um ILFM simples, assemelhando-se a um ZNFM escamadiano indiferenciado.

Denominação original: “*Iliofemoralis*”.

Origem: face lateral da ala do ílio, numa ampla concavidade.

Inserção: sobre o “trocâter inferior” (“*lesser trochanter*”).

Observações: (1) a hipotetização de inserção está de acordo com o MPHA e o autor sugere, inclusive, que o citado trocâter é a continuação vetorial do ILFM, que apontaria sempre para o seu local de inserção; (2) tal conclusão suporta a denominação do “trocâter inferior” como trocâter ILFM; (3) sem um exame sobre espécimens, não se encontrou evidências de duas origens para este músculo.

ILFB: hipotetizado como músculo único.

Denominação original: “*Iliofibularis*”.

Origem: da ala do ílio, caudalmente à origem do ILFM.

Inserção: supostamente na fibula.

Observações: (1) a origem foi hipotetizada bem cranialmente, diferindo da posição encontrada em crocodílios; (2) esta posição poderia, eventualmente, ser questionada e hipotetizada um pouco mais caudalmente, além da margem acetabular.

PIFM: não hipotetizado com o conceito aqui defendido, mas, nomenclatorialmente, este músculo comportaria três partes, homólogas do CUPD, ILTR e de um terceiro músculo especulativo.

Observações: (1) a origem indicada para o CUPD é perfeitamente compatível com a origem do verdadeiro PIFM; (2) a inserção, por sua vez, seria sobre o FMTB-int, como nos arcossáurios atuais; (3) o “PIFM-vnt” escamadiano indicado, com curso ventral ao AMBN, representa apenas especulação e sua origem poderia ser hipotetizada para o OBTR-mpb e a sua inserção para o CUPD.

AMBN: com topografia de acordo com o MPHA.

Denominação original: “*Ambiens*”.

Origem: oriundo de um tubérculo preacetabular do púbis.

Inserção: supostamente no ligamento patelar.

Observações: (1) a origem hipotetizada difere da encontrada em crocodílios mas é coerente com a topografia do púbis; (2) a inserção adicional sobre os músculos da panturrilha, após perfurar a patela, poderia ser também hipotetizada sem problemas.

FMTB: não tratado, mas o MPHA prevê um FMTB triplo, com o FMTB-ext mais desenvolvido que o FMTB-int, devido a ortogradia.

ILTB: apenas o ILTB-crn foi tratado, mas o MPHA prevê um músculo de origem tripla.

Denominação original: “*Sartorius*”.

Origem: da espinha cranial do ílio.

Inserção: presumivelmente no tendão patelar.

Observações: (1) tanto *Ornithosuchus* quanto *Riojasuchus* possuem a espinha cranial do ílio arredondada, sendo que o primeiro foi interpretado como possuindo uma espinha cartilaginosa (Walker, 1964:91); (2) tal morfologia é, aparentemente apomórfica quando comparada com os demais crocodilotársios basais; (3) não se possui qualquer argumento nomológico explicativo para tal derivação; (4) a condição crocodiliana de um ILTB-crn fraco, inserido no FMTB-int, parece ser uma derivação interna de emidossáurios e não poderia ser hipotetizada para ornitossúquios inequivocamente; (5) na medida em que a condição deste espinha é apomórfica para ornitossúquios, o ILTB-crn provavelmente possuía uma morfologia (e função) também com certa derivação; (6) a ação protratora encontrada em avemetatarsálios (e que pode ser hipotetizada no MPHA) teria que ser reavaliada; (7) já que o MPHA é conservativo e não possibilita inferências apomórficas não suportada nomologicamente, deixa-se em aberto a inserção e a função do ILTB-crn; (8) os demais ILTB's (ILTB-itm e ILTB-cdl) poderiam ser hipotetizados conforme o MPHA.

PITB: não tratado, mas o MPHA prevê sua existência como músculo único no modelo crocodiliano.

TBFL: não tratado, mas o MPHA prevê sua existência como músculo duplo no modelo crocodiliano, sendo que a maior extensão da espinha caudal do ílio, suporta uma origem mais desenvolvida para o TBFL-drs.

PBTB: não tratado, mas o MPHA prevê sua ausência.

FMAD: não tratado, mas o MPHA prevê sua existência como músculo duplo.

Observações: (1) devido ao ortogradismo, e a morfologia da pelve de *Ornithosuchus* (os demais ornitossúquios não possuem pelves completas preservadas e/ou descritas), as origens dos FMAD's teriam uma disposição não muito distinta da encontrada em avemetatarsálios teropodianos, expulsando o OBTR-isc adacetabularmente e tendendo a estrangular o PITB; (2) o fêmur de *Riojasuchus* (figura 73j-k) mostra uma forte crista diagonal na face caudal, dirigindo-se ao côndilo lateral, que poderia ser hipotetizada como a inserção do FMTB-lat, seguindo o modelo crocodiliano; (3) esta morfologia suporta a presença do PITB.

OBTR: explicitamente não tratado, mas o terceiro músculo especulativo relacionado ao PIFM, com curso ventral ao AMBN, poderia ser considerado como parte de um OBTR duplo, como previsto pelo MPHA.

Denominação original: “*Puboischiofemoralis internus ventralis*” (?OBTR-mpb).

Origem: face dorsal do escapo do púbis.

Inserção: cranial à fossa CUPD.

Observações: (1) ao se assumir que o OBTR-mpb é plesiomórfico para arcosáurios (*i.e.*, o OBTR-mpb

crocodiliano e aviário não são homoplásicos), esta origem estaria de acordo; (2) contudo, a interpretação aqui seguida é de homoplasia, o que leva a se aceitar que poderia representar o primeiro registro do aparecimento do OBTR-mpb crocodiliano; (3) na ausência de exame sobre espécimens, esta hipótese necessita de maiores investigações; (4) a inserção, por outro lado, é errônea no que se refere a OBTR's; (5) a inserção provável não seria muito distinta da encontrada em crocodílios (comum a todos os OBTR's), feita no bordo lateral da extremidade proximal do fêmur; (6) este bordo apresenta rugosidades no fêmur figurado por Long & Murry (1995:65); (7) assim inserido, a ação de rotator lateral concorda com o MPHA; (8) o OBTR-lpb e o OBTR-isc também podem ser facilmente hipotetizados; (9) o primeiro da face ventral do púbis e o segundo da face lateral do ísquio; (10) a origem do OBTR-isc estaria disposta adacetabularmente para evitar o estrangulamento por ambos os FMAD's.

CRFL: não tratado, mas o MPHA prevê um músculo triplo (CRFL-lat, CRFL-crm e CRFLcdm) no modelo crocodiliano, sendo que a maior extensão da espinha caudal do ílio, suporta uma origem mais desenvolvida para o CRFL-lat.

ISFM: não tratado, mas o MPHA prevê um músculo simples no modelo crocodiliano.

CDFM: não tratado, mas o MPHA prevê um músculo triplo (CDFM-plv com duas origens e CDFM-cdl) com a presença do tendão FMFB, como no modelo crocodiliano.

Observações: (1) Walker (1964:91) reconhece que existe um sulco profundo no local de origem pélvica do CDFM-plv (fossa CDFM-plv) em *Ornithosuchus*; (2) reconhece também (p.93) que o trocânter CDFM termina, distalmente, de forma abrupta, o que poderia representar a origem do tendão FMFB, condição também evidenciada em *Riojasuchus* (figura 73i-j).

4.5.2. O modelo de D.S. Nash para *Orthosuchus*

Orthosuchus (figura 70h) é um crocodiliforme protossuquiano (Wu *et al.*, 1997), e Nash (1975) interpretou sua morfologia como representando um início de colonização aquática. Contudo, várias características anatômicas indicam uma especialização ao ambiente terrestre: a imbricação e morfologia dos osteodermas preclui ondulações laterais (Frey, 1988b) e, conseqüentemente, o tipo de natação atualmente utilizado pelos crocodílios; a cabeça do fêmur menos diagonal e mais medialmente disposta, assim como o direcionamento caudal da tuberosidade do calcâneo, indicam uma postura ortógrada dos membros pélvicos. Por outro lado, parece que os membros escapulares eram dispostos mais horizontalmente do que os crocodílios atuais, demonstrando ser um heterógrado (Nash, 1975). O achatamento do crânio não é discriminatório de hábitos aquáticos, já que escamados autarcoglossos (teíidas e varânidas) também possuem um relativo achatamento.

Nash (1975) aplica a musculatura crocodiliana descrita por Romer (1923b) e não encontra dificuldades neste procedimento, observando que o ílio possui distintas e numerosas estrias (figura 71d-i). Entretanto, algumas características morfológicas descritas pela autora devem ser comentadas na medida em que teriam influência sobre a importação deste modelo.

A pelve de *Orthosuchus* mostra um desenvolvimento bem maior da espinha cranial do ílio. É nesta espinha que origina-se o ILTB-crn em crocodílios, mas nestes esta espinha é pouco desenvolvida, a origem do ILTB-crn é dorsal à origem do ILTB-itm e a inserção do ILTB-crn se faz sobre o FMTB-int, conferindo, potencialmente, uma fraca função. Este não seria o caso em *Orthosuchus*. A região dorsal ao acetábulo é mais profunda, refletindo a origem mais pronunciada para o ILFM. A parte postacetabular da ala do ílio é também bem mais extensa, permitindo origens mais amplas para o ILFB, CRFL-lat e TBFL-drs. Existe ainda um pequeno antitrocânter⁹⁸ dorsalmente ao acetábulo, fornecendo um local de apoio para o fêmur ortógrado (obviamente cartilagens e ligamentos existiam no local, aumentado este apoio). O escapo do ísqiuo é proporcionalmente mais largo craniocaudalmente, principalmente na extremidade adacetabular que seria o local de origem do PITB e, certamente proporcionaria uma amplitude maior para a origem deste músculo. O púbis possui uma concavidade lateral adacetabularmente, induzindo a se pensar que o AMBN não se originaria da sincondrose puboisquiática, mas do próprio púbis. Aliás, este posicionamento da origem do AMBN representa uma plesiomorfia, sendo também encontrado em *Ornithosuchus* e demais crocodilotársios basais.

O fêmur, por sua vez, é um osso relativamente achatado, a cabeça dispõe-se bem mais medialmente que em crocodílios atuais, ultrapassando mesmo a angulação de saurísquios não-neoteropodios. A área articular acetabular da cabeça é bem mais extensa, conferindo uma potencial maior amplitude de movimentos. Esta amplitude maior é suportada pelo maior desenvolvimento da fossa do ligamento da cabeça (*Fossa ligamenti capiti femoris*, indentificada pela autora como sendo a fossa intertrocântica), onde um ligamento mais pronunciado seria necessário para ancorar estes movimentos. A inserção do ILFM foi interpretada pela autora de maneira semelhante aos atuais crocodílios, se estendendo distalmente pelo corpo do fêmur. Esta extensa inserção proximodistal mostra que, embora o fêmur pudesse estar posicionado ortogradamente, a tensão era feita ao longo do osso, contrariamente ao já aqui proferido para dinossáurios, com a formação de um trocânter que focaliza a força sobre um ponto.

Assim, entende-se *Orthosuchus*, e por extensão os demais protossúquios, como um ortógrado com características mesógradas. Utilizando um raciocínio gradista, *Orthosuchus* é um animal especializando-se ao mesogradismo secundário que culmina nos atuais crocodílios.

CUPD: a autora assume a hipótese de homologia e migração muscular do PIFM lepidossauriano, mas o CUPD está conforme o MPHA.

Denominação original: "*M. pubo-ischio-femoralis internus, second part*".

Observações: (1) não há porque se pensar que o modelo de *Alligator* não se aplique no que se refere à origem (faces mediais do ílio, ísqiuo e costelas sacrais) e à inserção (fossa CUPD).

ILTR: a autora assume a hipótese de homologia e migração muscular do PIFM lepidossauriano, mas o ILTR está conforme o MPHA.

⁹⁸ Antitrocânter é a região da pelve que se articula com o trocânter coxal do fêmur e compõe a articulação da coxa (*Articulatio coxae*) (cf. Baumel, 1979b:156).

Denominação original: “*M. pubo-ischio-femoralis internus [first part]*”.

Observações: (1) a origem truncovertebral crocodiliana é compatível com o MPHA; (2) o modelo crocodiliano prevê uma inserção dupla; (3) a autora hipotetizou uma origem na face cranial da extremidade proximal do fêmur; (4) embora pouco acurada, esta inserção única concorda com o MPHA.

ILFM: seguindo o modelo de Romer (1923b), hipotetizou apenas um ILFM, contra o MPHA.

Denominação original: “*M. ilio-femoralis*”.

Observações: (1) a autora observou que a ala do ílio é mais extensa que em *Alligator* e que esta extensão refletira uma área de origem também mais ampla para o ILFM; (2) a área de origem indicada pela autora, com uma extensão cranial se estendendo até quase a incisura ILTR, poderia mostrar a duplicidade prevista pelo MPHA; (4) a inserção também indicada pela autora (embora pouco elucidativa em sua ilustração, figura 71g) é próxima ao bordo lateral do fêmur, estendendo-se distalmente; (5) esta inserção, no caso de um animal totalmente ortógrado, poderia não estar em concordância, mas poderia ser revista ao se assumir uma tendência mesógrada da linhagem.

ILFB: já que sua presença é constante em amniotas, sua hipotetização é óbvia.

Denominação original: “*M. ilio-fibularis*”.

Observações: (1) não há porque se pensar que o modelo crocodiliano não se aplicaria a este músculo, inclusive com uma origem ventral ao ILTB-cdl e CRFL-drs, ausência de alça defletora tensional, inserção fibular e relações adicionais com o músculo gastrocnêmio.

PIFM: a autora tratou este músculo conjuntamente ao AMBN.

Denominação original: “*M. ambiens*” (*partim*).

Observações: (1) não deu muita atenção, apenas observando que sua inserção seria sobre o FMTB-int, como em crocodílios e de acordo com o MPHA.

AMBN: a autora tratou este músculo conjuntamente ao PIFM.

Denominação original: “*M. ambiens*” (*partim*).

Observações: (1) observou que o bordo dorsal da extremidade adacetabular do púbis é marcada por uma depressão rasa; (2) também observou que a extremidade deste osso posiciona-se mais dorsalmente que em crocodílios; (3) contudo, citou que a inserção se daria sobre o ILTB (e não sobre o tendão patelar do FMTB); (4) mas ressaltou que o AMBN perfura o tendão patelar, se inserindo em músculos da panturrilha; (5) a inserção sobre o tendão patelar também é provável.

FMTB: a autora observou que é impossível determinar se o FMTB era um músculo duplo (inconspicuamente triplo em *Alligator*).

Denominação original: “*M. femoro-tibialis*”.

Observações: (1) a triplicidade é prevista pelo MPHA; (2) o suposto ortogradismo assumido para *Orthosuchus* induz a considerar um FMTB-ext mais desenvolvido que o FMTB-int; (3) a inserção hipotetizada sobre o tendão patelar na tíbia está de acordo com o MPHA.

ILTB: embora aplicando o modelo de Romer (1923b), a autora observou ser impossível de se determinar um arranjo similar com origem tripla ou não dividida.

Denominação original: “*M. ilio-tibialis*”.

Observações: (1) embora as evidências osteológicas citadas pela autora não fossem conclusivas, o MPHA pressupõe um ILTB trímero; (2) o desenvolvimento da espinha cranial⁹⁹ suporta um desenvolvimento também maior do ILTB-crn; (3) a inserção do ILTB-crn possivelmente não se faria sobre o FMTB-int, mas sim sobre o tendão patelar, como previsto pelo MPHA; (4) o fraco desenvolvimento da espinha cranial do ílio em crocodílios poderia estar correlacionado à dorsoposição, e não alinhamento, da origem do ILTB-crn em relação à origem do ILTB-itm (cf. figuras 17k e 71d-f).

PITB: devido a maior extensão da extremidade acetabular do ísquio, este músculo foi hipotetizado como sendo mais desenvolvido.

Denominação original: “*M. pubo-ischio-tibialis*”.

Inserção: (1) uma ortogradia plena precluiria um grande desenvolvimento deste músculo pelo estrangulamento que sofreria pelos FMAD's, a não ser que a inserção destes fosse mais espaçada no fêmur (contrariando o modelo crocodiliano).

TBFL: devido ao maior desenvolvimento da espinha caudal do ílio e da extremidade acetabular do ísquio, este músculo duplo teria também um maior desenvolvimento.

Denominação original: “*M. flexor tibialis internus*” (*partim*) (TBFL-drs e TBFL-vnt).

Observações: (1) não há porque se questionar a inserção comum do TBFL, conjuntamente com o PITB, na face medial da tibia.

PBTB: o autora argumenta sua ausência em crocodílios e aves e, coerentemente, hipotetiza este músculo como ausente.

Denominação original: “*M. pubo-tibialis*”.

FMAD: hipotetizado como músculo duplo, encontrando respaldo no MPHA.

Denominação original: “*M. adductor femoris*” (FMAD-lat e FMAD-med).

Observações: (1) a autora não se deteve muito neste músculo e passou despercebido o estrangulamento que ambos os FMAD's poderiam fazer no PITB e no OBTR-isc; (2) a extensão do ísquio suporta origens amplas, a despeito do suposto ortogradismo.

OBTR: a autora recorre a presença de um OBTR triplo, mas não fornece evidências para o reconhecimento do OBTR-mpb.

⁹⁹ Clark (1994:©84) e Brochu (1999:©34) utilizaram o desenvolvimento da espinha cranial do ílio em suas análises filogenéticas. A plesiomorfia de Clark (1994) descreve a espinha cranial como de comprimento semelhante ao da espinha caudal, e a apomorfia como o comprimento da espinha cranial sendo #25% do comprimento da segunda; a plesiomorfia de Brochu (1999) descreve a espinha cranial como “proeminente” e a apomorfia como virtualmente ausente. A apomorfia de Clark (1994) exclui os protossúquios além de outros táxons fósseis, e a de Brochu (1999) exclui *Gavialis* e também outras formas fósseis. Logo, *Gavialis* é derivado em Clark (1994), mas primitivo em Brochu (1999), mostrando que os critérios de discriminação foram distintos. É interessante investigar se o ILTB-crn de *Gavialis* insere-se sobre o FMTB-int ou sobre o tendão patelar.

Denominação original: “*M. pubo-ischio-femoralis externus*” (OBTR-lpb e OBTR-isc).

Observações: (1) as origens do OBTR-lpb e OBTR-isc e a inserção única no bordo caudolateral da extremidade proximal do fêmur estão de acordo com o MPHA; (2) entretanto, a origem do OBTR-isc é muito ampla para um animal supostamente ortógrado.

CRFL: sem problemas na transferência do modelo de Romer (1923b) de um músculo triplo, e o maior desenvolvimento da espinha caudal do ílio sugere um CRFL-lat mais desenvolvido.

Denominação original: “*Flexor tibialis externus*” (CRFL-lat), “*Flexor tibialis internus*” (*partim*) (CRFL-crm e CRFL-cdm).

Observações: (1) a origem do CRFL-cdm hipotetizada para o ligamento ilioisquiático é plausível pela plesiomorfia que representa a presença deste; (2) não há porque se pensar que a inserção conjunta medialmente na extremidade proximal da tíbia, com emissão de um tendão que possui relações com o músculo gastrocnêmio, hipotetizada pela autora, não seja plausível.

ISFM: hipotetizado como no modelo de Romer (1923b).

Denominação original: “*M. ischio-trochantericus*”.

Observações: (1) não há porque se pensar que seja muito diferente do descrito para *Alligator*.

CDFM: a autora comenta a origem dupla do CDFM-plv, afirmando que a fossa CDFM do ílio é mais robusta que em *Alligator*, e que possivelmente a origem ilíaca deste músculo era mais importante que a origem vertebral; por outro lado, comenta também que o relativo pouco desenvolvimento do trocânter CDFM estaria relacionado a um CDFM-cdl mais fraco.

Denominação original: “*M. coccygeo-femoralis longus*” (CDFM-cdl), “*M. coccygeo-femoralis brevis*” (CDFM-plv).

Observações: (1) as afirmações da autora são plausíveis e não entram em conflito com o MPHA; (2) entretanto, não comenta a existência do FMFB, previsto pelo MPHA.

4.5.3. Modelos parciais e evolução da musculatura em crocodilotársios

O reconhecimento do clado mais basal dentro dos crocodilotársios é matéria controvertida. Parrish (1993) hipotetizou os ornitossúquios, Juul (1994) posicionou os belodôncios e os aetossáurios em tricotomia com os dromeossúquios (clado que inclui os ornitossúquios) (figuras 7 e 16).

Belodôncios (figura 70a) eram formas cuja anatomia (*e.g.*, morfologia plana do puboísqüio, articulação crurotarsal relativamente restrita nos movimentos rotatoriais entre o astrágalo e calcâneo) sugere uma mesogradia bem próxima da planigradia. Eram longirrostrós e carnívoros, superficialmente assemelham-se aos atuais crocodílios no tamanho, proporções e, por inferência, hábitos (Chatterjee, 1978). Distribuam-se pela América do Sul (Kischlat, 1996, 2001b; Kischlat & Lucas, no prelo), América do Norte, Europa, África setentrional, China ocidental, Índia, Tailândia e, possivelmente, Madagascar; a partir do ?Eotriássico até o Neotriássico (Parrish, 1986a), eventualmente estendendo-se pelo Eojurássico (Morales & Ash, 1993). Entretanto, a grande maioria dos belodôncios distribuam-se pelo

Neotriássico.

Aetossáurios (figura 70b) foram formas encouraçadas e possuíam dieta herbívora (Walker, 1961; Galton, 1986), embora *Longosuchus* tenha sido considerado como um necrófago (Sawin, 1947). As expansões rostrais da maxila seriam adaptações à escavação e pastagem sobre vegetação macia, talvez em águas rasas (Walker, 1961). Basicamente pode-se diferenciar aetossáurios com corpos estreitos e alongados (*Aetosauroides*, *Stagonolepis* e *Desmatosuchus*) e os relativamente curtos e alargados, melhor expressados em *Typosuchus* e *Paratyposuchus*. As formas mais estreitas seriam mais terrestres e *Aetosauroides* é considerado uma forma de planícies (Bonaparte, 1971b). *Typosuchus* era presumivelmente muito aquático, devido à morfologia achatada e alargada do corpo, além da fauna acompanhante registrada ser composta por belodôncios e moluscos uniôncios (Murry & Long, 1989). Distribuíam-se pela Europa, América do Norte, América do Sul e ?China, a partir do Mesotriássico até o Neotriássico (Noriano) (Parrish, 1986a).

Ornitossúquios (figura 70c) já foram considerados como um clado basal dentro da linhagem avemetatarsaliana, principalmente pela assunção de que a morfologia de seu tarso fosse ancestral da encontrada em ornitodíros. Sereno & Arcucci (1990), posteriormente, defenderam afinidades crocodilotarsianas. Análises ulteriores (Sereno, 1991b; Parrish, 1993; Juul, 1994; *contra* Bennett, 1996) e suportam tal proposta. Sua posição filogenética em relação ao teratossáurios permanece ainda em estudos muito preliminares. O resultado de Juul (1994) não incluiu o universo destas formas, e o de Parrish (1993) omitiu diversos caracteres compartilhados e úteis. São conhecidos do Carniano ao Noriano (Neotriássico), na Escócia e Argentina (Sereno, 1991b); outro registro potencial é relatado para a América do Norte (Long & Murry, 1995).

Embora belodôncios, aetossáurios e ornitossúquios possuam apomorfias discriminatórias, um grupo comumente denominado como teratossáurios possuem filogenia confusa. Tal problema é advindo da natureza fragmentária do material à disposição e muitas vezes pelo mistura de táxons distintos sob um mesmo nome. Deve-se atentar que teratossáurios possui aqui, um sentido gradista. Parrish (1993) foi o primeiro a tratá-los em uma análise filogenética, embora muitos caracteres não tenham sido investigados.

Teratossáurios eram formas que alcançaram grande tamanho com distribuição virtualmente cosmopolita, do Meso- ao Neotriássico, com representantes na América do Sul (Brasil e Argentina) e África (Benton, 1986). Eram quadrúpedes, possivelmente bípedes ocasionais, e, sem dúvidas, os supercarnívoros, com dimensões bem mais avantajadas que os primeiros dinossáurios, que começavam a fazer-se presentes no período, mas provavelmente possuíam um papel ecológico secundário dentro da cadeia alimentar (Tucker & Benton, 1982; Benton, 1983, 1984b; Chatterjee & Majumdar, 1987).

Pode-se discernir cerca de três agrupamentos de teratossáurios: os “prestossúquios” (figura 70d), os “raussúquios” (figura 70e) e os “popossáurios”. Parece que “prestossúquios”, “raussúquios” e “popossáurios” compõe um seqüenciamento holofilético, em algum ponto posterior à divergência ornitossuquiana (figura 16), mas esta é uma hipótese que necessita ser melhor suportada.

“Prestossúquios” compreendem formas ortógradas plantígradas, robustas, de pescoço relativamente curto. Quando conhecido, o acetábulo é direcionado ventralmente, com a lâmina do ílio disposta quase horizontalmente (figura 72j), o que resulta numa relação graviportal da pelve com o fêmur

(Bonaparte, 1981, 1984; Benton, 1984b; Benton & Clark, 1988). Esta tendência também é encontrada em belodôncios (figura 72a,c-d) e aetossáurios (figura 72g-h) (Casamiquela, 1961; Bonaparte, 1984; Long & Murry, 1995). Este direcionamento do acetábulo chega a um desenvolvimento tal em *Prestosuchus* que a cabeça do fêmur não se dirige mais diagonalmente, mas craniocaudalmente (figura 73o-p). Neste, os movimentos rotatoriais estariam bastante dificultados e acredita-se que isto se refletiria na manobrabilidade do animal numa eventual corrida. Um ponto a se destacar é a planigradia dos membros escapulares de forma que o posicionamento destes no chão seria bem lateral, o que também confere restrições a manobrabilidade do animal. *Prestosuchus* teria, como estratégia cinética principal, a emboscada. Seria um animal com membros pélvicos possantes mas após a explosão de uma corrida, teria muito pouca manobrabilidade.

“Prestossúquios” compreendem não só formas brasileiras, como também argentinas (*Luperosuchus*, *Saurosuchus*; Formações Los Chañares [Anisiano, Mesotriássico] e Ischigualasto [Carniano, Neotriássico], respectivamente; Reig, 1958, 1961; Romer, 1971a; Sill, 1974; Bonaparte, 1997) e africanas (*Stagonosuchus*, Formação Manda, Anisiano, Mesotriássico, Tanzânia; Huene, 1938a; Charig, 1967; Romer, 1972d).

“Rauissúquios” podem ser inferidos como compreendendo formas mais gráceis com pescoços mais alongados e com uma curvatura sigmoidal mais pronunciada, possibilitando a elevação da cabeça; pelve mais delgada e acetábulo não tão dirigido ventralmente, mas principalmente lateral (Sill, 1974; Bonaparte, 1981; Sennikov, 1989a, 1989b, 1989c, 1989d). Possuíam crânios alongados e estreitos, em vista dorsal, virtualmente triangulares; a abertura externa da narina pode ser excepcionalmente alongada, com o premaxilar não se articulando com o nasal, e a órbita possuindo um processo na margem caudal, formado pelo postorbital; o focinho poderia possuir cristas ósseas que se estendem desde subrostralmente até caudalmente à órbita. Estes caracteres são encontrados em *Batrachotomus* (Ladiniano, Mesotriássico, Alemanha; Wild, 1980; Galton, 1985; Parrish, 1993; Gower, 1999; observação pessoal) e em *Rauisuchus*. *Postosuchus* (?Mesocarniano ao Eonoriano, Neotriássico, Estados Unidos; Chatterjee, 1985; Long & Murry, 1995) e *Teratosaurus* (Noriano, Neotriássico, Alemanha; Meyer, 1861; Galton, 1985; Benton, 1986) parecem ser mais plesiomórficos, com uma narina menos alongada; *Fasolasuchus* (Noriano, Argentina; Bonaparte, 1978, 1981) mostra a narina alongada e nos três a articulação premaxilonasal está presente. *Arizonasaurus* (Mesotriássico, Estados Unidos; Welles, 1947; Chatterjee, 1985) mostra o alongamento das narinas, já tendo sido interpretado como um eritrossúquio (Hunt, 1993). *Tikisuchus* (Carniano, Neotriássico, Índia; Chatterjee & Majumdar, 1987) mostra o processo intraorbital. *Ticinosuchus* (Anisiano, Mesotriássico, Suíça; Krebs, 1965; Chatterjee, 1985) e *Tikisuchus* foram examinados pelo Dr. R. Wild e Dr. D.J. Gower, que confirmaram a sua natureza “teratossauriana”; relatando ainda semelhanças muito grandes entre *Ticinosuchus* e *Batrachotomus*.

“Rauissúquios” foram carnívoros terrestres, provavelmente bípedes na perseguição a presas, que alcançavam grande porte. *Fasolasuchus* seria o representante mais avantajado, com o crânio atingindo cerca de 130cm de comprimento (Bonaparte, 1997:155).

“Popossáurios” seriam formas bem leves, de pescoço bastante alongado. Possuíam vértebras pressacrais alongadas e pelve bastante derivada, com púbis alongado, ísquio curto e acetábulo aberto internamente (*Bromsgroveia*, *Heptasuchus*, *Lythrosuchus*, *Chatterjeea*, *Sillosuchus*; Long & Murry, 1995;

Benton & Gower, 1997; Galton & Walker, 1996; Alcober & Parrish, 1997). Sua presença na Argentina é atestada por *Sillosuchus*. A hipótese de Sennikov (1989a, 1989b) de que “popossáurios” estariam intimamente relacionados aos “rauissúquios” é digna de menção. “Popossáurios” são conhecidos do Anisiano ao Carniano, da Argentina (Alcober & Parrish, 1997), e da Alemanha, Inglaterra, Estados Unidos, Canadá, Índia e África (Benton, 1986; Juul, 1994).

Sennikov (1989a, 1989b, 1995) cita ainda várias formas fragmentárias ou mal definidas, interpretando-as como teratossáurios russos (*Tsylmosuchus*, *Jaikosuchus*, *Vytshegdosuchus*, *Dongusuchus*, *Energosuchus*) e africanos (*Mandasuchus*), este último proveniente da Formação Manda (Anisiano, Tanzânia; Charig, 1967, 1972).

Um grupo mais apical, relativamente homogêneo, são os halópodes (figura 70f-g), e representam o grupo-irmão dos crocodiliformes. São também conhecidos por Sphenosuchia e Pedeticosauria. Eram provavelmente carnívoros, mas a heterodontia presente em *Phyllodontosuchus* supõe uma carnivoria menos estrita (Harris *et al.*, 2000). Possuíam capacidades locomotoras cursoriais com membros alongados e gráceis, postura ortógrada, mãos e pés digitígrados (Walker, 1970; Crush, 1984; Sereno & Wild, 1992). O reconhecimento da postura ortógrada em ancestrais terrestres, realça o reconhecimento desta como plesiomorfia na evolução dos crocodiliformes. São conhecidos do Neotriássico ao Mesojurássico, nos Estados Unidos, Argentina, África do Sul, Escócia e China (Parrish, 1991). O fêmur possui uma morfologia que mostra algumas características muito interessantes (figura 73s-w). Por outro lado, as informações sobre material pélvico estão restritas a *Terrestriisuchus* (figura 72o-p).

Ao se assumir *Orthosuchus* como um animal especializando-se ao mesogradismo secundário, típico dos atuais crocodílios, pode-se pensar que as apomorfias musculares exaptativas ao ambiente aquático iniciaram-se a em algum ponto da linhagem crocodilomorfa posterior ao aparecimento dos halópodes, que, por sua vez, são interpretados como formas conspicuamente terrestres.

Comparando-se as pelves exemplares de belodôncios, aetossáurios, ornitossúquios, “prestossúquios”, “rauissúquios”, “popossáurios” e halópodes, pode-se notar algumas morfologias compartilhadas: (1) basculamento lateral da ala do ílio, presente em belodôncios, aetossáurios e “prestossúquios”, potencialmente correlacionada, nos dois últimos, com a pilarização femoral; (2) presença de uma crista vertical dorsal ao acetábulo, muito desenvolvida em “rauissúquios” e “popossáurios” e, provavelmente, homóloga (mas não necessariamente homogenética) à crista supracetabular avemetatarsaliana.

Esta crista certamente está relacionada a algum músculo e os candidatos são o ILFM e o ILTB. O basculamento do ílio faz com que a origem muscular, antes lateral, torne-se ventralizada. Este basculamento também restringe os movimentos rotacionais do fêmur na medida em que o acetábulo tende a se articular com o fêmur envolvendo-o dorsalmente. Esta conformação é bem clara em aetossáurios e “prestossúquios” e a situação em belodôncios parece ser intermediária, embora nestes últimos também possa ser reconhecida tal crista. Por outro lado, “rauissúquios” e “popossáurios” não possuem um basculamento, mas o antitrocânter é bastante desenvolvido, assim como esta crista supracetabular.

Assumindo-se uma linhagem de clados seqüenciais composta por Belodontia/Aetosauria, Ornithosuchia/Teratosauria, Hallopoda e Crocodyliformes, pode-se fazer algumas relações. Existe um

início de basculamento em belodôncios (figura 72a,c-d) que culmina, presumivelmente paralelamente, em aetossáurios (figura 72e-i) e “prestossúquios” (figura 72j-k). Posteriormente em “rauissúquios”/“popossáurios”, este basculamento regride ao mesmo tempo em que a crista supracetabular e o antitrocânter se desenvolve muito (figura 72l-n). O próximo clado seqüencial, halópodes, não mostra nem basculamento nem presença de crista, e o antitrocânter não se encontra tão desenvolvido, embora apenas material bem preservado seja conhecido para *Terrestriisuchus* (figura 72o-p), forma bastante derivada mesmo dentro dos halópodes. O próximo clado seqüencial comporta os crocodiliformes protossuquianos que, como já visto, possui uma morfologia (e provavelmente miologia) bastante semelhante, embora com as diferenças já notadas.

Alguns músculos pélvicos podem ser reconhecidos sem muitos problemas. O CUPD teria origem nas faces mediais do ílio e do ísquio, além das costelas sacrais, e inserção na fossa CUPD, virtualmente presente em todos estes crocodilotársios basais. Galton (1969), em seu estudo sobre a miologia de *Hypsilophodon*, transferiu algumas de suas conclusões para *Ornithosuchus* (então considerado em avemetatarsálio) e *Plateosaurus*, hipotetizando uma origem extensamente vertebral (figura 71c). Tal origem não possui base anatômica comparativa.

O ILTR, por sua vez, teria origem nas vértebras troncals mais caudais e inserção no fêmur, com curso pela incisura ILTR do ílio. Crocodilotársios possuem uma tendência à diminuição da espinha cranial do ílio, e tal pode ser observado em ornitossúquios, teratossáurios e emidossáurios. Em crocodílios, o ILTR tem uma ação protratora e adutora femoral, mas também possui uma ação rotatora medial. O MPHA suporta uma inserção simples e, excetuando-se crocodílios, este parece ser sempre o caso. A inserção do ILTR chega a ser muito bem marcada em alguns fêmures (figura 73l), sendo, aparentemente única. Esta área singular de inserção foi reconhecida, por Hutchinson & Gatesy (2000), como tal em *Stagonolepis* (figura 73e-f). Assim, o cruzamento entre o ILTR e o ILMF é virtual. Como já comentado (e questionado), Walker (1977), por outro lado, relacionou à inserção do ILTR a área proximal ao trocânter ILMF em *Ornithosuchus*. A condição singular de inserção para o ILTR, juntamente com a condição já relatada para os avemetatarsálios basais já comentados, suporta a homoplasia entre as inserções duplas do ILTR em aves e crocodílios.

A morfologia basculada do ílio, conspícua em aetossáurios e “prestossúquios”, não possui paralelo atualmente, e as derivações musculares então passam a ter um componente bastante especulativo. Contudo, pode-se ter certeza que os músculos envolvidos são o ILMF (provavelmente duplo) e duas partes do ILTB (ILTB-crn e ILTB-itm).

Quando presente, o ILMF-crn possui uma ação iminentemente protratora e rotatora medial femoral nas aves e o ILMF-cdl uma ação abduutora e função postural. A origem do um ILMF sobre a crista supracetabular conferiria uma ação abduutora e função postural. O fêmur de “prestossúquios” mostram uma forte impressão lateral na extremidade proximal do fêmur (figura 73l), que se hipotetizada como o local de inserção do ILMF, forneceria um forte componente abduotor postural. A pilarização femoral, por sua vez, dificultaria a rotação medial. Mas na medida em que o MPHA suporta um ILMF duplo na origem, este poderia muito bem ser o caso nestes crocodilotársios, muito embora o ILMF-crn fosse menos conspícuo na área de origem e função. Entretanto, pode-se admitir uma outra interpretação. A origem do ILMF em crocodílios está numa posição bastante caudal, e boa parte dela posiciona-se caudalmente

ao acetábulo (cf. figura 17k). Isto confere um componente retrator na abdução, ou até mesmo certa rotação dorsal (no caso da não contração do ILTR). Por outro lado, o ílio de alguns crocodilotársios possui uma área relativamente livre de origens musculares se o ILM-cdl for hipotetizado como originado da crista supracetabular (concomitantemente o ILM-crn estaria restrito à pequena área cranial a esta crista).

Já foi comentada a restrição da rotação medial pela pilarização femoral e, caso a especialização abdução fosse concentrada no ILM-crn, ancorado na crista supracetabular, o ILM-cdl poderia se originar da área caudal a esta crista. Com o ILM-cdl assim hipotetizado, a ação abdução e função postural seria feita tanto pelo ILM-crn quanto pelo ILM-cdl, possuindo este último um componente retrator. Embora exista um certo componente especulativo, a derivação morfológica (e consequentemente miológica) suporta modificações no MPHA desde que baseadas na topografia óssea e nomenclologia. O ílio de alguns aetossáurios (figura 72i), “rauissúquios” (figura 72l) e “popossáurios” (figura 72m-n) possuem uma morfologia coerente com esta segunda interpretação.

Alguns aetossáurios (figura 72e), ornitossúquios (figura 71a) e halópodes (figura 72o) não possuem a crista supracetabular do ílio conspícua. Por outro lado, formas sem basculamento, como ornitossúquios (figura 73g,i-j), mostram a inserção do ILM no fêmur formando um verdadeiro trocânter. O exame do fêmur do halópode *Hesperosuchus* chega a mostrar uma pequena protuberância que pode ser hipotetizada como sendo o trocânter ILM (figura 73w). Pode-se, preliminarmente, até relacionar, em formas ortógradas (logo, excluído belodôncios) a ausência da crista supracetabular com a presença de trocânter ILM e vice-versa.

Hutchinson & Gatesy (2000) reconheceram, no aetossáurio *Stagonolepis*, de ílio basculado, a inserção do ILM de disposição um pouco distal, mas coerente com uma disposição virtualmente vertical do ILM. A única origem hipotetizada por eles também é coerente com uma inserção coalescente para ambos os ILM's, condição observada nos avemetatarsálios basais aqui já comentados.

Ao se pensar que o basculamento do ílio é plesiomórfico para “rauissúquios” e “popossáurios” (já que se encontra também em aetossáurios e alguns belodôncios), a regressão para uma posição mais vertical, e, eventualmente, juntamente com um bipedalismo em “popossáurios”, necessitaria ou de um rearranjo miológico ou o desenvolvimento de alguma estrutura que preservasse o padrão do ILM como um forte abdução. O hipertrofia da crista supracetabular em alguns “popossáurios” (aliada ao pouco desenvolvimento da espinha cranial do ílio) desenvolveu uma morfologia bastante conspícua. A condição vertical do ílio de halópodes+crocodiliformes (cujo clado nodal não possui nome proposto) seria acompanhada de um processo de rearranjo muscular próximo do padrão encontrado nos atuais crocodílios.

O ILFB é um músculo universal e sem grandes variações, o MPHA suporta relações com o músculo gastrocnêmio na inserção fibular. No “popossáurio” *Bromsgroveia* (figura 72n), sua área de origem está relativamente bem marcada. Por outro lado Paul (1987) (figura 71j) reconstruiu a musculatura de *Saurosuchus* com um ILFB um pouco anômalo. A origem deste músculo se encontra caudalmente à origem do ILTB-lat. Fora o fato de que o MPHA suporta um ILTB-cdl, o músculo com origem mais superficial é o CRFL-lat. Caso se interprete esta reconstituição muscular como sendo o ILTB-cdl, sua inserção passa a não ter suporte anatômico atual.

Não há porque se pensar em um PIFM lepidossauriano, como assumido por Walker (1977) e reconstruído por Paul (1987) (figura 71a-b,j), e a aparente presença de um processo lateral no púbis de belodôncios (figura 72a) poderia ser relacionada à origem do AMBN, já que se situa muito abacetabularmente para fornecer um anteparo deflexivo muscular como encontrado em lepidossáurios. Tal reconhecimento leva a reconsiderar a homologia proposta por Walker (1977) em termos topográficos, mas não em termos funcionais. Esta relação do processo lateral do púbis com o AMBN será investigada mais a fundo adiante (página 246), contudo a condição encontrada em belodôncios é digna de nota, e nunca se analisou esta morfologia em um contexto mais amplo incluindo arcossauromorfos basais, onde esta morfologia é relativamente comum. Entretanto, a postura mesógrada/planígrada dos belodôncios poderia propiciar algum tipo de reversão. Por outro lado, o “rauissúquio” *Postosuchus* (figura 72l) mostra duas tuberosidades adacetabulares no púbis. A tuberosidade mais adacetabular poderia representar a origem do PIFM (entretanto uma impressão adacetabular dorsal põe em cheque tal hipótese). O holofiletismo tanto de belodôncios, quanto de “rauissúquios”, permitem derivações internas que podem ser apenas especuladas.

A origem do AMBN geralmente está bem marcada, mas contrariamente aos crocodílios, é encontrado no púbis, às vezes numa posição mais abacetabular (figuras 71a,d,f e 72f,l). Isto implicaria que, se o OBTR-mpb existisse, teria uma origem também bastante abacetabular, já que seu curso é ventral ao AMBN. Esta é mais uma evidência que suporta a homoplasia entre o OBTR-mpb crocodiliano e aviário. A inserção do AMBN no tendão patelar, assim como perfurando-o para se inserir nos músculos da panturrilha, é plesiomórfica e totalmente viável.

O ortogradismo dos crocodilotársios não-belodôncios permite supor um FMTB-ext mais desenvolvido que o FMTB-int e, como previsto pelo MPHA, um FMTB triplo. O aetossáurio *Typtothorax* mostra linhas intermusculares (figura 73c) que fornecem suporte para tal interpretação, mas no caso dos belodôncios, pode-se especular certo grau de indiferenciação, assim como um FMTB-int mais desenvolvido que o FMTB-ext.

O MPHA prevê um ILTB triplo, com o ILTB-crn e o ILTB-itm provavelmente interagindo de alguma forma com a crista supracetabular, assim como com o variável desenvolvimento da espinha cranial do ílio. A pelve de “rauissúquios” (figura 72l) e “popossáurios” (figura 72m-n) mostram impressões musculares notáveis, mas o fraco desenvolvimento desta espinha em outros teratossáurios (figura 72j), e mesmo em belodôncios (figura 72a), mostraria um desenvolvimento relativamente fraco do ILTB-crn, onde a ação de protração femoral ficaria prejudicada. Este fraco desenvolvimento é encontrado em crocodílios (cf. figura 17f,k).

A presença do PITB é provável. O padrão de inserção dos FMAD's no fêmur de crocodilotársios é sensivelmente diferente do encontrado em crocodílios e aves. O FMAD-lat tende a se inserir lateralmente no fêmur, quase alcançando o côndilo lateral (como em crocodílios e diferente das aves), mas o FMAD-med não se insere adjacientemente (como em crocodílios), mas sim medialmente, quase alcançando o côndilo medial. Esta morfologia pode ser encontrada em aetossáurios (figura 73d), ornitossúquios (figura 73j), “prestossúquios” (figura 73m,r) e halópodes (figura 73u). Assim, o PITB possuiria um bom espaço entre ambos os FMAD's para o seu curso de inserção conjunta com os TBFL's, que, pelo modelo crocodiliano, é feita sobre ligamentos e articulações relativamente frouxas

A origem do TBFL-drs, assim como a do CRFL-lat, previstas na porção mais caudal da espinha caudal do ílio, pode apenas ser hipotetizada, pois impressões são difíceis de serem evidenciadas, muito menos nas ilustrações aqui utilizadas, onde os diversos autores não tinham como objetivo a sua investigação e discriminação. Por outro lado, o grande desenvolvimento que a espinha caudal mostra em teratossáurios induz a pensar que tanto o TBFL-drs, quanto o CRFL-lat, eram bastante desenvolvidos, e que a ação de adução do TBFL-drs era importante. Da mesma forma, o TBFL-vnt, que o modelo crocodiliano hipotetiza na face medial do escapo do ísquio abacetabularmente, não pode ser observado sem uma intenção explícita na ilustração, e a morfologia estiliforme que o ísquio possui em teratossáurios certamente interfere neste modelo.

O PBTB estaria, muito provavelmente ausente, a não ser que se pense em alguma reversão. A postura mesógrada/planígrada de belodôncios poderia permitir eventuais reversões desta natureza.

Cerca de dois FMAD's são previstos e as origens isquiáticas hipotetizadas podem ser encontradas no processo obturatório do ísquio, uma é relativamente curta e adacetabular (FMAD-med) e a outra seria ao longo do escapo do ísquio (FMAD-lat), com a origem do OBTR-isc disposta adacetabularmente entre ambas.

O OBTR previsto pelo MPHA possui duas porções (OBTR-lpb e OBTR-isc) com inserção única e ação de rotação lateral. Todas as formas citadas mostram uma forte impressão proximal no bordo lateral e face caudal do fêmur (como em crocodílios) que pode ser relacionada a esta inserção única. Quanto às origens, o OBTR-isc pode ser facilmente hipotetizado na fossa encontrada entre o processo obturatório e o escapo, na extremidade adacetabular do ísquio. Nas formas ortógradas, poderia estar numa posição mais adacetabular, em semelhança com o relatado para dinossáurios, evitando um estrangulamento pelos FMAD's. Por outro lado, o escapo do púbis mostra uma impressão ao longo de seu comprimento que pode ser relacionado ao OBTR-lpb (figura 72l). O OBTR-mpb não é suportado pelo MPHA e pelas considerações já proferidas, mas foi reconstruído por Paul (1987) (figura 71j). Mesmo assim, a verticalização do púbis em algumas formas (figura 72j), conjugada ao ortogradismo, paralelizaria os cursos do OBTR-mpb e do OBTR-lpb, proporcionando alguma coalescência.

Pouco se pode evidenciar sobre a origem do CRFL-lat, mas o desenvolvimento da espinha caudal do ílio mostraria seu desenvolvimento como um extensor femoral e flexor crural (já que a ação é biaxial). A origem do CRFL-crm deve ser encontrada na área caudal ao acetábulo e a do CRFL-cdm pode ser hipotetizada para o ligamento ílioisquiático. Não há porque se pensar que a inserção do CRFL fosse diferente da encontrada em crocodílios, inclusive com relações com o músculo gastrocnêmio.

Por outro lado, a origem do ISFM na face medial da face do ísquio quase sempre é conspícua, se apresentando como um alongado sulco. A inserção prevista é craniodistalmente à inserção do OBTR. Entretanto, devido ao forte desenvolvimento da inserção do ILFM e do OBTR, a inserção do ISFM estava, provavelmente, espremida entre ambas.

A origem do CDFM-plv se fazia em parte no ílio, através da fossa CDFM-plv, bem documentada, e, provavelmente, das vértebras caudais mais basais. O CDFM-cdl também é hipotetizado como originado das vértebras caudais com ampla extensão. A inserção do CDFM-cdl faz-se-ia no trocânter CDFM, enquanto que a do CDFM-plv faz-se-ia proximalmente ao trocânter CDFM (figuras 73m e 88e). Tal disposição implica em assumir que o padrão crocodiliano de inserção do CDFM-plv, lateral ao

trocâter CDFM, representa uma condição derivada. Muito provavelmente o FMFB estava presente sob a forma de um tendão.

4.6. Modelos arcossauromorfianos basais

Pouco foi escrito sobre o modelo miológico de arcossauromorfos basais (*i.e.*, não-arcossaurianos). Primeiramente porque esta denominação cladística (refletindo uma história filogenética) é relativamente recente, e secundariamente porque a morfologia de crocodílios e/ou de lepidossáurios têm sido utilizada amplamente para as formas aqui tratadas. O modelo lepidossauriano já foi aqui refutado e sua utilidade se restringe na inferência de um modelo plesiomórfico entre este e o arcossauriano, representado pelo “Modelo Plesiomórfico Hipotético Sauriano” (MPHS). As diferenças entre o MPHS e o MPHA (aqui utilizado com a notação MPHS! MPHA) refletirão as mudanças ocorridas na linhagem de descendência até Archosauria.

Estas diferenças compreendem: (1) complexificação do ZNFM em CUPD, ILTR e ILFM; (2) clivagem do ILFM em ILFM-crm e ILFM-cdl; (3) atrofia do PIFM, partindo-se de um PIFM duplo, onde a presença do processo lateral do púbis representa um marco derivativo; (4) inserção adicional do AMBN sobre músculos da paturilha; (5) diferenciação do FMTB em três partes (FMTB-lat, FMTB-itm e FMTB-med), embora o padrão reptiliano basal mostre alguma diferenciação interna; (6) diferenciação do ILTB-lat em duas porções (ILTB-itm e ILTB-cdl); (7) supressão do PBTB; (8) duplicação do FMAD em duas partes (FMAD-lat e FMAD-med); (9) padronização arcossauriana dupla do OBTR (embora o OBTR reptiliano basal seja duplo, a homologia entre as partes necessitam ser investigadas); e (10) duplicação do CRFL-med em duas partes (CRFL-crm e CRFL-cdm). Como já explicitado anteriormente, a triplicidade tanto do PIFM, quanto do PITB, assim como as simplificações no TBFL, são derivações lepidossaurianas que apareceram em algum ponto da linhagem lepidossauromorfiana, e sua investigação fora do presente objetivo.

Os arcossauromorfos basais são compostos pelos clados Choristodera, Rhynchosauria (figura 74a), Trilophosauria (figura 74b), Protorosauria (figura 74c), Proterosuchia (figura 74d), Erythrosuchia (figura 74f), Euparkerimorpha (figura 74g) e Proterochampsia (figura 74h). Pterosauria (figura 74e) pode ainda ser incluído. As relações filogenéticas ainda são bastante instáveis, e ainda não foram objeto de um estudo numérico aprofundado. Estes clados nunca foram tratados na totalidade em uma análise numérica (Gower & Sennikov, 1996, 1997, trataram apenas algumas formas), e quando são utilizados, são apenas parcialmente referidos como membros apicais em análises cujo objetivo são as relações saurianas ou de clados mais inclusivos (Benton, 1984a, 1985; Evans, 1988; Gauthier *et al.*, 1988b; Laurin, 1991; Rieppel, 1994), ou como membros basais quando o objetivo são as relações arcossaurianas internas (Gauthier, 1986; Sereno & Arcucci, 1990; Sereno, 1991b; Parrish, 1993; Jull, 1994; Benton, 1990, 1999; Bennet 1996).

Procurou-se certo consenso, a fim de se seguir uma linha de raciocínio expositivo segundo a hipótese ilustrada nas figuras 7 e 80a. Assumindo a presente hipótese, pode-se comentar que houve uma mudança postural na linhagem seqüencial entre eritrossúquios, euparquerimorfos e proterocâmpsios. Proterossúquios, e formas mais basais, são planígrados. Euparquerimorfos e proterocâmpsios (e,

provavelmente eritrossúquios) são formas mesógradas. Desta maneira, espera-se, nesta transição, algumas das diferenças enumeradas entre o MPHS e MPHA.

Apenas dois autores se debruçaram sobre a miologia de arcossauromorfos não-arcossáurios. Primeiro Romer (1923c) publicou desenhos sobre as origens musculares em *Euparkeria* e *Erythrosuchus*, depois Benton (1983) fez algumas considerações sobre a miologia pélvica do rincossáurio *Hyperodapedon*. Colbert (1964) reproduziu o modelo de Romer (1923c) para *Erythrosuchus* e Paul (1987) o aplicou numa reconstrução muscular de *Euparkeria*.

Euparkeria foi por muito tempo reconhecido como uma forma chave para o entendimento da evolução de arcossáurios, tendo sido inclusive tratado como um membro da linhagem avemetatarsaliana (Gauthier & Padian, 1985; Gauthier, 1986), entretanto, recentes análises o posicionam como um não-arcossáurio. *Erythrosuchus*, por outro lado, possuem uma posição filogenética mais consensual, embora se necessite de estudos mais aprofundados na osteologia deste como na de formas relacionadas. O trabalho de Parrish (1992) mostra várias inconsistências (*vide* Gower & Sennikov, 1996) e pode ser considerado de pouca utilidade.

Rincossáurios eram formas herbívoras, com crânios bastante especializados e, juntamente com trilofossáurios, representam uma das linhagens mais basais de arcossauromorfos.

4.6.1. O modelo de A.S. Romer para *Euparkeria* e *Erythrosuchus*

Romer (1923c) publicou duas ilustrações (figura 75a-b) onde delinea as origens musculares pélvicas em *Euparkeria* e *Erythrosuchus*, utilizando as conclusões obtidas na descrição miológica de *Alligator* (Romer, 1923b), mas observa (p.608) que sua proposta é apenas teórica, não tendo conseguido localizar os exatos locais de origens e não tenha tratado das inserções femorais. Embora com estas restrições, este modelo já foi usado posteriormente por outros autores (*e.g.*, Colbert, 1964; Paul, 1987), e na ausência de qualquer discussão posterior, achou-se importante uma comparação com o modelo aqui desenvolvido. Pode-se perceber que as idéias de Romer (1923c) encontram algum eco no MPHS, embora seja uma aplicação quase que direta do modelo crocodiliano e assumindo-se um PIFM lepidossauriano triplo, onde o CUPD e o ILTR seriam homólogos ao PIFM-itm e PIFM-drs, respectivamente, além da presença de um PIFM-vnt (que pode ser considerado, operacionalmente, o homólogo do PIFM arcossauriano). Tal assunção acarreta que os vetores tensionais indicados para o CUPD, ILTR e PIFM convergem para um mesmo ponto de inserção, o que provavelmente não era o caso.

O autor comenta que a modificação da musculatura em direção aos arcossáurios iniciou-se com o abaulamento craniocaudal do puboísquio, fornecendo, à pelve, uma característica trirradiada, melhor visível em *Erythrosuchus*. Este abaulamento, juntamente com a verticalização do fêmur faria com que o OBTR, antes contínuo, se clivasse, e músculos, antes inseridos ao longo do puboísquio, migrassem. Esta hipótese, formulada sob um conceito gradista, merece ser revista dentro do cladismo.

Ewer (1965) faz comentários sobre eventuais diferenciações miológicas na pelve de *Euparkeria*, contudo o uso do modelo escamadiano preclui conclusões bem embasadas.

Não se possui conhecimento de ilustrações do fêmur de *Euparkeria*. Ewer (1965) fornece apenas

um estereopar com pouca resolução (figura 78i), e Paul (1988) (figura 75d) o ilustra articulado à pelve em norma cranial. Da mesma forma, o fêmur de *Erythrosuchus* também é escasso em ilustrações. As figuras de Huene (1911) (figura 78j-l) e Parrish (1992) mostram variações no que se refere ao “trocânter interno” que serão comentadas adiante, mesmo assim são de pouca utilidade no reconhecimento de áreas que possam ser hipotetizadas como inserções musculares.

CUPD: presente, contrariando o MPHS, mas suportado pelo MPHS! MPHA.

Denominação original: “*Pubo-ischio-femoralis internus*” (*partim*).

Origem: aparentemente, como em crocodílios.

Observações: (1) a presença do CUPD mostra um ZNFM clivado (triplo) e representa uma derivação do MPHS; (2) Paul (1988) ilustra a fossa CUPD (figura 75d) para *Euparkeria*; (3) o reconhecimento desta fossa para *Erythrosuchus* permanece em aberto.

ILTR: presente, contrariando o MPHS, mas suportado pelo MPHS! MPHA.

Denominação original: “*Pubo-ischio-femoralis internus*” (*partim*).

Origem: aparentemente, como em crocodílios.

Observações: (1) a presença do ILTR mostra um ZNFM clivado (triplo) e representa uma derivação do MPHS; (2) através das ilustrações dos fêmures de *Euparkeria* e *Erythrosuchus*, não se pode hipotetizar qualquer área específica para a inserção.

ILFM: presente, contrariando o MPHS, mas suportado pelo MPHS! MPHA.

Denominação original: “*Ilio-femoralis*”.

Origem: da ala do ílio, mas se estendendo bastante cranialmente, diferentemente de crocodílios.

Observações: (1) a presença do ILFM mostra um ZNFM clivado (triplo) e representa uma derivação do MPHS; (2) através das ilustrações dos fêmures de *Euparkeria* e *Erythrosuchus*, a área referida por Parrish (1992) como sendo o trocânter CDFM pode ser referida à inserção do ILFM (veja adiante, página 250).

ILFB: presente, o ILFB é universal para amniotas.

Denominação original: “*Ilio-fibularis*”.

Origem: ala do ílio, ventrocaudalmente, ventral à origem do ILFM e ILTB.

Observações: (1) a fíbula de *Euparkeria* ilustrada por Ewer (1965:fig.32) possui a extremidade proximal não preservada; (2) Huene (1908:19) comenta a presença do trocânter ILFB em *Erythrosuchus*.

PIFM: presente, o MPHS suporta um PIFM duplo, o MPHS! MPHA suporta um PIFM em vias de atrofia.

Denominação original: “*Pubo-ischio-femoralis internus*” (*partim*).

Origem: da face craniomedial do púbis, com curso dorsal ao AMBN.

Observações: (1) o processo lateral do púbis pode ser reconhecido em *Erythrosuchus*, mas numa posição extremamente abacetabular.

AMBN: presente, o MPHS suporta um músculo simples com origem através de duas áreas distintas.

Denominação original: “*Ambiens*”.

Origem: de uma pequena área topograficamente relacionável ao tubérculo preacetabular do púbis.

Observações: (1) o AMBN, em réptilios coronais basais, se origina tanto de uma área pre- e adacetabular, como também do processo lateral do púbis; (2) como já citado, este processo pode ser reconhecido em *Erythrosuchus*.

FMTB: não tratado, o MPHS! MPHA suporta um músculo em vias de clivagem dentro do padrão arcossauriano.

ILTB: presente, tratado como um músculo de origem única, mas mesmo o MPHS suporta uma origem dupla, e o MPHS! MPHA uma origem tripla.

Denominação original: “*Ilio-tibialis*”.

Origem: ao longo do bordo dorsal da ala do ílio.

Observações: (1) o MPHS suporta um músculo de origem dupla (ILTB-crn e ILTB-lat) em vias de clivagem para o ILTB-lat.

PITB: presente, provavelmente único, em concordância com o MPHS.

Denominação original: “*Pubo-ischio-tibialis*”.

Origem: adjacente ao bordo ventromedial do ísquio, e, relativamente, abacetabular ao OBTR.

Observações: (1) o autor ilustra o PITB numa posição bem mais superficial que em *Alligator*, provavelmente seguindo um modelo lepidossauriano, mas que encontra suporte no modelo queloniano.

TBFL: utilizando o modelo lepidossauriano, o autor hipotetizou apenas um TBFL, mas o MPHS suporta um músculo de origem dupla.

Denominação original: “*Flexor tibialis internus*” (*partim*).

Origem: da porção mais abacetabular do escapo do ísquio, na face ventrolateral.

Observações: (1) o TBFL simples já foi aqui interpretado como apomórfico para lepidossáurios; (2) o MPHS suporta um TBFL duplo, através da condição queloniana e crocodiliana de duas origens distintas, uma vertebral e/ou ilíaca (TBFL-drs) e outra do ligamento puboisquiático e/ou ísquio (TBL-vnt).

PBTB: ausente, embora o MPHS suporte sua presença como plesiomorfia.

Observações: (1) o desaparecimento do PBTB se faz no MPHS! MPHA, e a presença de um processo lateral do púbis poderia indicar sua presença, assim como a do PIFM funcional; (2) este processo está aparentemente presente em *Erythrosuchus* (veja adiante, página 246), mas de maneira bastante rudimentar.

FMAD: presente e hipotetizado como músculo duplo, contrariando o MPHS, mas suportado pelo MPHS! MPHA.

Denominação original: “*Adductor 1*” (FMAD-med), “*Adductor 2*” (FMAD-lat).

Origem: adjacente ao bordo ventromedial do ísquio, adacetabularmente (FMAD-med); abacetabularmente no escapo do ísquio (FMAD-lat).

Observações: (1) a duplicação do FMAD faz parte do MPHS! MPHA; (2) Romer (1923a) explica a duplicação da origem do FMAD como consequência da migração das origens do PITB e OBTR.

OBTR: o autor hipotetiza uma origem contínua para o OBTR de *Euparkeria* e duas origens para o OBTR de *Erythrosuchus*; o MPHS suporta uma origem dupla, contudo o padrão duplo reptiliano basal necessita de estudos comparativos com o padrão arcossauriano.

Denominação original: “*Pubo-ischio-femoralis externus 2*” (OBTR-lpb), “*Pubo-ischio-femoralis externus 3*” (OBTR-isc).

Origem: por toda a face ventrocaudal do púbis e ventrolateral do ísquio, continuamente (*Euparkeria*); e dividido em duas origens na face ventrocaudal do púbis e ventrolateral do ísquio (*Erythrosuchus*).

Observações: (1) a ausência de hipótese para o OBTR-mpb é notável; (2) o autor observa que a clivagem do OBTR estaria relacionada ao abaulamento do puboísquio e verticalização do fêmur; (3) este abaulamento é mais aparente em *Erythrosuchus* do que em *Euparkeria*.

CRFL: utilizando o modelo lepidossauriano, o autor hipotetizou um CRFL duplo, mas CRFL triplo é suportado pelo MPHS! MPHA.

Denominação original: “*Flexor tibialis externus*” (CRFL-lat), “*Flexor tibialis internus*” (*partim*) (CRFL-med).

Origem: caudalmente na face lateral da ala do ílio e ligamento ilioisquiático (CRFL-lat); somente do ligamento ilioisquiático (CRFL-med).

Observações: (1) a duplicação do CRFL-med em duas partes (CRFL-crm e CRFL-cdm) se faz no MPHS! MPHA; (2) a condição de *Sphenodon* e o padrão queloniano possibilitam um CRFL-lat de origem vertebral e/ou ilíaca e do ligamento ilioisquiático, e um CRFL-med de origem isquiática.

ISFM: presente.

Denominação original: “*Ischio-trochantericus*”.

Origem: face medial do escapo do ísquio.

CDFM: não tratado, mas o MPHS suporta um CDFM duplo e presença do tendão FMFB.

4.6.2. O modelo de M.J. Benton para *Hyperodapedon*

Rincossáurios são um dos membros mais basais conhecidos da linhagem arcossauromorfiana (figuras 7 e 80a). Benton (1983) utilizou explicitamente a musculatura de escamados e *Sphenodon* para esta proposta, justamente o contrário do que aqui tem se argumentado. No entanto, *Hyperodapedon* fornece alguns dados importantes na aplicação do MPHS (figura 76).

Hyperodapedon possui um processo lateral do púbis relativamente bem desenvolvido (figura 77k-m), com apreciável extensão lateral. Alguns músculos já foram, de uma forma ou de outra, relacionados a este processo: (1) um PIFM funcional; (2) local de origem do PBTB; e (3) local acessório

de origem do AMBN.

CUPD: presente, contrariando o MPHS, mas suportado pelo MPHS! MPHA.

Denominação original: "*M. pubo-ischio-femoralis internus medialis*".

Origem: presumivelmente sobre vértebras truncais intermediárias.

Inserção: cranialmente na face ventral da extremidade proximal do fêmur.

Observações: (1) a presença do CUPD mostra um ZNFM clivado (triplo) e representa uma derivação do MPHS; (2) em crocodílios o CUPD se origina das faces mediais do ílio e ísquio, além das costelas sacrais, e esta poderia ser realmente a área de origem, contrariando o hipotetizado pelo autor; (3) a área ilustrada para a inserção é compatível com uma ação rotatora lateral do fêmur, e caso a origem fosse transferida como supracitado, esta ação seria ampliada, assim como a ação adução e protração.

ILTR: presente, contrariando o MPHS, mas suportado pelo MPHS! MPHA.

Denominação original: "*M. pubo-ischio-femoralis internus dorsalis*".

Origem: presumivelmente de vértebras truncais caudais, caudalmente à origem do CUPD.

Inserção: dorsalmente na extremidade proximal do fêmur.

Observações: (1) a presença do ILTR mostra um ZNFM clivado (triplo) e representa uma derivação do MPHS; (2) em crocodílios o ILTR possui uma origem cranial, e bem mais extensa, à do CUPD, e assim seria o mais provável, contrariando o hipotetizado pelo autor; (3) a área ilustrada para a inserção é compatível com uma ação rotatora medial do fêmur, e caso a origem fosse transferida como supracitado, esta ação seria ampliada, assim como a ação de protração.

ILFM: presente, contrariando o MPHS, mas suportado pelo MPHS! MPHA.

Denominação original: "*M. iliofemoralis*".

Origem: em uma ampla depressão na ala do ílio.

Inserção: cranial ao "trocânter interno" ("*internal trochanter*"), possivelmente caudal a leve crista visível em vista caudolateral.

Observações: (1) a presença do ILFM mostra um ZNFM clivado (triplo) e representa uma derivação do MPHS; (2) a descrição da área de inserção não concorda com a área ilustrada; (3) a área ilustrada pode ser descrita como craniodistalmente ao trocânter coxal; (4) o exame sobre espécimens (e.g., UFRGS 0096, 0446) mostra uma ampla área de inserção no bordo lateral, que se estende cranialmente pelo osso; (5) esta área fornece uma ação de abdução femoral.

ILFB: presente, suportado pelo MPHS.

Denominação original: "*M. ilio-fibularis*".

Origem: da área caudal da ala do ílio.

Inserção: trocânter ILFB da fíbula.

PIFM: presente, o MPHS suporta um PIFM duplo, o MPHS! MPHA suporta um PIFM em vias de atrofia.

Denominação original: "*M. pubo-ischio-femoralis internus ventralis*".

Origem: processo lateral do púbis.

Inserção: ventralmente na extremidade proximal do fêmur.

Observações: (1) o autor ilustrou um curso ventral ao AMBN, apomorfia de escamados; (2) esta hipótese foi provavelmente proposta por causa da suposta origem do PIFM ser muito mais baixa que a suposta origem do AMBN; (3) o curso do PIFM deve ser reconhecido como dorsal ao AMBN; (4) este reconhecimento implica na reavaliação da origem do AMBN, que deveria ser como em répteis coronais basais.

AMBN: presente, suportado pelo MPHS, com duas origens distintas.

Denominação original: "*M. ambiens*".

Origem: porção dorsolateral do púbis.

Inserção: no ligamento patelar.

Observações: (1) répteis coronais basais possuem o AMBN originado da área pre- e acetabular e também do processo lateral do púbis; (2) a necessidade de curso dorsal do PIFM sobre o AMBN, forçaria uma origem mais baixa para este; (3) assim originado, o AMBN torna-se mais ventral e o cruzamento dorsal do PIFM passa a ser viável.

FMTB: presente, suportado pelo MPHS, mas MPHS! MPHA suporta um início de clivagem no modelo arcossauriano.

Denominação original: "*M. femorotibialis*".

Origem: corpo do fêmur.

Inserção: na crista cnemial.

ILTB: presente, com origem única, mas mesmo o MPHS suporta uma origem dupla, e o MPHS! MPHA uma origem tripla.

Denominação original: "*M. iliotibialis*".

Origem: bordo dorsal da ala do ílio.

Inserção: no ligamento patelar.

Observações: (1) o MPHS sustenta uma origem dupla, com o ILTB-crn originando-se da espinha cranial do ílio e o ILTB-lat do restante da área indicada.

PITB: presente, provavelmente único, em concordância com o MPHS.

Denominação original: "*M. puboischiotibialis*".

Origem: do ligamento puboisquiático.

Inserção: presumivelmente na tíbia.

Observações: (1) embora o autor tenha omitido seu desenvolvimento, o PITB não seria um músculo forte e bem desenvolvido (apomorfia de lepidossáurios), mas único e fraco (como quelônios e crocodílios).

TBFL: implicitamente presente, o MPHS suporta um músculo de origem dupla.

Denominação original: "*Flexor tibialis internus*" (*partim*).

Origem: omitida.

Inserção: na tíbia.

Observações: (1) o MPHS suporta um TBFL duplo, através da condição queloniana e crocodiliana de duas origens distintas, uma vertebral e/ou ilíaca (TBFL-drs) e outra do ligamento puboisquiático e/ou ísquio (TBL-vnt).

PBTB: presente, o MPHS suporta sua presença como plesiomorfia.

Denominação original: “*Pubo-tibialis*”.

Origem: presumivelmente do ligamento puboisquiático.

Inserção: na tíbia.

Observações: (1) a presença do processo lateral do púbis relativamente bem desenvolvido e a planigradia possibilitam a presença do PBTB originado do ligamento puboisquiático.

FMAD: aparentemente, hipotetizado como músculo único, suportado pelo MPHS, mas o MPHS! MPHA suporta uma origem dupla.

Denominação original: “*M. adductor femoris*”.

Origem: presumivelmente do ligamento puboisquiático.

Inserção: presumivelmente no fêmur.

Observações: (1) a condição de um FMAD único encontra suporte no MPHS e até que se encontre evidências do contrário (e.g., inserção dupla no fêmur) esta poderia ter sido a real condição.

OBTR: aparentemente único, o MPHS é ambíguo quanto a homologia entre os dois OBTR's reptilianos coronais basais e os dois OBTR's arcossaurianos.

Denominação original: “*M. puboischiofemoralis externus*”.

Origem: contínua, da face lateral do escapo do púbis à face lateral do escapo do ísquio.

Inserção: “trocânter interno” (“*internal trochanter*”), fossa intertrocantérica e áreas rugosas do fêmur.

Observações: (1) a inserção múltipla do OBTR é apomorfia de escamados e, seguindo o modelo queloniano e arcossauriano, a inserção seria única no “trocânter interno”; (2) o reconhecimento de apenas um OBTR deve ser investigado, sua conclusão depende de estudos sobre a homologia dos OBTR's reptilianos coronais basais e arcossaurianos; (3) a ilustração do autor fornece uma inserção na face lateral do osso, craniodistalmente no trocânter coxal; (4) esta área foi aqui indicada como a inserção do ILMF; (5) o OBTR provavelmente se inseriria na área descrita pelo autor.

CRFL: aparentemente duplo (CRFL-lat e CRFL-crm), suportado pelo MPHS; a origem tripla é suportada pelo MPHS! MPHA.

Denominação original: “*Flexor tibialis externus*” (CRFL-lat), “*Flexor tibialis internus*” (*partim*) (CRFL-med).

Origem: aparentemente no ligamento ilioisquiático.

Inserção: na tíbia.

Observações: (1) a condição de *Sphenodon* e o padrão queloniano possibilitam um CRFL-lat de origem vertebral e/ou ilíaca e do ligamento ilioisquiático, e um CRFL-med de origem isquiática.

ISFM: presente, suportado pelo MPHS.

Denominação original: “*M. ischio-trochantericus*”.

Origem: face medial do escapo do ísquio.

Inserção: extremidade proximal do fêmur, proximalmente ao OBTR, no colo.

Observações: (1) o ISFM possuindo a inserção mais proximal no fêmur é apomorfia de lepidossáurios; (2) em arcossáurios o músculo que se insere mais proximalmente é o OBTR; (3) em quelônios o ISFM se insere adjacientemente ao CDFM, e opostamente ao OBTR, na face caudal do “trocâter coxal”, com disposição proximal semelhante ao OBTR; (4) a área ilustrada pelo autor parece indicar o trocâter coxal; (5) a provável área de inserção seria na face caudal, na fossa intertrocantérica, lateralmente.

CDFM: presente, como músculo duplo, suportado pelo MPHS; a origem tripla é suportada pelo MPHS! MPHA.

Denominação original: “*M. caudifemoralis brevis*” (CDFM-plv), “*M. caudofemoralis longus*” (CDFM-cdl).

Origem: da ponta da espinha caudal do ílio e hemapófises das vértebras caudais basais, embora tenha figurado a origem na fossa CDFM-plv do ílio (CDFM-plv); omitido, presumivelmente das vértebras caudais (CDFM-cdl).

Inserção: no “trocâter interno” (“*internal trochanter*”).

Observações: (1) o autor observa (p.682) que o “trocâter interno” suporta as inserções do OBTR e do CDFM, contrariando sua ilustração (figura 76); (2) em quelônios o CDFM se insere na face caudal do “trocâter coxal”, mas este modelo não funciona para a ação prevista para este músculo (veja adiante, página 249); (3) na base do “trocâter interno”, na face ventral do osso, existe uma protuberância, que, se for a inserção do CDFM, proporciona a ação prevista (rotação ventral e retração femoral); (4) esta protuberância concorda, topograficamente, com a ilustração do autor (figura 76); (5) a presença do tendão FMFB é provável.

4.6.3. Modelos parciais e evolução da musculatura em arcossauromorfos basais

Como já citado, as relações filogenéticas destes arcossáurios são ainda instáveis. Embora se possa hipotetizar que rincossáurios, protorossáurios e proterossúquios estejam numa posição basal e proterocâmpsios numa posição apical, os clados intermediários (trilofossáurios, coristoderos, pterossáurios, euparquerimorfos e eritrossúquios) mostram instabilidade, e tentar seguir um seqüenciamento a fim de se testar derivações dentro de uma linhagem de descendência mais exclusiva passa a ter um alto grau de especulação, onde cada clado poderia mostrar um padrão miológico mais derivado do MPHS e mais próximo do MPHA.

Coristoderos são animais aquáticos carnívoros, conhecidos por poucos registros do Eocretáceo ao Paleoceno, na América do Norte, Europa e Ásia; o táxon mais antigo (*Tchoiria*) já se apresenta bastante derivado (Evans, 1990).

Trilofossáurios é composto por apenas um táxon descrito (*Trilophosaurus*) para o Neotriássico na América do Norte. Representa um provável herbívoro e de morfologia bastante derivada (Romer, 1956).

Pterossáurios são formas voadoras que se distribuíram do Neotriássico ao Cretáceo (Wellnhofer, 1991b), praticamente no mundo todo e provavelmente ocupavam o nicho ecológico das atuais aves. Assim como coristoderos e trilofossáurios, seu registro mais antigo já comporta formas especializadas (neste caso, ao vôo), onde o dedo IV da mão é modificado para a sustentação de uma membrana alar.

Rincossáurios eram provavelmente herbívoros de distribuição restrita ao Triássico com ampla distribuição geográfica, sendo relativamente bem representado no Triássico gaúcho (Schultz, 1991). Sua anatomia craniana mostra inúmeras especializações alimentares, sendo, também, bastante derivada. Contudo, o poscrânio não apresenta, aparentemente, grandes derivações.

Protossáurios foram formas carnívoras, ágeis e de pescoço alongado que alcançavam até três metros de comprimento total, podendo ter ocupado o atual nicho ecológico de certos lacertílios (e.g., varânidas). Algumas eram terrestres, provavelmente com postura bípede ocasional, talvez até arborícolas, outras, aquáticas; alimentavam-se de invertebrados (moluscos, insetos) e vertebrados (peixes, sinápsidas, procolofônidas e anfíbios labirintodontes) (Benton, 1979; Chatterjee, 1986; Gow, 1975). Distribuíram-se pela América do Norte, Europa, Rússia, Austrália, sul e norte da África, Antártica e Índia, desde o Neopermiano ao Neotriássico (Jalil, 1997). No Brasil existe um possível registro para a Formação Sanga do Cabral (Langer *et al.*, 1996; Dias-da-Silva, 1997; Langer & Schultz, 1997).

Proterossúquios foram formas lacertiformes, planígradas, terrestres de hábitos carnívoros, mas que poderiam ser nadadores eficientes, caçando, sobretudo, por emboscada. A principal característica do grupo, como um todo, é a extremidade rostral do focinho uncinada, interpretada como uma adaptação à predação, provavelmente, para apreensão de presas escorregadias, reduzindo o risco delas escaparem (Thulborn, 1979). Presumivelmente predavam anfíbios e complementavam sua dieta com pequenos répteis e peixes (Cruickshank, 1972; Gow, 1975; Thulborn, 1979). Provavelmente não possuíam osteodermas, pois em nenhum espécimen estão presentes, mas restos epidérmicos de escamas córneas são relatados para *Proterosuchus* (Thornley, 1970). Foram amplamente distribuídos, com registros para a América do Sul, África do Sul, Austrália, Índia, Antártida, China e Rússia; temporalmente são encontrados a partir do Neopermiano na Rússia, com o grupo mostrando sua maior diversidade no Eotriássico inicial e sua última ocorrência no Eotriássico final (Parrish, 1986a). Na América do Sul (Argentina) existe um registro potencial (Bonaparte, 1981) onde restos semelhantes a *Proterosuchus* são provenientes da Formação Puesto Viejo (Eotriássico), correspondente à zona *Lystrosaurus* da África do Sul. *Cuyosuchus* já foi tratado como um provável proterossúquio (Bonaparte, 1971a).

Eritrossúquios compreendem grandes formas terrestres carnívoras megacefálicas, atarracadas, de pernas curtas, provavelmente sendo supercarnívoros e chegavam a alcançar 5 metros (Charig & Sues, 1976). Distribuíram-se pela África do Sul, Índia, China, Rússia, América do Norte e, possivelmente, América do Sul; aparecem pouco depois dos proterossúquios, no início do Eotriássico, diversificando-se em sua metade final e alcançando até o Mesotriássico (Parrish, 1986a, 1992). Um provável representante para a América do Sul é *Cuyosuchus* (Rusconi, 1951; Reig, 1961; Parrish, 1992; Benton, 1993), proveniente da Formação Cacheuta (Carniano, Neotriássico, Argentina) (Kokogian *et al.*, 1993), embora suas reais afinidades não tenham sido ainda investigadas (Báez *et al.*, 1993).

A linhagem que culmina em *Euparkeria* (*Euparkeria*-*Crocodylus*) ainda não foi muito bem esclarecida internamente e, objetivamente, este é o único táxon filogeneticamente sustentável.

Entretanto, existem formas pouco conhecidas e não analisadas cladisticamente que podem conferir uma potencial ampliação deste clado, distribuindo-se pela Rússia, China e África do Sul, do Eotriássico final ao Mesotriássico inicial (Wu, 1982; Sennikov, 1989a, 1989b). *Euparkeria* era uma forma de pouco mais de meio metro, carnívora, que viveu na África do Sul durante o Eotriássico, já tendo sido reconhecida como a mais basal dentro da linhagem pró-aviária (Gauthier & Padian, 1985; Gauthier, 1986). Foi considerado um bípede ocasional (Romer, 1966), mas, recentemente, reinterpretado como um quadrúpede mesógrado (Parrish, 1986a).

Proterocâmpsios mostram possíveis adaptações para hábitos aquáticos (e.g., Bonaparte, 1971c; Romer, 1971b, 1972a; Sill, 1975, 1995; Arcucci, 1990), tais como longirrostria, achatamento do crânio, tendência para uma disposição dorsal das órbitas, palato secundário curto e posição dorsal das aberturas externas da narina, provavelmente ocupando um papel ecológico semelhante aos belodôncios no Neotriássico e crocodílios no Neomesozóico. Estas adaptações indicariam que o animal gastaria muito do seu tempo n'água, com o corpo assumindo uma posição horizontal. Esta tendência seria menor em *Cerritosaurus* e maior em *Proterochampsia* e *Barberenchampsia*. *Chanaresuchus* possuía membros desproporcionais, com os escapulares bem mais curtos que os pélvicos, talvez sugerindo uma postura bípede mesógrada em terra, quando necessário ter velocidade (Romer, 1972a). Possuem distribuição restrita à Argentina e ao Brasil, do Meso- ao Neotriássico (Arcucci, 1990). Um possível registro para a África precisa ser confirmado (Romer, 1971b), e o registro para a América do Norte ainda não foi comprovado (Murry & Long, 1989; Long & Murry, 1995).

Além destes grupos, alguns já parcialmente analisados dentro de um contexto mais amplo (e.g., Juul, 1994), existem outras formas ainda de posição incerta. Uma delas é *Dorosuchus*, do Triássico na Rússia. Esta forma possui a morfologia do fêmur muito semelhante à encontrada em *Chanaresuchus*, mostrando uma postura mesógrada primária (figura 75e-f).

Ao se comparar a pelve de *Chanaresuchus* (Proterochampsia), *Euparkeria*, *Erythrosuchus* (Erythrosuchia), *Proterosuchus* (Proterosuchia), *Prolacerta* (Protorosauria) e *Hyperodapedon* (Rhynchosauria), pode-se observar que *Chanaresuchus*, *Erythrosuchus*, *Proterosuchus*, *Prolacerta* e *Hyperodapedon* possuem um espessamento lateral no púbis, homologizável com o processo lateral do púbis reptiliano basal. Esta condição é mais marcante nos três últimos. A pelve de *Anhanguera* (Pterosauromorpha) também mostra este espessamento. Este processo não só levanta a problemática de se reconhecer um PIFM funcional, como também até sendo duplo (suportado pelo MPHS). Por outro lado, é neste processo que se inserem os ligamentos iliopúbico e puboisquiático, assim como o PBTB e parte do AMBN. Como já dito, o AMBN não se origina necessariamente da região cranial ao acetábulo. Esta é uma condição arcossauriana. O MPHS suporta uma origem não só desta região como também da base deste processo. O reconhecimento de uma origem mais ventral do AMBN proporcionaria um curso dorsal do PIFM.

Os fêmures de *Chanaresuchus* (Proterochampsia), *Dorosuchus*, *Euparkeria*, *Erythrosuchus* e *Shansisuchus* (Erythrosuchia), *Proterosuchus* (Proterosuchia), *Prolacerta* (Protorosauria) e *Hyperodapedon* (Rhynchosauria) (figura 78), mostram semelhanças e diferenças. Algumas das extremidades dos fêmures não estão preservadas e mostram evidências de terem sido cartilaginosas. Em alguns (*Erythrosuchus*, *Proterosuchus* e *Hyperodapedon*) esta tendência é marcante.

Chanaresuchus, *Dorosuchus*, *Erythrosuchus* e *Shansisuchus* possuem a cabeça do fêmur triangular, os dois primeiros com certa torção, os últimos sem qualquer torção. *Chanaresuchus* e *Dorosuchus* mostram o trocânter CDFM saliente, prismático¹⁰⁰, com a fossa intertrocantérica pouco marcada; *Euparkeria*, *Erythrosuchus* e *Shansisuchus* mostram a fossa intertrocantérica um pouco mais desenvolvida. *Chanaresuchus*, *Dorosuchus*, *Euparkeria*, *Erythrosuchus* e *Shansisuchus* não possuem “trocânter interno”, e *Proterosuchus* e *Prolacerta* apresentam este trocânter pouco desenvolvido, mais semelhante à condição queloniana no que se refere à extensão proximal do que *Hyperodapedon*. Este possui um trocânter bem desenvolvido, mas disposto mais distalmente, numa condição semelhante à escamadiana. A presença de um “trocânter interno” preclui o posicionamento parassagital do fêmur, necessário para o mesogradismo.

Ao se assumir uma posição filogenética basal para rincossáurios, e na oportunidade de um exame sobre o fêmur de espécimens de *Hyperodapedon* (UFRGS 096 e 446; figura 79), pode-se partir do princípio que a hipótese muscular construída sobre estes é a mais plesiomórfica e potencialmente válida para os demais arcossauromorfos basais, descontando evidências nomológicas e derivações em direção ao MPHA. O fêmur de *Hyperodapedon* pode ser descrito como bastante semelhante ao de crocodilotársios, possuindo a cabeça direcionada diagonalmente, com um ângulo de pouco menos de 60E com o eixo transcondilar. O que o diferencia é a presença do “trocânter interno” e da fossa trocantérica. Comparando-se com o fêmur de quelônios, pode-se homologizar o “trocânter interno” com o tubérculo cranioventral. O tubérculo caudodorsal queloniano teria a correspondência topográfica com o trocânter coxal.

Benton (1983) reconheceu um ZNFM subdividido em CUPD, ILTR e ILFM (embora não voluntariamente, pois utilizou um modelo lepidossauriano de PIFM triplo) e isto implica em procurar impressões musculares no fêmur, compatíveis com as funções comuns a aves e crocodílios numa transposição para a planigradia. A impressão do CUPD pode ser achada sem problemas na face medial do fêmur, numa ação de adução e rotação dorsal. A impressão do ILTR é encontrado na face cranial, numa ação de rotação ventral, protração e certa abdução femoral. Já o ILFM também pode ser encontrado na face cranial do trocânter coxal, disposto no bordo lateral e possuindo a ação de abdução e certa rotação ventral. O MPHA prevê um ILFM duplo, mas o MPHS apenas um ILFM simples. Isto implica nas seguintes considerações: (1) o ILFM se duplicou em algum ponto da linhagem; (2) cladofósseis holofiléticos podem apresentar derivações divergentes de um padrão ancestral que podem ser apenas especuladas; e (3) a nomologia pode direcionar, e precluir, a especulação sobre estruturas apomórficas. Assim, não se pode, a princípio, inferir qualquer subdivisão para o ILTR no que se refere à inserção, mas se pode para o ILFM. Os fêmures examinados possuem uma protuberância proximal à inserção do ILTR e cranial à do ILFM, que forneceria uma ação de rotação ventral e protração femoral. Esta ação é feita pelo ILFM-crn em aves (a condição em crocodílios merece um estudo adicional, mas as formas fósseis apresentam indícios de subdivisão do ILFM). Desta forma, hipotetiza-se que, em *Hyperodapedon*, o ILFM estava subdividido em dois (ILFM-crn e ILFM-cdl). A conclusão de que tal

¹⁰⁰ A condição prismática para o trocânter CDFM de *Chanaresuchus* é também encontrada em *Lagerpeton* e *Marasuchus*, e nunca foi utilizada em análises filogenéticas.

padrão se estenderia em um seqüenciamento filogenético mais exclusivo, depende: (1) da análise filogenética dos clados mais derivados e mais basais; (2) do reconhecimento deste padrão nos membros da linhagem padrão, tanto mais apicais quanto, eventualmene, mais basais (“empurrando” esta morfologia para baixo); e (3) também nos membros internos do clado Rhynchosauria. Na ausência do reconhecimento nos membros da linhagem padrão, a duplicidade passa a ser interpretada como derivada (e homoplásica) dentro de Rhynchosauria; e na ausência de reconhecimento nos membros rincossaurianos internos, passa a ser interpretada como apomórfica para um clado comportando apenas a totalidade, ou parte, dos espécimens entendidos como *Hyperodapedon*.

A impressão do PIFM pode ser reconhecida na face ventral do fêmur, caudalmente à impressão do CUPD e cranialmente ao “trocâter interno”. Não há porque se procurar duas áreas de inserção, pois o MPHS prevê apenas uma área (duas áreas é apomorfia de lepidossáurios e conseqüente da clivagem tripla). A ação deste músculo (abdução e protração) assim disposto é muito semelhante a do CUPD exceto pela origem fornecer diferentes momentos de alavancagem. *Hyperodapedon* é, assim, o primeiro arcossauromorfo onde se pode indentificar a coexistência do CUPD e do PIFM funcionais. A presença de processo lateral do púbis relativamente desenvolvido se soma a esta conclusão.

Fortes rugosidades na face cranial do fêmur, estendendo-se distalmente às impressões do ILTR e ILFM, representariam a origem do FMTB. Cranioventralmente as rugosidades são tênues, de forma que o reconhecimento de uma subdivisão do FMTB merece maiores estudos e comparações, principalmente no que se refere à subdivisão do FMTB em réptilios coronais basais.

Na face caudal do corpo do fêmur encontra-se uma depressão dorsal na crista que se dirige ao côndilo lateral. Tal depressão poderia ser referida ao FMAD. O MPHS sustenta apenas um FMAD, e não havendo evidências de dupla inserção, assume-se apenas um FMAD presente. Esta condição é também sustentada pela suposta origem no ligamento puboisquiático, hipotetizada por Benton (1983).

O OBTR insere-se totalmente no “trocâter interno” em quelônios, assim como na área da fossa intertrocantérica adjacente. Lepidossáurios mostram uma inserção múltipla, incluindo o “trocâter interno” e regiões ao redor da cabeça do fêmur (incluindo a região análoga ao trocâter coxal), e mamálios coronais basais possuem um padrão aparentemente distinto, mas que se aproxima do queloniano. Mas pode-se observar que o OBTR sempre se insere no “trocâter interno”, o que permite denominar este trocâter como “trocâter OBTR” (*Trochanter musculi obturatorii*).

Como já citado, lepidossáurios não possuem trocâter coxal e o OBTR possui inserções múltiplas, incluindo a área topograficamente análoga ao trocâter coxal. Esta condição é aqui interpretada como derivada, já que quelônios e arcossáurios (exceto algumas aves) possuem trocâter coxal e OBTR com inserção única. Pode-se assim assumir que *Hyperodapedon* possuía o OBTR inserido no “trocâter interno”, estendendo-se pela área adjacente da fossa intertrocantérica. Embora o MPHS seja ambíguo para a clivagem do OBTR, pelos diferentes padrões de rugosidades da fossa intertrocantérica e adjacências, pode-se admitir certa variação nesta inserção (inserção carnosa×tendinosa) e, eventualmente, alguma duplicidade. Desta forma, duas áreas coalescentes foram discriminadas, com o OBTR-lat inserindo-se sobre o “trocâter interno” e o OBTR-med sobre a região adjacente da fossa intertrocantérica. Com esta inserção, a ação observada em *Hyperodapedon* seria a de adução e rotação dorsal, semelhante ao encontrado em arcossáurios.

O trocânter coxal, pode ser reconhecido em todas as formas, mas o “trocânter interno” e a fossa intertrocanterica podem ser reconhecidos como bem desenvolvidos apenas em *Prolacerta* e *Proterosuchus* (figuras 78o-t). Ewer (1965:423) reconhece que o “trocânter interno” de *Euparkeria* é pequeno e situado distalmente (figura 78i), e a condição encontrada em *Erythrosuchus* e *Shansisuchus* pode ser hipotetizada como não sendo muito diferente (figura 78j-n). *Chanaresuchus* e *Dorosuchus* não possuem fossa intertrocanterica ou trocânter OBTR (*i.e.*, os músculos envolvidos não conferem uma topografia compatível com os termos “fossa” e “trocânter”), mas possuem um trocânter CDFM bastante desenvolvidos (figura 78a-g).

Em quelônios, o CDFM se insere bem proximalmente na face caudal do fêmur, no topograficamente análogo trocânter coxal (*cf.* figura 26g). Assim inserido, possui a ação de retração e **rotação dorsal** do fêmur (Zug, 1971). Poder-se-ia pensar em derivação mas a condição mamaliana (assumindo as homologias aqui hipotetizadas) é a mesma¹⁰¹, o que leva a se pensar que esta representa a condição primitiva para amniotas e répteis. Em lepidossáurios, a inserção é encontrada ventralmente na face cranial, distalmente ao trocânter OBTR, fornecendo uma forte **rotação ventral** juntamente a retração femoral. A condição funcional arcossauriana é semelhante, embora o CDFM se insira na face caudal do fêmur. Tal ação é, portanto, apomórfica para sáurios.

Devido a planigradia, espera-se uma topografia para a inserção do CDFM semelhante à lepidossauriana em *Hyperodapedon*, e ação de rotação ventral, além da retração. Na face medial, distalmente ao trocânter OBTR, ventralmente à inserção do PIFM, encontra-se uma tuberosidade que pode ser reconhecida como o trocânter CDFM, mais especificamente, a inserção do CDFM-cdl. Esta tuberosidade forneceria uma forte rotação ventral ao fêmur, além de retração. Rugosidades caudolaterais a esta tuberosidade, estendendo-se em direção ao trocânter OBTR, poderiam representar a inserção do CDFM-plv. Neste sentido, o CDFM-plv se insere proximolateralmente ao CDFM-cdl, em um padrão intermediário ao descrito para crocodílios e aves, muito embora, pela presença de um bem desenvolvido trocânter OBTR, a postura de *Hyperodapedon* possa ser descrita como planígrada (figura 79d).

O CDFM inserindo-se medialmente na base do “trocânter interno” em *Hyperodapedon*, possui relações topográficas com a inserção do CUPD bastante semelhantes com o padrão crocodiliano por um lado, e com o as inserções do PIFM e OBTR lepidossaurianos por outro, mostrando que o padrão é intermediário entre ambos. O reconhecimento da inserção leva a reconsiderar os trocânteres CDFM ilustrados na literatura em diversas formas.

A inserção do CDFM na base do “trocânter interno” faz com que o desenvolvimento do trocânter CDFM, e a atrofia do “trocânter interno”, confundam-se numa morfologia semelhante, e que somente o exame sobre espécimens poderia esclarecer o momento de se usar o nome “trocânter CDFM” ou “trocânter OBTR”. Compare a ilustração entre o fêmur de *Dorosuchus* (figura 78e-g) e o de *Hyperodapedon* (figura 79) e veja que a diferença reside no reconhecimento de uma projeção óssea (=trocânter) relativamente distal com uma área relativamente plana (ou pouco côncava) no primeiro, e da inserção do OBTR sobre esta projeção óssea, com uma região notavelmente côncava (=fossa intertrocanterica) proximal no segundo. *Dorosuchus* parece mostrar um trocânter CDFM muito

¹⁰¹ Esta conclusão foi, para mim, surpreendente, já que não houve qualquer pré-intenção na escolha homológica para o CDFM teriano.

semelhante ao encontrado em *Chanaresuchus*, e o exame de espécimes de *Chanaresuchus* (MCZ 4035) mostra que aí se encontra um verdadeiro trocânter CDFM, e não uma associação com o trocânter OBTR pouco desenvolvido, inclusive com uma conspícua fossa CUPD (não ilustrada por Romer, 1972; figura 78c).

Parrish (1992:@4)¹⁰² reconheceu uma protuberância lateral no fêmur de *Erythrosuchus* como homólogo ao trocânter CDFM (figura 78j-k). *Euparkeria* também possui uma protuberância semelhante (figura 78i). Esta protuberância é topograficamente análoga à inserção do ILFM em *Hyperodapedon* (figura 79c-d) e pode-se, assim, denominá-la como trocânter ILFM.

O ISFM possui inserção bem restrita em lepidossáurios, mas quelônios e arcossáurios possuem uma inserção mais ampla. Em alguns quelônios insere-se amplamente na fossa intertrocantérica, no lado oposto da inserção do OBTR (Zug, 1971). Como já dito, lepidossáurios não possuem o trocânter coxal e tal morfologia pode ser considerada derivada, embora a condição queloniana seja mais análoga que homóloga da condição arcossauriana. Seguindo o padrão queloniano, pode-se observar em *Hyperodapedon* rugosidades lateralmente na fossa intertrocantérica que podem ser relacionáveis ao ISFM.

Rincossáurios, protorossáurios e proterossúquios apresentam fêmures e tarso compatíveis com uma postura planígrada, mas a morfologia do tarso de *Erythrosuchus* é distinta da encontrada nestes (Gower, 1996). Parrish (1986a) concluiu que *Euparkeria* seria um mesógrado primário. O fêmur de *Erythrosuchus* estaria mais próximo do de *Euparkeria* pela ausência de “trocânter interno” (*i.e.*, pela reorganização muscular em que a rotação lateral do OBTR passou a ser mais importante que a adução). Assim, acredita-se que *Erythrosuchus* possuía uma postura mesógrada primária, embora graviportal.

Com este modelo miológico, pode-se abordar a miologia pélvica de pterossáurios. Pterossáurios têm sido considerados como arcossáurios ornitódiros (Serenó, 1991b, 1996; Novas, 1996). Entretanto existem propostas dissonantes que os relacionam a arcossauromorfos basais (Bennett, 1996; Kischlat, 2001b; figura 80b). A ausência de intermediários faz com que as relações filogenéticas destes répteis permaneçam controversas. Sabe-se que o púbis de pterossáurios possui um processo lateral (figura 77n-p) e o reconhecimento das inserções musculares no fêmur destes animais poderia auxiliar em futuras análises. Ilustrações de fêmures são fornecidas por Young (1964a), Kuhn (1967a), Wellnhofer (1978), Montanelli (1987), Kellner & Tomida (2000) e Bennett (2001), sendo que a nomenclatura utilizada é bastante variada. Seguir-se-á a utilizada por Kellner & Tomida (2000) para o fêmur de *Anhanguera* (figura 78u-y), pelo seu melhor detalhamento, assumindo uma postura mesógrada.

O comumente chamado “grande trocânter” (“*greater trochanter*”) é uma feição topográfica de inserção muscular. Comporta, pelo menos, três inserções: (1) uma craniolateral, (2) uma lateral e outra (3) caudal. As inserções craniolateral e lateral assemelham-se à inserção do ILFM clivado, como descrito para *Hyperodapedon*, com uma ampla porção abduutora (a lateral) e outra rotatora medial (a craniolateral), ambas funcionando também como protratores femorais; a inserção caudal parece conferir uma rotação lateral, compatível com o OBTR (utilizando o modelo arcossauriano de ser o músculo inserido mais

¹⁰² Como já citado, a análise de Parrish (1992) é de utilidade questionável. Além dos problemas aqui citados no que se refere às homologias, Gower & Sennikov (1996) levantam outros problemas homológicos e de tabulação dos estados. O citado autor teve a oportunidade de percorrer o mundo todo e examinar todo o material, oportunidade que não se refletiu em suas conclusões.

proximalmente no fêmur). Este reconhecimento confere uma relação topográfica com o ILFM que é semelhante a encontrada nos arcossáurios atuais. Distalmente, na face cranial, encontra-se uma inserção (*“lesser trochanter”*). Esta parece conferir uma ação de rotação medial e protração femoral, compatível com a inserção do ILTR. Na face caudal existem várias impressões. A mais proximal, mostrando certa complexidade (*“internal trochanter”*) poderia ser relacionada ao ISFM, e aparentemente é compatível com uma rotação lateral e adução femoral. Medialmente a esta impressão, parece haver imperfeições que poderiam ser reconhecidas como sendo as inserções do PIFM e/ou CUPD, e estas mostrariam uma ação rotatora lateral, além de adutora. Mais distalmente encontram-se duas impressões que poderia ser relacionadas aos CDFM's, a mais proximal e relativamente lateral seria relacionada ao CDFM-plv, e a mais distal e relativamente medial, ao CDFM-cdl. Pelo posicionamento, conferem, na retração femoral, uma rotação medial. Mais distalmente, além da metade do corpo do osso, uma alongada impressão (*“fourth trochanter”*) é compatível com a inserção do FMAD.

5. Aplicação do modelo proposto para arcossáurios triássicos sul-rio-grandenses

5.1. O fêmur de Faixa Nova (*Avemetatarsalia Saurischia indeterminata*)

Da localidade de “Faixa Nova”, na entrada da cidade de Santa Maria (município de Santa Maria, estado do Rio Grande do Sul), foi coletado um pequeno fêmur (MCN-FZB 1864; figura 81) pela equipe da Fundação Zoobotânica, liderada pelo Dr. Jorge Ferigolo. Os estratos desta localidade pertencem à Cenozona Rhynchosauria (Formação Santa Maria, Grupo Rosário do Sul), de idade Neochañarenses-Eoischigualastense (=Neoladiniano-Mesocarniano), Meso-Neotriássico (Barberena *et al.*, 1985; Scherer *et al.*, 1995).

5.1.1. Descrição

A orientação anatômica padrão será entendida com o fêmur em posição vertical, com o eixo transcondilar ortogonal ao plano de simetria do corpo do animal.

Ossos bem preservados, sem distorções aparentes e apenas um pouco esmagados proximalmente à extremidade distal. Não se necessitou de qualquer preparação mecânica ou química, assim, seus aspectos anatômicos não estão sujeitos a falhas de preparação. Em norma cranial, possui aspecto levemente sigmoidal (figura 81a-b); em norma lateral (figura 81c-d), arqueado, convexo cranialmente. Este arco cranial se estende por quase todo o comprimento do osso, desde a extremidade distal até a constrição subproximal da cabeça. Possui um ângulo de torção de aproximadamente 29E (entre a maior dimensão da cabeça em norma proximal e o eixo transcondilar da extremidade distal em norma distal).

Extremidade proximal com a cabeça triangular em vista cranial e colo pouco diferenciado, apenas a porção craniomedial da cabeça está quebrada; mostra uma uncinação moderada e a face articular proximal apresenta-se oblíqua e arqueada em relação à porção proximal da diáfise. Face articular proximal bem marcada, elipsóide, aparentemente possuidora de um revestimento cartilaginoso quando em vida (facilmente discernível em seus limites), onde se pode discernir o tubérculo do ligamento da cabeça caudalmente, a tuberosidade cranial (um pouco quebrada cranialmente), e um profundo sulco, que presumivelmente serviria para ancorar o revestimento cartilaginoso supracitado; trocânter coxal espesso, caudolateralmente tendendo à obliquidade, com basculamento distal, representando a fossa trocântérica; tubérculo do ligamento da cabeça e tuberosidade cranial continuando distalmente como pilares, o primeiro arredondado, a segunda um pouco mais angulada. Trocânter ILM não alinhado com o pilar da tuberosidade cranial, afilado proximalmente, arredondando-se e alargando-se distalmente; lateralmente mostra uma concavidade, medialmente é convexo e coalesce com a curvatura do corpo do fêmur. Trocânter ILTR mais proximal que o trocânter ILM, cortante, como uma onda, côncava medialmente e convexa lateralmente onde coalesce com a curvatura da cabeça. Distalmente encontra-se uma leve protuberância, ao nível do trocânter ILM, provavelmente sendo o local de inserção do ISFM

laterocranialmente, estando a plataforma trocantérica ausente; caudalmente encontram-se algumas estrias que poderiam ser referidas ao OBTR. A superfície entre os trocânteres ILFM e ILTR é lisa e levemente côncava. Caudalmente, o osso é liso, formando um ligeiro cavado entre o pilar da tuberosidade do ligamento da cabeça e o trocânter coxal. Medialmente, o colo mostra uma linha bem diferenciada, cranialmente curvando-se distal e caudalmente, dirigindo-se proximalmente por curta distância.

Corpo em norma lateral arqueado, em norma cranial sigmoidal, mostrando diversas fraturas, impossibilitando qualquer discernimento de linhas intermusculares cranialmente. Trocânter CDFM alongado, em crista (embora sua porção mais alta não esteja preservada), disposta com certa obliquidade, proximalmente mais medial, distalmente mais lateral. Fossa CUPD bem marcada, côncava e elipsóide, localizada na metade proximal do trocânter CDFM. Na porção distal, a diáfise encontra-se esmagada caudalmente na região da fossa poplíteia, impossibilitando qualquer identificação de cristas referíveis ao FMAD.

Extremidade distal robusta, virtualmente quadrangular, provavelmente tendo sido revestida por cartilagem quando em vida. Sulco intercondilar ausente cranial e distalmente, profundo e largo caudalmente, estendendo-se até a região esmagada da diáfise (fossa poplíteia). Côndilos medial e lateral subdistais. Côndilo medial bem desenvolvido apenas caudalmente, arredondado caudal e distalmente, mostrando certa concavidade proximal, faces lateral e medial virtualmente paralelas, a lateral curvando-se para o sulco intercondilar. Côndilo lateral menos desenvolvido, mais protrudente caudolateralmente, arredondado caudomedialmente, mostrando um sulco junto ao côndilo fibular que se estende medialmente, pela face medial do osso, e distolateralmente formando uma fossa por sobre a superfície articular distal e convergindo para uma ampla fossa, interpretada como sendo a impressão do ligamento cruzado cranial. Côndilo fibular presente na face distal do osso, bem desenvolvido, formando uma meia-lua que circunda cranialmente a impressão do ligamento cruzado cranial e coalesce medialmente com o côndilo medial; o osso como um todo é mais protrudente distalmente nesta região do que na adjacente porção medial.

As medidas encontram-se na tabela 23.

5.1.2. Discussão

O padrão dos trocânteres ILFM e ILTR (figura 81a-d,h-i) assemelha-se bastante ao encontrado em *Plateosaurus* (figura 59a-b), *Massospondylus* (figura 58e) e em *Guaibasaurus* (figura 82a-b). A crista do trocânter ILTR apresenta-se direcionada mediocranialmente, enquanto que a do trocânter ILFM possui certa assimetria na porção afilada, onde a face lateral é mais vertical que a medial. Tal disposição fornece um vetor rotatório medial para o trocânter ILTR e um vetor abduzidor para o trocânter ILFM. A área distal ao trocânter ILTR, interpretada como sendo a inserção do ISFM forneceria uma ação de rotação lateral e não existe qualquer evidência de plataforma trocantérica.

Utilizando-se a hipótese filogenética de Langer (2001), onde a plataforma trocantérica é plesiomórfica para eussaurísquios e sua ausência representa uma apomorfia adquirida simultaneamente

em terópodes e paquipedossáurios (assim como ornitíscuos), a disposição dos trocânteres ILTR e ILFM passaria a ser apomórfica para prossaurópodes. Porém, tal morfologia é também encontrada no ceratossáurio *Dilophosaurus* (Welles, 1984). Preliminarmente, considera-se tal espécimen como um *Saurischia indeterminata*.

5.2. Considerações sobre a anatomia femoral de *Staurikosaurus* e *Guaibasaurus*

Staurikosaurus pricei Colbert, 1970, é conhecido apenas por um exemplar (MCZ 1669), consistindo de um esqueleto parcial sem crânio (apenas a mandíbula está preservada), série vertebral incompleta, vários fragmentos de costelas, fragmento de escápula, fragmento incerto de úmero direito (Galton, 1977), cintura pélvica, ambos os fêmures, tíbias e fíbulas. Relatos de material argentino (Brinkman & Sues, 1987) já foram refutados (Novas, 1993; Sereno, 1993). É proveniente da Formação Santa Maria, Cenozona Rhynchosauria, fauna-local Alemoa, Neochañarensis-Eoischigualastense (=Neoladiniano-Mesocarniano); Meso-Neotriássico (Barberena *et al.*, 1985; Scherer *et al.*, 1995).

Staurikosaurus tem sido considerado o dinossáurio mais antigo conhecido e nunca foi analisado filogeneticamente de maneira independente. Novas (1989, 1992a, 1992b, 1993, 1996, 1997a, 1997b) assume como sendo o grupo-irmão de *Herrerasaurus*, e suas análises seguem esta assunção inicial. Benton (1990) considerou-o como grupo-irmão de *Herrerasaurus*+Dinosauria. Sereno & Novas (1993) e Sereno (1993) plotaram *Staurikosaurus* independentemente em matrizes parciais, sem discussões. Mesmo Sereno (1999b), em sua grande matriz, plota alguns estados inexistentes para *Staurikosaurus* (e.g., matriz 1:©99¹⁰³, sendo que a mão não se encontra preservada; matriz 1:©127¹⁰⁴, ausência de vértebras caudais sinsacralizadas; matriz 7:©11¹⁰⁵, sendo que não existe plataforma trocântérica).

Staurikosaurus apresenta a vértebra caudal I sinsacralizada, totalizando três vértebras sacrais (P.M. Galton, observação pessoal; *contra* Galton, 1977); a plataforma trocântérica está definitivamente ausente (*contra* Sereno & Arcucci, 1994) e a estrutura figurada por Colbert (1970:16, fig. 11), em realidade é uma fratura.

O fêmur de *Staurikosaurus* (figura 82d-h) possui uma crista lateral na extremidade proximal do fêmur, que tem sido identificado como “*lesser trochanter*” (Galton, 1977) ou como “*anterior trochanter*” (Sereno, 1999b). Conforme os estados tabulados por Sereno (1999b) para formas tetanurianas (matriz 8:©9¹⁰⁶), e aplicando o MPHA, este trocânter seria referido à inserção do ILFM. Por outro lado, ele utiliza este carácter (matriz 1:©43¹⁰⁷) para paquipedossáurios, e a condição plotada para *Plateosaurus* (idêntica à plotada para *Staurikosaurus*), quando confrontada com o MPHA, indica que seria a inserção do ILTR.

¹⁰³ “Manual digits I-III, penultimate phalanx (digits II, III) length and ungual (digits I-III) form: shorter or subequal to preceding phalanx, short moderately recurved unguals (0); longer than preceding phalanx, long strongly recurved unguals (1).”

¹⁰⁴ “Caudosacrals 1 and 2: absent (0); present (1).”

¹⁰⁵ “Femoral trochanteric shelf, development: rugosity or low ridge (0); trough-shaped (1).”

¹⁰⁶ “Femoral anterior trochanter, form: sigmoid (0); blade-shaped (1).”

¹⁰⁷ “Femoral anterior trochanter, form: prominent crest (0); vertical flange (1); vertical ridge (2).”

Obviamente existe um problema de homologia, onde topografias semelhantes são reunidas em um mesmo caracter, originando erros.

Guaibasaurus candelariensis Bonaparte *et al.*, 1999, é composto por 2 exemplares incompletos, compreendendo algumas vértebras, fragmento de pelve e membros pélvicos (FZB-MCN 2355-6) (Bonaparte & Ferigolo, 1998, 1999; Bonaparte *et al.*, 1999). É proveniente da Formação Caturrita (topo da Formação Santa Maria), fauna-local Botucaraí, Neocarniano-Eonoriano (Brasil), Neotriássico (Barberena *et al.*, 1985; Scherer *et al.*, 1995).

O fêmur (figura 82a-b) mostra o padrão de cristas semelhante ao encontrado em *Plateosaurus* e no supracitado fêmur de Faixa Nova, com duas cristas, uma medial e outra lateral, denominadas por Bonaparte *et al.* (1999) como “*anterior trochanter*” e “*dorsolateral trochanter*”. Utilizando o MPHA, a primeira seria a inserção do ILFM e a segunda a inserção do ILTR.

Welles (1984:136) ao descrever o fêmur de *Dilophosaurus* (Ceratosauria), também cita a presença de ambas as cristas, denominando a crista medial como “*anterior trochanter*”. Nestes táxons, o plataforma trocantérica encontra-se ausente.

O exame de ambos os fêmures de *Staurikosaurus* (figura 82g-h) mostra apenas uma crista lateral óbvia. Imperfeições tafonômicas em ambos os fêmures precluem tanto o reconhecimento da presença da crista medial como a sua ausência. O fêmur direito mostra várias fraturas, assim como rugosidades no local em que se esperaria encontrar uma crista medial. Por outro lado, ambos mostram uma intumescência por demais distal, mas no fêmur esquerdo existe muita matriz sobre esta área e no direito a região é muito fraturada.

A homologia desta crista lateral pode ser melhor avaliada por alguns pontos: (1) cabeça do fêmur direcionada obliquamente, fazendo 30E com o eixo transcondilar; (2) o ângulo de inserção do músculo nesta crista lateral mostraria um vetor oblíquo e uma ação rotatória medial. Tais argumentos levam a concluir que a crista lateral de *Staurikosaurus* representa o trocânter ILTR, o que representaria um padrão muscular mais concordante com o encontrado em *Plateosaurus*, *Massospondylus* e *Guaibasaurus*.

5.3. Saurisquio indeterminado de Botucaraí

Kischlat & Barberena (1999b) somam à fauna de Botucaraí (Formação Caturrita) restos de dinossáurios. Estes compõem-se de uma vértebra sacral (UFPel 014), uma vértebra caudal (FZB-MCN 1868) (figura 83) e um púbis e ílio direitos (UFRGS 0761) (figura 85). As dimensões encontram-se na tabela 24.

Este material foi coletado em três oportunidades no afloramento de Botucaraí. A vértebra sacral foi coletada pelo Dr. J.E.F. Donelles no início dos anos 90 (anterior a 1994). A vértebra craniocaudal foi coletada pelo Dr. J. Ferigolo (Fundação Zoobotânica) em 1996. O púbis e o ísquio foram coletados pelo Dr. C.-L. Schultz (Universidade Federal do Rio Grande do Sul) em maio de 1997. As vértebras foram encontradas roladas na base do afloramento, e o púbis e ísquio foram encontrados no nível *Jachaleria*. O tamanho e a morfologia são compatíveis a um só animal, representando a região sacral e base da

cauda, mas como não existem articulações entre as partes, devem ser tratados como sendo três espécimens, até prova em contrário. A representatividade de ser um só indivíduo é plausível mas não conclusivo.

5.3.1. Descrição

Vértebra sacral (figura 83a-f) bem preservada e sem distorções, apenas apresentando a neurapófise quebrada. É, provavelmente, a sacral II, devido a orientação dorsocaudal da face articular ilíaca da costela articulada (*cf.* Novas, 1996). Corpo com as faces articulares cranial e caudal expandidas e o centro côncavo ventralmente. Face articular cranial continuando pelas costelas e formando uma concavidade rasa dorsolateral sobre a articulação corpocostal, induzindo a pensar que o corpo da vértebra adjacente cranial aí se inseria, formando uma articulação justa e impossibilitando qualquer movimento. Assim sendo, este corpo também contactava a base do arco vertebral. Certamente, esta vértebra não representa a primeira vértebra sinsacralizada¹⁰⁸ (hipotetizando um eventual conjunto comportando vértebras truncais sacralizadas).

Arco vertebral com canal neural constrito no interior e alongados processos transversos, dispostos diagonalmente, tanto laterodorsal quanto caudodorsalmente, e extensas sinapófises¹⁰⁹. Ventralmente, a sinapófise articula-se com a costela numa alongada e estreita lâmina diapofisária. Dorsalmente, o processo transversal expande-se lateralmente, até a presença da face articular ilíaca. Esta não apresenta continuidade com a face articular ilíaca da costela no lado direito, mas no lado esquerdo esta continuidade é tênue. O processo transversal também mostra, cranialmente, uma lâmina que se liga lateralmente à prezigapófise, e que define, ventralmente, uma ampla cavidade; caudalmente, a lâmina do processo transversal também define uma cavidade junto à base do arco mas de dimensões menores que a anterior.

Base da neurapófise com uma fossa lateral, cranialmente no junção da prezigapófise e do processo transversal. Prezigapófise com a face articular diagonalmente disposta, relativamente convexa transversalmente e um pouco alongada longitudinalmente, mas lateralmente possui o bordo mais saliente, o que fornece uma aparência côncava transversalmente; ventralmente forma uma face articular hipântrica, caudodorsalmente encontra-se a fôvea do ligamento elástico cranial, que se estende pela lâmina neurapofisária. Postzigapófise com a face articular de dimensões maiores e um pouco mais convexa, com uma pequena porção defletida no hipósforo; este é espesso mas não se estende muito

¹⁰⁸ Deve-se diferenciar vértebras sacrais de vértebras sacralizadas. Existe a tendência filogenética de se incorporar vértebras truncais e/ou caudais à série vertebral sacral em avemetatarsálios (e também em crocodilotársios). A discriminação destas vértebras é por numeração craniocaudal utilizando algarismos (*e.g.*, Bonaparte, 1986b; Currie & Zhao, 1993). Desta forma, existe uma variabilidade nomenclatural na homologização de cada vértebra se todas são denominadas de sacrais. Propõe-se o uso do nome "sacral" para apenas as duas vértebras originais (conforme definição de Novas, 1996) e o nome "sinsacral" para o conjunto total (sin)sacralizado, que pode ser composto, além das duas sacrais verdadeiras, de eventuais truncais e/ou caudais sacralizadas. A numeração das vértebras sinsacrais seria apenas operacional, variando de táxon para táxon, e sem efeitos de homologia. No caso de não existirem vértebras truncais e/ou caudais sinsacralizadas, a série sinsacral é a mesma que a série sacral. A homologia da série sinsacral deve ser feita pela contagem das vértebras truncais (eventualmente com as mais caudais sinsacralizadas), sacrais (composto por duas) e caudais (eventualmente com as mais craniais sinsacralizadas).

¹⁰⁹ Fusão da diapófise com a parapófise (*cf.* Hoffstetter & Gasc, 1969:202).

caudalmente; fôvea do ligamento elástico caudal logo dorsalmente, profunda, estendendo-se dorsalmente para neurapófise

Costela espessa, com uma ampla articulação parapofisária com o corpo medialmente; lateralmente mostra uma face articular ilíaca espessa e rugosa, alongada, mais larga ventrocranialmente, mas delgada dorsocaudalmente. Esta face não coalesce com a face articular ilíaca da costela sacral imediatamente cranial. Mediodorsalmente articula-se com o arco vertebral e base do processo transversos e, dorsalmente, com a face ventral deste processo que se apresenta com uma crista diapofisária receptora. Medialmente, junto à articulação com o corpo, a costela apresenta uma fossa cranial e outra caudalmente.

Vértebra caudal (figura 83g-l) um pouco esmagada, de modo a apresentar as faces articulares do corpo diagonalizadas (em paralelogramo); processos transversos, diapófises, neurapófise e prezigapófise não preservados. Seu reconhecimento como uma vértebra caudal cranial é sustentado pelo fato de que não existe parapófise (processo para a face articular costocapitular) no corpo da vértebra nem na base do processo transversos. Isto leva a concluir que, ou ela estava ausente (característica de vértebras caudais craniais), ou estava disposta juntamente com a diapófise (processo para a face articular costotubercular), no próprio processo transversos (característica de vértebras truncais caudais). Avaliando o ângulo bastante oblíquo das faces articulares postzigapofisárias, que permitiam uma movimentação iminentemente vertical, e a ausência de faces articulares hemapofisárias, identifica-se esta vértebra como uma caudal cranial.

Corpo com as faces articulares côncavas, sendo a vértebra anficélica, transversalmente apresenta constrição e uma crista hipapofisária relativamente baixa, que não alcança os bordos das faces articulares supracitadas.

Arco apenas com as bases das diapófises e neurapófise, assim como a postzigapófise, preservadas; apenas uma pequena porção da face articular prezigapofisária direita está preservada. Bases das diapófises cranialmente laminar, estendendo-se até a base da prezigapófise (preservado no lado direito), e com dois fracos pilares, um cranial e outro caudal, o cranial mais desenvolvido e possuindo uma fossa dorsalmente, sob a porção laminar. Prezigapófise com apenas uma porção basal direita preservada onde se pode distinguir a face articular de superfície côncava e uma pequena porção hipântrica. Postzigapófise com faces articulares ovaladas, de seção sigmoidal, dispostas obliquamente, convexa dorsalmente, côncava ventralmente, onde se estende pelo hipósforo; hipósforo curto e espesso; fôvea do ligamento elástico posicionado entre ambas as faces articulares e se estendendo dorsalmente pela neurapófise; base da neurapófise mais espessa caudalmente que cranialmente.

Do púbis (figura 85a,d) está preservado apenas a extremidade adacetabular, a extremidade abacetabular e, provavelmente, toda a região central do escapo, não estão preservados, de forma que não se pode avaliar seu real comprimento. A extremidade adacetabular é lateralmente côncava e medialmente heterocélica devido à lâmina medial. Face articular ilíaca oval, de superfície rugosa, possuindo ainda sedimento; cranialmente está um pouco quebrada. Craniolateral, e um pouco abacetabularmente, encontra-se uma grande tuberosidade, de superfície estriada adacetabularmente e rugosa abacetabularmente, mais protrudente nesta região, que é compatível com a origem do AMBN.

Esta superfície se estende abacetabularmente além do início da sincondrose interpúbica. Esta tuberosidade continua no bordo lateral do escapo como uma crista que alcança a superfície de rotura. O escapo possui espessura maior no meio da largura preservada, enquanto que lateralmente tenderia a formar um bordo arredondado se não fosse a supracitada crista proveniente do tubérculo do AMBN. Medialmente o escapo continua em uma lâmina que em toda a sua extensão medial não se encontra preservado qualquer resquício da face articular interpúbica. Contudo, adacetabularmente, esta lâmina curva-se em direção ventral e forma uma incisura em “U”, o que leva a crer que sua extensão medial não era por demais extensa.

Caudalmente encontra-se o processo acetabular isquiático, bem protrudente e dorsalmente recoberto com osso compacto, definindo o limite caudal da face articular ilíaca e demonstrando que a superfície acetabular não era uma face articular. Caudalmente, a face articular isquiática é triangular e rugosa. O forâmen obturado é amplo. Seu limite caudal possui a margem uncinada de forma que, aparentemente, sua margem medial era constituída por uma lâmina óssea delgada ou mais provavelmente aberto, pois seu bordo cranial não mostra sinais de continuidade para o seu fechamento.

Ísquio (figura 85b-c) possuindo a extremidade abacetabular não preservada, de forma que também impede de se avaliar seu real comprimento. A extremidade adacetabular possui o processo obturatório quebrado, e a articulação com o púbis não é explícita. Apenas uma pequena área parece se encaixar com o processo acetabular isquiático do púbis. Face articular ilíaca oval e rugosa, como a do púbis. Ventralmente o osso dirige-se medialmente para formar a sínfise interisquiática, que deixa uma clara face articular. Medialmente (internamente) esta extremidade é relativamente heterocélica.

O osso converge para um escapo de seção transversal triângulo-retangular, com o cateto maior conformando a sínfise interisquiática e a hipotenusa arqueada, formando a face lateral. Nesta convergência, no bordo dorsocaudal, encontra-se um alongado sulco, compatível com o esperado para a origem do ISFM. Este sulco continua até um pouco mais da metade preservada do escapo e desaparece ao mesmo tempo em que esta superfície se aplaina. Face lateral arredondada, com algumas estrias longitudinais que poderiam ser interpretadas como consequência da origem do FMAD-lat; adacetabularmente, estas estrias estão mais evidenciadas. Face medial com a face articular interisquiática com um sulco longitudinal adacetabular, mais plana abacetabularmente, repleta de estrias lamelares indicando uma sínfise interisquiática imóvel mas não sinosteosada.

5.3.2. Discussão

Huene (1942:247) designou duas vértebras cervicais¹¹⁰ como sendo o holótipo de *Spondylosoma*

¹¹⁰ Huene (1942:247) escreve: “In erster Linie bezieht sich der Name auf die Wirbel...”. Pouco adiante (p.247), o autor se refere à(s) vértebra(s) mencionada(s) como: “Die Wirbel, unter denen relativ lange Halswirbel sind...”, induzindo a se pensar que o holótipo se referia às duas vértebras cervicais citadas, que seriam o holótipo. Outra frase posterior (“Nur deshalb, weil diese Skelettknochen mit dem Wirbeln am gleichen Fundort, zum Teil in nächster Nähe voneinander gefunden sind und in Größe und Erhaltungsart unter sich und mit den Wirbeln völlig übereinstimmen und weil mit den Stahleckeria-Skeletten, abgesehen von einem großen Cynodontiereckzahn, andere Reptilien nicht gefunden wurden, habe ich zunächst die Skelettreste mit den Wirbeln vereinigt, es muß aber offen bleiben, ob das richtig ist”) mostra a reunião do holótipo com outras vértebras da mesma localidade-tipo, tomando por base a ausência de táxons reptilianos. A experiência de coleta de exemplares fósseis na Sanga-da-Árvore (“Baum

absconditum. Entretanto, material complementar (parátipos) foi também descrito. Dentre estes, da mesma localidade do holótipo (“*Baum-Sanga*”), encontram-se três vértebras sacrais provenientes de dois indivíduos. O primeiro é composto por duas vértebras articuladas (GPIT 479/30/6-7), e o segundo por uma vértebra isolada (GPIT 479/30/8), de tamanho sensivelmente menor. Huene (1942:250) observa que esta última vértebra possui uma morfologia contígua a que se esperaria da vértebra imediatamente caudal ao conjunto das duas sacrais. Conclui que o primeiro exemplar é composto pelas sacrais I e II e o segundo pela sacral III (*i.e.*, caudal I sinsacralizada). O exame sobre estes exemplares confirma as observações do autor. Por outro lado, o reconhecimento de que esta morfologia é característica do táxon *Spondylosoma absconditum* necessita de comprovação, já que as evidências de terem pertencido ao holótipo são apenas circunstanciais. Com este problema em mente, os comentários sobre a morfologia destas vértebras sinsacrais, referenciados como sendo de *S. absconditum*, podem, realmente, não pertencer a este táxon.

Spondylosoma absconditum é uma forma problemática, pois diversos autores a classificaram em grupos distintos. Basicamente, as propostas defendem a inclusão dentro de dinossáurios (Huene, 1942; Romer, 1956, 1966; Colbert, 1970; Steel, 1970; Bonaparte, 1971a; Galton & Cluver, 1976; Sues, 1990) ou dentro de crocodilotársios (Charig, 1967; Romer, 1972d). Tais posturas podem ser consequência da natureza mista da série-tipo, onde cada autor, trabalhando gradativamente, prioriza um ou outro aspecto morfológico. Galton (2000), recentemente, reconhece que o holótipo (as vértebras cervicais) de *S. absconditum* poderia ser apenas reconhecido como um arcossáurio não-dinossauriano devido à ausência de epípófises¹¹¹, o que não impede que o restante do material represente um verdadeiro dinossáurio (*i.e.*, seja um descendente do ancestral comum mais recente entre *Megalosaurus* e *Hylaeosaurus*) mas que não possui a propriedade nominal. Pode-se notar que a vértebra sinsacral II de “*S. absconditum*” apresenta um pequeno hipósforo (embora o local do provável hipântro da vértebra sinsacral III não esteja preservado; *cf.* Galton, 2000:401, fig.8h,k).

A vértebra sinsacral de Botucaraí foi comparada diretamente com a vértebra sinsacral II de “*S. absconditum*” e mostra uma semelhança muito grande no que se refere ao ângulo das faces articulares ilíacas das costelas sacrais. O processo transversal desta vértebra está quebrado, mas o da vértebra sinsacral III de “*S. absconditum*” assemelha-se bastante, porém difere na morfologia da face articular ilíaca da costela.

Staurikosaurus pricei possui três vértebras sinsacrais, a III sendo uma caudal (*vide* Galton, observação pessoal). A sacral II foi figurada por Colbert (1970; figura 84c-d) e se diferencia sensivelmente na morfologia da face articular ilíaca, na morfologia do processo transversal e na ausência de articulação hipósforo-hipântica.

Sanga) mostra que restos fossilizados de vários exemplares e táxons distintos podem ser encontrados conjuntamente, e que a evidência negativa tomada por base pelo autor para montar a hipodigmia de *Spondylosoma* pode ser fonte de erros. Galton (2000:404) designa a totalidade das vértebras da localidade-tipo (cerca de 5, incluindo as duas sacrais articuladas) como comportando o “lectótipo” de *Spondylosoma absconditum*. Entretanto, analisando o texto de F. von Huene e, devido às evidências tafonômicas supracitadas, assume-se as duas vértebras cervicais (GPIT 479/30/1 e 479/30/2) como holótipo, e o restante do material como parátipos.

¹¹¹ As neurapófises do holótipo de *Spondylosoma* mostram uma morfologia semelhante a encontrada na vértebra cervical IV de *Karamuru vorax*, figurada por Azevedo (1991:141, est.V).

Sereno (1999b) diagnostica eussaurísquios pela presença de articulação hipósfeno-hipântricas¹¹² nas vértebras truncais (a presença destas articulações são também descritas em certos crocodilotársios e interpretadas como homoplasias). A presença de articulação hipósfeno-hipântricas tanto em vértebras craniocaudais como nas sacrais é relatada tanto para paquipedossáurios quanto para terópodes: *Massospondylus*, *Ammosaurus*, *Dilophosaurus*, *Piatnitzkysaurus*, *Baryonyx*, *Sinraptor*, *Monolophosaurus* e *Allosaurus* (Cooper, 1981a; Galton, 1976; Welles, 1984; Bonaparte, 1986a; Charig & Milner, 1997; Currie & Zhao, 1993; Madsen, 1976). Todavia, alguns destes terópodes supracitados possuem um sinsacro sinosteosado, dificultando discriminação clara através das ilustrações publicadas.

A origem pronunciada do AMBN, encontrada no púbis de Botucaraí, possui semelhança com a condição encontrada em *Herrerasaurus* (Novas, 1993; figura 86c), *Guaibasaurus* (Bonaparte *et al.*, 1999; figura 86b) e no púbis de “*S. absconditum*” (figura 86e), mas apenas neste último esta tuberosidade se estende além do início da sincondrose interpúbica.

Como já explicitado, a classificação é consequente de uma análise filogenética. O material aqui descrito é insuficiente para uma análise cladística independente e refere-se este material como *Saurischia indeterminata*.

5.4. *Karamuru vorax*, novo táxon (Crocodylotarsi, Suchia)

Barberena (1978) descreve um grande crânio (UFRGS 0156) por ele referido a *Prestosuchus chiniquensis* Huene, 1938b, mas comenta que tal denominação era incerta. O citado autor também sinonimiza uma outra espécie de *Prestosuchus* (*P. loricatus*) descrito simultaneamente por Huene, 1938b.

O estudo, tanto do material-tipo de *Prestosuchus chiniquensis* como de *P. loricatus*, possibilitou um esclarecimento morfológico em que o UFRGS 0156 mostrava diferenças notáveis, representando um diferente táxon ainda inominado. Por outro lado, dentro do material coletado por Huene (1938b, 1942), referente às séries-tipo de ambos binômios, existiam espécimens que poderiam ser relacionados a este novo táxon. A fim de que sua musculatura seja analisada é necessário a sua denominação. Assim, se propõe formalmente¹¹³ um novo nome para estes espécimens, já referidos por Kischlat & Barberena (1999b) como “*Crurotarsi indeterminata*”.

***Karamuru vorax*, taxon novum**

Derivatio nominis: *Karamuru* (masculino, do tupi *Karamu'ru*, “filho do trovão”), em alusão à suposição de que emitisse sons compatíveis; e *vorax* (do lat. *vorace*, que devora), em alusão ao tamanho e morfologia dos dentes, supostamente compatíveis a um superpredador.

¹¹² Estas articulações são registradas para vértebras truncais de *Herrerasaurus* e *Staurikosaurus* (Novas, 1993:415), mas não para as vértebras caudais.

¹¹³ Como o presente texto não representa uma publicação, as informações aqui contidas devem ser assumidas como preliminares, sendo portanto, um exercício de proposição de um novo táxon.

Holótipo: grande crânio com vértebras cervicais e truncais associadas (UFRGS 0156), descrito e citado na literatura como "*Prestosuchus chiniquensis*" (Barberena, 1978; Barberena *et al.*, 1985; Azevedo, 1991, 1993, 1995a, 1995b; Parrish, 1993; Schultz, 1998; Kellner *et al.*, 1999; Holz, 1999).

Parátipos: restos de crânio e poscrânio relativamente completos (UFRGS 0152); fêmur esquerdo isolado (UFRGS 0472); grande parte das últimas vértebras truncais associadas à série de osteodermas sobre as neurapófises, vértebras sacrais I-II, fragmento da vértebra caudal I com costela, metade dorsal do flio direito com costelas (BSPHG 1933L/7, paralectótipo de *Prestosuchus chiniquensis*).

Material referido: um fragmento de dente (BSPHG 1933L/20), costelas cervicais (BSPHG 1933L/18-9) e truncais (BSPHG 1933L/21), vértebras caudais (BSPHG 1933L/14-7,46), região articular da escápula direita (BSPHG 1933L/43), processos terminais dos ísquios (BSPHG 1933L/22), calcâneo direito (BSPHG 1933L/24, figurado por Parrish, 1993:292, fig.3b, como sendo de "*Prestosuchus*"), fragmentos de dois metatarsianos (BSPHG 1933L/23), cinco osteodermas parassagitais (BSPHG 1933L/26-7,44,46) (*i.e.*, BSPHG 1933L/14-24,26-7,43-4,46, parátipo de *Prestosuchus loricatus*¹¹⁴); extremidade proximal de um grande fêmur esquerdo isolado (UFRGS 0467).

Material potencialmente referível: crânio, com mandíbula fortemente adpressa, de procedência geográfica indeterminada, depositado nos Estados Unidos (MCZ 4167); outros dois exemplares, comportando crânio e poscrânio (UFRGS s/nº) ainda não preparados; caixa craniana isolada (UFRGS 0473¹¹⁵)

Localidade-tipo: Sanga Pascoal, município de Candelária, estado do Rio Grande do Sul, Brasil.

Estrato-tipo: Formação Santa Maria, Cenozona Therapsida, fauna-local Pinheiros, Eoladiniano, Mesotriássico (Barberena *et al.*, 1985; Scherer *et al.*, 1995).

Demais localidades: municípios de Santa Maria (BSPHG 1933L/7, BSPHG 1933L/14-24,26-7,43-4,46), General Câmara (UFRGS 0152); Dona Francisca(?) (UFRGS 0472, 0473); Paraíso do Sul(?) (UFRGS 0467); e São Pedro do Sul (UFRGS s/nº); todos do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Kischlat (1996) fornece uma ampla listagem do material triássico tecodontiano conhecido até então.

5.4.1. Diferenciação preliminar dos demais táxons sul-rio-grandenses relacionados

Parrish (1993:289, tab.2), em sua proposta filogenética para crocodilotársios, reuniu, sob o nome

¹¹⁴ "*Prestosuchus*" *loricatus* Huene, 1938b, é baseado em três arcos vertebrais (BSPHG 1933L/13,45,48), provenientes "...aus der Fundgruppe 1045 in der Sanga, unmittelbar nördlich des Hauses des Theotónio Beles Xavier, westlich von Chiniqua, aus der gleichen Schicht wie Grabung 41, nur etwa 1 m tiefer und gegen 30 m nordwestlicher" (Huene, 1942:185-6), que mostram a presença de epipófises acuminadas nas poszigapófises, além de neurapófises triangulares, de base curta e ápice alongado craniocaudalmente, com espessamento ósseo horizontal (tábula). A presença destas epipófises acuminadas (descritas por Huene, 1942:186) é desconhecida em qualquer crocodilotársio (salvo *Sillosuchus*), assim como a morfologia triangular da neurapófise, pois parece ser baixa para um teratossáurio, mas muito alta para um dinossauriforme. Barberena (1978) tratou este material como indiferenciável de *Prestosuchus chiniquensis*; contudo, os poucos caracteres aqui assinalados são consistentes para uma separação nomenclatural total de *Prestosuchus* e *Karamuru*. Caso contrário, o objetivo da nomenclatura, que é associar formas supostamente semelhantes, reuniria sob um mesmo nome genérico formas com características, até o momento, totalmente distintas. Propõe-se, assim, um novo gênero nominativo para "*P.*" *loricatus*: *Abaporu* (masculino, do guarani, *Ava*, homem; *poro'ua*, canibal). Tal nome faz alusão a um eventual hábito canibal que, no que se refere a paleontologia, é totalmente especulativo.

¹¹⁵ Existem dúvidas quanto à caixa craniana referível ao UFRGS 0152. O espécimen UFRGS 0473 pode, em realidade, pertencer a este espécimen, e ter sido trocado, inclusive com as informações de proveniência e número.

Prestosuchus, além da série-tipo deste, parte da série-tipo de "*Prestosuchus*" *loricatus*; sob o nome "PAPresto" incluiu o holótipo de *Karamuru vorax* (UFRGS 0156) sendo que a tabulação de ambos parecem ser complementares. Como já citado, o exame destas séries mostram diferenças significativas, o que levou a separação nominal do morfótipo *Karamuru*.

K. vorax seria um carnívoro poderoso, mas de mordida menos poderosa que *P. chiniquensis*, potencialmente menos graviportal, pés plantígrados, membros escapulares mais fracos¹¹⁶. Acredita-se que fosse um bípede ocasional e seus dentes maxilares, mostrando desproporcionalidade, induzem a pensar em um animal que possuía uma mordida por estocada, com os dentes funcionando como punhais, que penetravam e descarnavam a vítima. Esta tática foi referida a dinossáurios carnívoros megacefálicos (Bakker, 1996).

K. vorax diferencia-se¹¹⁷ dos demais táxons teratossaurianos sul-rio-grandenses através das seguintes características:

1. de *Prestosuchus chiniquensis*¹¹⁸, pela sínfise mandibular mais fraca, composta tanto pelo dentário como pelo esplenial (este último participando secundariamente), calcâneo mais estreito, com tuberosidade mais alongada e fêmur quase retilíneo, com torção próxima a encontrada em crocodílios (30E-45E), indicando que tenha sido um animal ortógrado.
2. de *Rauisuchus tiradentes*, pela abertura externa da narina menos extensamente alongada, presença de contato lateral entre o premaxilar e o nasal, presença de processo intraorbital do postorbital pouco desenvolvido; neurapófise do eixo com bordo cranial retilíneo-convexo.
3. de *Abaporu loricatus*, pela ausência de epipófises acuminadas nas poszigapófises das vértebras cervicais e truncais.
4. de *Procerosuchus celer*, pela morfologia do úmero não mostrar a excepcional delgadeza encontrada neste táxon.
5. de *Barberenasuchus brasiliensis*, pelo seu tamanho avantajado.

5.4.2. Descrição da cintura pélvica e fêmur

A pelve e o fêmur em questão pertencem ao parátipo de *Karamuru vorax* (UFRGS 0152). A pelve está um pouco distorcida e sua preservação não é muito boa, mas pode-se observar algumas estruturas que sustentam o MPHA. Deve-se atentar que o MPHA não deve ser encontrado na totalidade, mas sim um pouco derivado em direção ao padrão plesiomórfico crocodiliano, assim como eventuais derivações teratossaurianas, que podem somente ser especuladas por base na topografia óssea e na inconsistência da aplicação do MPHA. As medidas encontram-se na tabela 25.

¹¹⁶ A reconstrução publicada por Holz (1999) foi, provavelmente, baseada em *Riojasuchus* e *Varanus*, e deve ser utilizada com cautela. Material pertencente ao parátipo (UFRGS 0152) contraria alguns detalhes (e.g., morfologia do pé).

¹¹⁷ As características diferenciadoras citadas são apenas operacionais. Diagnóstico é um procedimento que deve ser feito após uma análise filogenética, sendo consequência desta. Não se possui como objetivo a tabulação e polarização de caracteres e estados, visando esta análise.

¹¹⁸ *Prestosuchus chiniquensis* Huene, 1938b, é a espécie-tipo de gênero nominativo *Prestosuchus* Huene, 1938b, por designação subsequente de Krebs (1976:75) e, de maneira independente, por Barberena (1978:63).

Pelve

Pelve (figura 87) com o ílio disposto sub-horizontalmente, com o acetábulo dirigido ventralmente; ala preacetabular pouco desenvolvida, ala postacetabular bastante rústica e bem mais extensa. Face medial com evidências de locais de articulação para duas vértebras sinsacrais (o lado esquerdo possui restos destas vértebras), mas, caudalmente, a ala postacetabular estende-se em uma crista medial, que poderia ter alguma interação com a vértebra caudal I. Entretanto não há evidências de articulação e, portanto, sinsacralização. Esta interação, se fosse o caso, seria apenas através de ligamentos. O acetábulo encontra-se totalmente fechado e as articulações com o púbis e ísquio são robustas. Face lateral ventralizada, com a crista dorsal bastante espessa. Cranialmente, esta crista estende-se pela espinha cranial, esta pouco desenvolvida. Imediatamente caudal, apresenta um forte pilar ósseo heterocélico (crista supracetabular), que liga o bordo dorsal à margem dorsal do acetábulo, craniocaudalmente convexo, dorsoventralmente côncavo. Caudalmente à crista supracetabular, a crista dorsal se divide em duas cristas divergentes: uma acompanha o bordo mais dorsal, outra, acompanha a face lateral. A crista dorsal, cranialmente, e sua continuação lateral, caudalmente, mostram evidências de origens musculares, com características rugosidades. A crista supracetabular não mostra evidências de origens musculares a não ser na sua porção mais dorsal, coalescente com a crista dorsal. Caudalmente à crista supracetabular existe uma fossa aparentemente lisa, limitada caudalmente por uma leve rugosidade no lado esquerdo (o lado direito encontra-se mal preservado). Daí em diante (*i.e.*, caudalmente), o osso se expande em uma espinha caudal volumosa, tornando-se bastante robusto, possuindo uma crista medial (já citada), que provavelmente interagia com a vértebra caudal I; ambas as cristas dorsais (também já citadas), menos desenvolvidas na comparação com a primeira, e com a face ventral arredondada. Acetábulo fechado com os processos púbico e isquiático fortes. Devido à não-abertura do acetábulo e a sua sub-horizontalização, estes processos não são conspicuamente diferenciados como processos. Lábio do acetábulo formando uma crista bem desenvolvida ventralmente à crista supracetabular; cranialmente, estende-se até à articulação iliopúbica, onde, aparentemente, coalesce e dirige-se medialmente, margeando esta sincondrose até formar o contorno medial interno do acetábulo, onde não há a participação do ísquio; porém, caudalmente, se extingue bem antes da articulação ilioisquiática, e a face articular não se estende caudalmente. O limite do acetábulo passa a ser, então, arredondado. Esta morfologia mostra que o antitrocânter (*i.e.*, face articular femoral) não se estende no seu limite sobre o ísquio

Púbis arqueado abacetabularmente, com a extremidade adacetabular forte, articulada apenas com o ílio; escapo espesso lateralmente e laminar medialmente, na região cranial é convexo transversalmente, de forma que a face craniodorsal é convexa e a face caudoventral define uma ampla fossa. Extremidade adacetabular sem processo isquiático, e, aparentemente, sem qualquer articulação com o ísquio; medialmente, a lâmina medial já se pronuncia, suportando o acetábulo na sua porção craniomedial, e, embora não participe efetivamente deste (não existe face articular femoral), a sincondrose iliopúbica é espessada, ventralmente, para suporte. Dorsalmente, possui as lâminas mediais de ambos os púbis tendendo a se reunir abacetabularmente, e formando uma ampla fossa, com a porção mais cranial quase horizontal. Nesta região, a pelve está mal preservada e existe grande quantidade de

preenchimento por durepóxi, o que leva a supor que a sincondrose interlaminar poderia ser mais extensa adacetabularmente, estendendo-se até a base do acetábulo. Lateralmente, existe uma protuberância óssea, oval, mais desenvolvida em sua região ventral, e que se estende até o nível horizontal da fossa supracitada. Escapo curvado abacetabularmente, lâminas mediais articuladas entre si, formando uma superfície craniodorsal convexa; contrariamente, na face ventrocaudal, forma-se uma ampla fossa, que se limita, dorsocaudalmente, pela fossa dorsal supracitada; abacetabularmente, esta fossa se estende até a extremidade abacetabular. Esta morfologia lembra a encontrada em crocodílios, onde existe uma lâmina medial cartilaginosa oblíqua que se articula com sua antípoda, formando uma superfície convexa craniodorsal e uma superfície côncava ventrocaudal (cf. figura 17k-l). Neste sentido, o púbis crocodiliano seria apenas comparado à extremidade adacetabular do presente material, e todo o escapo, assim como a extremidade abacetabular, encontrar-se-ia cartilaginosa. Extremidade abacetabular intumescida, de seção transversal triangular retangular (*i.e.*, o cateto maior forma o bordo cranial, o cateto menor a sincondrose interpúbica e a hipotenusa, levemente arqueada, diposta obliquamente). Assim sendo, a intumescência é efetivamente medial, lateralmente estando ausente, e o bordo lateral é coalescente com o bordo do escapo até o limite adacetabular onde se encontra a supracitada protuberância óssea.

Ísqiu um pouco mais curto que o púbis, tem aspecto laminar adacetabularmente limitado por um pilar ósseo na porção caudal que se estende pelo seu comprimento e com a extremidade abacetabular intumescida. Extremidade adacetabular comportando parte do acetábulo, com antitrocânter bem desenvolvido e lábios do acetábulo protrudentes; cranialmente, o processo obturatório é laminar, gradativamente diminuindo na extensão; lateralmente, existe uma profunda fossa; e, medialmente, articula-se com seu antípoda na sua região mais cranial, formando outra fossa, esta profunda e estreita, que se estende abacetabularmente; caudalmente, o pilar ósseo mostra uma protuberância caudal, seguida de um sulco que se estende pelo seu comprimento. Escapo com a parte laminar sem articulação com seu antípoda e alcançando sua extensão mínima; o pilar mostra, caudalmente, a continuação do sulco supracitado e se expande para a formação da extremidade abacetabular. Nesta parte, o osso deixa de possuir sua cobertura compacta e passa a possuir uma conformação distinta, semelhante à conformação encontrada na extremidade abacetabular do púbis, mas melhor definida, mostrando que a natureza óssea parece ter sido mais esponjosa de forma que o processo de fossilização foi diferente, onde a permineralização sofrida foi ampla. Nesta região a crista volta a se expandir e a se articular com sua antípoda; o pilar também se expande e todo o conjunto se intumescce. A face terminal do osso é rugosa, de modo a sugerir uma extremidade cartilaginosa.

Quanto à musculatura, pode-se reconhecer algumas estruturas relacionadas. O MPHA mostra que o CUPD seria originado das faces mediais do ílio e da extremidade adacetabular do ísqiu, além dos corpos da vértebras e costelas sacrais. Não existem evidências inequívocas preservadas, mas o ílio mostra uma ampla superfície medial, tanto oposta ao acetábulo, como também no processo púbico, que poderia ser o local de origem do CUPD, assim como a superfície ventral das vértebras sacrais. A face medial da extremidade adacetabular do ísqiu é reduzida pela articulação entre suas lâminas, além do fato de que o processo púbico do ílio é bem mais alto. Embora sem evidências de sua presença, não existem impecilhos para um CUPD originado da face medial do ílio e vértebras sacrais. O ILTR é

esperado ser originado das vértebras truncais mais caudais, e a presença de uma incisura ILTR pouco desenvolvida, e lateralmente disposta, mostra que este músculo não teria um desenvolvimento tão grande quando comparado com o estado encontrado em crocodílios. O ILFM seria originado da face lateral do ílio. Neste local encontra-se a crista supratrocantérica e uma fossa imediatamente caudal. Enquanto que a porção dorsal desta crista evidencia uma origem muscular, a fossa imediatamente caudal não. Assim, a princípio, não existiriam evidências de uma origem dupla para o ILFM, mas sim de uma origem única, margeando dorsalmente a crista supracetabular. Se duplo, a origem do ILFM-cdl teria que ser encontrada caudalmente à origem do ILFM-crn, e uma leve rugosidade descrita caudalmente à fossa seria então compatível.

O PIFM em crocodílios é encontrado medialmente na extremidade adacetabular do púbis. Aves possuem a pelve como um todo muito modificada, e o PIFM pôde ser hipotetizado apenas como um resíduo morfológico. A pelve de *Karamuru* mostra uma ampla fossa dorsal entre ambos os púbis, topograficamente correlata com o local de origem do PIFM em crocodílios. Se a morfologia desta fossa for correlacionada com o desenvolvimento deste músculo, este seria muito desenvolvido. Entretanto pode não ser o caso. Caudomedialmente à supracitada protuberância óssea encontrada no púbis (a ser relacionada ao AMBN), existe um degrau que poderia ser relacionado à deflexão do PIFM no seu curso dorsal ao AMBN, com origem na face medial do púbis e desenvolvimento compatível com o encontrado em crocodílios (embora autapomorfias possam ser consideradas em nível especulativo). O AMBN parece não possuir problemas em ser hipotetizado como originado da supracitada protuberância óssea. Seria um músculo forte de origem tendinosa ampla.

O ILTB é hipotetizado pelo MPHA como músculo triplo. O ILTB-crn teria origem na espinha cranial do ílio, e rugosidades presentes atestam uma origem muscular. O fraco desenvolvimento desta espinha sustentaria um músculo também fraco. Não existem evidências inequívocas de uma origem dupla para o ILTB-lat (ILTB-itm+ILTB-cdl), pois a crista dorsal do ílio mostra rugosidades contínuas desde a crista supratrocantérica até a divergência em duas, onde a mais ventral é conspícua em ser interpretada como uma origem muscular, e fornecendo evidências de um ILTB-lat. Contudo pode-se argumentar que a porção mais cranial da origem do ILTB-lat teria relações com o ILFM, e a porção mais caudal seria mais pronunciada pela independência.

O MPHA prevê um PITB de origem no bordo cranial da lâmina da extremidade adacetabular do ísquio. Embora não existam evidências de sua origem, no que se refere ao ísquio, não há porque se pensar na sua ausência. Da mesma forma, não existem evidências da origem do TBFL-drs. Contudo a região de origem do TBFL-drs em crocodílios é caudal à origem do ILTB-cdl e CRFL-lat em crocodílios, e o ílio de *Karamuru* possui uma ampla região que forneceria espaço para sua origem. Por sua vez, o escapo do ísquio, lateralmente, na porção ainda possuidora de revestimento ósseo compacto, existe uma protuberância óssea compatível com a origem do TBFL-vnt. Não há porque se pensar na presença do PBTB, já que sua ausência é apomórfica para arcossáurios.

O MPHA também prevê que um FMAD de origem dupla poderia ser encontrado na face lateral do ísquio. A condição crocodiliana sustenta uma origem para o OBTR entre ambas as origens um FMAD. Já foi aqui comentado que a mesogradia secundária crocodiliana proporciona tal topografia, mas a

ortogradia crocodilotarsiana não-emidossauriana (excessão feita aos belodôncios) não suporta um OBTR extensamente interposto entre as origens do FMAD, assim como uma origem extensa para o FMAD-med sobre a face lateral do processo obturatório do ísquio. Realmente, o processo obturatório crocodiliano é bastante extenso, mas a morfologia deste processo em dinossáurios não-aviários, assim como em crocodilotársios basais (incluindo *Karamuru*) é bem menos significativo. Embora o presente material não apresente evidências inequívocas das origens do FMAD, a origem do FMAD-med estaria presente cranialmente na face lateral do processo obturatório e o FMAD-lat seria encontrado ao longo do pilar do ísquio, caudalmente.

Já se discutiu extensamente a problemática de se assumir um OBTR triplo, seguindo um modelo crocodiliano, como sendo plesiomórfico. Embora o OBTR-mpb possua evidências de um grande desenvolvimento através da ampla fossa ventrocaudalmente no púbis, o OBTR-lpb necessariamente teria de possuir um curso ventral ao AMBN, e tal conformação apresenta dificuldades de visualização, já que o escapo púbis possui uma grande extensão transversal (na comparação com crocodílios, onde o “escapo” é estiliforme na sua porção óssea¹¹⁹). Para se reconhecer o OBTR-lpb, este seria consequência de alguma migração da origem do OBTR-mpb por sobre o púbis e também por sobre seu bordo. Não existem evidências que suportassem tal afirmativa no espécimen em questão. Muito pelo contrário, pois a face ventrocranial do púbis é bem definida por pilares ósseos laterais à concavidade central. Por outro lado, a origem do OBTR-isc deveria se restringir à extremidade adacetabular do ísquio, evitando um estrangulamento pelos FMAD's. O espécimen em questão não fornece evidências inequívocas de sua origem, mas também não refuta o MPHA.

Um CRFL triplo é previsto pelo MPHA. A porção da crista dorsal do ílio, inferida como sendo do ILTB-lat, possui, no exemplar em questão, uma “continuação” um pouco defasada. Em crocodílios, a origem do CRFL-lat é logo caudal à origem do ILTB-cdl. A “continuação” defasada encontrada no fóssil poderia ser hipotetizada como sendo a evidência da origem do CRFL-lat. Por outro lado, a origem do CRFL-crm pode ser facilmente encontrada caudalmente na extremidade adacetabular do ísquio, como uma protuberância baixa. A origem do CRFL-cdm, encontrada nos arcossáurios coronais no ligamento ilioisquiático, só pode ser hipotetizada como provável.

A origem do ISFM não apresenta dificuldades em ser hipotetizada sobre o sulco presente na face caudal do ísquio. Por outro lado, a origem do CDFM-plv sobre o ílio pode ser hipotetizada na região medial da espinha caudal, ventralmente à crista medial que supostamente teria alguma interação com a vértebra caudal I. No que se refere às origens vertebrais do CDFM-plv e do CDFM-cdl, o MPHA pode ser aplicado sem problemas, embora não existem evidências inequívocas preservadas de origens musculares nas vértebras sacrais e craniocaudais.

Fêmur

O holótipo (UFRGS 0156) não possui os ossos apendiculares preservados. Por sua vez, o parátipo UFRGS 0152 (figura 88a-b) possui ambos os fêmures preservados, embora estejam bastante

¹¹⁹ Como já dito, este “escapo” seria correlacionável apenas com a extremidade abacetabular do púbis de *Karamuru*.

esmagados. A morfologia dos osteodermas de ambos os espécimens é bastante similar, embora haja certa disparidade no tamanho. O holótipo possui o maior osteoderma com cerca de 9,9cm e o UFRGS 0152 possui o maior osteoderma com cerca de 4,6cm. A co-especificidade de ambos os espécimens é sugerida por base na morfologia destes osteodermas.

Um outro espécimen (UFRGS 0472, aqui também designado como parátipo), representado apenas pelo fêmur esquerdo (figura 88c-g), está preservado em relativo bom estado, não apresentando distorções. Sua morfologia concorda plenamente com os fêmures do parátipo UFRGS 0152 e será utilizado para a descrição a seguir. Este fêmur apresenta a extremidade distal não distorcida ou esmagada; o corpo está reconstituído com gesso logo distalmente ao trocânter CDFM e apresenta-se um pouco esmagado distalmente juntamente com a extremidade distal; esta última apresenta-se em bom estado. Em norma lateral o osso não é sigmoidal, embora apresente certa curvatura distalmente; em norma cranial apresenta-se com certo curvamento medial, principalmente no que se refere à extremidade proximal.

Extremidade proximal expandida, revestida por osso compacto apenas distal, proximal e principalmente lateralmente, o osso apresenta-se esponjoso, permineralizado por sedimento. Proximalmente, a face articular femoral apresenta-se com um profundo sulco longitudinal à cabeça, o que leva a supor um espesso revestimento cartilaginoso que se estendia pelas faces craniolateral e caudomedial. Cabeça disposta obliquamente em um ângulo de cerca de 26E com o eixo transcondilar; lateralmente apresenta uma profunda inserção disposta obliquamente, desde a porção mais medioproximal até uma porção distolateral, na região do colo (*i.e.*, na região onde a extremidade proximal inicia sua expansão) apresenta-se mais aprofundada; distalmente este sulco continua pelo corpo como uma crista baixa e larga, mais pronunciada lateral que proximalmente, que se transforma em um sulco pouco nítido distalmente, que tende a se dirigir laterocaudalmente em espiróide, alcançando a face caudal. Bordo lateral do osso espesso, com uma concavidade irregular proximalmente (esta concavidade também é encontrada no parátipo UFRGS 0152); caudalmente encontra-se também uma profunda fossa, mais pronunciada na porção distal, próximo ao trocânter CDFM. Tuberosidade do ligamento da cabeça bem desenvolvida.

Corpo, na região do colo, com uma impressão muscular alongada cranialmente, que se estende até a região reconstituída de gesso. Caudalmente, distalmente à profunda fossa supracitada, encontra-se o trocânter CDFM, baixo, obtuso, onde se pode distinguir três regiões de inserção muscular: uma lateroproximal, outra sobre o cume rombo do citado trocânter e a terceira medialmente a este cume. Pouco mais distalmente encontra-se a reconstituição por gesso que, no parátipo UFRGS 0152, embora preservada, apresenta-se muito alterada tafonomicamente. Desta reconstituição em gesso inicia-se, lateralmente, uma crista que percorre o bordo lateral do fêmur até a extremidade distal, esvanecendo-se na base do côndilo lateral. Medialmente, uma outra crista inicia-se a partir da reconstituição em gesso, e percorre a face caudal do osso obliquamente, convergindo à primeira crista (estas cristas podem ser detectadas no parátipo UFRGS 0156, a lateral bem nítida, a medial, nem tanto); a região entre estas cristas apresenta-se pontuada e rugosa, e sua natureza tafonômica não deve ser descartada embora pareça ser uma região de inserção muscular.

Extremidade distal comportando diversas estrias caudalmente na base dos côndilos, na região poplíteia, no entepicôndilo e no ectepicôndilo, provavelmente podendo ser referidas a ligamentos e origens de músculos da perna (e.g., músculo gastrocnêmio); cranialmente poderia ter existido um raso sulco patelar mas, em ambos espécimens, esta região encontra-se não só relativamente esmagada mas também afundada. Côndilos provavelmente tendo possuído um revestimento cartilaginoso bastante espesso, já que a face articular distal destes não se apresenta como uma superfície óssea compacta e morfologia arredondada, mas sim composta por osso esponjoso permineralizado, com uma superfície irregular chegando, nos côndilos lateral e fibular, a apresentar-se como uma concavidade. Esta concavidade, embora provavelmente ampliada por excesso de preparação, poderia comportar a ancoragem da epífise cartilaginosa. No parátipo UFRGS 0156 estes côndilos apresentam-se também rugosos distalmente, formados por osso esponjoso permineralizado. Assim sendo, os côndilos só podem ser descritos no que se refere as suas porções caudais das seções transversais subdistais. A do cômulo medial é triangular, assim como a do cômulo lateral; e a do cômulo fibular é arredondada.

Quanto à musculatura, grande parte da topografia descrita pode ser relacionada com relativa facilidade. Alguns músculos (ILFB, AMBN, ILTB, PITB, TBFL, PBTB, CRFL) descritos para a pelve não serão aqui tratados, simplesmente porque o MPHA hipotetiza uma inserção extra-femoral. Contudo, a atual hipótese de homologia para o PIFM permite algum comentário.

O MPHA prevê que o CUPD se originaria medialmente ao trocânter CDFM e realmente encontra-se uma forte concavidade nesta região, compatível com uma ação de adução e rotação lateral. A falta de evidências do CUPD no ílio é aqui, nitidamente compensada. O ILTR é esperado ser inserido no incípido colo do fêmur. Uma das dúvidas já comentadas foi sobre a inserção dupla do ILTR em crocodilianos. Seria ela homóloga ou paralela à condição aviária, e a conclusão inferida foi pelo paralelismo. Assim sendo, uma inserção dupla aconteceria em algum ponto da linhagem crocodilotarsiana e poderia ter relações com a extensão proximal da inserção do ILM, que dividiria a área ancestral em duas (por sua vez, este processo foi tentativamente relacionado ao início dos hábitos anfíbios emidossaurianos). A morfologia encontrada no presente espécimen (pouco evidente no parátipo 0152) sugere que a impressão muscular encontrada cranialmente na base da extremidade proximal poderia representar esta inserção, e que a inserção bem proximal para o ILM (a ser comentada adiante) precluireia uma segunda área de inserção para o ILTR. Esta inserção é compatível com um movimento de protração, mas não de rotação medial. Por outro lado, a presença de apenas uma área de inserção encontra suporte no MPHA, fornecendo algum subsídio para que uma inserção dupla possa ser, eventualmente, correlacionável às mudanças miológicas dos emidossáurios. Por outro lado, é compatível com uma articulação coxofemoral restrita para movimentos rotacionais.

Conforme o MPHA, o ILM estaria inserido na região lateral da face cranial da extremidade proximal. Nesta região, encontra-se um profundo sulco oblíquo que, distolateralmente, forma um protuberância óssea. A graviportalidade de teratossáurios (Bonaparte, 1984), aliada a um ortogradismo (Benton, 1984) sem disposição medial da cabeça do fêmur, poderia ter levado a um padrão miológico semelhante ao aqui proposto para *Plateosaurus*, mas não é o caso. A ventralização não só do acetábulo como também da lâmina do ílio, transferiu a origem do ILM lateralmente, com alguma semelhança ao

encontrado nos eurípodas aqui estudados (e.g., *Stegosaurus*, *Euoplocephalus*) que, por sua vez, possuem disposição medial da cabeça do fêmur. Cerca de dois ILMF's podem ser propostos, um ILMF-crn, com a ação de rotação medial e certa abdução e um ILMF-cdl, com uma ação abdução postural. Este profundo sulco fornece subsídio para uma forte ação abdução, mas para uma ação rotatória medial não. Contudo, pode-se enfatizar que distolateralmente este sulco transforma-se numa projeção óssea baixa que poderia ser especulada como possuindo certa retração. Esta hipótese já foi aqui descrita para *Alligator*, embora a extensão proximodistal de sua inserção fornecesse margens para outras considerações. Pode-se assim concluir que o ILMF era um músculo curto, extenso craniocaudalmente na origem e inserção, possuiria um componente abdução postural muito forte, principalmente na sua porção cranial e um componente acessório retrator, principalmente na sua porção caudal e, finalmente, a especialização e divisão de tarefas suporta um ILMF duplo, senão topográfico (em termos de evidências osteológicas), mas pelo menos funcional (em termos biomecânicos).

O MPFA prevê um PIFM inserido sobre o FMTB-int (=FMTB-med) e, se existirem algumas evidências osteológicas de uma inserção óssea, estas fugiriam do encontrado nos arcossáurios coronais e teriam um teor especulativo bastante grande.

Não existem evidências que suportem um FMTB triplo. Todos os espécimens à disposição não mostram sequer evidências (e.g., estrias, rugosidades, linhas intermusculares) que suportam a presença do próprio músculo. Tal fato é devido às características tafonômicas dos ossos. Fêmures de aetossáurios, por sua vez, mostram evidências de um FMTB, pelo menos, duplo (figura 73c).

O padrão de inserção do FMAD crocodiliano difere bastante do padrão aviário e se espera que o padrão crocodiliano aqui seja encontrado. As duas cristas convergentes encontradas na face caudal sugerem que sejam evidências deste padrão: o FMAD-lat inserir-se-ia na supracitada crista lateral que se dirige ao côndilo lateral e a crista oblíqua seria o local de inserção do FMAD-med, com alguma coalescência entre ambas as inserções, que poderia estar representada pela superfície rugosa encontrada entre ambas as cristas. Tal disposição disponibilizaria espaço para o trânsito do PITB e do OBTR-lat.

O MPFA prevê a inserção única do OBTR lateralmente na face caudal da extremidade proximal, sendo o músculo que se insere mais proximalmente em arcossáurios. Nos espécimens à disposição existe uma profunda fossa nesta região que possibilita a inserção de um vigoroso músculo com a ação de rotação lateral. Como os movimentos rotacionais do fêmur estão minimizados pela articulação coxofemoral, pode-se pensar que esta rotação era iminentemente postural. A rotação lateral femoral também permite que os pés sejam abduzidos, i.e., sejam mantidos numa posição craniocaudal. A morfologia dos pé de teratossáurios e bem conhecida através de pegadas comumente denominadas por *Isochirotherium*, e estas mostram um posicionamento craniocaudal e parassagital dos pés (Krebs, 1965, 1966).

Distalmente à inserção do ILMF, lateral ao trocânter CDFM, existe uma crista baixa, semi-espiralada que poderia perfeitamente ser hipotetizada como sendo a inserção do ISFM. Tal topografia conferiria uma ação de rotação lateral, ação esta já explicada como restrita. Mas deve-se lembrar que restrição do movimento não significa exclusão do movimento, e que os músculos não são

acionados independentemente em movimentos padronizados. Todo o complexo muscular trabalha em conjunto, enfatizando este ou aquele vetor para alcançar o movimento pretendido dentro de limites biomecânicos bem adaptados a um meio ambiente durante um certo período de tempo, até que fatores bióticos e/ou abióticos tornem estes limites biomecânicos desvantajosos, o que levaria a uma seleção negativa.

A inserção do CDFM seria dupla, com o CDFM-plv disposto proximolateralmente ao trocânter CDFM e o CDFM-cdl inserindo-se sobre o trocânter CDFM. Os espécimens em questão suportam esta afirmação perfeitamente. O CDFM-plv inserir-se-ia sobre uma superfície rugosa proximolateralmente ao trocânter CDFM e o CDFM-cdl sobre este. A presença do tendão FMFB é bastante provável pela filogenia, mas não existem evidências (e.g., trocânter CDFM pendente) de sua presença.

5.5. Considerações sobre a hipótese filogenética de Parrish (1993)

O único autor que tratou da filogenia (em termos cladísticos) de teratossáurios foi Parrish (1993; figura 89a), embora muitos táxons e caracteres não tenham sido investigados. Este autor tratou o aqui preposto holótipo de *Karamuru*, designado como “Porto Alegre specimen of *Prestosuchus*”, e a série-tipo de *Prestosuchus* (que inclui material referível a *Karamuru*) como dois táxons operacionais que, aparentemente, se complementam. Mas sua análise está comprometida já que alguns caracteres não encontram-se preservados nos táxons tratados ou a literatura pertinente mostra distintos estados, contrariando os valores indicados por ele (tabelas 26, 27 e 28). Seu estudo também está sujeito às seguintes imperfeições: (1) considerações sobre a ordenação implícita de alguns caracteres (e.g., ©©1&9, e ©©31&41), embora tenha sido explícito no contrário¹²⁰ (comentado em Gower, 1996:370); (2) homologias topográficas questionáveis (©3); (3) inversões de polarização no fraseio mas não na tabulação (©©4,39); (4) estados não tabulados (©10, estando o fraseio invertido) ou não explicitados (©©11,22), em que os estados do ©11 parecem estar tabulados no ©10; e (5) definições pouco precisas, que necessitariam de eventuais considerações explicativas (e.g., ©©18,32,34).

Alguns estudos posteriores ao trabalho de Parrish (1993) comprometem ainda mais sua análise. Alcober (2000) e Gower (1999) descrevem os crânios de *Saurosuchus* e de *Batrachotomus*, respectivamente, e Clark *et al.* (2000) comentam a anatomia craniana de *Pseudhesperosuchus*, sendo que tais espécimens foram consultados pelo supracitado autor. Contudo, é o estudo de Wu & Russel (2001), sobre a morfologia de *Turfanosuchus dabanensis*, que mostra que supostas apomorfias de crocodilotársios (e.g., articulação astragalocalcaneal rotatória) coexistem com estados considerados não-crocodilotarsianos (e.g., presença de dentes palatais¹²¹) e demonstra que a filogenia de

¹²⁰ Parrish (1993:288): “All binary and multistate characters were defined as unordered to remove any implicit assumptions about character transformation series”.

¹²¹ Mattar (1985, 1987, 1989) indica a presença de dentes palatais para *Barberanasuchus brasiliensis*. Entretanto, um exame mais minucioso do holótipo e único espécimen (MCN-PUCRS 0220), mostra que estes dentes são relativamente grandes e pertencem à série maxilar. O lado direito do crânio está comprimido, de modo que o maxilar está deslocado medialmente

crocodilotársios basais deve ser re-estudada em um contexto muito mais amplo de caracteres¹²² e de táxons, incluindo arcossauromorfos não-arcossaurianos.

A simples correção dos estados tabulados (tabelas 27 e 28), assim como a exclusão dos caracteres 18, 32 e 34 (por serem poucos precisos no fraseio) e dos táxons *Lotosaurus* e *Lewisuchus* (pelas ausência de estudos mais acurados e dúvidas quanto aos estados tabulados pelo citado autor) fornece um resultado distinto (figura 89b) onde existe um amplo colapso de crurotársios basais.

5.6. Comentários sobre a anatomia de *Prestosuchus chiniquensis*

A consulta à série-tipo¹²³ de *Prestosuchus chiniquensis* revelou que o lectótipo não possui osteodermas preservados, mas o paralectótipo possui, sendo estes virtualmente iguais ao encontrado no holótipo (UFRGS 0156) e em um dos parátipos (UFRGS 0152) de *K. vorax*¹²⁴. Entretanto, estes últimos espécimens mostram caracteres que são frontalmente distintos ao encontrado no lectótipo de *P. chiniquensis*, levando a crer que a série-tipo de *P. chiniquensis* é mista, e que o paralectótipo representa o morfótipo *Karamuru vorax*.

Pode-se diferenciar os dois morfótipos pelos seguintes caracteres: (1) sínfise mandibular composta ou apenas pela articulação interesplial (*Prestosuchus*, apomorfia), ou composta pelas articulações interdentária e interesplial (*Karamuru*, plesiomorfia); (2) torção ortogonal da cabeça do fêmur, ou com esta disposta craniocaudalmente (*Prestosuchus*, apomorfia), ou torção oblíqua da cabeça do fêmur (*Karamuru*, plesiomorfia); (3) tuberosidade do calcâneo, ou extremamente curta e larga (*Prestosuchus*, apomorfia), ou tuberosidade mais alongada e não tão larga (*Karamuru*, plesiomorfia). O calcâneo de *Prestosuchus* se assemelha, de certa forma, ao encontrado em alguns aetossáurios (*Typhothorax*).

O fêmur de *Prestosuchus* possui como característica conspícua a torção da cabeça do fêmur formando um ângulo próximo de 90° com o eixo transcondilar e, dentro da literatura consultada, o único táxon com semelhante estado é *Turfanosuchus* (Wu & Russel, 2001). Quanto às inserções musculares, o padrão hipotético aqui desenvolvido, e testado em *Karamuru*, se aplica sem maiores problemas (figura 90). Deve-se salientar que o acetábulo é disposto ventralmente, capeando a extremidade proximal do fêmur (o que não é o caso em *Turfanosuchus*) e que a cabeça do fêmur possuía uma epífise cartilaginosa poderosa, evidenciada por um forte sulco proximal. Devido a estas características, a biomecânica de *Prestosuchus* deve ser estudada mais atentamente, já que foge totalmente do padrão encontrado nos outros táxons arcossaurianos.

¹²² E.g., presença de processo intrafenestral do esquamosal, presente em *Karamuru* e *Saurosuchus*, e ausente nos demais; ausência de sutura premaxilonasal (maxilar exposto na abertura externa da narina) com esta abertura bastante alongada, e nasal articulando-se com o maxilar através de uma superfície discoidal levemente pedunculada, presente em *Batrachotomus*, *Fasolasuchus* e *Rauisuchus* e ausente nos demais.

¹²³ A série-tipo de *Prestosuchus chiniquensis* Huene, 1938b, comporta dois espécimens. Kischlat & Barberena (1999a) designaram o primeiro espécimen (BSPHG 1933L/1-3,5-6,8-12,28-35) descrito por Huene (1938b) como lectótipo, e o segundo (BSPHG 1933L/7) como o paralectótipo. Tal designação já tinha sido feita por Krebs (1973:76). Como já citado, o paralectótipo de *Prestosuchus chiniquensis* representa o morfótipo *Karamuru vorax*, e foi aqui designado como um de seus parátipos.

¹²⁴ Azevedo (1991:95) descreve e figura (fig.11) os osteodermas de *Karamuru vorax*.

A fossa do CUPD pode ser observada medialmente ao trocânter CDFM. O ILTR é esperado ser inserido no incípido colo do fêmur, numa impressão muscular encontrada cranialmente na base da extremidade proximal. Esta inserção precluiria ainda mais as ações de torção medial para o ILTR, possuindo, basicamente, a ação de protração. Eventuais rotações mediais seriam mínimas e apenas estritamente posturais. Tal topografia implica numa manobrabilidade bastante restrita, com a movimentação do fêmur quase se restringindo à translação craniocaudal. Tal qual *Karamuru*, o ILMF estaria inserido na região lateral da face cranial da extremidade proximal, entretanto a morfologia é um pouco distinta. A face lateral possui uma depressão que se alonga distalmente, com o fundo possuindo certa inclinação em direção caudal. Seria nesta posição mais distal que o ILMF inserir-se-ia, fornecendo um movimento abdução com maior torque e menor velocidade. A preservação do osso permite ainda hipotetizar que a porção mais caudal desta inserção forneceria certa retração. Assim o ILMF duplo é sustentado nas mesmas bases que o inferido para *Karamuru*.

Uma crista disposta proximodistalmente na face cranial do corpo poderia fornecer suporte para uma divisão do FMTB, embora não se possa inferir se esta representa a clivagem do FMTB (FMTB-int+FMTB-ext) ou do FMTB-ext (FMTB-itm+FMTB-lat). O modelo crocodiliano, secundariamente derivado, suportaria a clivagem do FMTB, mas a ortogradia inferida para este táxon, juntamente com o MPHA, suportaria a clivagem do FMTB-ext.

A preservação não proporciona conclusões sobre o padrão de inserção do FMAD. Por outro lado, a inserção única do OBTR lateralmente na face caudal da extremidade proximal é bem marcada, embora bem menos que em *Karamuru*. O tubérculo do ligamento da cabeça, por sua vez, é bem mais desenvolvido. Tal morfologia parece indicar uma adução mais pronunciada do que uma rotação lateral, *i.e.*, o OBTR passa a ser um músculo iminentemente postural.

Também para o ISFM, a preservação não suporta conclusões, mas pode-se especular sua inserção entre as do OBTR e a do ILMF, na face caudal. As inserções do CDFM-plv e CDFM-cdl são claras, e a morfologia romba e ampla do trocânter CDFM é semelhante ao encontrado em *Karamuru*, o que preclui a presença ostensiva de evidências para o tendão FMFB.

Pode-se concluir que, no que se refere a anatomia femoral, *Prestosuchus* é uma forma derivada e que possuiria uma locomoção em que os componentes rotatoriais dos músculos estão minimizados mas os seus componentes posturais estão maximizados. Pessoalmente vejo-o como um animal lento, possuidor de grande torque, com pouca ou nenhuma manobrabilidade. Se corresse, seria de maneira retilínea, com pouco ou nenhum poder de fazer curvas. Teria a emboscada como estratégia cinética principal, eventualmente sendo um necrófago.

6. Conclusões

A metodologia de Witmer (1987, 1995, 1997), aqui denominada em português como “Cladismo Reverso”, proporcionou um novo enfoque miológico, com a proposta de modelos miológicos plesiomórficos hipotéticos para arcossáurios (MPHA), sáurios (MPHS) e arcossauromorfos basais (MPHS! MPHA). Algumas hipóteses homológicas entre os sáurios encontraram suporte na comparação com quelônios, mamíferos e lissanfíbios (utilizados como grupos externos).

Após a finalização dos capítulos precedentes, cerca de dois trabalhos concernentes à miologia de arcossauromorfos foram publicados. Ambos são de autoria de Hutchinson (2001a, 2001b) e algumas de suas conclusões diferem um pouco do aqui pronunciado. Nestes estudos, o citado autor também utilizou o “EPB Approach” de Witmer (1987, 1995, 1997) mas o desenrolar de seu texto diferiu um pouco no que se refere a proposição de hipóteses e testes. Algumas assunções iniciais são distintas e as diferenças serão comentadas a seguir.

No que se refere às homologias entre aves e crocodílios, o ele seguiu hipóteses¹²⁵ (Hutchinson, 2001a:126, tab.1; 2001b:172, tab.1) com algumas diferenças:

1. O CUPD crocodiliano e aviário (“*Pubo-ischiofemoralis internus, part I*” de Romer, 1923b, e “*M. iliofemoralis internus*” de Berge, 1979 [= “*cuppedicus*” de Rowe, 1986]) foi homologizado com o PIFM-vnt reptiliano coronal basal (“*M. pubo-ischio-femoralis internus III*” de Romer, 1942). Tal homologia foi aqui refutada, sendo o CUPD uma neomorfia (apomorfia) de arcossáurios, que, como visto, já surgida em arcossauromorfos basais (e.g., rincossáurios).
2. O ILTR crocodiliano (“*Pubo-ischiofemoralis internus, part II*” de Romer, 1923b) foi homologizado apenas com o ILTR-lat aviário (“*M. iliotrochantericus cranialis*” de Berge, 1979) e, no que se refere aos réptilios coronais basais, com o PIFM-cdl (“*M. pubo-ischio-femoralis internus I*” de Romer, 1942). Em realidade o ILTR crocodiliano corresponderia a ambos os ILTR’s aviários (“*M. iliotrochantericus cranialis*” e “*M. iliotrochantericus medius*” de Berge, 1979) e sua inserção dupla representaria uma homoplasia no que se refere à dupla inserção aviária (i.e., não representaria um estágio evolutivo primitivo em que o ILTR estaria se clivando a partir da inserção); no que se refere aos réptilios coronais basais, esta homologia foi refutada.
3. O ILFM crocodiliano (“*Ilio-femoralis*” de Romer, 1923b) foi homologizado apenas com o ILFM-cdl aviário (“*M. iliofemoralis externus*” de Berge, 1979) e com o ZNFM reptiliano coronal basal (“*Ilio-femoralis*” de Romer, 1942). Tal homologia contraria os estudos embriogênicos de Romer (1927a, 1942) e de Rowe (1986); o ILFM crocodiliano comporta ambos ILFM’s aviários (que inclui ainda o “*M. iliotrochantericus caudalis*” de Berge, 1979), e representa apenas uma clivagem do ZNFM reptiliano coronal basal (que, por sua vez, corresponderia ao CUPD+ILTR+ILFM).
4. O PIFM crocodiliano e aviário (“*Ambiens II*” de Romer, 1923b) foi referido ao AMBN aviário e reptiliano coronal basal (“*M. ambiens*” de Berger, 1979, e de Romer, 1942). A homologia seguida

¹²⁵ Se o leitor achar confuso a profusão de nomes, alguns sinônimos, outros homônimos, deve-se observar que Hutchinson (2001a, 2001b) não procurou utilizar nomes universais, mas sim a nomenclatura específica para cada grupo, segundo um autor representativo. A utilidade das siglas aqui propostas, assim como as novas propostas nominiais, mostram a sua utilidade perante tal fato.

neste trabalho é de que o PIFM crocodiliano encontra-se apenas sob a forma residual em aves e que corresponderia ao PIFM múltiplo reptiliano coronal basal, representando uma apomorfia de arcossáurios na sua atrofia relacionada à hipertrofia do ZNFM; este caminho, provavelmente, iniciou-se em arcossauromorfos basais (e.g., pelo menos em rincossáurios).

5. O AMBN crocodiliano estaria representado por duas porções (*“Ambiens I”* e *“Ambiens II”* de Romer, 1923b) correlacionáveis ao AMBN aviário e reptiliano coronal basal (*“M. ambiens”* de Berge, 1979; *“Ambiens”* de Romer, 1942). A homologia aqui defendida para o PIFM implica em que o AMBN crocodiliano está representado por apenas uma porção (*“Ambiens I”* de Romer, 1923b), sendo esta correlata nos demais réptilios.
6. O FMTB-int crocodiliano (*“Femoro-tibialis internus”* de Romer, 1923b) incluiria o FMTB-med e o FMTB-itm aviários (*“M. femorotibialis internus”* e *“M. femorotibialis medius”* de Berge, 1979, respectivamente), contrariando Romer (1923b, 1927a) que fornece dados para que o FMTB-itm seja relacionado ao FMTB-ext (*“Femoro-tibialis externus”* de Romer, 1923b), juntamente com o FMTB-lat (*“Femoro-tibialis externus”* de Berger, 1979), e que o FMTB-int crocodiliano seja representado apenas pelo FMTB-med aviário (sendo ambos os nomes sinônimos operacionais). A homologia seguida pelo autor sugeriria um padrão semelhante ao mamaliano.
7. O ILTB é universal para réptilios, com uma clivagem para a formação do ILTB-crn e ILTB-lat como apomorfia de sáurios (e seu aparecimento provável em algum ponto dos sauromorfos basais), e a clivagem do ILTB-lat como apomorfia de arcossáurios (e seu aparecimento provável em algum ponto dos arcossauromorfos basais e reversão em algum ponto dos avemetatarsálios basais).
8. O PITB crocodiliano (*“Pubo-ischio-tibialis”* de Romer, 1923b) estaria ausente em aves e representaria apenas o PITB-itm escamadiano (*“Flexor cruris, pubo-ischio-tibialis II”* de Romer, 1942), sem homólogo nos demais réptilios. A condição do PITB crocodiliano é muito semelhante ao encontrado em quelônios, sugerindo que o PITB múltiplo lepidossauriano (contrariando o autor, este estado é também relatado para *Sphenodon*) representa uma apomorfia destes, surgida provavelmente em lepidossauromorfos basais. A condição aviária de ausência é aqui sustentada.
9. O TBFL-drs e o TBFL-vnt crocodiliano (*“Flexor tibialis internus, part II”* e *“Flexor tibialis internus, part I”* de Romer, 1923b) estariam ausentes em aves, estando representados pelos músculos *“Flexor cruris, pubo-ischio-tibialis III”* e *“Flexor cruris, flexor tibialis internus I”* de Romer (1942), respectivamente, em escamados, mostrando o TBFL, como um todo, ser um músculo digenético. Nos demais réptilios coronais basais, o primeiro estaria ausente e o segundo seria representado pelo *“Flexor tibialis internus”* de Zug (1971). A ausência aviária foi aqui sustentada. O músculo escamadiano *“Flexor cruris, pubo-ischio-tibialis III”* foi referido ao complexo PITB por Romer (1942) através de argumentos embriogênicos e apenas o *“Flexor cruris, flexor tibialis internus I”* foi aqui interpretado como correlato a ambos os TBFL's crocodilianos. O TBFL crocodiliano passa

a ser assim, um músculo hologenético¹²⁶; a condição reptiliana coronal basal mostra inserção única, como em escamados, com derivação na origem em quelônios, sendo assim um único músculo correlato ao TBFL duplo crocodiliano.

10. O PBTB estaria ausente em arcossáurios (*"Pubo-tibialis"* de Romer, 1923b) e presente apenas em répteis coronais basais (*"Pubo-tibialis"* de Romer, 1942). A ausência arcossauriana é sustentada, embora o PBTB possa ser encontrado como resíduo morfológico em crocodílios (*"M. pubi-tibialis"* de Kriegler, 1960).
11. O FMAD duplo (FMAD-lat e FMAD-med) é encontrado em crocodílios (*"Adductor femoris 2"* e *"Adductor femoris 1"* de Romer, 1923b, respectivamente) e aves (*"M. pubo-ischio-femoralis, pars lateralis"* e *"M. pubo-ischio-femoralis, pars medialis"* de Berge, 1979, respectivamente). Nos demais répteis, apenas um FMAD está presente (*"Adductor femoris"* de Romer, 1942), sendo este correlato ao FMAD-med. Tal proposta foi também pronunciada no que se refere aos arcossáurios, mas não encontra sustentação no que se refere aos demais répteis. O FMAD reptiliano coronal basal representaria sim, ambos FMAD's arcossaurianos.
12. O OBTR-mpb crocodiliano (*"Pubi-ischio-femoralis externus, part I"* de Romer, 1923b) seria homólogo ao paragenético OBTR-mpb+OBTR-isc aviário (*"M. obturatorius lateralis, pars ventralis"* e *"M. obturatorius lateralis, pars dorsalis"* de Berger, 1979, respectivamente), sendo que o OBTR-isc crocodiliano (*"Pubi-ischio-femoralis externus, part III"* de Romer, 1923b) não possuiria homólogo. Nos demais répteis coronais basais, o OBTR (*"Pubo-ischio-femoralis externus"* de Romer, 1942) seria apenas correlacionado ao OBTR-mpb crocodiliano e ao OBTR-mpb+OBTR-isc aviário. Neste caso, observações são necessárias:
 - a) A hipótese homológica aqui defendida foi que o OBTR-mpb crocodiliano seria um homólogo topográfico do aviário *"M. obturatorius lateralis, pars ventralis"* de Berger (1979), mas sua homogenia seria questionável, representando um possível paralelismo e necessitando estudos embriológicos para uma confirmação;
 - b) O OBTR-isc crocodiliano representaria homogeneticamente o aviário *"M. obturatorius lateralis, pars dorsalis"* de Berger (1979);
 - c) As homologias entre as diferentes porções do OBTR arcossauriano e reptiliano coronal basal ainda necessitam de estudos embriogênicos esclarecedores, pois a simples topografia é inconclusiva.
13. O CRFL-lat e o CRFL-med crocodilianos (*"Flexor tibialis externus"* e *"Flexor tibialis internus III & IV"* de Romer, 1923b, respectivamente) foram igualmente homologizados com os CRFL's aviários (*"M. flexor cruris lateralis"* e *"M. flexor cruris medialis"* de Berge, 1979), assim como com os CRFL's reptilianos coronais basais (*"Flexor tibialis externus"* e *"Flexor tibialis internus II"* de Romer, 1942, respectivamente), mas foi assumido que o CRFL, como um todo, seria digenético.

¹²⁶ Entretanto um estudo embriogênico seria útil, já que o aqui considerado TBFL-drs crocodiliano é variável nas afinidades com o PITB e TBFL-vnt (vide Kriegler, 1962:555). Poderia, eventualmente, representar o PITB-prf escamadiano (*"Flexor cruris, pubo-ischio-tibialis III"* de Romer, 1942). Assim sendo, o PITB crocodiliano representaria o PITB-sup escamadiano (*"Flexor cruris, pubo-ischio-tibialis I & II"* de Romer, 1942) e o TBFL-vnt crocodiliano representaria o TBFL único reptiliano coronal basal.

Tal homologia também foi aqui seguida, mas a hogenia foi aqui defendida.

14. O ISFM de todos os répteis foram homologizados em concordância.
15. Os CDFM's, da mesma forma, foram homologizados em concordância.

O citado autor ainda comentou topografias arcossaurianas ósseas pélvicas (Hutchinson, 2001a) e femorais (Hutchinson, 2001b), relacionáveis aos músculos supracitados, comentando alguns marcos derivativos¹²⁷ e estando alguns em concordância. Alguns destes pontos foram comentados no texto, em referência ao trabalho de Hutchinson & Gatesy (2000). Quanto à pelve pode-se enumerar:

1. Crista supracetabular (*Crista supraacetabularis*; “*subvertical ridge of Processus supratrochantericus*” de Hutchinson, 2001a): esta crista é a ligação entre o processo supraacetabular (*Processus supraacetabularis*; “*Processus supratrochantericus*” de Hutchinson, 2001) e o antitrocânter (“*Antitrochanter*” de Baumel, 1979a). A presença de processo supraacetabular no ílio de avemetatarsálios não foi indicada como evidência de subdivisão do ILFM (no contexto de Romer [1923a, 1923c] e Russel [1972], onde não foi assumido que o *M. iliotrochantericus cranialis* aviário seria homólogo à parte cranial de um ILFM dividido). Ao se assumir o *M. iliotrochantericus cranialis* como sendo o ILFM-crn, somam-se as seguintes evidências de um ILFM duplo para dinossáurios (e arcossáurios):
 - a) A região desta crista e deste processo é o local de origem do ILFM-cdl em aves;
 - b) O ILFM duplo é sustentado na inserção a partir de dinoaves;
 - c) A presença de uma origem dupla para o ILFM é suportada em Romer (1927b) para ornitíscios e por Kriegler (1961) para *Crocodylus*, o que leva a assumir sua presença para arcossáurios como um todo (MPHA);
 - d) Entretanto, a semelhante morfologia (crista e processo) encontrada em crocodilotársios basais não pode ser inferida como homóloga, mas sim homoplásica, provavelmente representando um paralelismo.
2. Fossa CDFM-plv (*Fossa musculis caudofemoralis pelvica*; “*Brevis fossa*” de Hutchinson, 2001a): o citado autor conclui que a morfologia não é representativa da presença do CDFM-plv, posição aqui defendida já que o CDFM-plv é plesiomórfico para amniotas. Entretanto, a presença de duas origens (uma pélvica e outra vertebral) é encontrada em crocodílios e paleognatas, distinta da origem única encontrada em neognatas plesiomorficamente. O citado autor ainda observa que a variação morfológica na fossa CDFM-plv seria consequência do rearranjo muscular em arcossáurios, mas a linha de raciocínio aqui seguida mostra que este rearranjo, no que se refere à passada, foi mais conspícuo em avemetatarsálios.
3. Fossa CUPD do ílio (*Fossa musculis cuppedicus ilii*; “*Preacetabular fossa*” de Hutchinson, 2001a): o citado autor conclui que sua presença estaria relacionada ao rearranjo muscular tanto do CUPD quanto do ILTR em avemetatarsálios, e que a condição exibida por crocodílios seria plesiomórfica, posições aqui defendidas.

¹²⁷ Segue-se a nomenclatura dos cladogramas segundo a presente proposta (vide capítulo 2).

4. Tuberosidade do púbis (*Tuberositas pubis*; “*Pubic tubercle*” de Hutchinson, 2001a; “*Tuberculum preacetabulare*”, “*Processus pectinealis*”, ambos de Baumel, 1979a): o citado autor relacionou a atrofia desta tuberosidade à redução do PBTB e de ligamentos pélvicos em arcossauriformes, avaliando as idéias de Walker (1977) no que se refere à topografia púbica, e utilizando algumas idéias de Romer (1922, 1923a, 1923b, 1923c, 1927b) no que se refere à homologia entre o PIFM reptiliano basal e o CUPD+ILTR arcossauriano, que implicava na reorganização do PIFM dorsalmente na evolução pró-arcossauriana da postura ortógrada. Deve-se, contudo, reconhecer que o AMBN reptiliano coronal basal possui duas origens (uma adacetabular e outra abacetabular) e cerca de três acidentes topográficos podem ser distinguidos:

- a) Tuberosidade do púbis, que é o local de inserção de ligamentos pélvicos e músculos abdominais;
- b) Tubérculo AMBN (*Tuberculum musculis ambiens*), que é o local de inserção da origem adacetabular do AMBN, que pode estar sobreposto à tuberosidade do púbis;
- c) Processo lateral do púbis (“*Processus lateralis pubis*”), conspicuo em répteis coronais basais, sendo a projeção óssea responsável pela deflexão tensional do PIFM e o local de inserção do PBTB e também da origem abacetabular do AMBN.

Ao se diferenciar estes acidentes e assumir a distinção do PIFM (e presença deste em crocodílios e morfologia residual em aves) do CUPD+ILTR, pode-se concluir que a ausência do processo lateral do púbis em arcossauromorfos pode ser utilizada como marco derivativo de um PIFM operacional (mas não de um PIFM ausente), concomitante à diferenciação do ZNFM em CUPD, ILTR e ILM, talvez relacionado ao mesogradismo primário iniciado em arcossauriformes, onde o desaparecimento do PBTB seria também uma consequência. Outra implicação deste raciocínio é a ausência do OBTR-mpb em arcossáurios não-crocodilianos e não-aviários. O OBTR-mpb crocodiliano (“*Pubi-ischio-femoralis externus, part I*” de Romer, 1923b; “*PIFE1*” de Hutchinson, 2001) representaria apenas uma homoplasia com o OBTR-mpb aviário (“*M. obturatorius lateralis, pars ventralis*” de Berger, 1979) e toda a discussão sobre sua presença plesiomórfica para arcossáurios, assim como qualquer relação do OBTR-mpb crocodiliano com o PIFM reptiliano basal, perde o sentido. Tais músculos seriam novidades dentro de cada clado (eventualmente merecendo nomes distintos), e um estudo visando evidenciar o real aparecimento destes em cada clado estemático seqüencial mais inclusivo foge do presente objetivo.

5. Tubérculo CRFL-crm (*Tuberculum musculis cruoflexorius craniomedialis*; “*Ischial tuberosity*” de Hutchinson, 2001a): o citado autor relacionou este tubérculo caudolateral da extremidade adacetabular do ísquio de arcossáurios com a origem do CRFL-crm, posição aqui defendida. Embora tenha feito relações topográficas com o ísquio de quelônios, sua posição é aqui sustentada devido ao fato de que o CRFL-crm é uma derivação do CRFL-med.
6. Tubérculo TBFL-vnt (*Tuberculum musculis tibioflexorius ventralis*; “*Distal ischial tubercle*” de Hutchinson, 2001a): o citado autor relaciona ao TBFL-vnt um tubérculo na face caudolateral de muitos arcossáurios fósseis, o que encontra eco no presente texto e esclarece as afinidades desta topografia em ornitísqüios. Observa ainda que a ausência de tal tubérculo em

eumaniraptores estaria relacionada ao desaparecimento deste músculo em direção às aves. Fora o fato de que ausência de evidência [do tubérculo] não significa evidência de ausência [do músculo], realmente, em algum ponto dos avialas, o TBFL desapareceu.

7. Processo obturatório (*Processus obturatorius*; “*Obturator process*” de Hutchinson, 2001a): o citado autor comenta que nesta região seria o local de origem de ambos FMAD’s e do OBTR-isc, estando este último ausente em aves. Ainda observa que a origem do FMAD-lat alongar-se-ia pela face lateral do ísquio, fornecendo exemplos em diversos dinossáurios. O OBTR-isc estaria situado adacetabularmente na face lateral do processo obturatório, e estaria entre ambos os FMAD’s. Ao assumir a ausência do OBTR-isc em aves, relacionou esta ausência ao desaparecimento do processo obturatório em avialas. A presença de FMAD duplo plesiomórfico para arcossáurios é aqui sustentada, contudo, a ausência do OBTR-isc em aves contraria o presente texto. O OBTR-isc estaria presente adacetabularmente em aves, tendo ocorrido uma migração na sua origem a fim de se evitar um estrangulamento por ambos os FMAD’s. Estes, então, passaram a ter origens adjacentes e atualmente estas origens podem estar coalescentes, sem uma clivagem clara.
8. Sulco ISFM (*Sulcus musculus ischiofemoralis*): ancestralmente presente caudomedialmente no ísquio de arcossáurios; o citado autor comenta que, devido à formação da membrana ilioisquiática (e sua ossificação em aves, internamente no clado), a origem deste músculo migrou para a face lateral do ísquio e desta membrana. Tal hipótese não encontra rejeição no presente texto.
9. Tuberosidade obturatória (*Tuberositas obturatoria*; “*Processus obturatorius*” de Baumel, 1979a; “*Obturator tuberosity*” de Hutchinson, 2001a): o citado autor relaciona a esta tuberosidade a inserção do ligamento ísquiopúbico, responsável pela deflexão e focalização tensional do OBTR-lpb na opistopubia aviária. Esta tuberosidade seria encontrada em eumaniraptores (*Velociraptor*), que já apresentariam este rearranjo muscular do OBTR-lpb, de origem na face lateral do púbis ancestralmente, mas que passou a ser na face medial do ísquio e da membrana ísquiopúbica em aves, descartando qualquer relação com o PITB, ausente em aves.

No que se refere ao fêmur arcossauriano, pode-se tecer as seguintes comparações:

1. Trocânter coxal (“*Greater trochanter*”) e trocânter interno (“*Internal trochanter*”): o citado autor correlacionou diretamente o “grande trocânter” à inserção do OBTR em arcossáurios viventes. Seu raciocínio mostra alguns problemas.
 - a) O trocânter interno (“*internal trochanter*”) lepidosauriano foi relacionado ao tubérculo caudodorsal (“*trochanter major*”) queloniano, e ambos ao trocânter interno arcossauriformiano basal (e.g., rincossáurios, prolacertiformes, proterossúquios) afirmando¹²⁸ (p. 176) que seria o local de inserção do ZNFM, CDFM-cdl, CDFM-plv e uma pequena parte do OBTR. Os dados disponíveis (Zug, 1971; Walker, 1973) mostram que o

¹²⁸ O autor indica Romer (1956) e Gaffney (1990) como fontes. A consulta a ambos (Romer, 1956:364; Gaffney, 1990:235) mostra erro nesta afirmação.

tubérculo caudodorsal queloniano (figura 26f-g) não é o local de inserção do OBTR, sendo somente do ZNFM e dos CDFM's (e também do ISFM); o OBTR queloniano se insere sobre o tubérculo cranioventral, este, sim, homólogo ao trocânter interno lepidossauriano e arcossauromorfiano;

- b) O desaparecimento do trocânter interno em arcossauriformes mais apicais, seria conseqüência de um rearranjo muscular onde as inserções do ZNFM e de ambos CDFM's migraram, e o OBTR tornou-se concentrado numa região caudolateral da extremidade proximal do fêmur. O raciocínio aqui seguido mostra que o CDFM mudou sua ação em sáurios (antes um rotator dorsal/lateral em quelônios e mamálios, respectivamente) passando a ser um rotator ventral/medial, o que culminou com inserções próximas ao OBTR, ventralmente/medialmente na extremidade proximal do fêmur, distalmente à base do trocânter OBTR. O mesogradismo de arcossauriformes apicais (proterocâmpsios e arcossáurios) desenvolveu o CDFM na passada (refletido no desenvolvimento de um trocânter CDFM) e regrediu o OBTR de ação iminentemente adutora para rotatora lateral (refletido na atrofia do trocânter OBTR). A inserção do ZNFM permaneceu onde sempre esteve desde amniotas coronais basais (mamálios e quelônios), na região dorsal/lateral do corpo do fêmur (embora um pouco derivada em escamados, figura 21j).
 - c) O uso do nome "grande trocânter" para a inserção do OBTR contraria a definição de Dollo (1883) e o uso universal em mamálios (*vide* Stedman, 1996), implicando estruturas distintas serem homônimas. Tal uso torna obsoleto o nome "trocânter interno", já presente em lissanfíbrios ("*Crista femoris*") e demais reptílios, mas pouco aparente em formas meso- ou ortógradas (mamálios térios e arcossáurios). Conclui-se que "grande trocânter", se usado para reptílios, refere-se ao bordo dorsal/lateral da extremidade proximal do fêmur (*cf.* Dollo, 1883), numa atitude iminentemente topográfica (comportando o trocânter coxal aviário). Como alternativa para o emprego de um adjetivo descritivo ("interno"), o nome "trocânter OBTR" (*Trochanter musculus obturatorius*) foi proposto, o que facilita a tabulação de estados no reconhecimento da inserção do OBTR.
2. Trocânter quarto ("*Fourth trochanter*"): foi referido pelo citado autor como o local de inserção do CDFM, sendo uma apomorfia arcossauriformiana. A inserção concorda em parte com o raciocínio aqui seguido. A diferença consiste no reconhecimento do trocânter CDFM em certos arcossauriformes basais (eritrossúquios e euparquerimorfos), onde o autor seguiu Parrish (1992). Este local é aqui reconhecido como sendo a inserção do ILMF (trocânter ILMF), posição também defendida por Gower & Sennikov (1997:73).
 3. Plataforma trocantérica ("*Trochanteric shelf*"): o citado autor relaciona quatro estruturas associadas:
 - a) Uma eventual depressão proximal;
 - b) O "trocânter inferior" posicionado mediocranialmente à citada plataforma;
 - c) Um leve sulco, que geralmente percorre o espaço entre o trocânter inferior e o grande trocânter, dirigindo-se à citada plataforma;

- d) Uma linha intermuscular lateral associada, que se estende distalmente a partir da citada plataforma.

Conclui que tal plataforma seria a inserção do ILFM-cdl e a linha intermuscular estaria associada ao FMTB-ext e ao FMTB-int (FMTB-med+FMTB-itm, na hipótese do autor). Utilizando o fêmur de *Plateosaurus* e *Herrerasaurus* (figuras 59b e 69b-c) e o raciocínio aqui exposto pode-se argumentar:

- a) A citada depressão proximal estaria relacionada à inserção de um músculo de curso subparalelo à longitude do osso, de forma que a área de inserção necessitaria ser ortogonal à superfície óssea, e o músculo, no seu curso, deveria ter um espaço para o seu posicionamento até a inserção;
- b) O “trocâter inferior” seria a inserção do ILFM, provavelmente duplo, mas com inserções coalescentes, já que este sempre possui certa relação topográfica com o ISFM nos arcossáurios vivos;
- c) O citado sulco estaria relacionado à inserção do ILTR, disposta laterocaudalmente em uma crista ou rugosidade;
- d) A citada linha lateral poderia ser aceita como relacionada à subdivisão do FMTB-ext, que, neste trabalho, inclui o FMTB-lat e o FMTB-itm.

A conclusão final, observando a ação plesiomórfica do ISFM, que é rotação dorsal/lateral em arcossáurios vivos, é que tal plataforma serviria para a inserção do ISFM, e sua hipertrofia poderia estar relacionada a movimentos abdutores, eventualmente à cópula, o que representaria o indivíduo macho.

4. Trocâter posterior (“*Posterior trochanter*”): o citado autor relaciona tal estrutura ao ISFM, fazendo referência a Ostrom (1976a) para *Deinonychus* (Eumaniraptora). Ostrom (1976b), Chiappe (1996) e Norell & Makovicky (1999) também utilizaram este nome para o fêmur de outros eumaniraptores (*Velociraptor*, *Archaeopteryx*). Por outro lado, a consulta a estas obras (*vide* Ostrom, 1976a:5, fig.3; Norell & Makovicky, 1999:13, fig.10), mostra que a face caudal do fêmur possui duas inserções: uma globulosa e medial (o “trocâter posterior”) e outra, como uma crista longitudinal retilínea (a “linha intermuscular lateral”, veja adiante), distalmente disposta à primeira. Em arcossáurios vivos, o OBTR é o músculo que possui inserção mais proximal e o ISFM está posicionado logo distolateralmente. Seria mais parcimonioso, então, interpretar o trocâter posterior como sendo a inserção do OBTR, pois conferiria uma ação de rotação lateral, como nos demais arcossáurios vivos. Conseqüentemente, é uma estrutura homogenética ao trocâter interno reptiliano basal, podendo ser denominada como “trocâter OBTR” (*Trochanter musculis obturatorius*).
5. Trocâter inferior (“*Lesser trochanter*”): o citado autor relacionou a este nome a inserção do ILFM, o que é aqui sustentado, embora este nome tenha sido utilizado para a inserção do ILTR por outros autores (*e.g.*, Galton, 1977).
6. Trocâter acessório (“*Accessory trochanter*”): o citado autor relacionou esta topografia à inserção dos ILTR's. A posição aqui defendida é a de que representa a diferenciação explícita do ILFM em

duas inserções distintas, onde a especialização muscular necessitou diferentes inserções para a divisão de ações. Na presença do trocânter acessório, deve-se entender o trocânter inferior como representando a inserção do ILFM-cdl, e o trocânter acessório como a inserção do ILFM-crn.

Outras estruturas femorais arcossaurianas que foram citadas e comentadas durante o texto, também o foram pelo citado autor, comportando:

1. Fossa CUPD do fêmur (*Fossa musculis cuppedicus femoris*): o citado autor afirmou que não corresponde à inserção do CUPD, mas sim do CDFM-cdl, contrariando o aqui assumido. É fato que arcossáurios vivos não possuem uma fossa CUPD explícita. O CUPD aviário é atrofiado (assim como o CDFM-cdl) e o crocodiliano não fornece uma fossa explícita, podendo ser até mesmo descrito com uma rugosidade baixa, mediocranialmente disposta ao trocânter CDFM. Mas a presença de uma fossa explícita é quase universal tanto em crocodilotársios basais quanto em avemetatarsálios basais e também em proterocâmpsios; seu posicionamento é compatível com a ação do músculo (rotação dorsal/lateral e adução femoral) e com os dados obtidos na literatura.
2. Linhas intermusculares: o citado autor determinou quatro linhas musculares aviárias:
 - a) Crista adutora (*“Adductor ridge”*; *“Crista supracondylaris medialis”* de Baumel, 1979a): na face caudal do corpo do fêmur, distal ao trocânter CDFM, alcançando proximalmente o côndilo *medial*; que representa o limite medial da origem dos FMAD's, separando-a da origem mais medial do FMTB-med. A interpretação aqui seguida não difere, mas são necessárias algumas observações: (1) esta crista se inicia sim distalmente à linha intermuscular caudal em aves (*cf.* Baumel, 1979a; Baumel & Witmer, 1993); (2) a condição encontrada em crocodílios e avemetatarsálios basais (logo plesiomórfica) é dispendo-se em direção ao côndilo *lateral*, como o próprio autor figurou (fig.8, p.184).
 - b) Linha intermuscular cranial (*“Linea intermuscularis cranialis”* de Baumel, 1979a): percorrendo a face cranial do corpo do fêmur, da extremidade proximal até subproximalmente aos côndilos, afirmando que é associada à aponeurose entre as origens do FMTB-ext e do FMTB-int (na sua hipótese $FMTB-int = FMTB-itm + FMTB-med$) e concluindo tal linha como apomórfica para arcossáurios. Excetuando-se a associação do FMTB-itm primariamente com o FMTB-med (já discutido), esta linha seria, sim, associada à aponeurose entre as origens do FMTB-lat e do FMTB-itm.
 - c) Linha intermuscular caudal (*“Linea intermuscularis caudalis”* de Baumel, 1979a): percorrendo proximalmente a face caudal do corpo do fêmur, partindo da base do trocânter CDFM, coalescendo a meio-corpo com a crista supracondilar medial e divergindo, dirigindo-se ao côndilo lateral; marcaria o limite entre os FMAD's e o FMTB-lat, revelando que arcossáurios já possuíam o FMTB dividido em duas cabeças. Tal interpretação é parcialmente sustentada pois: (1) as origens de ambos os FMAD's aviários dirigem-se ao côndilo medial, e tal interpretação só poderia se referir a crocodílios e avemetatarsálios

basais; (2) em aves o FMTB-lat não se limita com os FMAD's, e a área entre eles representa o local de origem de vários músculos flexores dos dedos do pé; (3) tal estrutura, como descrita, representaria, sim, uma plesiomorfia para arcossáurios, adquirida em algum momento na linhagem arcossauromorfiana, provavelmente posterior à divergência rincossauriana.

- d) Linha intermuscular lateral ("*Linea intermuscularis lateralis*"): o citado autor hipotetizou a crista presente na face lateral do fêmur de *Velociraptor* (Norell & Makovicky, 1999:13, fig.10), que se estende pela linha intermuscular caudal como sendo evidência de alguma subdivisão do FMTB-lat. Por outro lado, utilizando os argumentos expostos no que se refere ao trocânter posterior, este local poderia ser interpretado como o local de inserção do ISFM, já que possui relações com o ILMF cranioproximalmente e com o FMTB-lat distalmente (figuras 11g e 14b), fornecendo uma ação de rotação lateral, como nos demais arcossáurios viventes, eventualmente com alguma retração, como em aves. Tal interpretação implica na linha intermuscular lateral ser homogenética à plataforma trocântérica, pelo menos em relação à porção mais distocaudal, e que poderia também ser denominada como "trocânter ISFM" (*Trochanter musculus ischiofemoralis*). Desta forma, não representa evidência para a subdivisão do FMTB-lat.
3. Impressão distal na face cranial do fêmur ("*scar on the cranial surface of distal femur*"): o citado autor relacionou esta impressão à origem distal (e profunda) do FMTB-lat. Como discutido, duas inserções podem ser diferenciadas, uma lateral (em *Herrerasaurus*) e outra medial (em neotetanuros basais). Algumas observações são necessárias:
- a) A tabulação dos estados aviários suportam que apenas o FMTB-med poderia estar realmente subdividido na ave ancestral, sendo ambígua para o reconhecimento de um FMTB-lat duplo;
- b) Em aves, parte distal do FMTB-med é originada da face craniomedial do fêmur, logo proximalmente ao côndilo medial;
- c) Levando-se em consideração a disposição medial da cabeça do fêmur (e conseqüências posturais ortógradas) em neotetanuros (incluindo aves), e que o estado aviário é congruente com a morfologia óssea de neotetanuros basais, é mais parcimonioso interpretar a impressão medial neotetanuriana como sendo a impressão da parte distal do FMTB-med (*Impressio pars distalis musculus femorotibialis medialis*);
- d) Considerando a disposição oblíqua da cabeça do fêmur (e conseqüências posturais menos ortógradas) em *Herrerasaurus*, e a ausência desta impressão lateral em qualquer outro táxon, a interpretação passa a possuir um componente especulativo. Poderia ser relacionada à presença de um FMTB-lat duplo, implicando em um paralelismo na clivagem do FMTB-lat aviário (ou mesmo neotetanuriano, assumindo a presença de tal músculo sem reflexão óssea).

O citado autor (Hutchinson, 2001b) também interpretou a topografia femoral de pterossáurios,

mas assumiu ser um grupo arcossauriano, diferentemente do aqui assumido (um arcossauomorfo tecodontiano):

1. “Grande trocânter” (“*Greater trochanter*” de Kellner & Tomida, 2001): o trocânter coxal pterossauriano comporta três inserções distintas:
 - a) uma cranio lateral, hipotetizada como sendo a inserção do ILTR; seria, sim, referida ao ILFM-crnl;
 - b) uma lateral, hipotetizada de maneira semelhante ao aqui inferido, sendo a inserção do ILFM-cdl;
 - c) uma caudal, hipotetizada de maneira semelhante ao aqui inferido, sendo a inserção do OBTR.
2. “Trocânter inferior” (“*Lesser trochanter*” de Kellner & Tomida, 2001): o citado autor hipotetizou como sendo a inserção do ISFM, mas a interpretação aqui seguida sustenta que seja a inserção do ILTR.
3. “Trocânter interno” (“*Internal trochanter*” de Kellner & Tomida, 2001): o citado autor hipotetizou como sendo a inserção do CDFM-cdl, mas a interpretação aqui seguida sustenta que seja a inserção do ISFM.
4. “Trocânter quarto” (“*Fourth trochanter*” de Kellner & Tomida, 2001): o citado autor seguiu uma interpretação semelhante com o aqui hipotetizado, *i.e.*, sendo a inserção do FMAD.
5. As demais inserções, mostram semelhanças e diferenças de interpretação:
 - a) CUPD: foi hipotetizado de maneira semelhante;
 - b) PIFM: não foi hipotetizado, mas sua inserção seria adjacente à do CUPD;
 - c) CDFM: não seria inserido no “trocânter interno”, mas sim nas cristas distais à inserção do ISFM.

Os objetivos iniciais do presente texto foram o entendimento dos trocânteres em relação aos músculos envolvidos. Alguns foram tratados por Hutchinson (2001b), outros não. Os demais trocânteres citados no presente texto comportam:

1. Trocânter maior (“*Trochanter major*”): Huene (1908) utilizou este nome para a suposta inserção conjunta do ILTR, ILFM e ISFM em *Plateosaurus*, mas a topografia óssea considerada por ele foi aqui referida para apenas a inserção do ILFM (“*Trochanter musculus iliofemoralis*”). A nomenclatura mamaliana (I.C.V.A.N., 1972; Becker, 1977; I.C.V.G.A.N., 1994; Schaller *et al.*, 1999) utiliza este nome como sinônimo de “grande trocânter” (“*Greater trochanter*”) (Stedman, 1996).
2. Trocânter menor (“*Trochanter minor*”): Huene (1908) utilizou este nome para a tuberosidade do ligamento da cabeça do fêmur em *Plateosaurus*; a nomenclatura mamaliana (I.C.V.A.N., 1972; Becker, 1977; I.C.V.G.A.N., 1994; Schaller *et al.*, 1999) reserva este nome para a inserção do PIFM (*M. iliopsoas*), sendo que também o nome “trocânter inferior” (“*Lesser trochanter*”) é referido por Stedman (1996). Sugeriu-se o nome trocânter ILPS (“*Trochanter musculus iliopsoas*”) para esta estrutura.

3. Trocânter terceiro (*“Third trochanter”, “Trochanter tertius”*): a nomenclatura mamaliana (I.C.V.A.N., 1972; Becker, 1977; I.C.V.G.A.N., 1994; Schaller *et al.*, 1999) utiliza este nome como o local de inserção de parte do ZNFM (*“M. glutæus maximus”*) (Stedman, 1996) e Dollo (1883) reconhece a ausência de uma estrutura homóloga em dinossáurios e aves; contudo, já que é o local de inserção de parte do ZNFM mamaliano, poderia, eventualmente, possuir alguma relação homogenética tanto com o trocânter ILTR quanto com o trocânter ILMF arcossauriano, ou mesmo a ambos.
4. Trocânter anterior (*“Anterior trochanter”*): como utilizado por Welles (1984), Novas (1996), Rowe (1989) e Bonaparte *et al.* (1999), representa o trocânter ILMF; como utilizado por Sereno (1999b) representa, tanto o trocânter ILTR, como o trocânter ILMF, dependendo do táxon referido (paquidossáurios ou tetanuras).
5. Trocânter dorsolateral (*“Dorsolateral trochanter”*): como utilizado por Bonaparte *et al.* (1999), representa o trocânter ILTR.

Muitas das hipóteses aqui propostas necessitam de comparação sobre uma quantidade relativamente grande de táxons fósseis, pois o que está evidenciado em um, pode não estar em outro devido a fatores tafonômicos. A aplicação passa a ser então probabilística, e não determinística, e a ausência de evidências de músculos não podem ser tomadas como evidência da ausência do músculo. Algumas das hipóteses poderiam ser testadas através de estudos embriogênicos comparativos, principalmente no que se refere a crocodílios e aves. Outras poderiam ser testadas em modelos biomecânicos tridimensionais, observando-se a congruência entre a morfologia e disposição espacial do osso, tanto perante às articulações como perante o esqueleto, e as ações hipotetizadas em modelos teóricos baseados no presente método. Em suma, muito resta ainda por fazer.

7. Referências bibliográficas

- ALCOBER, O.A., 2000. Redescription of the skull of *Saurosuchus galilei* (Archosauria: Raurisuchidae). *Journal of Vertebrate Paleontology*, Norman, 20(2):302-316, 11 figs.
- ALCOBER, O.A. & PARRISH, J.M., 1997. A new poposaurid from the Upper Triassic of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Norman, 17(3):548-556, 6 figs.
- ALIX, E., 1874a. Mémoire sur l'osteologie et la myologie du *Nothura major*. *Journal de Zoologie*, Paris, 3:167-214, 252-282, pls. 8-11.
- ALIX, E., 1874b. Sur quelques points de l'anatomie du nandou. *Journal de Zoologie*, Paris, 3.
- ALIX, E., 1876. Sur la myologie du *Rhynchotus rufescens*. *Journal de Zoologie*, Paris, 5.
- AMORIM, D. de S., 1997. *Elementos básicos de Sistemática Filogenética*. Segunda edição. Holos Editora & Sociedade Brasileira de Entomologia, Ribeirão Preto. xviii+276 pp.
- APPLETON, A., 1928a. The muscles and nerves of the postaxial region of tetrapod thigh. Part I. *Journal of Anatomy*, London, 62:364-400, 9 figs.
- APPLETON, A., 1928b. The muscles and nerves of the postaxial region of tetrapod thigh. Part II. *Journal of Anatomy*, London, 62:401-438, figs. 10-15.
- ARCUCCI, A., 1989. Locomotor structures in the Middle Triassic archosaurs from Los Chañares (La Rioja, Argentina). *Historical Biology*, London, 3(2):85-95, 4 figs.
- ARCUCCI, A.B., 1990. Un nuevo Proterochampsidae (Reptilia – Archosauriformes) de la fauna local de Los Chañares (Triasico Medio), La Rioja, Argentina. *Ameghiniana*, Buenos Aires, 27(3-4):365-378, 12 figs.
- ARCUCCI, A.B., 1997. Dinosauromorpha. Pp. 179-183, 6 figs. In: CURRIE, P.J. & PADIAN, K., *Encyclopedia of dinosaurs*. Academic Press, San Diego &c. xiv+869 pp.
- ARCUCCI, A.B., 1998. New information about dinosaur precursors from the Triassic Los Chanares Fauna, La Rioja, Argentina. *Journal of African Earth Sciences*, St. Etienne, 27(1A):9-10.
- ASHLEY, L.M., 1955. *Laboratory Anatomy of the Turtle*. Wm. C. Brown Company Publishers, Dubuque. 48pp, 45 figs., 1 tab.
- ASHLOCK, P.D., 1971. Monophyly and associated terms. *Systematic Zoology*, Washington, 20(1):63-69, 2 figs.
- ASHLOCK, P.D., 1987. Classification: philosophies and methods. Pp. 42-51, 6 figs., 3 tabs. In: BOARDMAN, R.S.; CHEETHAM, A.H. & ROWELL, A.J., *Fossil invertebrates*. Blackwell Scientific Publications, Palo Alto, Oxford, etc. xii+713 pp.
- AXT, M.C., 1917. Die Beugemuskeln der Hinterextremität von *Emys blandingi*. *Morphologische Jahrbuch*, Leipzig, 50:351-372.
- AZEVEDO, S.A.K. de, 1991. *Prestosuchus chiniquensis Huene 1942 (Reptilia, Archosauria, Thecodontia, Proterosuchia, Raurisuchidae), da Formação Santa Maria, Triássico do estado do Rio Grande do Sul, Brasil*. Tese apresentada para obtenção do título de Doutor em Ciências. Curso de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 157 pp., 11 ests., 16 figs., 2 fotos.
- AZEVEDO, S.A.K. de, 1993. Os dinossauros triássicos no sul do Brasil: dados e perspectivas. *Acta*

- Geologica Leopoldensia*, São Leopoldo, 16(38):31-40, 2 figs.
- AZEVEDO, S.A.K. de, 1995a. Paleocologia de *Prestosuchus chiniquensis* Huene, 1942. Inter-relações paleoecológicas entre as faunas reptilianas do Triássico sul-brasileiro. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, 67(1):55-59, 1 fig.
- AZEVEDO, S.A.K. de, 1995b. Estudo morfofuncional do aparelho maxilomandibular de *Prestosuchus chiniquensis* Huene, 1942. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, 67(1):62-65, 1 fig.
- BADOUX, D.M., 1981. Biostática e biomecânica gerais. Pp. 47-79, 57 figs., 4 quads. In: GETTY, R., Sisson/Grossman, *Anatomia dos animais domésticos. Volume 1. Quinta edição*. Interamericana, Rio de Janeiro. xxxii+1134 pp.
- BÁEZ, A.M. & BASSO, N.G., 1996. The earliest known frogs of the Jurassic of South America: review and cladistic appraisal of their relationships. In: ARRATIA, G., Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen (Reihe A: Geologie und Paläontologie)*, München, 30:131-158, 16 figs., 2 apps.
- BÁEZ, A.M.; MARSICANO, C. & CIONE, A.L., 1993. Vertebrados mesozoicos. Pp. 341-348, 3 figs. In: RAMOS, V.A., *Geología y Recursos Naturales de Mendoza. Relatorio, XIIº Congreso Geológico Argentino y IIº Congreso de Exploración de Hidrocarburos (Mendoza, 1993)*. Instituto Argentino de Petroleo. 348 pp.
- BAKKER, R.T., 1971. Dinosaur physiology and the origin of mammals. *Evolution*, Lawrence, 25(4):636-658, 8 figs.
- BAKKER, R.T., 1987. *The dinosaur heresies – a revolutionary view of dinosaurs*. Longman Scientific & Technical, Essex. 482 pp.
- BARBERENA, M.C., 1978. A huge thecodont skull from the Triassic of Brazil. *Pesquisas*, Porto Alegre, 9:62-75, 1 fig., 1 tab., 1 pl.
- BARBERENA, M.C.; ARAÚJO, D.C.; LAVINA, E.L. & AZEVEDO, S.K. de, 1985. O estado atual do conhecimento sobre os tetrápodes permianos e triássicos do Brasil meridional. Pp. 21-28, 4 figs. In: CAMPOS, D. de A.; FERREIRA, C.S.; BRITO, I.M. & VIANA, C.F., *Coletânea de trabalhos paleontológicos. Trabalhos apresentados no VII Congresso Brasileiro de Paleontologia – 1983*. Ministério das Minas e Energia, Departamento Nacional da Produção Mineral, Brasília. 656 pp.
- BARDEEN, C.R., 1906. Development and variation of the nerves and the musculature of the inferior extremity and of the neighboring regions of the trunk in man. *American Journal of Anatomy*, Baltimore, 6:259-390.
- #! CE#?9), C [BARSBOLD, R.], 1976. 7 ^8@` P44 4 F4FH <"H18 B@* >, <, 2@2@F84N NW >ZN *4->@'8D@&[K evolýtsii i sistematike pozdnemezozoiskikh khishchnykh dinozavrov]. A": , @-H@ @4b 4 \$4@FD'H(D'L4b ; @-(@ 44 [Paleontologiya i biostratigrafiya Mongolii]. GD*Z E@&, FH"b E@& P8@; @-(@ XF8'bA": , @-H@ @4F, F8'b] 8FB, *4F4b[Trudy Sovmestnaya Sovetsko-Mongol'skaya Paleontologiceskaya Ekspediciya], ; @F8@' [Moskva], 3:68-75.
- BARSBOLD, R., & MARYA, SKA, T., 1990. Segnosauria. Pp. 408-415, 3 figs., 1 tab. In: WEISHAMPEL, D.B.; DODSON, P. & OSMÓLSKA, H., *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, Los

- Angeles, Oxford. xxiv+733 pp.
- BARSBOLD, R. & PERLE, A., 1980. Segnosauria, a new infraorder of carnivorous dinosaurs. Segnosauria, nowa grupa drapieżnych dinozaurów. *Acta Paleontologica Polonica*, Warszawa, 25(2):187-195, 3 figs.
- BATSCH, G.C., 1788. *Versuch einer Unleitung, zur Kenntniss und Geschichte der Thiere und mineralien*. I. Jena, Akad. Buchhandlung. vi+528, 5 pls.
- BAUMEL, J.J., 1979a. Osteologia. Pp. 53-121, 14 figs. In: BAUMEL, J.J.; KING, A.M.; BREAZILE, J.E. & EVANS, H.E. [eds.], *Nomina anatomica avium. An annotated anatomical dictionary of birds*. Academic Press, London, New York, Toronto, Sydney, San Francisco. xxvi+637 pp., 141 figs., 3 tabs.
- BAUMEL, J.J., 1979b. Arthrologia. Pp. 123-173, 11 figs. In: BAUMEL, J.J.; KING, A.M.; BREAZILE, J.E. & EVANS, H.E. [eds.], *Nomina anatomica avium. An annotated anatomical dictionary of birds*. Academic Press, London, New York, Toronto, Sydney, San Francisco. xxvi+637 pp., 141 figs., 3 tabs.
- BAUMEL, J.J., 1981. Sistema nervoso das aves. Pp. 1890-1930, 13 figs. In: GETTY, R., Sisson/Grossman, *Anatomia dos animais domésticos. Volume 2. Quinta edição*. Interamericana, Rio de Janeiro. xvi+1135-2000 pp.
- BAUMEL, J.J.; KING, A.M.; BREAZILE, J.E. & EVANS, H.E. [eds.], 1979[a]. *Nomina anatomica avium. An annotated anatomical dictionary of birds*. Academic Press, London, New York, Toronto, Sydney, San Francisco. xxvi+637 pp., 141 figs., 3 tabs.
- BAUMEL, J.J.; KING, A.M.; BREAZILE, J.E. & EVANS, H.E., 1979[b]. General introduction. Pp. v-xvii. In: BAUMEL, J.J.; KING, A.M.; BREAZILE, J.E. & EVANS, H.E., 1979, [eds.]. *Nomina anatomica avium*. Academic Press, London, xxvi+637 pp.
- BAUMEL, J.J.; KING, A.M.; BREAZILE, J.E.; EVANS, H.E. & BERGE, J.C. vanden [eds.], 1993. *Handbook of avian anatomy: Nomina anatomica avium. Second edition*. Publications of the Nuttall Ornithological Club #23, Cambridge.
- BAUMEL, J.J. & RAIKOW, R.J., 1993. *Arthrologia*. Pp. 133-187, 11 figs. In: BAUMEL, J.J.; KING, A.M.; BREAZILE, J.E.; EVANS, H.E. & BERGE, J.C. vanden [eds.], *Handbook of avian anatomy: Nomina anatomica avium. Second edition*. Publications of the Nuttall Ornithological Club n° 23, Cambridge.
- BAUMEL, J.J. & WITMER, L.M., 1993. *Osteologia*. Pp. 45-132, 18 figs. In: BAUMEL, J.J.; KING, A.M.; BREAZILE, J.E.; EVANS, H.E. & BERGE, J.C. vanden [eds.], *Handbook of avian anatomy: Nomina anatomica avium. Second edition*. Publications of the Nuttall Ornithological Club n° 23, Cambridge.
- BAUR, G., 1891. Remarks on the reptiles generally called Dinosauria. *American Naturalist*, Santa Fe, 25:434-441.
- BAUR, G., 1894. Bemerkungen über die Osteologie der Schläfengegend der höhoren Wirbeltiere. *Anatomische Anzeiger*, Jena, 10(10):315-330.
- BECKER, I. [coord.], 1977. *Nomenclatura anatômica da língua portuguesa*. Comissão Luso-Brasileira de Nomenclatura Morfológica, Guanabara Koogan, Rio de Janeiro. xvi+154 pp.
- BEDDARD, F.E., 1884. A contribution to the Anatomy of *Scopus umbretta*. *Proceedings of the Scientific Meetings of the Zoological Society*, London, 1884:543-553, 4 figs.
- BEDDARD, F.E., 1890. On the anatomy of *Podica senegalensis*. *Proceedings of the Scientific Meetings*

- of the *Zoological Society*, London, 1890:425-443, pl. 39.
- BEDDARD, F.E., 1899. Notes of the anatomy of the genus *Apteryx*. *Novitates Zoologicae*, London, 6:386-402, pls. 15-16.
- BENNETT, S.C., 1996. The phylogenetic position of the Pterosauria within the Archosauromorpha. *Zoological Journal of the Linnean Society*, London, 118:261-308, 3 figs., 3 app.
- BENNETT, S.C., 2001. The osteology and functional morphology of the Late Cretaceous Pteranodon. Part I: General description of osteology. *Palaeontographica (Abteilung A: Paläozoologie – Stratigraphie)*, Stuttgart, 260(1-6):1-112, 117 figs., 8 tabs.
- BENTON, M.J., 1979. Ecological succession among Late Palaeozoic and Mesozoic tetrapods. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, Amsterdam, 26:127-150, 3 figs.
- BENTON, M.J., 1983. The Triassic reptile *Hyperodapedon* from Elgin: functional morphology and relationships. *Philosophical Transactions of the Royal Society (Series B: Biological Sciences)*, London, 302(1112):605-720, 55 figs., 8 tabs., 2 pls.
- BENTON, M.J., 1984a. The relationships and early evolution of the Diapsida. In: FERGUSON, M.W.J., The structure, development and evolution of reptiles. A Festschrift in honour of Professor A. d'A. Bellairs on the occasion of his retirement. *Symposia of the Zoological Society*, London, 52:575-596, 7 figs.
- BENTON, M.J., 1984b. Rausuchians and the success of dinosaurs. *Nature*, London, 310(5973):101, 1 fig.
- BENTON, M.J., 1985. Classification and phylogeny of the diapsid reptiles. *Zoological Journal of the Linnean Society*, London, 84:97-164, 17 figs.
- BENTON, M.J., 1986. The Late Triassic reptile *Teratosaurus* – a rausuchian, not a dinosaur. *Palaeontology*, London, 29:293-301, 3 figs.
- BENTON, M.J., 1990. Origin and interrelationships of dinosaurs. Pp. 11-30, 6 figs. In: WEISHAMPEL, D.B.; DODSON, P. & OSMÓLSKA, H., *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, Oxford. xxiv+733 pp.
- BENTON, M.J., 1993. Reptilia. Pp. 681-715, 7 figs. In: BENTON, M.J., *The fossil record 2*. Chapman & Hall, London, Glasgow, New York, Tokyo, Melbourne & Madras.
- BENTON, M.J., 1995. Testing the time axis of phylogenies. *Philosophical Transactions of the Royal Society (Series B: Biological Sciences)*, London, 349:5-10, 3 figs.
- BENTON, M.J., 1999. *Scleromochlus taylori* and the origin of dinosaurs and pterosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society (Series B: Biological Sciences)*, London 354:1423-1446, 16 figs., 1 tab.
- BENTON, M.J. & CLARK, J., 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. Pp. 289-332, 11 figs. In: BENTON, M.J. [ed.], *The phylogeny and classification of the tetrapods. Volume I. Amphibians, reptiles, birds*. Systematic Association Special Volume 35A. Clarendon Press, Oxford. x+377 pp.
- BENTON, M.J. & GOWER, D.J., 1997. Richard Owen's giant Triassic frogs: archosaurs from the Middle Triassic of England. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Norman, 17(1):77-108, 20 figs., 4 app.

- BENTON, M.J.; JUUL, L.; STORRS, G.W. & GALTON, P.M., 2000. Anatomy and systematics of the prosauropod dinosaur *Thecodontosaurus antiquus* from the Upper Triassic of Southwest England. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Norman, 20(1):11-108, 20 figs., 1 tab., 4 app.
- BENTZ, G.D., 1979. The appendicular myology and phylogenetic relationships of the Ploceidae and Estrildidae (Aves: Passeriformes). *Bulletin of Carnegie Museum Natural History*, Pittsburgh, 15:1-25, 5 figs., 2 tabs.
- BERGE, J.C. vanden, 1970. A comparative study of the appendicular musculature of the Order Ciconiiformes. *The American Midland Naturalist*, Notre Dame, 84(2):289-364, 10 figs., 4 tabs.
- BERGE, J.C. vanden, 1976. *M. iliotibialis medialis* and a review of the *M. iliotibialis* complex in flamingos. *The Auk*, Washington, 93:429-433, 1 fig.
- BERGE, J.C. vanden, 1979. *Myologia*. Pp. 175-219, 12 figs. In: BAUMEL, J.J.; KING, A.M.; BREAZILE, J.E. & EVANS, H.E [eds.], 1979, *Nomina anatomica avium. An annotated anatomical dictionary of birds*. Academic Press, London, New York, Toronto, Sydney, San Francisco. xxvi+637 pp., 141 figs., 3 tabs.
- BERGE, J.C. vanden, 1981. *Myologia das aves*. Pp. 1691-1731, 14 figs, 1 app. In: GETTY, R., Sisson/Grossman, *Anatomia dos animais domésticos. Volume 2. Quinta edição*. Interamericana, Rio de Janeiro. xvi+1135-2000 pp.
- BERGE, J.C. vanden, 1982. Notes on the myology of the pelvic limb in kiwi (*Apteryx*) and in other birds. *The Auk*, Washington, 99:309-315.
- BERGE, J.C. vanden & ZWEERS, G.A., 1993. *Myologia*. Pp. 189-247, 19 figs. In: BAUMEL, J.J.; KING, A.M.; BREAZILE, J.E.; EVANS, H.E. & BERGE, J.C. vanden, 1993 [eds.], *Handbook of avian anatomy: Nomina anatomica avium. Second edition*. Publications of the Nuttall Ornithological Club n° 23, Cambridge.
- BERGER, A.J., 1952. The comparative functional morphology of the pelvic appendage in three genera of Cuculidae. *The American Midland Naturalist*, Notre Dame, 47(3):513-605, 29 pls., 4 cpts., 7 tabs.
- BERGER, A.J., 1953. On the locomotor anatomy of the blue coua, *Coua caerulea*. *The Auk*, Washington, 70:49-83, 8 figs.
- BERGER, A.J., 1955. Notes on the myology of the great curassow (*Crax rubra*). *Wilson Bulletin*, Columbus, 67(2):136-138.
- BERGER, A.J., 1956a. The appendicular myology of the pygmy falcon (*Polihierax semitorquatus*). *The American Midland Naturalist*, Notre Dame, 55:326 -333.
- BERGER, A.J., 1956b. The appendicular myology of the sandhill crane with comparative remarks on the whooping crane. *Wilson Bulletin*, Columbus, 68:282 -304.
- BERGER, A.J., 1960. Some anatomical characters of the Cuculidae and the Musophagidae. *Wilson Bulletin*, Columbus, 72:60 -104.
- BERGER, A.J., 1966. The musculature. Pp. 224-473. In: GEORGE, J.C. & BERGER, A.J., *Avian Myology*. Academic Press, New York.
- BERGER, A.J., 1968. Appendicular myology of Kirtland's warbler. *The Auk*, Washington, 85:594-616, 7 figs.

- BERLIN, O.G.W., 1963. A comparison of the hindlimb musculature of the House Sparrow, *Passer domesticus* (Linnæus) with that of the Blue Rock Pigeon, *Columba livia* Gmelin. *Pavo*, Baroda, 1:48-51.
- BERMAN, S.L., 1984. The hindlimb musculature of the white -fronted amazon (*Amazona albifrons*, Psittaciformes). *The Auk*, Washington, 101:74 -92.
- BERMAN, S.L. & RAIKOW, R.J., 1982. The hindlimb musculature of the mousebirds (Coliiformes). *The Auk*, Washington, 99:41 -57.
- BLAINVILLE, H.M.D de, 1822. *De l'organisation des animaux: ou principes d'anatomie comparée. Tome 1, contenant la morphologie et l'aistésologie*. Paris.
- BLAINVILLE, H.M.D de, 1825. *Nouvelles Annales du Muséum d'Histoire Naturelle (Série 3)*, Paris, 4.
- BLEDSE, A.H., 1988. A phylogenetic analysis of postcranial skeletal characters of the ratite birds. *Annals of the Carnegie Museum*, Pittsburgh, 57:73-90.
- BLOB, R.W., 2001. Evolution of hindlimb posture in nonmammalian therapsids: biomechanical tests of paleontological hypotheses. *Paleobiology*, Ithaca, 27(1):14-38, 8 figs., 2 tabs., 4 app.
- BLOTZHEIM, G. von, 1958. Zur Morphologie und Ontogenese von Schultergürtel, Sternum und Becken von *Struthio*, *Rhea* und *Dromiceius*. *Arb. zool.-vgl.-anat. Inst. Universität Freiburg*, Genève.
- BOCK, W.J., 1974. The avian skeletomuscular system. Pp. 119-257. In: FAMER, D.S. & KING, J.R., *Avian biology*. Volume 4. New York, Academic Press.
- BOJANUS, L.H., 1819-21. *Anatome testudinis europææ*. Typographi Universitatis, Vilnæ. vi+179 pp., 30 pls.
- BOLT, J.R., 1991. Lissaphibian origins. Pp.194-222, 7 figs., 2 tabs. In: SCHULTZE, H.-P. & TRUEB, L., *Origins of the higher groups of tetrapods. Controversy and consensus*. Comstock Publishing Associates, Ithaca and London. xii+724 pp.
- BONAPARTE, J.F., 1971a. Annotated list of the South American triassic tetrapods. Pp. 665-682, 45 figs. In: HAUGHTON, S.H., *Second Gondwana symposium. South Africa, July to August 1970. Proceedings and Papers*. Council for Scientific and Industrial Research, Pretoria. viii+689 pp.
- BONAPARTE, J.F., 1971b. Los tetrapodos del sector superior de la formación Los Colorados, La Rioja, Argentina (Triásico Superior). I Parte. *Opera Lilloana*, Tucumán, 22:1-185, 74 figs., 3 cuads., 4 láms.
- BONAPARTE, J.F., 1971c. *Cerritosaurus binsfeldi* Price, tipo de una nueva familia de tecodontes (Pseudosuchia – Proterochampsia). *Anais da Academia Brasileira de Ciências (Suplemento)*, Rio de Janeiro, 43:417-422, 1 fig.
- BONAPARTE, J.F., 1975. Nuevos materiales de *Lagosuchus talampayensis* Romer (Thecodontia – Pseudosuchia) y su significado en el origen de los Saurischia. Chañarensis inferior, Triásico medio de Argentina. *Acta Geologica Lilloana*, Tucumán, 13(1):5-90, 19 figs., 4 láms.
- BONAPARTE, J.F., 1978. El Mesozoico de América del Sur y sus Tetrapodos. *Opera Lilloana*, Tucumán, 26:1-596, 284 figs.
- BONAPARTE, J.F., 1981. Descripción de "*Fasolasuchus tenax*" y su significado en la sistemática y evolución de los Thecodontia. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales (Paleontología)*, Buenos

- Aires, 3(2):53-101, 25 figs., 2 tabs.
- BONAPARTE, J.F., 1984. Locomotion in rauisuchid thecodonts. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Norman, 3(4):210-218, 5 figs.
- BONAPARTE, J.F., 1986a. Les dinosaures (carnosaures, allosauridés, sauropodes, cetiosauridés) du Jurassique Moyen de Cerro Cóndor (Chubut, Argentine). *Annales de Paléontologie*, Paris, 72(3):247-289, 28 figs.
- BONAPARTE, J.F., 1986b. Les dinosaures (carnosaures, allosauridés, sauropodes, cetiosauridés) du Jurassique Moyen de Cerro Cóndor (Chubut, Argentine). *Annales de Paléontologie*, Paris, 72(4):325-386, figs. 29-76.
- BONAPARTE, J.F., 1997. *El Triásico de San Juan – La Rioja, Argentina, y sus dinosaurios*. Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires. 190 pp.
- BONAPARTE, J.F. & CORIA, R.A., 1993. Un nuevo y gigantesco saurópodo titanosaurio de la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano) de la Provincia de Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, Buenos Aires, 30:271-282, 7 figs.
- BONAPARTE, J.F. & FERIGOLO, J., 1998. A new and primitive saurischian dinosaur, *Guaibasaurus dandelariai*, gen. et sp. nov., from the Late Triassic Caturrita Formation of Southern Brazil. P. 11. In: TOMIDA, Y.; RICH, T.H. & VICKERS-RICH, P., *Abstracts with program. Second Symposium. Gondwana dinosaurs. 12-13 July, 1998*. National Science Museum, Tokyo. 24 pp.
- BONAPARTE, J.F. & FERIGOLO, J., 1999. A new and primitive saurischian dinosaur from the Late Triassic Caturrita Fm. of southern Brazil. *Ameghiniana*, Buenos Aires, 36(1):96.
- BONAPARTE, J.F.; FERIGOLO, J. & RIBEIRO, A.M., 1999. A new early Late Triassic saurischian dinosaur from Rio Grande do Sul State, Brazil. In: TOMIDA, Y.; RICH, T.H. & VICKERS-RICH, P., *Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium. National Science Museum Monographs*, Tokyo, 15:89-109, 12 figs., 8 tabs.
- BONNATERRE, J.P., 1789. *Tableau encyclopédique et méthodique des trois règnes de la nature. Erpétologie*. Paris et Liège. xxviii+70 pp.
- BOUR, R. & DUBOIS, A., 1984. Nomenclature ordinale et familiale des tortues (Reptilia). *Studia Palaeocheloniologica*, Salamanca, 1:77-86.
- BRAGA, M. de & RIEPPEL, O., 1997. Reptile phylogeny and the interrelationships of turtles. *Zoological Journal of the Linnean Society*, London, 120:281-354, 7 figs., 4 tabs., 2 app.
- BREAZILE, J.E. & YASUDA, M., 1979. Systema nervosum peripherale. Pp. 473-503, 8 figs. In: BAUMEL, J.J.; KING, A.M.; BREAZILE, J.E. & EVANS, H.E. [eds.], *Nomina anatomica avium. An annotated anatomical dictionary of birds*. Academic Press, London, New York, Toronto, Sydney, San Francisco. xxvi+637 pp., 141 figs., 3 tabs.
- BRETT-SURMAN, M.K., 1997. Ornithopods. Pp. 346, 10 figs. In: FARLOW, J.O. & BRETT-SURMAN, M.K., 1997. *The complete dinosaur*. Indiana University Press, Bloomington & Indianapolis. xiv+754 pp. 1997
- BRINKMAN, D.B., 1980. The hind limb step cycle of *Caiman sclerops* and the mechanics of the crocodile tarsus and metatarsus. *Canadian Journal of Zoology*, Ottawa, 58(12):2187-2200, 13 figs.

- BRINKMAN, D.B., 1981a. The hind limb step cycle of *Iguana* and primitive reptiles. *Journal of Zoology*, London, 13(3):326-341.
- BRINKMAN, D.B., 1981b. The origin of the crocodyloid tarsi and the interrelationships of thecodontian archosaurs. *Breviora*, Cambridge, 464:1-23, 13 figs.
- BRINKMAN, D.B. & SUES, H.-D., 1987. A staurikosaurid dinosaur from the Upper Triassic Ischigualasto Formation of Argentina and the relationships of the Staurikosauridae. *Palæontology*, London, 30(3):493-503, 7 figs.
- BROCHU, C.A., 1997a. Fossils, morphology, divergence timing, and the phylogenetic relationships of *Gavialis*. *Systematic Biology*, Washington, 46:479-522.
- BROCHU, C.A., 1997b. Synonymy, redundancy, and the name of the crocodiles stem-group. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Norman, 17(2):448-449.
- BROCHU, C.A., 1997c. A review of "*Leidyosuchus*" (Crocodyliformes, Eusuchia) from the Cretaceous through Eocene of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Norman, 17(4):679-697, 15 figs., 1 tab., 1 app.
- BROCHU, C.A., 1999. Phylogenetics, taxonomy, and historical biogeography of Alligatoroidea. In: ROWE, T.; BROCHU, C.A. & KISHI, K., Cranial morphology of Alligator mississippiensis and phylogeny of Alligatoroidea. *Memoir, Society of Vertebrate Paleontology*, Norman, 6:9-100, 64 figs., 3 app.
- BRONGNIART, A., 1800. Essai d'une classification naturelle des reptiles. *Bulletin des Sciences de la Société Philomathique*, Paris, 35:81-82.
- BROOM, R., 1906. On the South African diaptosaurian reptile *Howesia*. *Proceedings of the Zoological Society*, London, 1906:591-600, pl. 41.
- BRYANT, H.N., 1996. Explicitness, stability, and universality in the phylogenetic definition and usage of taxon names: a case study of the phylogenetic taxonomy of the Carnivora (Mammalia). *Systematic Biology*, Washington, 45(2):174-189, 2 figs., 2 tabs.
- BRYANT, H.N. & RUSSELL, A.P., 1992. The role of phylogenetic analysis in the inference of unpreserved attributes of extinct taxa. *Philosophical Transactions of the Royal Society (Series B: Biological Sciences)*, London, 337(1282):405-418, 7 figs., 2 tabs.
- BRYANT, H.N. & SEYMOUR, K.L., 1990. Observations and comments on the reliability of muscle reconstruction in fossil vertebrates. *Journal of Morphology*, Philadelphia, 206:109-117, 3 tabs.
- BURI, R.O., 1900. Zur Anatomie des Flügels von *Micropus melba* und einigen anderen Coracomithes, zugleich Beitrag zur Kenntnis der systematischen Stellung der Cypselidae. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, Jena, 33:361-610, 6 pls.
- BURNE, R.H., 1905. Notes on the muscular and visceral anatomy of the leathery turtle (*Dermochelys coriacea*). *Proceedings of the General Meetings for Scientific Business of the Zoological Society*, London, 1905(1):291-324, figs. 55-73.
- BUTTMANN, H., 1826. *De musculis crocodili*. Inaugural-Dissertation, Universität Halle. 32 S.
- BYERLY, T.C., 1925. The myology of *Sphenodon punctatus*. *Studies on Natural History, Iowa University*, Iowa City, 11(6):3-51, 4 pls.
- BARSBOLD, R. & OSMÓLSKA, H., 1990. Ornithomimosauria. Pp. 225-244, 10 figs., 1 tab. In:

- WEISHAMPEL, D.B.; DODSON, P. & OSMÓLSKA, H., *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, Oxford. xxiv+733 pp.
- CALDWELL, M.W., 1999. Squamate phylogeny and the relationships of snakes and mosasauroids. *Zoological Journal of the Linnean Society*, London, 125:115-147, 7 figs.
- CALVO, J.O. & SALGADO, L., 1995. *Rebbachisaurus tessonei*, sp.nov. A new Sauropoda from the Albian-Cenomanian of Argentina. New evidence on the origin of the Diplodocidae. *Gaia*, Lisboa, 11:13-33.
- CAMP, C.L., 1930. A study of the phytosaurs with description of new material from western North America. *Memoirs of the University of California*, Berkeley, 10:xi+174, 49 figs., 6 pls.
- CARPENTER, K., 1997a. Ankylosauria. Pp. 16-20, 2 figs. In: CURRIE, P.J. & PADIAN, K., *Encyclopedia of dinosaurs*. Academic Press, San Diego &c. xiv+869 pp.
- CARPENTER, K., 1997b. Thyreophora. Pp. 737-738. In: CURRIE, P.J. & PADIAN, K., *Encyclopedia of dinosaurs*. Academic Press, San Diego &c. xiv+869 pp.
- CARRANO, M.T., 2000. Homoplasy and the evolution of dinosaur locomotion. *Paleobiology*, Ithaca, 26(3):489-512, 12 figs., 6 tabs.
- CARROL, R.L., 1988. *Vertebrate paleontology and evolution*. W.H. Freeman and Company, New York. xiv+698 pp.
- CARROL, R.L. & CURRIE, P.J., 1991. The early radiation of diapsid reptiles. Pp. 354-424, 23 figs., 1 tab., 8 app. In: SCHULTZE, H.-P. & TRUEB, L., *Origins of the higher groups of tetrapods*. Comstock Publishing Associates, Ithaca and London.
- CASAMIQUELA, R.M., 1961. Dos nuevos estagonolepoideos argentinos (de Ischigualasto, San Juan). *Revista de la Asociacion Geologica Argentina*, Buenos Aires, 16(3-4):143-203, 31 figs., 1 lám.
- CASE, E.C., 1922. New reptiles and stegocephalians from the Upper Triassic of western Texas. *Publication, Carnegie Institution*, Washington, 321:1-84, 33 figs., 14 pls.
- CHAMBERLAIN, F.W., 1943. *Atlas of Avian Anatomy*. East Lansing, Michigan, Mich. State Univ. Agr. Expt. Sta. Mem. Bull 5.
- CHAPMAN, R.E., 1997. Technology and the study of dinosaurs. Pp. 1122-135, 10 figs., 3 tabs. In: FARLOW, J.O. & BRETT-SURMAN, M.K., 1997. *The complete dinosaur*. Indiana University Press, Bloomington & Indianapolis. xiv+754 pp.
- CHARIG, A.J., 1967. Subclass Archosauria. Pp. 708-718, figs. 28.3a-b. In: HARLAND, W.B.; HOLLAND, C.H.; HOUSE, M.R.; HUGHES, N.F.; REYNOLDS, A.B.; RUDWICK, M.J.S.; SATTERTHWAITE, G.E.; TARLO, L.B.H. & WILLEY, E.C., *The fossil record. A symposium with documentation*. Geological Society of London, London. xii+827 pp.
- CHARIG, A.J., 1972. The evolution of the archosaur pelvis and hindlimb: an explanation in functional terms. Pp. 121-155, 11 figs., 1 tab., 8 pls. In: JOYSEY, K.A. & KEMP, T.S. [eds.], *Studies in Vertebrate Evolution (essays presented to Dr. F.R. Parrington, F.R.S.)*. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- CHARIG, A.J. & MILNER, A.C., 1997. *Baryonyx walkeri*, a fish-eating dinosaur from the Wealden of Surrey. *Bulletin of The Natural History Museum (Geology Series)*, London, 53(1):11-70, 49 figs., 3 tabs., 3 app.

- CHARIG, A.J. & REIG, O.A., 1970. The classification of the Proterosuchia. *Biological Journal of the Linnean Society*, London, 2:125-171, 6 figs., 3 tabs.
- CHARIG, A.J. & SUES, H.-D., 1976. Suborder Proterosuchia Broom 1906b. Pp. 11-39, 10 figs., 1 tab. In: KUHN, O. [ed.], *Handbuch der Paläoherpertologie. Teil 13*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York.
- CHATTERJEE, S., 1978. A primitive parasuchid (phytosaur) reptile from the Upper Triassic Maleri Formation of India. *Palæontology*, London, 21(1):83-127, 18 figs., 5 tabs., 8 pls.
- CHATTERJEE, S., 1982. Phylogeny and classification of thecodont reptiles. *Nature*, London, 295(5847):317-320, 2 figs., 1 tab.
- CHATTERJEE, S., 1985. *Postosuchus*, a new thecodontian reptile from the Triassic of Texas and the origin of tyrannosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society (Series B: Biological Sciences)*, London, 309(1139):395-460, 30 figs, 11 tabs.
- CHATTERJEE, S., 1986. *Malerisaurus langstoni*, a new diapsid reptile from the Triassic of Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Norman, 6(4):297-312.
- CHATTERJEE, S., 1991. Cranial anatomy and relationships of a new Triassic bird from Texas. *Philosophical Transactions of the Royal Society (Series B, Biological Sciences)*, London, 332(1265):277-342, 40 figs., 4 tabs.
- CHATTERJEE, S., 1997. *The rise of birds: 225 million years of evolution*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London. xii+312 pp.
- CHATTERJEE, S., 1999. *Protoavis* and the early evolution of birds. *Palæontographica (Abteilung A: Paläozoologie – Stratigraphie)*, Stuttgart, 254(1-3):1-100, 10 pls., 38 figs., 12 tabs.
- CHATTERJEE, S. & MAJUMDAR, P.K., 1987. *Tikisuchus romeri*, a new rauisuchid reptile from the Late Triassic of India. *Journal of Paleontology*, Tulsa, 61(4):787-793, 3 figs.
- CHIAPPE, L.M., 1991. Cretaceous avian remains from Patagonia shed new light on the early radiation of birds. *Alcheringa*, Sydney, 15:333-338, 3 figs.
- CHIAPPE, L.M., 1995. The first 85 million years of avian evolution. *Nature*, London, 378:349-355, 6 figs.
- CHIAPPE, L.M., 1996. Late Cretaceous birds of Southern South America: anatomy and systematics of Enantiornithes and *Patagopteryx deferrariisi*. In: ARRATIA, G., Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen (Reihe A: Geologie und Paläontologie)*, München, 30:203-244, 57 figs., 2 tabs.
- CHIAPPE, L.M., 1997. Aves. Pp. 32-38, 4 figs. In: CURRIE, P.J. & PADIAN, K., *Encyclopedia of dinosaurs*. Academic Press, San Diego &c. xiv+869 pp.
- CHIAPPE, L.M. & CALVO, J.O., 1994. *Neuquenornis volans*, a new Late Cretaceous bird (Enantiornithes: Avisauridae) from Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Norman, 14(2):230-246, 10 figs., 2 tabs., 2 app.
- CHIASSON, R.B., 1959. *Laboratory anatomy of the pigeon*. Wm. C. Brown Company Publishers, Dubuque.
- CHIASSON, R.B., 1960. *Laboratory Anatomy of Necturus*. Wm. C. Brown Company Publishers, Dubuque.
- CHIASSON, R.B., 1962. *Laboratory Anatomy of the Alligator*. Wm. C. Brown Company Publishers, Dubuque. iv+56 pp., 30 figs.

- CHIASSON, R.B., 1969. *Laboratory Anatomy of Necturus*. Wm. Second edition. C. Brown Company Publishers, Dubuque.
- CHIASSON, R.B., 1972. *Laboratory anatomy of the pigeon*. Second edition. Wm. C. Brown Company Publishers, Dubuque.
- CLARK, J.M., 1994. Patterns of evolution in Mesozoic Crocodyliformes. Pp. 84-97, 4 figs., 3 app. In: FRASER, N.C. & SUES, H.-D., *In the shadow of the dinosaurs: Early Mesozoic tetrapods*. Cambridge University Press, Cambridge and New York. 435 pp.
- CLARK, J.M.; SUES, H.-D. & BERMAN, D.S., 2000. A new specimen of *Hesperosuchus agilis* from the Upper Triassic of New Mexico and the interrelationships of basal crocodylomorph archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Norman, 20(4):683-704, 8 figs., 1 tab.
- COLBERT, E.H., 1952. A pseudosuchian reptile from Arizona. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, New York, 99(10):561-592, 35 figs., 1 tab.
- COLBERT, E.H., 1964. Relationships of the saurischian dinosaurs. *American Museum Novitates*, New York, 2181:1-24, 3 figs., 2 tabs.
- COLBERT, E.H., 1970. A saurischian dinosaur from the Triassic of Brazil. *American Museum Novitates*, New York, 2405:1-39, 14 figs., 2 tabs.
- COLBERT, E.H., 1989. The Triassic dinosaur *Coelophysis*. *Museum of Northern Arizona Bulletin*, Flagstaff, 57:1-160, 104 figs., 14 tabs.
- COLBERT, E.H. & RUSSEL, D.A., 1969. The small Cretaceous dinosaurs *Dromaeosaurus*. *American Museum Novitates*, New York, 2380:1-49.
- COOMBS, W.P., Jr., 1979. Osteology and myology of the hindlimb in the Ankylosauria (Reptilia, Ornithischia). *Journal of Paleontology*, Tulsa, 53(3):666-684, 12 tfigs.
- COOMBS, W.P., Jr. & MARYA, SKA, T., 1990. Ankylosauria. Pp. 456-483, 14 figs., 1 tabs. In: WEISHAMPEL, D.B.; DODSON, P. & OSMÓLSKA, H., *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, Oxford. xxiv+733 pp.
- COOMBS, W.P., Jr.; WEISHAMPEL, D.B. & WITMER, L.M., 1990. Basal Thyreophora. Pp. 427-434, 3 figs., 1 tab. In: WEISHAMPEL, D.B.; DODSON, P. & OSMÓLSKA, H., *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, Oxford. xxiv+733 pp.
- COOPER, M.R., 1981a. The prosaropod dinosaur *Massospondylus carinatus* Owen from Zimbabwe: its biology, mode of life and phylogenetic significance. *Occasional Papers of The National Museums and Monuments (Series B: Natural Sciences)*, Bulawayo, 6(10):689-840, 95 figs., 10 tabs.
- COOPER, M.R., 1981b. A reassessment of *Vulcanodon karibaensis* Raath (Dinosauria: Saurischia) and the origin of the Sauropoda. *Palæontologia Africana*, Johannesburg, 25:203-231, 40 figs.
- COOPER, M.R., 1985. A revision of the ornithischian dinosaur *Kangnasaurus coetzeei* Houghton, with a classification of Ornithischia. *Annals of the South African Museum*, Cape Town, 95:281-317.
- COPE, E.D., 1866. "Anomalous relations existing between the tibia and fibula in certain of the Dinosauria..." *Proceedings of the Academy of Natural Sciences*, Philadelphia, 18:316-317.
- COPE, E.D., 1868. An examination of the Reptilia and Batrachia obtained by the Orton Expedition to Equador and the Upper Amazon, with notes on other species. *Proceedings of the Academy of Natural*

- Sciences*, Philadelphia, 20:96-140.
- COPE, E.D., 1869a. "Some specimens of extinct reptiles of interest." *Proceedings of the Academy of Natural Sciences*, Philadelphia, 21:123.
- COPE, E.D., 1869b. Synopsis of the extinct Batrachia, Reptilia and Aves of North America. *Transactions of the American Philosophical Society (New Series)*, Philadelphia, 14(22):1-104, 14 pls.
- COTT, H.B., 1960. Scientific results of an inquiry into the ecology and economic status of the Nile Crocodile (*Crocodilus niloticus*) in Uganda and northern Rhodesia. *Transactions of the Zoological Society*, London, 29(4):211-337, 45 figs., 33 tabs., 9 pls.
- CRACRAFT, J., 1971. The functional morphology of the hind limb in the domestic pigeon, (*Columba livia*). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, New York, 144(3):171-268, 33 figs., 4 tabs.
- CRACRAFT, J., 1974. Phylogeny and evolution of ratitae birds. *Ibis*, London, 116:494-521, 10 figs., 1 tab.
- CRACRAFT, J., 1981. Toward a phylogenetic classification of the recent birds of the world (Class Aves). *The Auk*, Washington, 98(4):681-714.
- CRACRAFT, J., 1985. Monophyly and phylogenetic relationships of the Pelecaniformes: a numerical cladistic analysis. *The Auk*, Washington, 102(4):834-853.
- CRACRAFT, J., 1986. The origin and early diversification of birds. *Paleobiology*, Ithaca, 12:383-399.
- CRACRAFT, J., 1988. The major clades of birds. Pp. 339-361, 1 fig. In: BENTON, M.J. [ed.], *The phylogeny and classification of the tetrapods. Volume I. Amphibians, reptiles, birds*. Systematic Association Special Volume 35A. Clarendon Press, Oxford. x+377 pp.
- CROWE, T.M., 1978. The evolution of guinea-fowl (Galliformes, Phasianidae, Numididae) taxonomy, phylogeny, speciation and biogeography. *Annals of the South African Museum*, Cape Town, 76(2):43-136.
- CROWE, T.M. & CROWE, A.A., 1985. The genus *Francolinus* as a model for avian evolution and biogeography in Africa. I. Relationships among species. Pp. 207-240. In: SCHUCHMANN, K.L., *Proc. Intl. Symp. African Vertebrates*. Mus. Koenig, Bonn.
- CRUICKSHANK, A.R.I., 1972. The proterosuchian thecodonts. Pp. 89-119, 10 figs., 1 pl., 3 tabs. In: JOYSEY, K.A. & KEMP, T.S. [eds.], *Studies in vertebrate evolution*. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- CRUICKSHANK, A.R.I., 1978. The pes of *Erythrosuchus africanus* Broom. *Zoological Journal of the Linnean Society*, London, 62(2):161-177, 1 fig., 13 pls.
- CRUICKSHANK, A.R.I., 1981. Archosaur ankles: interpretation of evidence. *South African Journal of Science*, Cape Town, 77(7):307-308, 1 fig.
- CRUSH, P.J., 1984. A late Upper Triassic sphenosuchid crocodylian from Wales. *Palæontology*, London, 27(1):131-157, 15 figs.
- CURRIE, P.J., 1997. Theropoda. Pp. 731-737, 4 figs. In: CURRIE, P.J. & PADIAN, K., *Encyclopedia of dinosaurs*. Academic Press, San Diego &c. xiv+869 pp.
- CURRIE, P.J. & PADIAN, K., 1997a. *Encyclopedia of dinosaurs*. Academic Press, San Diego &c. xiv+869 pp.
- CURRIE, P.J. & PADIAN, K., 1997b. Avetheropoda. P. 39. In: CURRIE, P.J. & PADIAN, K., *Encyclopedia of dinosaurs*. Academic Press, San Diego &c. xiv+869 pp.

- CURRIE, P.J. & PADIAN, K., 1997c. Cerapoda. Pp. 105-106, 1 fig. *In: CURRIE, P.J. & PADIAN, K., Encyclopedia of dinosaurs.* Academic Press, San Diego &c. xiv+869 pp.
- CURRIE, P.J. & PADIAN, K., 1997d. Deinonychosauria. Pp. 166-167. *In: CURRIE, P.J. & PADIAN, K., Encyclopedia of dinosaurs.* Academic Press, San Diego &c. xiv+869 pp.
- CURRIE, P.J. & PADIAN, K., 1997e. Genasauria. P. 271. *In: CURRIE, P.J. & PADIAN, K., Encyclopedia of dinosaurs.* Academic Press, San Diego &c. xiv+869 pp.
- CURRIE, P.J. & PADIAN, K., 1997f. Marginocephalia. P. 415. *In: CURRIE, P.J. & PADIAN, K., Encyclopedia of dinosaurs.* Academic Press, San Diego &c. xiv+869 pp.
- CURRIE, P.J. & PADIAN, K., 1997g. Ornithopoda. P. 503. *In: CURRIE, P.J. & PADIAN, K., Encyclopedia of dinosaurs.* Academic Press, San Diego &c. xiv+869 pp.
- CURRIE, P.J. & PADIAN, K., 1997h. A note added by the Editors. P. 508. *In: CURRIE, P.J. & PADIAN, K., Encyclopedia of dinosaurs.* Academic Press, San Diego &c. xiv+869 pp.
- CURRIE, P.J. & ZHAO X.-j., 1993. A new large theropod (Dinosauria, Theropoda) from the Jurassic of Xinjiang, People's Republic of China. *Canadian Journal of Earth Sciences*, Ottawa, 30:2037-2081.
- CZERKAS, S.A., 1987. A reevaluation of the plate arrangement on *Stegosaurus stenops*. Pp. 82-99, 22 figs. *In: CZERKAS, S.J. & OLSON, E.C., Dinosaurs past and present. Volume II.* Natural History Museum of Los Angeles County in association with University of Washington Press, Seattle and London. xiv+150 pp.
- CZERKAS, S.J. & CZERKAS, S.A., 1991. *Dinosaurs. A global view.* Mallard Press, New York. 247 pp
- DARWIN, C., 1859. *On the origin of species by means of natural selection.* John Murray, London.
- DAUDIN, F.M., 1801. *Histoire naturelle, générale et particulière, des Reptiles. Tome 2.* Dufart, Paris. 432 pp., 14 pls.
- DAUGHERTY, C.H.; CREE, A.; HAY, J.M. & THOMPSON, M.B., 1990. Neglected taxonomy and continuing extinctions of tuatara (*Sphenodon*). *Nature*, London, 347(6286):177-179, 2 figs., 2 tabs.
- DAVIS, D.D., 1934. *The collared lizard, a laboratory guide.* Macmillan, New York. 57pp.
- DAVIS, D.D., 1936. The terminology of reptilian musculature. *Herpetologica*, Austin, 1:12-17.
- DENSMORE, L.D., III & OWEN, R.D., 1989. Molecular systematics of the order Crocodylia. *American Zoologist*, Utica, 29(3):831-841, 4 figs.
- DENSMORE, L.D., III & WHITE, P.S., 1991. The systematics and evolution of the Crocodylia as suggested by restriction endonuclease analysis of mitochondrial and nuclear ribosomal DNA. *Copeia*, New York, 1991:602-615.
- DIAS-da-SILVA, S., 1997. Novos achados de vertebrados fósseis na Formação Sanga do Cabral. New fossil vertebrate findings in Sanga do Cabral Formation. P. 82. *In: BERTINI, R.J., 15º Congresso Brasileiro de Paleontologia. São Pedro, Agosto, 1997. Boletim de Resumos.* UNESP, Rio Claro. 188 pp.
- DODSON, P., 1996. *The horned dinosaurs.* Princeton University Press, Princeton. xiv+346pp.
- DODSON, P., 1997. Ceratopsia. P. 106. *In: CURRIE, P.J. & PADIAN, K., Encyclopedia of dinosaurs.* Academic Press, San Diego &c. xiv+869 pp.
- DOLLO, M.L., 1883. Note sur la présence chez les oiseaux de "troisième trochanter" des dinosauriens

- et sur la fonction de celui-ci. *Bulletin du Musée Royale d'Histoire Naturelle de Belgique*, Bruxelles, 2:13-18, 1 pl.
- DOLLO, M.L., 1888a. Sur la signification du "trochanter pendant" des Dinosuriens. *Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique*, Paris, 19:215-224.
- DOLLO, L., 1888b. Iguanodontidae et Camptonotidae. *Compte Rendu de l'Academie*, Paris, 106:775-777.
- DUBOIS, A., 1984. La nomenclature supragénérique des amphibiens anoures. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle (Série A, Zoologie)*, Paris, 131:1-64.
- DUBOIS, A., 1986. A propos de l'emploi controversé du terme "monophyletique". Nouvelles propositions. *Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne*, Lyon, 55(7):248-254, 1 fig., 2 tabs.
- DUELLMAN, W.E. & TRUEB, L., 1985. Musculo-skeletal system. Pp. 289-365, 45 figs. In: DUELLMAN, W.E. & TRUEB, L., *Biology of amphibians*. McGraw-Hill Book Company, New York. xx+670 pp.
- DUGÈS, A., 1834. *Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs différents âges*. Paris.
- DUMÉRIL, A.-M.-C. & BIBRON, G., 1836. *Erpétologie générale ou histoire naturelle complète des reptiles. Tome troisième. Contenant l'histoire de toutes les espèces des quatre premières familles de l'ordre des lézards ou sauriens, savoir: les crocodiles, les caméléons, les geckos et les varans*. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris.
- DUNDEE, H.A., 1989. Higher category name usage for amphibians and reptiles. *Systematic Zoology*, Washington, 38(4):398-406, 1 tab.
- DUTUIT, J.-M., 1979. Un pseudosuchien du Trias continental marocain. *Annales de Paléontologie (Vertébrés)*, Paris, 65(1):55-71, 4 figs., 2 pls.
- ELLSWORTH, A.H.F., 1974. *Reassessment of muscle homologies and nomenclature [in conservative amniotes, the echidna, Tachyglossus, the opossum, Didelphys, and the tuatara, Sphenodon]*. Robert E. Krieger Publishing Company, Huntington. iii+074 pp, 29 pls.
- ESTES, R.; QUEIROZ, K. de & GAUTHIER, J., 1988. Phylogenetic relationships within Squamata. Pp. 119-281, 36 figs., 2 tabs., 1 app. In: ESTES, R. & PREGILL, G., *Phylogenetic relationships of the lizard families. Essays commemorating Charles L. Camp*. Stanford University Press, Stanford.
- EVANS, H.E., 1969. Anatomy of the budgerigar. In: PETRAK, M.L., *Diseases of cage and aviary Birds*. Philadelphia, Lea and Febiger.
- EVANS, S.E., 1988. The early history and relationships of the Diapsida. Pp. 221-260, 2 figs., 1 app. In: BENTON, M.J. [ed.], *The phylogeny and classification of the tetrapods. Volume I. Amphibians, reptiles, birds*. Systematic Association Special Volume 35A. Clarendon Press, Oxford. x+377 pp.
- EVANS, S.E., 1990. The skull of *Cteniogenys*, a choristodere (Reptilia: Archosauromorpha) from the Middle Jurassic of Oxfordshire. *Zoological Journal of the Linnean Society*, London, 99:205-237, 25 figs.
- EWER, R.F., 1965. The anatomy of the thecodont reptile *Euparkeria*. *Philosophical Transactions of the Royal Society (Series B: Biological Sciences)*, London, 248:379-435, 19 figs., pls. 31-34, 3 tabs.
- FIRBAS, W. & ZWEYMÜLLER, K., 1971. Über das Hüftgelenk der Ratiten. *Gegenbaurs morphologische Jahrbuch*, Leipzig, 116(1):91-103, 5 Abb.

- FISHER, H.I., 1946. Adaptations and comparative anatomy of the locomotor apparatus of new world vultures. *The American Midland Naturalist*, Notre Dame, 35(3):545-727, 28 figs., 13 pls., 42 tabs.
- FISHER, H.I. & GOODMAN, D.C., 1955. The myology of the Whooping Crane, *Grus americana*. *Illinois Biological Monographs*, Urbana, 24(2):viii+127, 40 figs.
- FITZGERALD, T.C., 1969. *The Coturnix Quail: Anatomy and Histology*. Iowa State Univ. Press, Ames.
- FIELDSÅ, J., 1976. The systematic affinities of sandgrouse, Pteroclididae. *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening*, Kjøbenhavn, 139:179-243.
- FLEMING, T.H., 1966. The thigh musculature of three species of Scolopacidae. *The Condor*, Santa Clara, 68:293 -298.
- FLOWER, S.S., 1929. Reptilia and Amphibia. In: SCLATER, W.L., Records of zoological literature relating chiefly to the year 1928. *The Zoological Record*, London, 45:1-77.
- FLYNN, T.T., 1909. Points in morphology and anatomy of certain Megapodes. Part II. The myology of hindlimb. *Proceedings of the Royal Society of Tasmania*, Hobart, 1909:176-187.
- FRANCIS, E.T.B., 1934. *The anatomy of the salamander*. Oxford University Press, London.
- FRETS, G.P., 1910. Ueber den Plexus lumbo-sacralis. *Morphologische Jahrbuch*, Leipzig, 40:1-104.
- FREY, E., 1988a. Anatomie des Körperstammes von *Alligator mississippiensis* Daudin. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkund (Serie A: Biologie)*, Stuttgart, 424:1-106, 62 Abb.
- FREY, E., 1988b. Das Tragsystem der Krokodile – eine biomechanische und phylogenetische Analyse. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde (Serie A: Biologie)*, Stuttgart, 426:1-60, 28 Abb.
- FREY, E.; RIESS, J. & TARSITANO, S.F., 1989. The axial tail musculature of recent crocodiles and its phyletic implications. In: ANONOMASTOS, Biology of the Crocodilia. *American Zoologist*, Utica, 29(3):857-862, 3 figs.
- FUJIOKA, T. 1962. Comparative and topographic anatomy of the fowl. IX. On the origins and insertions of the muscles of the pelvic limb in the fowl. *The Journal of Veterinary Medical Science*, Tokyo, 24:183-199.
- FÜRBRINGER, M., 1869. *Die Knochen und Muskeln der Extremitäten bei den schlangenähnlichen Sauriern*. Inaug. Dissert. Berlin. Wilh. Engelmann, Leipzig.
- FÜRBRINGER, M., 1888. *Untersuchungen zur morphologie und Systematik der Vögel*. Theil 1 und 2. Von Holkema, Amsterdam. 1751 pp.
- FÜRBRINGER, M., 1900. Zur Vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, Jena, 34:215-718.
- GADOW, H.F., 1880. *Zur vergleichenden Anatomie de Muskulatur des Beckens und der hintern Gliedmasse der Ratiten*. Fisher, Jena. 56 pp.
- GADOW, H.F., 1882a. Untersuchungen über die Bauchmuskeln der Krokodile, Eidechsen und Schildkröten. *Morphologische Jahrbuch*, Leipzig, 7:57-100, pl. 6.
- GADOW, H.F., 1882b. Beiträge zur Myologie der hintern Extremität der Reptilien. *Morphologische Jahrbuch*, Leipzig, 7:329-466.
- GADOW, H., 1893. II. Systematischer Theil. In: BRONN, H.G., Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild. Sechster Band. Vierte Abtheilung. Vögel. C.F.

- Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.
- GADOW, H., 1896. *Proceedings of the Cambridge Philosophical Society*, London, 9:205.
- GADOW, H. & SELENKA, E., 1891. Vögel. I. Anatomischer Theil. 1008 S. In: BRONN, H.G., *Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs, wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild. Sechster Band. Vierte Abtheilung*. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.
- GAFFNEY, E.S. & MEYLAN, P.A., 1988. A phylogeny of turtles. Pp. 157-219, 13 figs. In: BENTON, M.J. [ed.], *The phylogeny and classification of the tetrapods. Volume 1. Amphibians, reptiles, birds*. Systematics Association Special Volume number 35A. Clarendon Press, The Systematics Association, Oxford.
- GAFFNEY, E.S.; MEYLAN, P.A. & WYSS, A.R., 1991. A computer analysis of the relationships of the higher categories of turtles. *Cladistics*, Westport, 7(4):313-335, 3 figs., 1 tab.
- GALTON, P.M., 1969. The pelvic musculature of the dinosaur *Hypsilophodon* (Reptilia: Ornithischia). *Postilla*, New Haven, 131:1-64, 17 figs.
- GALTON, P.M., 1970. Ornithischian dinosaurs and the origin of birds. *Evolution*, Lawrence, 24(2):448-462, 6 figs.
- GALTON, P.M., 1973. On the anatomy and relationships of *Efraasia diagnostica* (Huene) n.gen., a prosauropod dinosaur (Reptilia: Saurischia) from the Upper Triassic of Germany. *Paläontologische Zeitschrift*, Stuttgart, 47(3/4):229-255, 17 figs., pls. 35-36.
- GALTON, P.M., 1974. The ornithischian dinosaur *Hypsilophodon* from the Wealden of the Isle of Wight, England. *Bulletin of the British Museum (Natural History) (Geology)*, London, 25(1):1-252, 64 figs., 2 pls., 5 tabs.
- GALTON, P.M., 1975. English hypsilophodontid dinosaurs (Reptilia: Ornithischia). *Palaeontology*, London, 18(4):741-752, 5 tfigs., 1 tab.
- GALTON, P.M., 1976. Prosauropod dinosaurs (Reptilia: Saurischia) of North America. *Postilla*, New Haven, 169:1-98, 39 figs., 5 tabs.
- GALTON, P.M., 1977. On *Staurikosaurus pricei*, an early saurischian dinosaur from the Triassic of Brazil, with notes on the Herrerasauridae and Poposauridae. *Paläontologische Zeitschrift*, Stuttgart, 51(3/4):234-245, 6 figs.
- GALTON, P.M., 1984. Cranial anatomy of the prosauropod dinosaur *Plateosaurus* from the Knollenmergel (Middle Keuper, Upper Triassic) of Germany. I. Two complete skulls from Trossingen/Württ. with comments on the diet. *Geologica et Palaeontologica*, Marburg, 18:139-171, 5 Abb., 6 Taf.
- GALTON, P.M., 1985. The poposaurid thecodontian *Teratosaurus suevicus* v. Meyer, plus referred specimens mostly based on prosauropod dinosaurs, from the Middle Stubensandstein (Upper Triassic) of Nordwürttemberg. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde (Serie B: Geologie und Paläontologie)*, Stuttgart, 116:1-29, 5 figs., 5 pls.
- GALTON, P.M., 1986. Herbivorous adaptations of Late Triassic and Early Jurassic dinosaurs. Pp. 203-221, 6 figs., 1 tab. In: PADIAN, K., *The beginning of the age of dinosaurs. Faunal change across the Triassic-Jurassic boundary*. Cambridge University Press, Cambridge. xii+378 pp.
- GALTON, P.M., 1990. Basal Sauropodomorpha – Prosauropoda. Pp. 320-344, 9 figs., 1 tab. In:

- WEISHAMPEL, D.B.; DODSON, P. & OSMÓLSKA, H., *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, Oxford. xxiv+733 pp.
- GALTON, P.M., 1997. Stegosauria. Pp. 701-703, 1 fig. *In*: CURRIE, P.J. & PADIAN, K., *Encyclopedia of dinosaurs*. Academic Press, San Diego &c. xiv+869 pp.
- GALTON, P.M., 2000. Are *Spondylosoma* and *Staurikosaurus* (Santa Maria Formation, Middle-Upper Triassic, Brasil) the oldest saurischian dinosaurs? *Paläontologische Zeitschrift*, Stuttgart, 74(3):393-423.
- GALTON, P.M. & CLUVER, M.A., 1976. *Anchisaurus capensis* (Broom) and a revision of the Anchisauridae (Reptilia, Saurischia). *Annals of the South African Museum*, Cape Town, 69(6):121-159, 13 figs., 3 tabs.
- GALTON, P.M. & WALKER, A.D., 1996. *Bromsgroveia* from the Middle Triassic of England, the earliest record of a poposaurid thecodontian reptile (Archosauria: Rauisuchia). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie (Abhandlung)*, Stuttgart, 201(3):303-325, 9 figs.
- GARROD, A.H., 1873. On certain muscles of the thigh of birds and their value in classification. Part I. *Proceedings of the Scientific Meetings of the Zoological Society*, London, 1873:626-644, 6 figs.
- GARROD, A.H., 1874. On certain muscles of birds and their value in classification. Part II. *Proceedings of the Scientific Meetings of the Zoological Society*, London, 1874:111-123.
- GASPARINI, Z.B. de, 1971. Los Notosuchia del Cretacico de America del Sur como un nuevo infraorden de los Mesosuchia (Crocodylia). *Ameghiniana*, Buenos Aires, 8(2):83-103, 4 láms, 2 cds., 1 tab.
- GATESY, S.M., 1990. Caudofemoral musculature and the evolution of theropod locomotion. *Paleobiology*, Ithaca, 16(2):170-186, 8 figs., 1 tab.
- GATESY, S.M., 1991. Hind limb movements of the American alligator (*Alligator mississippiensis*) and postural grades. *Journal of Zoology*, London, 224:577-588, 6 figs.
- GATESY, S.M., 1997. An electromyographic analysis of hindlimb function in *Alligator* during terrestrial locomotion. *Journal of Morphology*, Philadelphia, 234:197-212, 7 figs., 2 tabs.
- GATESY, S.M., 1999. Guineafowl hind limb function. II: Electromyographic analysis and motor pattern evolution. *Journal of Morphology*, Philadelphia, 240:127-142, 6 figs.
- GATESY, S.M. & DIAL, K.P., 1996a. Locomotor modules and the evolution of avian flight. *Evolution*, Lawrence, 50(1):331-340, 7 figs.
- GATESY, S.M. & DIAL, K.P., 1996b. From frond to fan: *Archaeopteryx* and the evolution of short-tailed birds. *Evolution*, Lawrence, 50(5):2037-2048, 5 figs.
- GAUTHIER, J.A., 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. Pp. 1-55, 9 figs., 2 app. *In*: PADIAN, K., The origin of birds and the evolution of flight. *Memoirs of the California Academy of Sciences*, San Francisco, 8:viii+098.
- GAUTHIER, J.A.; CANNATELLA, D.; QUEIROZ, K. de; KLUGE, A.G. & ROWE, T., 1989. Tetrapod phylogeny. Pp. 337-353, 20 figs. *In*: FERNHOLM, B.; BREMER, K. & JÖRNVALL, H., *The Hierarchy of Life*. Elsevier Science Publishers (Biomedical Division).
- GAUTHIER, J.; ESTES, R. & QUEIROZ, K. de, 1988[c]. A phylogenetic analysis of Lepidosauromorpha. Pp. 15-98, 13 figs., 1 tab., 3 app. *In*: ESTES, R. & PREGILL, G., *Phylogenetic relationships of the*

- lizard families. Essays commemorating Charles L. Camp.* Stanford University Press, Stanford.
- GAUTHIER, J.; KLUGE, A.G. & ROWE, T., 1988a. The early evolution of the Amniota. Pp. 103-155, 4 figs., 3 app. *In: BENTON, M.J. [ed.], The phylogeny and classification of the tetrapods. Volume 1. Amphibians, reptiles, birds.* Systematics Association Special Volume number 35A. Clarendon Press, The Systematics Association, Oxford.
- GAUTHIER, J.; KLUGE, A.G. & ROWE, T., 1988b. Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics*, Westport, 4(2):105-209, 5 figs., 3 tabs.
- GAUTHIER, J.A. & PADIAN, K., 1985. Phylogenetic, functional, and aerodynamic analyses of the origin of birds and their flight. Pp. 185-197, 3 figs. *In: HECHT, M.K.; OSTROM, J.H.; VIOHL, G. & WELLNHOFER, P., The beginnings of birds.* Freunde des Jura-Museums, Eichstätt. 382 pp.
- GEORGE, J.C., 1948. The muscular system of *Uromastix hardwickii* Gray. *Journal of University of Bombay*, Bombay, 17(3):123.
- GEORGE, J.C. & SHAH, R.V., 1958. The myology of the chelonian limb. II. The hind limb musculature of *Lissemys punctata*. *Journal of Animal Morphology and Physiology*, Baroda, 5:21-33.
- GETTY, R., 1981. Músculos do ruminante. Pp. 740-806, 37 figs. *In: GETTY, R., Sisson/Grossman, Anatomia dos animais domésticos. Volume 1. Quinta edição.* Interamericana, Rio de Janeiro. xxxii+1134 pp.
- GILMORE, C.W., 1920. Osteology of the carnivorous Dinosauria in the United States National Museum, with special reference to the genera *Antrodemus (Allosaurus)* and *Ceratosaurus*. *Bulletin of the United States National Museum*, Washington, 110:xii+160, 79 figs., 36 pls.
- GLUT, D.F., 1997. *Dinosaurs. The encyclopedia.* McFarland & Company, Inc., Publishers, Jefferson and London. xii+1076 pp.
- GLUT, D.F., 2000. *Dinosaurs. The encyclopedia. Supplement 1.* McFarland & Company, Inc., Publishers, Jefferson and London. xiv+442 pp.
- GORSKI, C., 1852. *Über das Becken der Saurier.* Mitau und Leipzig.
- GOULD, S.J. & VRBA, E.S., 1982. Exaptation – a missing term in the science of form. *Paleobiology*, Ithaca, 8(1):4-15, 1 tab.
- GOW, C.E., 1975. The morphology and relationships of *Youngina capensis* Broom and *Prolacerta broomi* Parrington. *Paläontologia Africana*, Johannesburg, 18:89-131, 37 figs.
- GOWER, D.J., 1996. The tarsus of erythrosuchid archosaurs, and implications for early diapsid phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society*, London, 116:347-375, 11 figs.
- GOWER, D.J., 1999. The cranial and mandibular osteology of a new rauisuchian archosaur from the Middle Triassic of southern Germany. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde (Serie B: Geologie und Paläontologie)*, Stuttgart, 280:1-49, 24 figs.
- GOWER, D.J. & SENNIKOV, A.G., 1996. Morphology and phylogenetic informativeness of early archosaur braincases. *Paläontology*, London, 39(4):883-906, 7 tfigs., 1 tab.
- GOWER, D.J. & SENNIKOV, A.G., 1997. *Sarmatosuchus* and the early history of the Archosauria. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Norman, 17(1):60-73, 13 figs., 2 tabs., 1 app.
- GOWER, D.J. & WEBER, E., 1998. The braincase of *Euparkeria*, and the evolutionary relationships of

birds and crocodylians. *Biological Reviews*, London, 73:367-411, 14 figs.

GRÄFENBERG, E., 1904. Die Entwicklung der Menschlichen Beckenmuskulatur. *Anatomische Hefte*, München, 72:429-494.

GRAY, J.E., 1831. *The zoological miscellany. Part 1*. Treuttel, Wurz and Co., London. 40 pp., 4 pls.

GRAY, J.E., 1842. *The zoological miscellany. Part 2*. Treuttel, Wurz and Co., London. Pp. 41-80.

GRAY, J.E., 1862. A synopsis of the species of crocodiles. *The Annals and Magazine of Natural History (Third Series)*, London, 10(58):265-274.

GRAY, J.E., 1872. *Appendix to the catalogue of shield reptiles in the collection of the British Museum. Part II. Emydosaur*. London, British Museum. 28 pp.

GREGORY, W.K., 1919. The pelvis of dinosaurs. A study of the relations between muscular stresses and skeletal form. Pp. 18-20. In: NICHOLS, J.T., Abstract of the Proceedings of the Brooklyn Meeting of the American Society of Ichthyologists and Herpetologists. *Copeia*, New York, 69:18-20.

GREGORY, W.K. & CAMP, C.L., 1918. Studies in comparative myology and osteology. No. III. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, New York, 38(15):447-563, 16 figs., pls. 39-50.

GRONOVIVS, L.T., 1756. *Museum ichthyologicum, sistens piscium indigenorum & quorundam exoticorum, qui in Museo Laurentii Theodori Gronovii, J.U.D. adservantur, descriptiones ordine systematico. Accedunt nonnullorum exoticorum piscium icones aeri incisæ, et amphibiorum animalium*. Theodorum Haak, Leiden. 88 pp.

GRONOVIVS, L.T., 1763-4. *Zoophilacii gronoviani*. Sumptibus auctoris. 236 pp., 23 pls.

GÜNTHER, A.C., 1867. Contribution to the anatomy of *Hatteria (Rhynchocephalus Owen)*. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, London, 157:595-629.

HÆCKEL, E., 1866. *Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformierte Deszendenz-Theorie. II. Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen. Kritische Grundzüge der mechanischen Wissenschaft von den entstehenden Formen der Organismen, begründet durch die Deszendenz-Theorie. 2 Volumen*. G. Reimer, Berlin.

HAINES, R.W., 1934. The homologies of the flexor and adductor muscles of the thigh. *Journal of Morphology*, Philadelphia, 56(1):21-49, 7 figs.

HAINES, R.W., 1935a. A consideration of the constancy of muscular nerve supply. *Journal of Anatomy*, London, 70:33-55, 8 figs.

HAINES, R.W., 1935b. Some musculature changes in the tail and thigh of reptiles and mammals. *Journal of Morphology*, Philadelphia, 58(2):355-383, 8 figs.

HAIR, P., 1868. On the arrangement of the muscular fibers of the alligator. *Journal of Anatomy*, London, 2:26-41.

HALLERMANN, J., 1998. The ethmoidal region of *Dibamus taylori* (Squamata: Dibamidae), with a phylogenetic hypothesis on dibamid relationships within Squamata. *Zoological Journal of the Linnean Society*, London, 122:385-426, 13 figs., 1 tab., 2 app.

HARRIS, J.D.; LUCAS, S.G. & ESTEP, J.W., 2000. A new and unusual sphenosuchian (Archosauria: Crocodylomorpha) from the Lower Jurassic Lufeng Formation, People's Republic of China. *Neues*

- Jarhbuch für Geologie und Paläontologie (Abhandlung)*, Stuttgart, 215(1):47-68, 6 figs.
- HARRIS, V.A., 1963. *The anatomy of the rainbow lizard*. Hutchinson and Co., Ltda., London. 104 pp.
- HARTMAN, F.A., 1961. Locomotor mechanisms of birds. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, Washington, 143:1-91.
- HARVEY, E.B.; KAISER, H.E. & ROSENBERG, L.E., 1968. *An Atlas of the Domestic Turkey (Meleagris gallopavo): Myology and Osteology*. Washington, D.C., U.S.A.E.C. Publ. TID-U. C. 48.
- HAUGHTON, S., 1865a. On the anatomy of the ostrich (*Struthio camelus*). *Proceedings of the Royal Irish Academy*, Dublin, 9:1-24.
- HAUGHTON, S., 1865b. Notes on animal mechanics. No. III. On the muscular mechanism of the leg of the ostrich. *Proceedings of the Royal Irish Academy*, Dublin, 9:50-61, figs. 6-11.
- HAUGHTON, S., 1865c. On muscular mechanism of the leg of the ostrich. *The Annals and Magazine of Natural History (Third Series)*, London, 15:262-272, pls. 6-7.
- HAUGHTON, S., 1865d. On the muscular anatomy of the leg of the Crocodile. *The Annals and Magazine of Natural History (Third Series)*, London, 16(36):326-331, pl. 16.
- HAUGHTON, S., 1866. Notes on animal mechanics. No. VI. On the muscular anatomy of the crocodile. *Proceedings of the Royal Irish Academy*, Dublin, 6:268-277, figs. 19-20.
- HAUGHTON, S., 1868a. On the muscular anatomy of the alligator. *The Annals and Magazine of Natural History (Fourth Series)*, London, 1(37):282-292, pl. 10.
- HAUGHTON, S., 1868b. Notes on animal mechanics. No. X. Muscular anatomy of the emu (*Dromæus Novæ Hollandiæ*). *Proceedings of the Royal Irish Academy*, Dublin, 9:487-497, figs. 28-31.
- HAUGHTON, S., 1868c. Notes on animal mechanics. No. XI. Muscular anatomy of the rhea (*Struthio rhea*). *Proceedings of the Royal Irish Academy*, Dublin, 9:497-504, figs. 32-35.
- HAY, O.P., 1930. Second bibliography and catalogue of the fossil Vertebrata of North America. Volumen II. *Publication, Carnegie Institution*, Washington, 390:xiv+1074.
- HELMI, C. & CRACRAFT, J., 1977. The growth patterns of three hindlimb muscles in the chicken. *Journal of Anatomy*, London, 123(3):615-635, 9 figs., 4 tabs.
- HENNIG, W., 1966. *Phylogenetic systematics*. Urbana, University of Illinois Press.
- HOFFMANN, C.K., 1873-8. Klassen und Ordnungen der Amphibien wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild. 53 Taf., 13 Hscht. In: BRONN, H.G., [ed.], *Die Klassen und Ordnungen des Thier-reichs, wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild. Sechster Band. Wirbelthiere. Zweite Abtheilung*. C.F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig und Heidelberg.
- HOFFMANN, C.K., 1890a. I. Schildkröten. Pp. 177-400, 48 pls. In: BRONN, H.G., [ed.], *Klassen und Ordnungen des Thier-reichs, wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild. Sechster Band. III. Abtheilung. Reptilien*. C.F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.
- HOFFMANN, C.K., 1890b. II. Eidechsen und Wasserechsen. In: BRONN, H.G., *Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild. Sechster Band. III. Abtheilung. Reptilien*. C.F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig. 442 pp., Taf. 49-107, 10 Holzschn.
- HOFFSTETTER, R. & GASC, J.-P., 1969. Vertebrae and ribs of modern reptiles. P. 201-310, 82 fig. In: GANS, C.; BELLAIRS, A. d'A. & PARSONS, T.S., *Biology of the Reptilia. Volume 1 (Morphology A)*.

- Academic Press, London and New York. xvi+373 pp.
- HOLTZ, T.R., Jr., 1994. The phylogenetic position of the Tyrannosauridae: implications for theropod systematics. *Journal of Paleontology*, Tulsa, 68(5):1100-1117, 5 figs., 3 tabs., 2 app.
- HOLTZ, T.R., Jr., 1996. Phylogenetic taxonomy of the Coelurosauria (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Paleontology*, Tulsa, 70:536-538.
- HOLTZ, T.R., Jr., 2000. A new phylogeny of the carnivorous dinosaurs. *Gaia*, Lisboa, 15:5-61.
- HOLTZ, T.R., Jr. & PADIAN, K., 1995. Definition and diagnosis of Theropoda and related taxa. *Journal of Vertebrate Paleontology (Supplement)*, Norman, 15:35A.
- HOLZ, M., 1999. *Do mar ao deserto: a evolução do Rio Grande do Sul no tempo geológico*. Editora Universidade UFRGS, Porto Alegre. 142 pp., 27 figs.
- HOUDE, P., 1986. Ostrich ancestors found in the Northern Hemisphere suggest new hypothesis of ratite origins. *Nature*, London, 324:563-565, 2 figs.
- HOUDE, P. & OLSON, S.L., 1981. Paleognathous carinate birds from the Early Tertiary of North America. *Science*, Washington, 214(4526):1236-1237, 2 figs.
- HOWELL, A.B., 1938a. Morphogenesis of the architecture of hip and thigh. *Journal of Morphology*, Philadelphia, 62:177-218, 4 figs., 1 tab.
- HOWELL, A.B., 1938b. Muscles of the avian hip and thigh. *The Auk*, Washington, 55:71-81.
- HUDSON, G.E., 1937. Studies on the muscles of the pelvic appendage in birds. *The American Midland Naturalist*, Notre Dame, 18(1):1-108, 26 pls.
- HUDSON, G.E., 1948. Studies on the muscles of the pelvic appendage in birds. II. The heterogenous order Falconiformes. *The American Midland Naturalist*, Notre Dame, 39:102-127.
- HUDSON, G.E.; HOFF, K.M.; BERGE, J. vanden & TRIVETTE, E.C., 1969. A numerical study of the wing and leg muscles of Lari and Alcae. *Ibis*, London, 111(4):459-524, 26 figs., 10 tabs.
- HUDSON, G.E.; LANZILOTTI, P.J. & EDWARDS, G.D., 1959. Muscles of the pelvic limb in galliform birds. *The American Midland Naturalist*, Notre Dame, 61(1):1067, 19 figs., 9 tabs.
- HUDSON, G.E.; PARKER, R.A.; BERGE, J. vanden & LANZILOTTI, P.J., 1966. A numerical analysis of the modifications of the appendicular muscles in various genera of gallinaceous birds. *The American Midland Naturalist*, Notre Dame, 76(1):1-73, 11 tabs.
- HUDSON, G.E.; SCHREIWEIS, D.O.; CHEN-WANG, S.Y. & LANCASTER, D.A., 1972. A numerical study of the wing and leg muscles of tinamous (Tinamidae). *Northwest Science*, Pullman, 46:207-255.
- HUENE, F. von, 1908. Die Dinosaurier der europäischen Triasformation, mit Berücksichtigung der ausser-europäischen Vorkommnisse. *Geologische und Paläontologische Abhandlung (Supplement)*, Jena, 1:1-419.
- HUENE, F. von, 1911. Über *Erythrosuchus*, Vertreter der neuen Reptil-Ordnung Pelycosimia. *Geologische und Paläontologische Abhandlung (Neue Folge)*, Jena, 10(1):1-60, 60 Tfig., 11 Taf.
- HUENE, F. von, 1914a. Das natürliche System der Saurischia. *Zentralblatt für Mineralogie, Geologie, und Paläontologie (Abteilung B)*, Berlin, 1914:154-158.
- HUENE, F. von, 1914b. Beiträge zur Geschichte der Archosaurier. *Geologische und Paläontologische Abhandlung (Neue Folge)*, Jena, 13(1):1-53, 61 Fig., 7 Taf.

- HUENE, F. von, 1920. Bemerkungen zur Systematik und Stammesgeschichte einiger Reptilien. *Zeitschrift für Induktive Abstammungs- und Vererbungslehre*, Berlin, 22:209-212.
- HUENE, F. von, 1926. Vollständige Osteologie eines Plateosauriden aus dem schwäbischen Keuper. *Geologische und Paläontologische Abhandlungen (Neue Folge)*, Jena, 15(2):137-179, 4 Abb., 7 Taf.
- HUENE, F. von, 1932. Die fossile Reptil-Ordnung Saurischia, ihre Entwicklung und Geschichte. *Monographien zur Geologie und Paläontologie (Series 1)*, Leipzig, 4(4):vi+361, 56 Taf., 42 Abb.
- HUENE, F. von, 1938a. Ein großer Stagonolepide aus der jüngeren Trias Ostafrikas. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie (Abteilung B)*, Stuttgart, 80:264-278, Taf. 10-11.
- HUENE, F. von, 1938b. Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie (Referate)*, Stuttgart, 1938:142-151.
- HUENE, F. von, 1942. *Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes. Ergebnisse der Sauriergrabungen in Südbrasilien 1928/29. Lieferungen 3-4 (Pseudosuchia, Saurischia, Rhynchocephalia, Schlusslieferung)*. C.H. Beck'sche Verlagsbuchhandlung, München. S. 161-332, Abb. 28-66, Taf. 18-38.
- HUENE, F. von, 1946. Die großen Stämme der Tetrapoden in den geologischen Zeiten. *Biologisches Zentralblatt*, Leipzig, 65(7):268-275, 2 Abb.
- HUENE, F. von, 1952. *Die Saurierwelt und ihre geschichtlichen Zusammenhänge*. 64 pp.
- HUMPHRY, G.M., 1872a. Notes on the muscles of the glass-snake (*Pseudopus Pallasii*). *Journal of Anatomy and Physiology*, London, 6:287-292.
- HUMPHRY, G.M., 1872b. The muscles and nerves of the *Cryptobranchus japonicus*. *Journal of Anatomy and Physiology*, London, 6.
- HUNGERBÜHLER, A. & HUNT, A.P., 2000. Two new phytosaur species (Archosauria, Crurotarsi) from the Upper Triassic of Southwest Germany. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie (Monatshefte)*, Stuttgart, 2000(8):467-484, 3 figs.
- HUNT, A.P., 1993. The taxonomic status of *Arizonasaurus*, Welles, 1948 from the Holbrook Member of the Moenkopi Formation (Middle Triassic: Early Anisian) of Northeastern Arizona. *Bulletin, New Mexico Museum of Natural History and Science*, Albuquerque, 3:g51-g58, figs. 57-62.
- HUNT, T.J., 1958. The ordinal name for tortoises, terrapins and turtles. *Herpetologica*, Austin, 14:148-150.
- HUTCHINSON, J.R., 2001a. The evolution of pelvic osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes). *Zoological Journal of the Linnean Society*, London, 131:123-168, 19 figs., 5 tabs. 3 app.
- HUTCHINSON, J.R., 2001b. The evolution of femoral osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes). *Zoological Journal of the Linnean Society*, London, 131:169-197, 9 figs., 3 tabs. 3 app.
- HUTCHINSON, J.R. & GATESY, S.M., 2000. Adductors, abductors, and the evolution of archosaur locomotion. *Paleobiology*, Ithaca, 26(4):734-751, 7 figs., 1 tab.
- HUXLEY, T.H., 1869a. Triassic Dinosauria. *Nature*, London, 1(1):23-24.
- HUXLEY, T.H., 1869b. On the classification of the Dinosauria, with observations on the Dinosauria of the Trias. *The Quarterly Journal of the Geological Society*, London, 26(1):32-50, 3 pls.
- HUXLEY, T.H., 1870. On the classification of the Dinosauria, with observations on the Dinosauria of the Trias. *The Quarterly Journal of the Geological Society*, London, 26:32-50, 3 pls.

- HUXLEY, T.H., 1871. *A manual of the anatomy of the vertebrated animals*. London. vi+510 pp., 110 figs.
- HUXLEY, T.H., 1875. On *Stagonolepis Robertsoni*, and the evolution of the Crocodilia. *The Quarterly Journal of the Geological Society*, London, 34(27):377-381, pl. 19.
- I.A.N.C. (INTERNATIONAL ANATOMICAL NOMENCLATURE COMMITTEE), 1977. *Nomina anatomica. Fourth edition*. Excerpta Medica Foundation, Amsterdam.
- I.C.V.A.N. (INTERNATIONAL COMMITTEE ON VETERINARY ANATOMICAL NOMENCLATURE), 1972. *Nomina anatomica veterinaria. Segunda edición*. Editorial Aedos, Barcelona. xiv+218 pp.
- I.C.V.G.A.N. (INTERNATIONAL COMMITTEE ON VETERINARY GROSS ANATOMICAL NOMENCLATURE), 1994. *Nomina anatomica veterinaria. Fourth edition*. Pp. iii+198 In: W.A.V.A (WORLD ASSOCIATION OF VETERINARY ANATOMISTS), *Nomina anatomica veterinaria, fourth edition. Nomina histologica, revised second edition. Nomina embryologica veterinaria*. W.A.V.A., Zürich and Ithaca.
- I.C.Z.N. (INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE), 1999. *International code of zoological nomenclature*. Fourth edition. International Trust for Zoological Nomenclature, The Natural History Museum, London. xxviii+306 pp.
- JÄGER, G.F., 1828. *Über die fossile Reptilien, welche in Württemberg aufgefunden worden sind*. J.B. Metzler'schen Buchhandlung, Stuttgart. vi+48 pp., 6 pls.
- JALIL, N.-E., 1997. A new prolacertiform diapsid from the Triassic of North Africa and the interrelationships of the Prolacertiformes. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Norman, 17(3):506-525, 22 figs., 1 tab., 1 app.
- JANENSCH, W., 1955. Der Ornithopode *Dysalotosaurus* der Tendaguruschichten. *Paläontographica (Supplement)*, Cassel, 7(3):105-176.
- JEFFERIES, R.P.S., 1979. The origin of chordates – a methodological essay. Pp. 443-477, 12 figs. 1 tab. In: HOUSE, M.R. [ed.], *The origin of major invertebrate groups*. Academic, London. 515 pp.
- JI Q.; CHIAPPE, L.M. & JI S.-A., 1999. A new late Mesozoic confusiosornithid bird from China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Michigan, 19(1):1-7, 4 figs., 1 tab.
- JI Q.; CURRIE, P.J.; NORELL, M.A. & JI S.-a., 1998. Two feathered dinosaurs from northeastern China. *Nature*, London, 393:753-761, 9 figs., 2 tabs.
- JI Q. & JI S.-a., 1996. [The earliest avian fossil in China and the evolution of birds.] *Chinese Geology*, 10:30-33.
- JUUL, L., 1994. The phylogeny of basal archosaurs. *Paläontologia Africana*, Johannesburg, 31:1-38, 1 fig., 2 app.
- KAUPP, B.F., 1918. *The anatomy of the domestic fowl*. W.B Saunders Co., Philadelphia.
- KELLNER, A.W.A.; SCHWANKE, C. & CAMPOS, D. de A., 1999. *O Brasil no tempo dos dinossauros*. Museu Nacional, Rio de Janeiro. iv+60pp, 43 figs.
- KELLNER, A.W.A. & TOMIDA, Y., 2000. Description of a new species of Anhangueridae (Pterodactyloidea) with comments on the pterosaur fauna from the Santana Formation (Aptian-Albian), Northeastern Brazil. *National Science Museum Monographs*, Tokyo, 17:x+135, 70 figs., 10 tabs.
- KELMAN, L.M. & KELMAN, Z., 1999. The use of ancient DNA in paleontological studies. *Journal of*

- Vertebrate Paleontology*, Norman, 19(1):8-20, 4 figs., 1 tab.
- KERR, N., 1955. The homologies and nomenclature of the thigh muscles of the opossum, cat, rabbit. *The anatomical record*, New York, 126:481-493.
- KISCHLAT, E.-E., 1994. Proposição de uma nomenclatura anatômica para o casco de quelônios, baseada em pleurodiras, em especial quelíidas. *Acta Geologica Leopoldensia*, São Leopoldo, 17(39/2):645-676, 2 ests.
- KISCHLAT, E.-E., 1996. *O estado atual da taxonomia dos arcossauriformes (Reptilia, Diapsida) triássicos do Brasil. Perspectivas sistemáticas e nomenclaturais na classificação dos tecodontes*. Exame de qualificação para a aquisição do grau de Doutorado em Ciências. Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 2 vols., iii+166 pp., 101 figs.
- KISCHLAT, E.-E., 2001a. An hypotheses for homologization of thigh musculature in Reptilians. P. 166. In: SOUZA-FILHO, J.P. de, *XVII Congresso Brasileiro de Paleontologia. A Paleontologia do Novo Milênio*. Universidade Federal do Acre, Rio Branco. 203 pp.
- KISCHLAT, E.-E., 2001b. Tecodôncios: a aurora dos arcossáurios no Triássico. In: HOLZ, M. & ROS, L.E. de, *Paleontologia do Rio Grande do Sul*. Edição CIGO/UFRGS.
- KISCHLAT, E.-E. & BARBERENA, M.C., 1999a. *Prestosuchus chiniquensis* (Crurotarsi, Archosauria) does not need a neotype! *Paleontologia em Destaque*, Rio de Janeiro, 14(26):53.
- KISCHLAT, E.-E. & BARBERENA, M.C., 1999b. Triassic Brazilian dinosaurs: new data. *Paleontologia em Destaque*, Rio de Janeiro, 14(26):56.
- KISCHLAT, E.E. & LUCAS, S.G. A phytosaur from the Upper Triassic of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Norman (no prelo).
- KLEMM, R.D., 1969. Comparative myology of the hind limb of procellariiform birds. *Southern Illinois University Monographs (Science Series)*, 2:1-269.
- KLINGENBERG, C.P., 1998. Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biological Reviews*, London, 73(1):79-123, 11 figs., 1 tab.
- KLINGENER, D., 1964. The comparative myology of four dipodoid rodents (genera *Zapus*, *Napaeozapus*, *Sicista*, and *Jaculus*). *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, Ann Arbor, 124:1-100, 15 figs., 1 tab.
- KOKOGIAN, D.A.; SEVESO, F.F. & MOSQUERA, A., 1993. Las secuencias sedimentarias triasicas. Pp. 65-78, 12 figs. In: RAMOS, V.A., *Geología y Recursos Naturales de Mendoza. Relatorio, XIIº Congreso Geológico Argentino y IIº Congreso de Exploración de Hidrocarburos (Mendoza, 1993)*. Instituto Argentino de Petroleo. 348 pp.
- KREBS, B., 1965. *Ticinosuchus ferox* nov.gen.nov.sp. *Schweizerische Paläontologie Abhandlungen*, Basel, 81:1-140, 68 Tfig., 9 Tab., 3 Taf., 1 Ttb.
- KREBS, B., 1966. Zur Deutung der *Chirotherium*-Fährten. *Natur und Museum*, Frankfurt am Main, 96(10):389-396, 5 Abb.
- KREBS, B., 1973. Der Tarsus von *Rauisuchus* (Pseudosuchia, Mittel-Trias). *Mitteilungen des Bayerischen Staatsamlungen für Paläontologie und Historische Geologie*, München, 13:95-101, 2 Abb.
- KREBS, B., 1974. Die Archosaurier. *Die Naturwissenschaften*, Berlin, 61:17-24, 4 figs.

- KREBS, B., 1976. Pseudosuchia. Pp. 40-98, 36 Abb. In: CHARIG, A.J.; KREBS, B.; SUES, H.-D. & WESTPHAL, F., Thecodontia. 137 pp., 63 figs. In: KUHN, O. [ed.], *Handbuch der Paläoherpetologie. Encyclopedia of Paleoherpertology. Teil 13. Part 13.* Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York.
- KRIEGLER, W., 1961. Zur Myologie des Beckens und der Hinterextremität der Reptilien. *Morphologische Jahrbuch*, Leipzig, 101(4):541-625, 21 Abb.
- KUHN, O., 1967a. *Die fossile Wirbeltierklasse Pterosauria.* Verlag Oeben, München. 52 S., 360 Abb.
- KUHN, O., 1967b. *Amphibien und Reptilien. Katalog der Subfamilien und höheren Taxa mit Nachweis des ersten Auftretens.* Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. viii+124 pp.
- LANCE-JONES, C., 1979. The morphogenesis of the thigh of the mouse with special reference to tetrapod muscle homologies. *Journal of Morphology*, Philadelphia, 162:275-310, 11 figs., 3 pls, 2 tabs.
- LANGER, M.C., 2001. Early dinosaur phylogeny: are any of the hypothesis better supported? *Journal of Vertebrate Paleontology (Supplement)*, Norman, 21(3):71A.
- LANGER, M.C. & SCHULTZ, C.L., 1997. Further comments on the Brazilian protorosaurs. *Ameghiniana*, Buenos Aires, 34(4):537.
- LANGER, M.C.; SCHULTZ, C.L. & LAVINA, E.L., 1996. A possible Protorosauria Lydekker, 1888 (Reptilia, Diapsida) from the southern Brazilian Lower Triassic. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, 68(2):289-290.
- LATREILLE, P.A., 1800. *Histoire naturelle des salamandres de France, précédée d'un tableau méthodique des autres reptiles indigènes.* Villier, Paris. xvii+61 pp., 6 pls.
- LAURENTI, J.N., 1768. *Synopsin reptilium.* Aulæ Typographi, Viennæ. 217 pp., 5 tabs.
- LAURIN, M., 1991. The osteology of a Lower Permian eosuchian from Texas and a review of diapsid phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society*, London, 101:59-95, 11 figs., 3 tabs.
- LAURIN, M., 1998a. The importance of global parsimony and historical bias in understanding tetrapod evolution. Part I. Systematics, middle ear evolution and jaw suspension. *Annales des Sciences Naturelles*, Paris, 1998(1):1-42, 4 figs., 1 tab., 2 apps.
- LAURIN, M., 1998b. The importance of global parsimony and historical bias in understanding tetrapod evolution. Part II. Vertebral centrum, costal ventilation, and pædomorphosis. *Annales des Sciences Naturelles*, Paris, 1998(2):99-114, 1 fig., 5 apps.
- LAURIN, M. & REISZ, R.R., 1995. A reevaluation of early amniote phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society*, London, 113:165-223, 9 figs., 1 tab., 5 app.
- LAURIN, M. & REISZ, R.R., 1997. A new perspective on tetrapod phylogeny. Pp. 9-59, 6 figs., 3 apps. In: SUMIDA, S.S. & MARTIN, K.L.M., *Amniote origins. Completing the transition to land.* Academic Press, San Diego &c. x+510 pp.
- LECHE, W., 1883. Zur Anatomie der Beckenregion bei Insectivora. *Kongelige Vetenskaps Akademiens handlingar*, Stockholm, 20:1-112.
- LEE, M.S.Y., 1995. Historical burden in systematics and the interrelationships of 'parareptiles'. *Biological Reviews*, London, 70:459-547, 24 figs., 2 tabs.
- LEE, M.S.Y., 1997. Pareiasaur phylogeny and the origin of turtles. *Zoological Journal of the Linnean Society*, London, 120:197-280, 22 figs., 2 tabs., 2 app.

- LINNÆUS, C., 1758. *Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I.* Editio decima, reformata. Holmiæ, Laurentii Salvii. ii+824 pp.
- LIVESEY, B.C., 1986. A phylogenetic analysis of Recent anseriform genera using morphological characters. *The Auk*, Washington, 103:737-754.
- LONG, J.A. & McNAMARA, K.J., 1996. Heterochrony. Pp. 311-317, 4 figs. In: CURRIE, P.J. & PADIAN, K., *Encyclopedia of dinosaurs*. Academic Press, San Diego &c. xiv+869 pp.
- LONG, L.A. & MURRY, P.A., 1995. Late Triassic (Carnian and Norian) tetrapods from the Southwestern United States. *Bulletin, New Mexico Museum of Natural History and Science*, Albuquerque, 4:vi+254, 198 figs., 2 pp.
- LOW, J.W., 1926. Contributions to the development of the pelvic girdle: I. – The pelvic girdle in the batrachian *Menopoma alleghaniense* Harlan. *Proceedings of the General Meetings for Scientific Business of the Zoological Society*, London, 1926(57):913-929, 4 figs.
- LOW, J.W., 1927. Contributions to the development of the pelvic girdle: II. – The pelvic girdle in the batrachian *Hynobius nebulosus* s. *Ellipsoglossa nebulosa* Dum. et Bibr. *Proceedings of the General Meetings for Scientific Business of the Zoological Society*, London, 1927(53):865-878, 5 figs.
- LOW, J.W., 1929. Contributions to the development of the pelvic girdle. III. – The pelvic girdle and its related musculature in monotremes. *Proceedings of the General Meetings for Scientific Business of the Zoological Society*, London, 1929(25):245-265, 9 figs.
- LUCAS, A.M., & KOMÁRECK, V., 1979. Termini situm et directionem. Termini generales. Pp. 1-6, 2 figs. In: BAUMEL, J.J.; KING, A.M.; BREAZILE, J.E. & EVANS, H.E. [eds.], *Nomina anatomica avium. An annotated anatomical dictionary of birds*. Academic Press, London, New York, Toronto, Sydney, San Francisco. xxvi+637 pp., 141 figs., 3 tabs.
- LUCAS, S.G.; WILD, R. & HUNT, A.P., 1998. *Dyoplax* O. Fraas, a Triassic sphenosuchian from Germany. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde (Serie B: Geologie und Paläontologie)*, Stuttgart, 263:1-13, 5 figs.
- LULL, R.S. & WRIGHT, N.E., 1942. Hadrosaurian dinosaurs of North America. *Special papers, Geological Society of America*, Washington, 40:1-242.
- LYDEKKER, R., 1885. Reptilia and amphibia of the Maleri and Denwa group. *Palæontologia Indica (Fourth Series)*, Calcutta, 1(5):1-38, 6 pls.
- LYDEKKER, R., 1889. Palæozoology. Vertebrata. In: NICHOLSON, H.A. & LYDEKKER, R., *A manual of palaeontology for the use of students with a general introduction on the principles of Palæontology. Volume II*. Third edition. Wm. Blackwood, Edinburgh & London. xiv+1624 pp.
- MACARTNEY, J., 1802. Preface and Table III. In: CUVIER, G., *Lectures on Comparative Anatomy*. Vol. I. Oriental Press, Paternoster Row.
- MADDISON, W.P.; DONOGHUE, M.J. & MADDISON, D.R., 1984. Outgroup analysis and parsimony. *Systematic Zoology*, Washington, 33(1):83-103, 14 figs., 3 app.
- MADDISON, W.P. & MADDISON, D.R., 1992. *MacClade. Analysis of phylogeny and character evolution*. Sinauer Associates, Sunderland.
- MADSEN, J.H., Jr., 1976. *Allosaurus fragilis*: a revised osteology. *Bulletin, Utah Geological and Mineral*

- Survey*, Salt Lake City, 109:xiii+163, 26 figs., 55 pls., 8 tabs.
- MAN, J.G. de, 1873. *Vergelijkende myologische en neurologische Studien over Amphibien en Vogels*. Leiden, Acad. Præfschrift.
- MAN, J.G. de, 1874. Myologie comparée de l'extrémité postérieure chez les Amphibies. *Nederlandsches Archiv fur Zoologie*, Leiden, 2:53-88, pls. 5-6.
- MARTIN, L.D., 1983. The origin and early radiation of birds. Pp. 291-338, 11 figs. *In*: BRUSH, A.H. & CLARK, A., Jr., *Perspectives in ornithology. Essays presented for The Centennial of The American Ornithologists' union*. Cambridge University Press. Cambridge. X+560 pp.
- MARSH, O.C., 1873. On a new subclass of fossil birds (Odontornithes). *The American Journal of Science (Third Series)*, New Haven, 5(26):161-162.
- MARSH, O.C., 1877. A new order of extinct Reptilia (Stegosauria) from the Jurassic of the Rocky Mountains. *The American Journal of Science (Third Series)*, New Haven, 14(84):513-514.
- MARSH, O.C., 1878. Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part I. *The American Journal of Science (Third Series)*, New Haven, 17(95):411-416, pls. 4-10.
- MARSH, O.C., 1881. Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part V. *The American Journal of Science (Third Series)*, New Haven, 21(132):417-423, pls. 12-18.
- MARSH, O.C., 1884. The classification and affinities of dinosaurian reptiles. *Nature*, London, 31(784):68-69.
- MARSH, O.C., 1890. Additional characters of the Ceratopsidae, with notice of new Cretaceous dinosaurs. *The American Journal of Science (Third Series)*, New Haven, 39(233):418-426, 2 figs., pls. 5-7.
- MARSH, O.C., 1894. The typical Ornithopoda of the American Jurassic. *The American Journal of Science (Third Series)*, New Haven, 48(283):85-90, pls. 4-7.
- MARSH, O.C., 1895. On the affinities and classification of the dinosaurian reptiles. *The American Journal of Science (Third Series)*, New Haven, 50(300):483-498, 11 figs., pl. 10.
- MARSH, O.C., 1896. The dinosaurs of North America. *United States Geological Survey Annual Report*, Washington, 16:133-244, 85 pls.
- MARTIN, L.D., 1983. The origin and early radiation of birds. Pp. 291-338. *In*: BRUSH, A.H. & CLARK, G.A., *Perspectives in Ornithology*. Cambridge University Press.
- MARYA, SKA, T., 1990. Pachycephalosauria. Pp. 564-577, 5 figs., 1 tab. *In*: WEISHAMPEL, D.B.; DODSON, P. & OSMÓLSKA, H., *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, Oxford. xxiv+733 pp.
- MARYA, SKA, T. & OSMÓLSKA, H., 1974. Results of the Polish-Mongolian Palæontological Expedition. Part V. Pachycephalosauria, a new suborder of ornithischian dinosaurs. *Acta Palæontologica Polonica*, Warsaw, 30:45-102.
- MATTAR, L.C.B., 1985. *Um novo Sphenosuchia (Barberenasuchus brasiliensis gen. et sp. nov.) do Mesotriássico do Rio Grande do Sul, Brasil*. [Dissertação de Mestrado.] Curso de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. vi+83 pp., 4 ests., 11 figs., 2 tabs.
- MATTAR, L.C.B., 1987. Sobre *Barberenasuchus brasiliensis gen. et sp. nov.*, do Mesotriássico do Rio Grande do Sul, Brasil. I. Diagnoses genérica e específica. Pp. 77-85, 3 figs. *In*: Moura, J.A.; Gilson,

- H.M.N.; Campos, D. de A.; Beurlen, G.; Macedo, A.C.M. & Brito, I.M., *Anais do X Congresso Brasileiro de Paleontologia. De 19 a 25 de Julho – Rio de Janeiro, Brasil. 1987. Volume I.* Sociedade Brasileira de Paleontologia, Rio de Janeiro. 456 pp.
- MATTAR, L.C.B., 1989. Descrição osteológica do crânio e segunda vértebra cervical de *Barberenasuchus brasiliensis* Mattar, 1987 (Reptilia, Thecodontia) do Mesotriássico do Rio Grande do Sul, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, 61(3):319-333, 9 figs.
- MAURER, D.R. & RAIKOW, R.J., 1981. Appendicular myology, phylogeny, and classification of the Coraciiformes (including Trogoniformes). *Annals of the Carnegie Museum*, Pittsburgh, 50(18):417-434, 2 figs., 2 tabs.
- McGOWAN, C., 1979. The hind limb musculature of the Brown kiwi, *Apteryx australis mantelli*. *Journal of Morphology*, Philadelphia, 160(1):33-73, 26 figs., 2 tabs.
- McGOWAN, C., 1982. The wing musculature of the Brown kiwi *Apteryx australis mantelli* and its bearing on ratite affinities. *Journal of Zoology*, London, 197(2):173-219, 18 figs., 2 tabs.
- McGOWAN, C., 1986. The wing musculature of the Weka (*Gallirallus australis*), a flightless rail endemic to New Zealand. *Journal of Zoology*, London, 210:305-346, 23 figs., 1 tab.
- McGREGOR, J.H., 1906. The Phytosauria, with special reference to *Mystriosuchus* and *Rhytidodon*. *Memoirs of the American Museum of Natural History*, New York, 9(2):29-101, 26 figs., pls. 6-11.
- McINTOSH, J.S., 1997. Sauropoda. Pp. 654-658, 1 fig. In: CURRIE, P.J. & PADIAN, K., *Encyclopedia of dinosaurs*. Academic Press, San Diego &c. xiv+869 pp.
- McINTOSH, J.S.; BRETT-SURMAN, M.K. & FARLOW, J.O., 1997. Sauropods. Pp. 264-290, 160 figs., 1 tab. In: FARLOW, J.O. & BRETT-SURMAN, M.K., 1997. *The complete dinosaur*. Indiana University Press, Bloomington & Indianapolis. xiv+754 pp.
- McKINNEY, M.L., 1999. Heterochrony: beyond words. *Paleobiology*, Ithaca, 25(2):149-153.
- McKITRICK, M.C., 1985. Pelvic myology of the kingbirds and their allies (Aves: Tyrannidae). *Annals of the Carnegie Museum of Natural History*, Pittsburgh, 54:275-317
- McKITRICK, M.C., 1991. Phylogenetic analysis of avian hindlimb musculature. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, Ann Arbor, 179:1-87, 3 figs., 1 tab., 4 app.
- MECKEL, J.F., 1828. *System der vergleichenden Anatomie*. 3 Thiel. Halle.
- MERREM, B., 1813. *Abhandlungen der Deutschen Akademie der Wissenschaften*, Berlin, 1813:259.
- MERREM, B., 1820. *Versuch eines Systems der Amphibien. Tentamen systematis amphibiorum*. Johann Christian Krieger, Marburg. 191 S.
- MEYER, H. von, 1861. Reptilien aus dem Stubensandstein des oberen Keupers. *Palæontographica*, Cassel, 7(5):253-346, Taf. 28-47.
- MILLER, A.H., 1937. Structural modifications in the Hawaiian Goose (*Nesochen sandvicensis*). A study in adaptative evolution. *University of California Publications in Zoology*, Berkeley, 42:1-80, 12 figs., 8 tabs., 6 pls.
- MITCHELL, P.C., 1901. On the Anatomy of gruiform birds; with special reference to the correlations of modifications. *Proceedings of the General Meetings for Scientific Business of the Zoological Society*, London, 1901(2):629-655, figs. 70-85.

- MIVART, S., 1866. On some points in the anatomy of *Echidna hystrix*. *The Transaction of the Linnean Society*, London, 25(3):379-403, pls. 52-53.
- MIVART, S.G., 1867. Notes on the myology of *Iguana tuberculata*. *Proceedings of the Scientific Meetings of the Zoological Society*, London, 1867:766-797, 18 figs.
- MIVART, S.G., 1869a. Notes on the myology of *Menopoma alleghaniense*. *Proceedings of the Scientific Meetings of the Zoological Society*, London, 1869:254-271, 11 figs.
- MIVART, S.G., 1869b. Notes on the myology of *Menobranhus lateralis*. *Proceedings of the Scientific Meetings of the Zoological Society*, London, 1869:450-466, 12 figs.
- MIVART, S.G., 1870. Notes on the myology of *Chamæleon parsonii*. *Proceedings of the Scientific Meetings of the Zoological Society*, London, 1870(57):850-890, 28 figs.
- MONTANELLI, S.B., 1987. Presencia de Pterosauria (Reptilia) en la Formacion La Amarga (Hauteriviano-Barremiano), Neuquen, Argentina. *Ameghiniana*, Buenos Aires, 24(1-2):109-113, 1 fig.
- MOOK, C.C., 1934. The evolution and classification of the Crocodylia. *The Journal of Geology*, Chicago, 42:295-304, 1 fig.
- MOOK, C.C. & MOOK, G.E., 1940. Some problems in crocodylian nomenclature. *American Museum Novitates*, New York, 1098:1-10.
- MORALES, M. & ASH, S.R., 1993. The last phytosaurs? *Bulletin, New Mexico Museum of Natural History and Science*, Albuquerque, 3:357-358, 1 fig.
- MURRY, P.A. & LONG, R.A., 1989. Geology and paleontology of the Chinle Formation, Petrified Forest National Park and vicinity, Arizona and a discussion of vertebrate fossils of the southwestern Upper Triassic. Pp. 29-64, 15 figs. In: LUCAS, S.G. & HUNT, A.P., *Dawn of the age of dinosaurs in the American southwest*. New Mexico Museum of Natural History, Albuquerque. vi+414 pp., 9 pls.
- NASH, D.S., 1975. The morphology and relationships of a crocodylian, *Orthosuchus stormbergi*, from the Upper Triassic of Lesotho. *The Annals of the South African Museum*, Cape Town, 67:227-329, 44 figs., 4 tabs.
- NOBLE, G.K., 1922. The phylogeny of the Saliencia. I. The osteology and the thigh musculature; their bearing on classification and phylogeny. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, New York, 46(1):1-87, 23 pls., 2 tabs.
- NOBLE, G.A. & NOBLE, E.R., 1940. *A Brief Anatomy of the Turtle*. Stanford University Press, Stanford. viii+480, 21 pls.
- NOPCSA, F. von, 1915. Die Dinosaurier der siebenbürgischen Landesteile Ungarns. *Mitteilungen aus dem Jahrbuche der Kgl. Ungarischen Geologischen Anstalt*, Budapest, 23:1-26, 3 fig., 4 Taf.
- NOPCSA, F. von, 1923. Die Familien der Reptilien. *Fortschritte der Geologie und Paläontologie*, Berlin, 2:1-210, 6 Taf.
- NORELL, M.A., 1989. The higher level relationships of the extant Crocodylia. *Journal of Herpetology*, Riverside, 23(4):325-335, 7 figs., 1 tab.
- NORELL, M.A. & NOVACEK, M.J., 1992a. The fossil record and evolution: comparing cladistic and paleontologic evidence for vertebrate history. *Science*, Washington, 255(5052):1690-1693, 3 figs.
- NORELL, M.A. & NOVACEK, M.J., 1992b. Congruence between superpositional and phylogenetic

- patterns: comparing cladistic patterns with fossil records. *Cladistics*, Westport, 8:319-337, 10 figs.
- NOVACEK, M.J., 1989. Higher mammal phylogeny: the morphological-molecular synthesis. Pp. 421-435, 4 figs., 1 tab. *In*: FERNHOLM, B.; BREMER, K. & JÖRNVALL, H., *The Hierarchy of Life*. Elsevier Science Publishers (Biomedical Division).
- NOVACEK, M.J., 1992. Mammalian phylogeny: shaking the tree. *Nature*, London, 356(6365):121-125, 3 figs.
- NOVACEK, M.J., 1993. Reflections on higher mammalian phylogenetics. *Journal of Mammalian Evolution*, New York, 1:3-30.
- NOVAS, F.E., 1989. The tibia and tarsus in Herrerasauridae (Dinosauria, incertae sedis) and the origin and evolution of the dinosaurian tarsus. *Journal of Paleontology*, Tulsa, 63(5):677-690, 9 figs., 1 tab.
- NOVAS, F.E., 1992a. La evolución de los dinosaurios carnívoros. Pp. 125-163, 15 figs. *In*: SANZ, J.L. & BUSCALIONI, A.D., *Los dinosaurios y su entorno biótico. II Curso de Paleontología. 10 a 12 de julio de 1990*. Instituto "Juan de Valdes", Excmo. Ayuntamiento de Cuenca.
- NOVAS, F.E., 1992b. Phylogenetic relationships of the basal dinosaurs, the Herrerasauridae. *Palaeontology*, London, 35(1):51-62, 6 tfigs., 1 tab.
- NOVAS, F.E., 1993. New information on the systematics and postcranial skeleton of *Herrerasaurus ischigualastensis* (Theropoda: Herrerasauridae) from the Ischigualasto Formation (Upper Triassic) of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Norman, 63(5):677-690, 10 figs., 5 tabs., 1 app.
- NOVAS, F.E., 1996. Dinosaur monophyly. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Norman, 16(4):723-741, 11 figs., 1 app.
- NOVAS, F.E., 1997a. Herrerasauridae. Pp. 303-311, 10 figs. *In*: Currie, P.J. & Padian, K., *Encyclopedia of dinosaurs*. Academic Press, San Diego &c. xiv+869 pp.
- NOVAS, F.E., 1997b. South American dinosaurs. Pp. 678-689, 3 figs., 1 tab. *In*: Currie, P.J. & Padian, K., *Encyclopedia of dinosaurs*. Academic Press, San Diego &c. xiv+869 pp.
- NOWAK, R.M., 1999. *Walker's mammals of the world*. Sixth edition. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London. 2 vols., liv+1936 pp.
- OGUSHI, K., 1913. Anatomische Studien an der japanischen dreikralligen Lippenschildkröte (*Trionyx japonicus*). II. Muskeln und peripheres Nervensystem. *Morphologische Jahrbuch*, Leipzig, 46:299-562.
- OLDHAM, J.C. & SMITH, H.M., 1975. *Laboratory anatomy of the iguana*. Wm. C. Brown Company Publishers, Dubuque.
- OLSON, S.L., 1982. A critique of Cracraft's classification of birds. *The Auk*, Washington, 99:733-739.
- OLSON, S.L., 1983. Evidence for a polyphyletic origin of the Piciformes. *The Auk*, Washington, 100:126-133.
- OLSON, S.L., 1985. The fossil record of birds. *Avian Biology*, New York, 8:79-238.
- OPPEL, M., 1811. *Die Ordnungen, Familien und Gattungen der Reptilien, als Prodom einer Naturgeschichte derselben*. Joseph Lindauer, München. xii+86 p.
- OSAWA, G., 1898. Beiträge zur Anatomie der *Hatteria punctata*. *Archiv für Mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, Bonn, 51:481-691.
- OSAWA, G., 1904. Beiträge zur Anatomie des japanischen Riesensalamanders. *Mitt. Med. Fac. K.-Jap.*

- Univ.*, Tokyo, 5:221-427, pls. 11-54.
- OSBORN, H.F., 1903a. On the primary division of the Reptilia into two sub -classes, Synapsida and Diapsida. *Science (New Series)*, Washington, 17(424):275 -276.
- OSBORN, H.F., 1903b. The reptilian subclasses Diapsida and Synapsida and the early history of the Diaptosauria. *Memoirs of the American Museum of Natural History*, New York, 1(8):449-507, 24 figs., pl. 12.
- OSBORN, H.F., 1916. Skeletal adaptations of *Ornitholestes*, *Struthiomimus*, *Tyrannosaurus*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, New York, 35(43):733-771, 23 figs., pls. 24-27.
- OSBORN, H.F., 1923. Two Lower Cretaceous dinosaurs from Mongolia. *American Museum Novitates*, New York, 95:1-10, 5 figs.
- OSMÓLSKA, H.; RONIEWICZ, E. & BARSBOLD, R., 1972. A new dinosaur, *Gallimimus bullatus* n.gen., n.sp. (Ornithomimidae) from the Upper Cretaceous of Mongolia. In: KIELAN-JAWOROWSKA, Z., Results of the Polish-Mongolian Palæontological Expeditions – Part IV. Wyniki Polsko-Mongolskich Ekspedycji Palæontologicznych – Cz. IV. *Palæontologia Polonica*, Warszawa, 27:103-146, 18 figs., 7 tabs., pls. 29-53.
- OSTROM, J.H., 1976. On a new specimen of the Lower Cretaceous theropod dinosaur *Deinonychus antirrhopus*. *Breviora*, Cambridge, 439:1-21.
- OSTROM, J.H. & McINTOSH, J.S., 1966. *Marsh's dinosaurs. The collections from Como Bluff*. Yale University Press, New Haven and London. xiv+388 pp., 65 pls.
- OWEN, R., 1841. *Odontography; or, a treatise on the comparative anatomy of the teeth; their physiological relations, mode of development, and microscopic structure, in the vertebrate animals. Volume I. Text. Part 2. Dental system of reptiles*. Hippolyte Baillere, London. Pp. 179-295, figs. 63-75a.
- OWEN, R., 1842a. Monograph on *Apteryx australis*, Shaw, including its Myology. *Proceedings of the Zoological Society*, London, 1841(108):22-41.
- OWEN, R., 1842b. Report on British fossil reptiles. Part II. *Report of the British Association for Advancement of Science*, London, 11:60-204.
- OWEN, R., 1845. *Transactions of the Geological Society*, London, 6:64, pl. 6.
- OWEN, R., 1849. On the anatomy of the *Apteryx australis*, Shaw. Part II. (Myology). *Transactions of the Zoological Society*, London, 3:277-301.
- OWEN, R., 1856. Monograph on the fossil Reptilia of the Wealden Formations. Part III. *Megalosaurus bucklandi*. *Monographs, Palæontographical Society*, London, 1879:1-26, 12 pls.
- OWEN, R., 1859. Palæontology. Pp. 91-176, 115 figs. In: ANONOMASTOS, *Encyclopædia Britannica. Dictionary of Arts, Sciences & General Literature. Volumen 17. Oro-Pla. 8th edition*. Little, Brown & Co., Boston.
- OWEN, R., 1879. *Memoirs on the Extinct Wingless Birds of New Zealand*. London, Van Voorst.
- OWRE, O.T., 1967. Adaptations for locomotion and feeding in the Anhinga and the Double-crested Cormorant. *Ornithological Monographs*, Lawrence, 6:1-138.
- PADIAN, K., 1986. On the type material of *Coelophysis* Cope (Saurischia: Theropoda), and a new

- specimen from the Petrified Forest of Arizona (Late Triassic: Chinle Formation). Pp. 45-60, 8 figs., 3 tabs. In: PADIAN, K., *The beginning of the age of dinosaurs. Faunal change across the Triassic-Jurassic boundary*. Cambridge University Press, Cambridge.
- PADIAN, K., 1997a. Avialae. Pp. 39-40, 1 fig. In: CURRIE, P.J. & PADIAN, K., *Encyclopedia of dinosaurs*. Academic Press, San Diego &c. xiv+869 pp.
- PADIAN, K., 1997b. Dinosauria: definition. Pp. 175-179, 3 figs. In: CURRIE, P.J. & PADIAN, K., *Encyclopedia of dinosaurs*. Academic Press, San Diego &c. xiv+869 pp.
- PADIAN, K., 1997c. Ornithischia. Pp. 494-498, 2 figs. In: CURRIE, P.J. & PADIAN, K., *Encyclopedia of dinosaurs*. Academic Press, San Diego &c. xiv+869 pp.
- PADIAN, K., 1997d. Ornithosuchia. Pp. 503-505, 1 fig. In: CURRIE, P.J. & PADIAN, K., *Encyclopedia of dinosaurs*. Academic Press, San Diego &c. xiv+869 pp.
- PADIAN, K., 1997e. Phylogenetic system. Pp. 543-545, 1 fig. In: CURRIE, P.J. & PADIAN, K., *Encyclopedia of dinosaurs*. Academic Press, San Diego &c. xiv+869 pp.
- PADIAN, K., 1997f. Pterosauroomorpha. Pp. 617-618, 1 fig. In: CURRIE, P.J. & PADIAN, K., *Encyclopedia of dinosaurs*. Academic Press, San Diego &c. xiv+869 pp.
- PADIAN, K., 1997g. Saurischia. Pp. 647-653, 5 figs. In: CURRIE, P.J. & PADIAN, K., *Encyclopedia of dinosaurs*. Academic Press, San Diego &c. xiv+869 pp.
- PADIAN, K. & CHIAPPE, L.M., 1997. Bird origins. Pp. 71-79, 8 figs. In: CURRIE, P.J. & PADIAN, K., *Encyclopedia of dinosaurs*. Academic Press, Sant Diego &c. xiv+869 pp.
- PADIAN, K. & CHIAPPE, L.M., 1998. The origin and early evolution of birds. *Biological Reviews*, London, 73(1):1-42, 22 figs.
- PADIAN, K. & HUTCHINSON, J.R., 1997. Allosauroidea. Pp. 6-9, 4 figs. In: CURRIE, P.J. & PADIAN, K., *Encyclopedia of dinosaurs*. Academic Press, San Diego &c. xiv+869 pp.
- PADIAN, K.; HUTCHINSON, J.R. & HOLTZ, T.R., Jr., 1999. Phylogenetic definitions and nomenclature of the major taxonomic categories of the carnivorous Dinosauria (Theropoda). *Journal of Vertebrate Paleontology*, Norman, 19(1):69-80, 5 figs.
- PADIAN, K.; LINDBERG, D.R. & POLLY, P.D., 1994. Cladistics and the fossil record: the uses of history. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, Palo Alto, 22:63-91, 10 figs.
- PADIAN, K. & MAY, C.L., 1993. The earliest dinosaurs. *Bulletin, New Mexico Museum of Natural History and Science*, Albuquerque, 3:379-381.
- PARKER, T.J., 1891. Observations on the anatomy and development of *Apteryx*. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, London, 182:25-134.
- PARRISH, J.M., 1984. Locomotor grades in the Thecodontia. Pp. 169-173. In: REIF, W.-E. & WESTPHAL, F. [eds.], *Third symposium on Mesozoic terrestrial ecosystems. Tübingen 1984. Short Papers*. Attempto Verlag, Tübingen.
- PARRISH, J.M., 1986a. Locomotor adaptations in the hindlimb and pelvis of the Thecodontia. *Hunteria*, Boulder, 1(2):1-35, 34 figs.
- PARRISH, J.M., 1986b. Structure and function of the tarsus in the phytosaurs (Reptilia: Archosauria). Pp. 35-43, 9 figs. In: PADIAN, K., *The beginning of the age of dinosaurs. Faunal change across the*

- Triassic-Jurassic boundary*. Cambridge University Press, Cambridge. xii+378 pp.
- PARRISH, J.M., 1987. The origin of crocodylian locomotion. *Paleobiology*, Ithaca, 13(4):396-414.
- PARRISH, J.M., 1991. A new specimen of an early crocodylomorph (cf. *Sphenosuchus* sp.) from the Upper Triassic Chinle Formation of Petrified Forest National Park, Arizona. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Norman, 11(2):198-212, 9 figs., 4 tabs.
- PARRISH, J.M., 1992. Phylogeny of the Erythrosuchidae (Reptilia: Archosauriformes). *Journal of Vertebrate Paleontology*, Norman, 12(1):93-102, 9 figs., 2 tabs.
- PARRISH, J.M., 1993. Phylogeny of the Crocodylotarsi, with reference to archosaurian and crurotarsan monophyly. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Norman, 13(3):287-308, 9 figs., 2 tabs., 1 app.
- PARRISH, J.M., 1994. Cranial osteology of *Longosuchus meadei* and the phylogeny and distribution of the Aetosauria. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Norman, 14(2):196-209, 7 figs., 2 tabs.
- PARRISH, J.M., 1997. Evolution of the archosaurs. Pp. 191-203, 13 figs. In: FARLOW, J.O. & BRETT-SURMAN, M.K., 1997. *The complete dinosaur*. Indiana University Press, Bloomington & Indianapolis. xiv+754 pp.
- PATAK, A.E. & BALDWIN, J., 1998. Pelvic limb musculature in the emu *Dromaius novaehollandiae* (Aves: Struthioniformes: Dromaiidae): adaptations to high-speed running. *Journal of Morphology*, Philadelphia, 238:23-37, 11 figs., 1 tab.
- PAUL, G.S., 1987. The science and art of restoring the life appearance of dinosaurs and their relatives. A rigorous how-to guide. Pp. 4-49, 26 figs. In: CZERKAS, S.J. & OLSON, E.C., *Dinosaurs past and present. Volume II*. Natural History Museum of Los Angeles County in association with University of Washington Press, Seattle and London. xiv+150 pp.
- PAUL, G.S., 1988. *Predatory dinosaurs of the world*. Simon and Schuster, New York. 464 pp.
- PEARSON, H.S., 1926. Pelvic and thigh muscles of *Ornithorhynchus*. *Journal of Anatomy*, London, 60:152-163, 6 figs.
- PERLE, A., 1985. Comparative myology of the pelvic-femoral region in the bipedal dinosaurs. *Paleontological Journal*, Falls Church, 1985(1):105-109, 3 figs.
- PERLE A.; NORELL, M.A.; CHIAPPE, L.M. & CLARK, J.M., 1993. Flightless bird from the Cretaceous of Mongolia. *Nature*, London, 382(6421):623-626, 4 figs.
- PERRIN, A., 1892. Contributions sur l'étude de la myologie comparée: membre postérieur chez un certain nombre de batraciens et de sauriens. *Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique*, Paris, 24:372-552, pls. 16-23.
- PERRIN, A., 1895. Recherches sur les affinités zoologiques de *Hatteria punctata*. *Annales des Sciences Naturelles (Zoologie et Paleontologie)*, Paris, 20:33-102, pls. 2-5.
- PERRIN, J.B., 1875. On the myology of *Opisthocomus cristatus*. *Transactions of the Zoological Society*, London, 9(6):353-370, pls. 63-66.
- PETERSON, J.A., 1984. The locomotion of *Chamaeleo* (Reptilia: Sauria) with particular reference to the forelimb. *Journal of Zoology*, London, 202(1):1-42, 7 figs., 1 tab.
- PETRONIEVICS, B., 1917. On the pectoral and pelvic arches of the British Museum specimen of *Archaeopteryx*. *Proceedings of the General Meetings for Scientific Business of the Zoological Society*,

- London, 1917(1):1-6, 1 pl.
- POE, S., 1997. Data set incongruence and the phylogeny of crocodylians. *Systematic Biology*, Washington, 45:393-414.
- POUGH, F.H.; HEISER, J.B. & McFARLAND, W.N., 1999. *A vida dos vertebrados*. Segunda edição. Atheneu Editora, São Paulo. 798 pp.
- PRESCH, W., 1988. Phylogenetic relationships of the Scincomorpha. Pp. 471-492, 7 figs., 3 tabs., 1 app. In: ESTES, R. & PREGILL, G., *Phylogenetic relationships of the lizard families. Essays commemorating Charles L. Camp*. Stanford University Press, Stanford.
- PRUM, R.O., 1988. Phylogenetic interrelationships of the barbets (Aves: Capitonidae) and toucans (Aves: Rhamphastidae) based on morphology with comparisons to DNA-DNA hybridization. *Zoological Journal of the Linnean Society*, London, 92:313-343.
- PRUM, R.O. & LANYON, W.E., 1989. Monophyly and phylogeny of the *Schiffornis* group (Tyrannoidea). *The Condor*, Santa Clara, 91:444-461.
- PYCRAFT, W.P., 1900. Part II. On the morphology and phylogeny of the Palaeognathae (Ratitae and Crypturi) and Neognathae (Carinatae). *Transactions of the Zoological Society*, London, 15:149-290.
- QUEIROZ, K. de, 1994. Replacement of an essentialistic perspective on taxonomic definitions as exemplified by the definition of "Mammalia". *Systematic Biology*, Washington, 43(4):497-510.
- QUEIROZ, K. de & GAUTHIER, J.A., 1990. Phylogeny as a central principle in taxonomy: phylogenetic definitions of taxon names. *Systematic Zoology*, Washington, 33:309-322.
- QUEIROZ, K. de & GAUTHIER, J.A., 1992. Phylogenetic taxonomy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, Palo Alto, 23:449-480.
- QUEIROZ, K. de & GAUTHIER, J.A., 1994. Toward a phylogenetic system of biological nomenclature. *Trends in Ecology & Evolution*, Amsterdam, 9(1):27-31, 5 box.
- RAATH, M.A., 1977. *The anatomy of the Triassic theropod Syntarsus rhodesiensis (Saurischia: Podokesauridae) and a consideration of its biology*. Unpublished Ph.D. thesis. University of Rhodes.
- RAATH, M.A., 1990. Morphological variation in small theropods and its meaning in systematics: evidence from *Syntarsus rhodesiensis*. Pp. 91-105, 10 figs., 3 tabs. In: CARPENTER, K. & CURRIE, P.J., *Dinosaur systematics. Approaches and perspectives*. Cambridge University Press, Cambridge. xvi+318 pp.
- RABL, C., 1916. Über die Muskeln und Nerven der Extremitäten von *Iguana tuberculata* Gray. *Anatomische Hefte (I. Abtheilung)*, München, 160(53):681-789, 23 Fig., Taf. 18-22.
- RAIKOW, R.J., 1970. Evolution of diving adaptations in the stiff-tail ducks. *University of California Publications in Zoology*, Berkeley and Los Angeles. 94:1-52, 32 figs., 16 tabs.
- RAIKOW, R.J., 1975. The evolutionary reappearance of ancestral muscles as developmental anomalies in two species of birds. *The Condor*, Santa Clara, 77:514-517, 2 figs.
- RAIKOW, R.J., 1976. Pelvic appendage myology of the Hawaiian honeycreepers (Drepanididae). *The Auk*, Washington, 93(4):774-792, 4 figs., 1 tab.
- RAIKOW, R.J., 1978. Appendicular myology and relationships of the New World nine-primaried Oscines (Aves: Passeriformes). *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History*, Pittsburgh, 7:1-43, 10 figs.,

5 tabs.

- RAIKOW, R.J., 1982. Monophyly of the Passeriformes: test of a phylogenetic hypothesis. *The Auk*, Washington, 99:431-445, 3 figs., 1 tab.
- RAIKOW, R.J., 1984. Hindlimb myology and phylogenetic position of the New Zealand wrens. *American Zoologist*, Utica, 24(3).
- RAIKOW, R.J., 1985a. Systematic and functional aspects of the locomotor system of the scrubbirds, *Atrichornis*, and Lyrebirds, *Menura* (Passeriformes: Atrichornithidae and Menuridae). *Records of the Australian Museum*, Sydney, 37:211-228.
- RAIKOW, R.J., 1985b. Problems in avian classification. *Current Ornithology*, New York, 2:187-212.
- RAIKOW, R.J., 1985c. Locomotor system. Pp. 57 -146. In: KING, A.S. & McCLELLAND, J., *Form and function in birds*. Academic Press.
- RAIKOW, R.J., 1987. Hindlimb myology and evolution of the Old World suboscine passerine birds (Acanthisittidae, Pittidae, Philepittidae, Eurylaimidae). *Ornithological Monographs*, Lawrence, 41:1 -81.
- RAIKOW, R.J., 1993. Structure and variation in the hindlimb musculature of the woodcreepers (Aves: Passeriformes: Dendrocolaptinae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, London, 107:353-399, 20 figs., 1 tab.
- RAIKOW, R.J.; BORECKY, S.R. & BERMAN, S.L., 1979. The evolutionary re-establishment of a lost ancestral muscle in the bowerbird assemblage. *The Condor*, Santa Clara, 81:203-206, 4 figs.
- RAIKOW, R.J. & CRACRAFT, J., 1983. Monophyly of the Piciformes: a reply to Olson. *The Auk*, Washington, 100:134-138.
- RAIKOW, R.J.; POLUMBO, P.J. & BORECKY, S.R., 1980. Appendicular myology and relationships of the shrikes (Aves: Passeriformes: Laniidae). *Annals of the Carnegie Museum of Natural History*, Pittsburgh, 49(8):131-152, 7 figs., 4 tabs.
- RAYNAUD, A.; GASC, J.-P.; RENOUS, S. & PIEAU, C., 1975. Étude comparative, embryologique et anatomique de la région pelvi-cloacale et de sa musculature, chez le lézard vert (*Lacerta viridis* Laur.) et l'orvet (*Anguis fragilis* L.). *Mémoires du Muséum Nationale d'Histoire Naturelle (Nouvelle Série: Série A: Zoologie)*, Paris, 95:1-62.
- REESE, A.M. 1906. The anatomy *Cryptobranchus alleghaniensis*. *American Naturalist*, Santa Fe, 40.
- REIG, O.A., 1958. Primeros datos descriptivos sobre nuevos reptiles arcosaurios del Triasico de Ischigualasto (San Juan, Argentina). *Revista de la Asociacion Geologica Argentina*, Buenos Aires, 13(4):257-270, 6 figs.
- REIG, O.A., 1961. Acerca de la posición sistemática de la familia Rauisuchidae y del género *Saurosuchus* (Reptilia, Thecodontia). *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicionales*, Mar del Plata, 1(3):73-114, 15 figs.
- REWCASTLE, S.C., 1980. Form and function in lacertilian knee and mesotarsal joints. A contribution to the analyses of sprawling locomotion. *Journal of Zoology*, London, 191:147-170.
- REWCASTLE, S.C., 1981. Stance and gait in tetrapods: an evolutionary scenario. *Symposium of the Zoological Society*, London, 48:533-552.
- RIBBING, L., 1938. Die Muskeln und Nerven der Extremitäten. Pp. 543-656. In: BOLK, L.; GÖPPERT,

- E.; KALLIUS, E. & LUBOSCH, W., *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*. Band 5. Urban and Schwarzenberg, Berlin and Wien.
- RIEPPEL, O., 1994. *Corosaurus alcovensis* Case and the phylogenetic interrelationships of Triassic stem-group Sauropterygia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, London, 124:1-41, 8 figs., 1 tab.
- RINKER, G.C., 1954. The comparative myology of the mammalian genera *Sigmodon*, *Oryzomys*, *Neotoma*, and *Peromyscus* (Cricetinae), with remarks on their intergeneric relationships. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, Ann Arbor, 83:1-124, 18 figs., 2 tabs.
- ROBINSON, M.C., 1970. *Laboratory anatomy of the domestic chicken*. Wm. C. Brown Company Publishers, Dubuque.
- ROMER, A.S., 1922. The locomotor apparatus of certain primitive and mammal-like reptiles. [Studies in comparative myology and osteology from the Laboratory of Comparative Anatomy. No. VI.] *Bulletin of the American Museum of Natural History*, New York, 46(10):517-606, 7 fig., pls. 27-46.
- ROMER, A.S., 1923a. The ilium in dinosaurs and birds. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, New York, 48(5):141-145, 2 figs.
- ROMER, A.S., 1923b. Crocodylian pelvic muscles and their avian and reptilian homologues. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, New York, 48(15):533-552, pls. 19-25, 2 tabs.
- ROMER, A.S., 1923c. The pelvic musculature of saurischian dinosaurs. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, New York, 48(19):605-617, 8 figs.
- ROMER, A.S., 1927a. The development of the thigh musculature of the chick. *Journal of Morphology and Physiology*, Philadelphia, 43(2):347-385, 5 figs., 2 tabs.
- ROMER, A.S., 1927b. The pelvic musculature of ornithischian dinosaurs. *Acta Zoologica*, Stockholm, 8:225-275.
- ROMER, A.S., 1942. The development of tetrapod limb musculature – the thigh of *Lacerta*. *Journal of Morphology*, Philadelphia, 71(2):251-298, 19 figs.
- ROMER, A.S., 1956. *Osteology of reptiles*. University of Chicago Press, Chicago & London. xxi+772 pp., 248 fig.
- ROMER, A.S., 1966. *Vertebrate paleontology. Third edition*. The University of Chicago Press, Chicago and London. x+468 pp., 443 fig., 4 tab.
- ROMER, A.S., 1971a. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. VIII. A fragmentary skull of a large thecodont, *Luperosuchus fractus*. *Breviora*, Cambridge, 373:1-8, 4 figs.
- ROMER, A.S., 1971b. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XI. Two new long-snouted thecodonts, *Chanaresuchus* and *Gualosuchus*. *Breviora*, Cambridge, 379:1-22, 7 figs.
- ROMER, A.S., 1972a. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XII. The postcranial skeleton of the thecodont *Chanaresuchus*. *Breviora*, Cambridge, 385:1-21, 2 figs., 1 pl.
- ROMER, A.S., 1972b. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XIII. An early ornithosuchid pseudosuchian, *Gracilisuchus stipanicorum*, gen. et sp. nov. *Breviora*, Cambridge, 389:1-24, 9 figs.
- ROMER, A.S., 1972c. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XIV. *Lewisuchus admixtus*, gen. et sp. nov., a further thecodont from the Chañares Beds. *Breviora*, Cambridge, 390:1-13, 8 figs.

- ROMER, A.S., 1972d. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XVI. Thecodont classification. *Breviora*, Cambridge, 395:1-24.
- ROMER, A.S. & PARSONS, T.S., 1985. *Anatomia comparada dos vertebrados*. Edição brasileira. Atheneu Editora São Paulo Ltda., São Paulo. 559 p., 435 fig., 4 tab.
- ROSSER, B.W.C.; SECOY, D.M. & RIEGERT, P.W., 1982. The leg muscles of the American coot (*Fulica americana* Gmelin). *Canadian Journal of Zoology*, Ottawa, 60:1236 -1256.
- ROWE, T., 1986. Homology and evolution of the deep dorsal thigh musculature in birds and other reptilia. *Journal of Morphology*, Philadelphia, 189:327-346, 12 figs.
- ROWE, T., 1987. Definition and diagnosis in the phylogenetic system. *Systematic Zoology*, Washington, 36:208-211.
- ROWE, T., 1988. Definition, diagnosis, and origin of Mammalia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Norman, 8(3):241-264, 5 figs., 1 tab., 3 app.
- ROWE, T., 1989. A new species of theropod dinosaur *Syntarsus* from the Early Jurassic Kayenta Formation of Arizona. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Norman, 9(2):125-136, 8 figs.
- ROWE, T., 1993. Phylogenetic systematics and the early history of mammals. Pp. 129-145, 3 figs. In: SZALAY, F.S.; NOVACEK, M.J. & MCKENNA, M.C., *Mammal phylogeny. Mesozoic differentiation, multituberculates, monotremes, early therians and marsupials*. Springer-Verlag, New York &c.. x+249 pp.
- ROWE, T. & GAUTHIER, J.A., 1990. Ceratosauria. Pp. 151-168, 10 figs., 1 tab. In: WEISHAMPEL, D.B.; DODSON, P. & OSMÓLSKA, H., *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, Oxford. xxiv+733 pp.
- RUSCONI, C., 1951. Laberintodontes triasicos y permicos de Mendoza. *Revista de Historia Natural*, 5:33-158, 75 figs., 10 lams.
- RUSSEL, A.P., 1988. Limb muscles in relation to lizard systematics: a reappraisal. Pp. 493-568, 26 figs., 8 tabs. In: ESTES, R. & PREGILL, G., *Phylogenetic relationships of the lizard families. Essays commemorating Charles L. Camp*. Stanford University Press, Stanford.
- RUSSELL, D.A., 1972. Ostrich dinosaurs from the Late Cretaceous of western Canada. orth America. *Canadian Journal of Earth Sciences*, Ottawa, 9:375-402.
- RUSSEL, L.S., 1935. Musculature and functions in the Ceratopsia. *Bulletin, National Museum of Canada*, Ottawa, 77:39-48.
- RÜTIMEYER, L., 1856. Reptiles fossiles du Jura. *Archives des Sciences Physiques et Naturelles*, Genève, 33:53.
- SAINT-CLAIR, L.E., 1981. Miologia geral. Pp. 38-46, 9 figs. In: GETTY, R., *Sisson/Grossman, Anatomia dos animais domésticos. Volume 1. Quinta edição*. Interamericana, Rio de Janeiro. xxxii+1134 pp.
- SALGADO, R.; CORIA, A. & CALVO, J.O., 1997. Evolution of titanosaurid sauropods. I: Phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. *Ameghiniana*, Buenos Aires, 34(1):3-32, 19 figs., 1 app.
- SANDERS, A., 1870. Notes on the myology of *Platydactylus japonicus*. *Proceedings of the Scientific Meetings of the Zoological Society*, London, 1870(28):413-426.
- SANDERS, A., 1872. Notes on the myology of *Lioplepis belli*. *Proceedings of the Scientific Meetings of the*

- Zoological Society*, London, 1872(12):154-183, 16 figs.
- SANDERS, A., 1874. Notes on the myology of *Phrynosoma coronatum*. *Proceedings of the Scientific Meetings of the Zoological Society*, London, 1874(6):71-89, 6 figs.
- SÄVE-SÖRDERBERG, G., 1934. Some points of view concerning the evolution of the vertebrates and the classification of this group. *Arkiv för zoologi*, Stockholm, 26A:1-20.
- SAWIN, H.J., 1947. The pseudosuchian reptile *Typhothorax meadei*, new species. *Journal of Paleontology*, Tulsa, 21(3):201-238, 15 figs.
- SCHALLER, O.; CONSTANTINESCU, G.M.; HABEL, R.E.; SACK, W.O.; SIMOENS, P. & VOS, N.R. de, 1999. *Nomenclatura anatômica veterinária ilustrada*. Tradução de Fernando Gomes do Nascimento. Editora Manole Ltda., São Paulo. 614 pp., 280 prs., 1316 ils.
- SCHERER, C.M. dos S.; FACCINI, U.F.; BARBERENA, M.C.; SCHULTZ, C.L. & LAVINA, E.L., 1995. Biostratigrafia da formação Santa Maria: utilização das cenozonas como horizontes de correlação. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia UBEA/PUCRS (Série Ciências da Terra)*, 1:43-50, 3 figs.
- SCHREIWEIS, D.O., 1982. A comparative study of the appendicular musculature of penguins (Aves: Sphenisciformes). *Smithsonian Contributions in Zoology*, Washington, 341:1-46, 19 figs.
- SCHULTZ, C.L., 1991. *Os rincossauros sul-americanos e suas relações com outros representantes do grupo*. 2 volumes. Tese de doutorado, Curso de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. iv+426 pp., 72 figs., 11 quadros.
- SCHULTZ, C.L., 1998. Répteis versus mamíferos: uma batalha de 250 milhões de anos. *Ciência & Ambiente*, Santa Maria, 16:51-82, 29 figs.
- SCHWENK, K., 1988. Comparative morphology of the lepidosaur tongue and its relevance to squamate phylogeny. Pp. 569-597, 15 figs., 1 tab., 2 app. In: ESTES, R. & PREGILL, G., *Phylogenetic relationships of the lizard families. Essays commemorating Charles L. Camp*. Stanford University Press, Stanford.
- SCOTT-RAM, N.R., 1990. *Transformed cladistics, taxonomy and evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, New York, etc. xii+238 pp., 29 figs., 1 tab.
- SECOY, D.M., 1971. The Myology of *Sceleporus c. clarki* Baird and Girard (Reptilia: Iguanidae). *Brigham Young University Science Bulletin (Biological Series)*, Provo, 14(1):1-22, 8 figs.
- SEELEY, H.G., 1874. On the base of a large lacertian cranium from the Potton Sands, presumably dinosaurian. *The Quarterly Journal of Geological Society*, London, 30:690-692.
- SEELEY, H.G., 1887. On the classification of the fossil animals commonly called Dinosauria. *Proceedings of the Royal Society*, London, 43:165-171.
- SEELEY, H.G., 1891. Researches on the structure, organization, and classification of the fossil reptilia. VII. Further observations on *Pareiasaurus*. *Proceedings of the Royal Society*, London, 49:518-520.
- E+= = 37?% ! . ' . [SENNIKOV, A.G.], 1989a. = @Z 6 ^JB'DB, D44* (Thecodontia) 42FD) * >, (@HD4'F' _ O>@(@ AD4JD': \b [Novy euparkeriid (Thecodontia) iz srednego triasa Yuzhnogo Priural'ya]. A":, @HB @4R, F846/ JD4': [Paleontologicheskii Zhurnal], ; @F88' [Moskva], 1989(2):71-78, 4 D4F.
- SENNIKOV, A.G., 1989b. A new euparkeriid (Thecodontia) from the Middle Triassic of the Southern Urals.

- Paleontological Journal*, Falls Church, 23(2):66-73, 4 figs.
- E+=37?%!.' [SENNIKOV, A.G.], 1989c. ?F>@Z, ^8@` P4@>Z, 2'8@<, D>@H D'24Hb : @<@H>@ "BB'D'H" "DN@'JD& [Osnovnye evolyutsionnye zakonomernosti razvitiya lokomotornogo apparata arkhosaurou]. A":, @H@ @4R, F846 / JD4": [Paleontologicheskii Zhurnal], ; @F88' [Moskva], 1989(4):63-72, 1 D4F.
- SENNIKOV, A.G., 1989d. Basic evolutionary laws of development of the locomotor apparatus in the archosaurs. *Paleontological Journal*, Falls Church, 23(4):60-68, 1 fig.
- E+=37?%!.' [SENNIKOV, A.G.], 1995. C'>>4, H8@>HZ %@FHR>@ +8D@Z [Rannie tekodonty Vostochnoi Evropy]. GD*Z A":, @H@ @4R, F8@>FHHH [Trudy Paleontologicheskogo Instituta], ; @F88' [Moskva], 263:1-144, 56 D4F
- SERENO, P.C., 1986. Phylogeny of the bird-hipped dinosaurs (Order Ornithischia). *National Geographic Research*, Washington, 2:234-256, 8 figs.
- SERENO, P.C., 1990. Clades and grades in dinosaur systematics. Pp. 9-20, 4 figs. In: CARPENTER, K. & CURRIE, P.J., *Dinosaur systematics. Approaches and perspectives*. Cambridge University Press, Cambridge. xvi+318 pp.
- SERENO, P.C., 1991a. *Lesothosaurus*, "fabrosaurids", and the early evolution of Ornithischia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Norman, 11(2):168-197, 19 figs., 2 tabs.
- SERENO, P.C., 1991b. Basal archosaurs: phylogenetic relationships and functional implications. *Memoir, Society of Vertebrate Paleontology*, Norman, 2:1-53, 28 figs., 3 tabs., 1 app.
- SERENO, P.C., 1993. The pectoral girdle and forelimb of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Norman, 13(4):425-450, 16 figs., 6 tabs., 1 app.
- SERENO, P.C., 1996. The phylogenetic position of pterosaurs within Archosauria. *Journal of Vertebrate Paleontology (Supplement)*, Norman, 16:64A.
- SERENO, P.C., 1997. The origin and evolution of dinosaurs. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, Palo Alto, 25:235-289, 8 figs., 2 tabs.
- SERENO, P.C., 1998. A rationale for phylogenetic definitions, with application to the higher-level taxonomy of Dinosauria. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie (Abhandlungen)*, Stuttgart, 210(1):41-83, 9 figs., 4 tabs.
- SERENO, P.C., 1999a. Definitions in phylogenetic taxonomy: critique and rationale. *Systematic Biology*, Washington, 48:329-351.
- SERENO, P.C., 1999b. The evolution of dinosaurs. *Science*, Washington, 284(5423):2137-2147, 5 figs.
- SERENO, P.C., 1999c. A rationale for dinosaurian taxonomy. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Norman, 19(4):788-790, 1 fig.
- SERENO, P.C. & ARCUCCI, A.B., 1990. The monophyly of crurotarsal archosaurs and the origin of bird and crocodile ankle joints. *Neue Jahrbuch für Geologie und Paläontologie (Abhandlungen)*, Stuttgart, 180(1):21-52, 8 figs.
- SERENO, P.C. & ARCUCCI, A.B., 1993. Dinosaurian precursors from the Middle Triassic of Argentina: *Lagerpeton chanarensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Norman, 13(4):385-399, 6 figs., 2 tabs., 1 app.

- SERENO, P.C. & ARCUCCI, A.B., 1994. Dinosaurian precursors from the Middle Triassic of Argentina: *Marasuchus lilloensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Norman, 14(4):53-73, 13 figs., 5 tabs.
- SERENO, P.C. & DONG, Z., 1988. The skull of the basal stegosaur *Huayangosaurus taibaii* and a cladistic diagnosis of Stegosauria. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Norman, 12:318-343.
- SERENO, P.C.; LARSSON, H.C.E.; SIDOR, C.A. & GADO, B., 2001. The giant crocodyliform *Sarcosuchus* from the Cretaceous of Africa. *Science*, Washington, 294:1516-1519, 4 figs., 1 tab.
- SERENO, P.C. & NOVAS, 1993. The skull and neck of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Norman, 13(4):451-476.
- SERENO, P.C. & WILD, R., 1992. *Procompsognathus*: theropod, "thecodont" or both? *Journal of Vertebrate Paleontology*, Norman, 12(4):435-458, 14 figs., 2 app.
- SERENO, P.C.; WILSON, J.A.; LARSSON, H.C.E.; DUTHEIL, D.B. & SUES, H.-D., 1994. Early Cretaceous dinosaurs from the Sahara. *Science*, Washington, 266(5183):267-271, 4 figs., 1 tab.
- SHUFELDT, R.W., 1886. Contributions to the anatomy of *Geococcyx californianus*. *Proceedings of the Scientific Meetings of the Zoological Society*, London, 1886:466-491, pls. 42-45.
- SHUFELDT, R.W., 1890. *Myology of the Raven (Corvus corax sinuatus)*. A guide to the study of the muscular system in birds. MacMillan and Co., London. xix+343 pp., 76 figs.
- SIBLEY, C.G. & AHLQUIST, J.E., 1990. *Phylogeny and classification of birds. A study in molecular evolution*. Yale University Press, New Haven & London. xxiv+976 pp., 385 figs.
- SIBLEY, C.G.; AHLQUIST, J.E. & MONROE, B.L., Jr., 1988. A classification of the living birds of the world based on DNA-DNA hybridization studies. *The Auk*, Washington, 105(3):409-423, 5 figs., 1 tab.
- SIBLEY, C.G. & MONROE, B.L., Jr., 1990. *Distribution and taxonomy of birds of the world*. Yale University Press, New Haven & London. xxiv+1111 pp.
- SIBLEY, C.G. & MONROE, B.L., Jr., 1993. *A supplement to distribution and taxonomy of birds of the world*. Yale University Press, New Haven & London. vi+108 pp.
- SIDOR, C.A. & HOPSON, J.A., 1998. Ghost lineages and "mammalness": assessing the temporal pattern of character acquisition in the Synapsida. *Paleobiology*, Ithaca, 24(2):254-273, 9 figs., 3 tabs., 2 app.
- SIEGEL-CAUSEY, D., 1988. Phylogeny of the Phalacrocoracidae. *The Condor*, Santa Clara, 90:885-905.
- SIEGEL-CAUSEY, D., 1989. Cranial pneumatization in the Phalacrocoracidae. *Wilson Bulletin*, Columbus, 101:108-112.
- SIEGLBAUER, F., 1904. Zur Anatomie der Urodelenextremität. *Archiv für Anatomie und Physiologie*, Leipzig, 1904:385-404, pl. 32.
- SIEGLBAUER, F., 1909. Zur Anatomie der Schildkrötenextremität. *Archiv für Anatomie und Physiologie (Anatomische Abtheilung)*, Leipzig, 1909:183-280.
- SILL, W.D., 1974. The anatomy of *Saurosuchus galilei* and the relationships of the rauisuchid thecodonts. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy*, 146(7):317-362, 16 figs.
- SILL, W.D., 1975. Nuevas interpretaciones de la evolucion de los tecodontes. Pp. 545-553. In: ANONOMASTOS, *Actas, I Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. Volumen I. Tucumán*.
- SILL, W.D., 1995. Un nuevo Proterochampsidae de la formacion Ischigualasto; Triasico Superior, San

- Juan. P. 3. In: ANONOMASTOS, XI Jornadas Argentinas de Paleontologia de Vertebrados. Tucumán. 17 al 20 de Mayo de 1995. Tucumán.
- SIMPSON, S.F. & CRACRAFT, J., 1981. The phylogenetic relationships of the Piciformes (Class Aves). *The Auk*, Washington, 98(3):481-494, 8 figs.
- SISSON, S., 1981a. Músculos do eqüino. Pp. 350-423, 46 figs. In: GETTY, R., *Sisson/Grossman, Anatomia dos animais domésticos. Volume 1. Quinta edição.* Interamericana, Rio de Janeiro. xxxii+1134 pp.
- SISSON, S., 1981b. Músculos do suíno. Pp. 1176-1187, 10 figs. In: GETTY, R., *Sisson/Grossman, Anatomia dos animais domésticos. Volume 1. Quinta edição.* Interamericana, Rio de Janeiro. xxxii+1134 pp.
- SMITH, A.B., 1994. *Systematics and the fossil record.* Blackwell Scientific, Oxford.
- SMITH, A.B. & LITTLEWOOD, D.T.J., 1994. Paleontological data and molecular phylogenetic analysis. *Paleobiology*, Ithaca, 20:259-273.
- SNYDER, R.C., 1954. The anatomy and function of the pelvic girdle and hindlimb in lizard locomotion. *American Journal of Anatomy*, Baltimore, 95(1):1-46, 16 figs., 6 pls.
- SONNINI [de MANOCOURT], C.N.S. & LATREILLE, P.A., 1801. *Histoire naturelle des reptiles, avec figures dessinées d'après nature.* Vol. 1. Deterville, Paris. 280 pp.
- SPIX, J.B. von, 1824. *Animalia nova sive species novæ testudinum et ranarum, quas in itinere per Brasiliam, annis MDCCCXVII-MDCCCXX.* Franc. Seraph. Hübschmanni, Monachii. ii+53 p., 17+22 Taf.
- STANNIUS, H., 1856. Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. In: SIEBOLD, P.F. von & STANNIUS, H., *Handbuch der Zootomie. Teil II. Die Wirbelthiere.* Berlin.
- STALLCUP, W.B., 1954. Myology and serology of the avian family Fringillidae, a taxonomic study. *University of Kansas Publications*, Lawrence, 8(2):157-211.
- STEDMAN, T.L., 1996. *Dicionário médico.* Vigésima-quinta edição, ilustrado. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro. xxxiv+72+1657.
- STEEL, R., 1970. Saurischia. v+087 pp., 23 figs. In: KUHN, O. [ed.], *Handbuch der Paläoherpetologie. Teil 14.* Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York.
- STEJNEGER, L., 1885. Birds. In: KINGSLEY, J.S., *The standart natural history.* Vol. 4. S.E. Cassino, Boston.
- STRAUCH, J.G., Jr., 1985. The phylogeny of the Alcidae. *The Auk*, Washington, 102:520-539.
- SUES, H.-D., 1990. *Staurikosaurus* and Herrerasauridae. Pp. 143-147, 2 figs., 1 tab. In: WEISHAMPEL, D.B.; DODSON, P. & OSMÓLSKA, H., *The Dinosauria.* University of California Press, Berkeley, Los Angeles, Oxford. xxiv+733 pp.
- SUES, H.-D., 1997. Hypsilophodontidae. Pp. 356-358, 2 figs. In: CURRIE, P.J. & PADIAN, K., *Encyclopedia of dinosaurs.* Academic Press, San Diego &c. xiv+869 pp.
- SUES, H.-D. & NORMAN, D.B., 1990. Hypsilophodontidae, Tenontosaurus, and Dryosauridae. Pp. 498-509, 5 figs., 1 tab. In: WEISHAMPEL, D.B.; DODSON, P. & OSMÓLSKA, H., *The Dinosauria.* University of California Press, Berkeley, Los Angeles, Oxford. xxiv+733 pp.

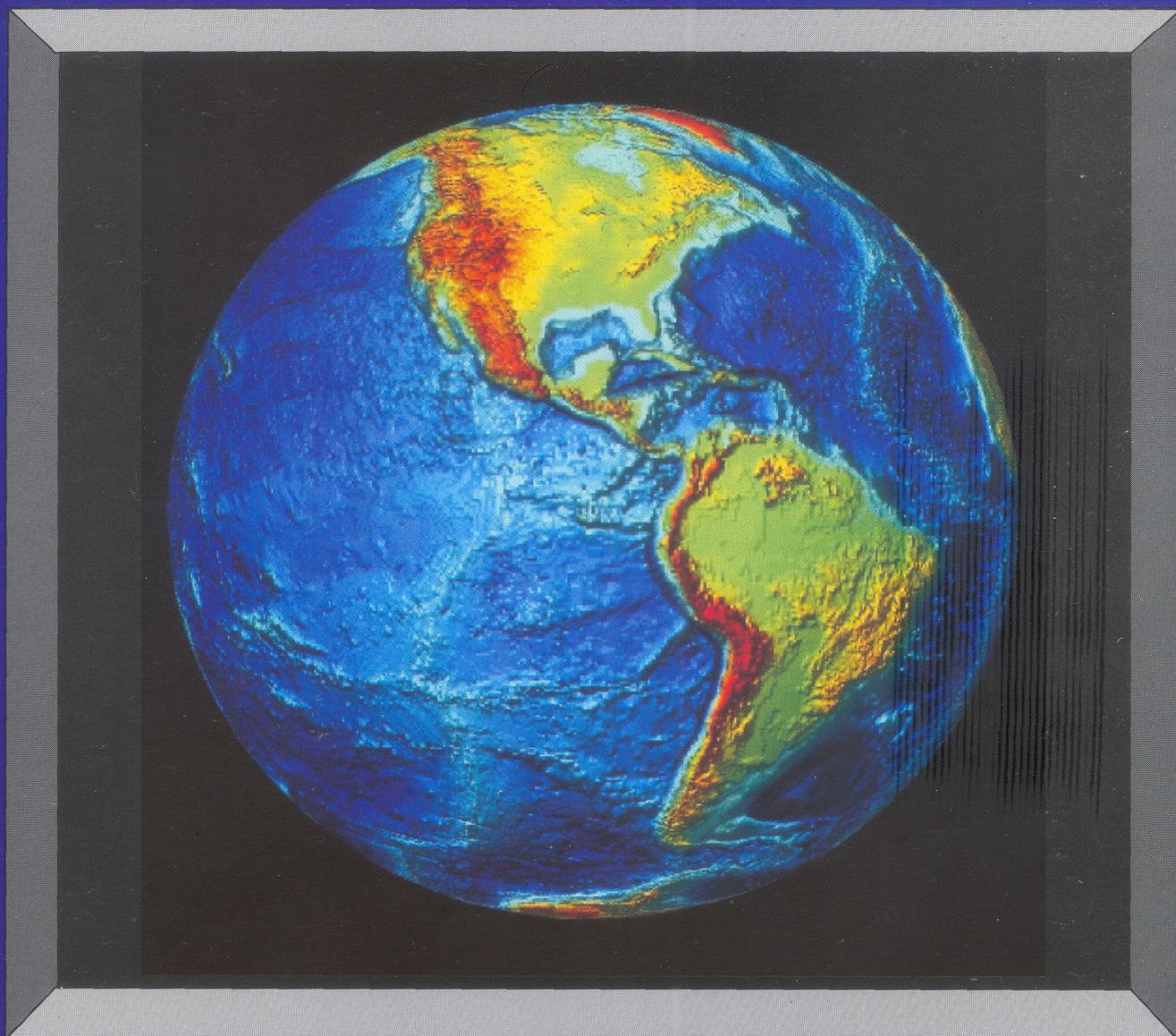
- SUTTON, J.B., 1884. On the nature of certain ligaments. *Journal of Anatomy and Physiology*, London, 18:225-238, pl. 13.
- SWIERCZEWSKI, E.V. & RAIKOW, R.J., 1981. Hind limb morphology, phylogeny, and classification of the Piciformes. *The Auk*, Washington, 98(3):466-480, 3 figs., 3 tabs.
- SWOFFORD, D.L., 1998. *PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods)*. Version 4.0. Sinauer Associates, Sunderland. ii+128 pp.
- TARSITANO, S., 1983. Stance and gait in theropod dinosaurs. In: KIELAN-JAWOROWSKA, Z. & OSMÓLSKA, H., Second symposium on Mesozoic terrestrial ecosystems, Jadwisin 1981. *Acta Palaeontologica Polonica*, Warszawa, 28(1-2):251-264, 7 figs.
- Г. Г. С. [TATARINOV, L.P.], 1960. ?H2H4, BF, & @M6&& DN, 4B, D<4E.E.E.C [Otkrytie psevdozukhii v verkhnei permi S.S.S.R.]. *A":*, @H@ @4R, F846/ JDI": [*Paleontologicheskii Zhurnal*], ; @F88" [Moskva], 1960(4):74-80, 6 DIF.
- THORNLEY, A.L., 1970. Epidermal remnants of *Proterosuchus vanhoepeni* (Htn). *Palaeontologia Africana*, Johannesburg, 13:57-60, 6 figs.
- THULBORN, R.A., 1979. A proterosuchian thecodont from the Rewan Formation of Queensland. *Memoirs of the Queensland Museum*, Brisbane, 19(3):331-344, 1 fig., 5 pls.
- TRUEB, L. & CLOUTIER, R., 1991. A phylogenetic investigation of the inter- and intrarelationships of the Lissamphibia (Amphibia: Temnospondyli). Pp. 223-313, 9 figs., 2 app. In: SCHULTZE, H.-P. & TRUEB, L., *Origins of the higher groups of tetrapods. Controversy and consensus*. Comstock Publishing Associates, Ithaca and London. xii+724 pp.
- TORNIER, G., 1933. Reptilia. Paläontologie. Pp. 337-376, 53 figs. In: DITTLER, R.; JOOS, G.; KORSCHULT, E.; LINCK, G.; OLTMANN, F. & SCHAUM, K., *Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Band VIII*.
- TUCKER, M.E. & BENTON, M.J., 1982. Triassic environments, climates and reptile evolution. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, Amsterdam, 40:361-379, 3 figs.
- UPCHURCH, P., 1994. Sauropod phylogeny and palaeoecology. In: LOCKLEY, M.G.; SANTOS, V.F. dos; MEYER, C.A. & HUNT, A., Aspects of sauropod paleobiology. *Gaia*, Lisboa, 10:249-260, 1 fig., 1 tab.
- UPCHURCH, P., 1995. Evolutionary history of sauropod dinosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society (Series B: Biological Sciences)*, London, 349:365-390.
- UPCHURCH, P., 1997a. Prosauropoda. Pp. 599-607, 3 figs. In: CURRIE, P.J. & PADIAN, K., *Encyclopedia of dinosaurs*. Academic Press, San Diego &c. xiv+869 pp.
- UPCHURCH, P., 1997b. Sauropodomorpha. Pp. 658-660. In: CURRIE, P.J. & PADIAN, K., *Encyclopedia of dinosaurs*. Academic Press, San Diego &c. xiv+869 pp.
- VAUGHN, P.P., 1956. The phylogenetic migrations of the ambiens muscle. *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society*, Chapel Hill, 72:243-262, 10 figs.
- VIS, C.W. de, 1883. Myology of *Chlamydosaurus kingi*. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, Sydney, 8:300-320.
- VOLKER, H., 1913. Über das Stamm-, Gliedmassen-, und Hautskelett von *Dermochelys coriacea* L. *Zoologische Jahrbücher (Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere)*, Jena, 33:431-552.

- WALKER, A.D., 1961. Triassic reptiles from the Elgin area: *Stagonolepis*, *Dasygnathus* and their allies. *Philosophical Transactions of the Royal Society (Series B: Biological Sciences)*, London, 244:103-204, 25 figs., pls. 9-13., 4 tabs.
- WALKER, A.D., 1968. *Protosuchus*, *Proterochampsia* and the origin of phytosaurs and crocodiles. *Geological Magazine*, London, 105(1):1-14, 4 figs.
- WALKER, A.D., 1970. A revision of the Jurassic reptile *Hallopus victor* (Marsh), with remarks on the classification of crocodiles. *Philosophical Transactions of the Royal Society (Series B: Biological Sciences)*, London, 257(816):323-372, 13 figs., 2 tabs, pl. 72.
- WALKER, A.D., 1972. New light on the origin of birds and crocodiles. *Nature*, London, 237:257-263.
- WALKER, A.D., 1974. Evolution, organic. Pp. 177-179, 3 figs. In: *McGraw-Hill Encyclopedia of Science and Technology*. McGraw-Hill Book Company, Inc.
- WALKER, A.D., 1977. Evolution of the pelvis in birds and dinosaurs. In: ANDREWS, S.M.; MILLES, R.S. & WALKER, A.D. [eds.], *Problems in vertebrate evolution. Essays presented to Professor T.S. Westoll, F.R.S., F.L.S. Linnean Society Symposium Series*, London, 4:319-358, 14 figs.
- WALKER, C.A., 1981. New subclass of birds from the Cretaceous of South America. *Nature*, London, 292(5818):51-53, 2 figs., 2 tabs.
- WALKER, W.F., Jr., 1973. The locomotor apparatus of Testudines. Pp. 1-100, 31 figs. In: GANS, C. & PARSONS, T.S., *Biology of the Reptilia, Volume 4, Morphology D*. Academic Press, London and New York. 539 pp., 169 figs.
- WALTER, L.R., 1986. The limb posture of kannemeyeriid dicynodonts: functional and ecological considerations. Pp. 89-97, 11 figs. In: PADIAN, K., *The beginning of the Age of Dinosaurs. Faunal change across the Triassic-Jurassic boundary*. Cambridge University Press, Cambridge. xii+378 pp.
- WATSON, D.M.S., 1957. On *Millerosaurus* and the early history of the sauropsid reptiles. *Philosophical Transactions of the Royal Society (Series B: Biological Sciences)*, London, 240(673):325-400, 23 figs.
- WEBB, G.J.W. & GANS, C., 1982. Galloping in *Crocodylus johnstoni* – a reflection of terrestrial activity? *Records of the Australian Museum*, Sydney, 34(14):607-618, 4 figs.
- WEISHAMPEL, D.B., 1996. Fossils, phylogeny, and discovery: a cladistic study of the history of tree topologies and ghost lineage durations. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Norman, 16(2):191-197, 5 figs., 1 tab.
- WEISHAMPEL, D.B.; DODSON, P. & OSMÓLSKA, H., 1990. *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, Oxford. xxiv+733 pp.
- WEISHAMPEL, D.B. & HORNER, J.R., 1990. Hadrosauridae. Pp. 534-561, 12 figs., 1 tab. In: WEISHAMPEL, D.B.; DODSON, P. & OSMÓLSKA, H., *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, Oxford. xxiv+733 pp.
- WEISHAMPEL, D.B. & WITMER, L.M., 1990. Heterodontosauridae. Pp. 486-497, 5 figs., 1 tab. In: WEISHAMPEL, D.B.; DODSON, P. & OSMÓLSKA, H., *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, Oxford. xxiv+733 pp.
- WELDON, W.F.R., 1883. On some points in the anatomy of *Phoenicopterus* and its allies. *Proceedings of The Scientific Meetings of the Zoological Society*, London, 1883:638-652, 4 figs., pl. 59-60.

- WELLES, S.P., 1947. Vertebrates from the Upper Moenkopi formation of the northern Arizona. *University of California Publications, Bulletin of the Department of Geological Sciences*, Berkeley, 27(7):241-294, pls. 21-22, 38 figs., 1 map.
- WELLES, S.P., 1984. *Dilophosaurus wetherilli* (Dinosauria, Theropoda). Osteology and comparisons. *Paläontographica (Abteilung A: Paläozoologie und Stratigraphie)*, Stuttgart, 185(4-6):85-180, 37 figs., 1 fpc.
- WELLNHOFER, P., 1978. Pterosauria. In: KUHN, O., *Handbuch der Paläoherpetologie, Encyclopedia of paleoherpetology. Teil 19/Part 19*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York. x+82 pp., 32 Abb.
- WELLNHOFER, P., 1991a. Weitere Pterosaurierfunde aus der Santana-Formation (Apt) der Chapada do Araripe, Brasilien. Additional pterosaur remains from the Santana Formation (Aptian) of the Chapada do Araripe, Brazil. *Paläontographica (Abteilung A: Paläozoologie-Stratigraphie)*, Stuttgart, 215(1/3):43-101, 40 Abb., 2 Taf.
- WELLNHOFER, P., 1991b. *The illustrated encyclopedia of pterosaurs. An illustrated natural history of the flying reptiles of the Mesozoic Era*. Crescent Books, New York. 192 pp.
- WERMUTH, H., 1953. Systematik der rezenten Krokodilen. *Mitteilungen des Zoologischen Museum*, Berlin, 29(2):375-514, 66 Abb.
- WERMUTH, H. & MERTENS, R., 1961. *Schildkröten, Krokodile, Brückenechsen*. Gustav Fischer Verlag, Jena. xxvi+422 S., 271 Taf.
- WHETSTONE, K.N. & WHYBROW, P.J., 1983. A "cursorial" crocodylian from the Triassic of Lesotho (Basutoland), Southern Africa. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, The University of Kansas*, Lawrence, 106:1-37, 8 figs., 2 tabs.
- WILCOX, H.H., 1952. The pelvic musculature of the loon, *Gavia immer*. *The American Midland Naturalist*, Notre Dame, 48(3):513-573, 26 pls., 2 tabs.
- WILD, R., 1980. The fossil deposits of Kupferzell, Southwest Germany. *Mesozoic Vertebrate Life*, Bloomington, 1:15-18, 4 figs.
- WILDER, H.H., 1912. The appendicular muscles of *Necturus maculosus*. *Zoologische Jahrbücher (Supplementheft)*, Jena, 15(2):382-124, pls. 23-27.
- WILEY, E.O., 1981. *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley & Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore. xvi+440 pp.
- WILKINSON, M., 1997. Characters, congruence and quality: a study of neuroanatomical and traditional data in caecilian phylogeny. *Biological Reviews*, London, 72:423-470, 10 figs., 17 tabs.
- WILKINSON, M. & NUSSBAUM, R.A., 1999. Evolutionary relationships of the lungless caecilian *Atretochoana eiselti* (Amphibia: Gymnophiona: Tiphonectidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, London, 126:191-223, 9 figs., 4 tabs.
- WILSON, J.A. & SERENO, P.C., 1998. Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. *Memoir, Society of Vertebrate Paleontology*, Norman, 5:v+068, 49 figs., 3 tabs. 1 app., 2 fido.
- WITMER, L.M., 1987. The nature of the antorbital fossa of archosaurs. In: CURRIE, P.J. & KOSTER, E.H., Fourth Symposium on Mesozoic terrestrial ecosystems. Short Papers. (Revised edition.) Drumheller. August 10-14, 1987. *Occasional Paper of the Tyrrell Museum of Palaeontology*,

- Drumheller, 3:234-239, 4 figs.
- WITMER, L.M., 1995. Homology of facial structures in extant archosaurs (birds and crocodylians), with special reference to paranasal pneumaticity and nasal conchæ. *Journal of Morphology*, Philadelphia, 225(3):269-327, 22 figs., 2 tabs.
- WITMER, L.M., 1997. The evolution of the antorbital cavity of archosaurs: a study in soft-tissue reconstruction in the fossil record with an analysis of the function of pneumaticity. *Memoir, Society of Vertebrate Paleontology*, Norman, 3:v+074, 40 figs.
- WU X.-c., 1982. Two pseudosuchian reptiles of Shan-Gan-Ning Basin. *Vertebrata PalAsiatica*, Beijing, 20(4):291-301, 7 figs., 1 pl., 1 tab.
- WU X.-c. & CHATTERJEE, S., 1993. *Dibothrosuchus elaphros*, a crocodylomorph from the Lower Jurassic of China and the phylogeny of the Sphenosuchia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Norman, 13(1):58-89, 21 figs., 4 tabs., 1 app.
- WU X.-c.; LI J.-l. & LI X.-m., 1994. Phylogenetic relationship of *Hsisosuchus*. *Vertebrata PalAsiatica*, Beijing, 32(3):166-180, 3 figs., 1 tab.
- WU, X.-c. & RUSSEL, A.P., 2001. Redescription of *Turfanosuchus dabanensis* (Archosauriformes) and new information on its phylogenetic relationships. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Norman, 21(1):40-50, 12 figs.
- WU, X.-c.; SUES, H.-D. & DONG, Z.-m., 1997. *Sichuanosuchus shuhanensis*, a new ?Early Cretaceous protosuchian (Archosauria: Crocodyliformes) from Sichuan (China), and the monophyly of Protosuchia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Norman, 17(1):89-103, 8 figs., 4 app.
- YASUDA, M., 1961. Comparative and topographic anatomy of the fowl. XI. On the nervous supply of the hind limb. *The Journal of Veterinary Medical Science*, Tokyo, 23:145-155.
- YOUNG, C.-c., 1963. Additional remains of *Chasmatosaurus yuani* Young from Sinkiang, China. *Vertebrata PalAsiatica*, Beijing, 7(3):215-223, 3 figs.
- YOUNG C.-c., 1964a. On a new pterosaurian from Sinkiang, China. *Vertebrata PalAsiatica*, Beijing, 8:221-256.
- YOUNG C.-c., 1964b. The pseudosuchians in China. *Palæontologia Sinica (New Series C)*, Beijing, 151(19):1-205, 64 tfigs., 10 pls., 27 tabs.
- YOUNG, J.Z., 1980. *La vida de los vertebrados*. Ediciones Omega, S.A. Barcelona. 660 pp., 514 figs.
- ZHANG F., 1975. A new thecodont *Lotosaurus*, from the Middle Triassic of Hunan. *Vertebrata PalAsiatica*, Beijing, 13(3):144-148, 1 pl.
- ZITTEL, K.A., 1887-90. Palæozoologie. III. Band. *Vertebrata* (Pisces, Amphibia, Reptilia, Aves). xii+900 pp., 719 Abb. In: SCHIMPER, W.P.; SCHENK, A. & ZITTEL, K.A., *Handbuch der Palæontologie. I. Abtheilung*. R. Oldenbourg, München und Leipzig.
- ZUG, G.R., 1971. Buoyancy, locomotion, morphology of the pelvic girdle and hindlimb, and systematics of cryptodiran turtles. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, Ann Arbor, 142:1-98, 21 figs., 14 tabs., 6 apps.
- ZUG, G.R., 1974. Crocodylian galloping: an unique gait for reptiles. *Copeia*, New York, 2:550-552, 2 figs.
- ZUSI, R.L. & BENTZ, G.D., 1984. Myology of the purple-throated carib (*Eulampis jugularis*) and other

humming birds (Aves: Trochilidae). *Smithsonian Contributions in Zoology*, Washington, 385:1-70, 20
figs.



Programa de Pós-Graduação em Geociências

Mestrado e Doutorado - Porto Alegre

Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Instituto de Geociências

Departamento de Paleontologia e Estratigrafia

Pós-Graduação em Paleontologia

Padrão muscular da coxa de arcossauromorfos fósseis.

Aplicação do cladismo reverso e teste de hipóteses.

Volume III

(FIGURAS & TABELAS)

Edio-Ernst Kischlat

Tese apresentada ao curso de pós-graduação em Paleontologia e Estratigrafia como pré-requisito para obtenção do título de Doutor em Ciências.

Orientador: Prof. (D.Sc.) Mário Costa Barberena

Co-Orientadora: Prof^a. (D.Sc.) Lígia Krause

BANCA EXAMINADORA:

Prof. (D.Sc.) César Leandro Schulz (UFRGS)

Prof. (D.Sc.) Ulisses Caramaschi (UFRJ)

Prof^a. (D.Sc.) Ana María Báez (UBA)

21 de Fevereiro de 2003

Kischlat, Edio-Ernst

Padrão muscular da coxa de arcossaumorfos fósseis: Aplicação do cladismo reverso e teste de hipóteses. / Edio-Ernst Kischlat. - Porto Alegre: UFRGS, 2003.

3v., xii+451p., 90fig., 28tab.

Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Instituto de Geociências. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil, 2003.

Orientador: Prof. (D.Sc.) Mário Costa Barberena

Co-Orientadora: Prof^a. (D.Sc.) Lígia Krause

1. Paleontologia. 2. Archosauria. 3. Paleovertebrados.

I. Título.

CDD 567.97

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

CONTEÚDO

Volume I

1. Introdução.	1
2. Material & métodos.	5
2.1. Material.	5
2.1.1. Abreviaturas institucionais.	5
2.1.2. Material estudado.	5
2.2. Métodos.	6
2.2.1. Cladismo reverso: formulação de hipótese.	6
2.2.2. Nomenclatura miológica.	10
2.2.3. Nomenclatura osteológica.	14
2.2.4. Nomenclatura postural.	17
2.2.5. Nomenclatura sistemática filogenética.	18
2.2.5.1. Considerações sobre filogenia e cladismo.	18
2.2.5.2. Categorias lineanas, conceito de espécie e morfótipos.	22
2.2.5.3. Considerações nomenclaturais.	26
2.2.5.4. Proposta de uma notação padrão para definições de clados.	28
2.2.5.4.1. Tipologia.	29
2.2.5.4.2. Nomes do grupo-família.	31
2.2.5.4.3. Nomes com incongruência semântica.	31
2.2.5.4.4. Coordenação tipológica entre nomes.	32
2.2.5.4.5. Comentários sobre alguns nomes reptilianos.	32
2.2.5.4.6. Listagem das definições dos nomes discutidos.	68
3. Análise miológica nos grupos-coronais.	73
3.1. Padrões miológicos internos.	73
3.1.1. Aves.	73
3.1.1.1. Aves neognatas.	74
3.1.1.2. Aves paleognatas.	80
3.1.1.3. Padrão miológico hipotético ancestral aviário.	83
3.1.2. Crocodílios.	86
3.1.3. Escamados.	94
3.1.4. <i>Sphenodon</i>	101
3.1.5. Quelônios.	106
3.1.6. Mamálios.	112
3.1.7. Lissanfíbios.	121
3.2. Construção de padrões hipotéticos plesiomórficos e homologias.	126

3.2.1. Arcossáurios.	126
3.2.2. Lepidossáurios.	137
3.2.3. Saurios.	140
3.2.4. Reptílios.	143
3.2.5. Amniotas.	145
3.2.6. Tetrápodes.	147
3.3. Análise cladística reversa da musculatura pélvica.	149
3.3.1. Aspectos metodológicos.	149
3.3.2. Evolução da musculatura pélvica.	152
Volume II	
4. Revisão das propostas miológicas para táxons arcossauromorfianos fósseis.	157
4.1. Introdução.	157
4.2. Modelos avemetatarsalianos ornitisquianos.	157
4.2.1. O modelo de A.S. Romer para <i>Thescelosaurus</i>	158
4.2.2. O modelo de P.M. Galton para <i>Hypsilophodon</i>	164
4.2.3. O modelo de W.P. Coombs, Jr., para <i>Euoplocephalus</i>	169
4.2.4. Modelos parciais e evolução da musculatura em ornitisquios.	173
4.3. Modelos avemetatarsalianos paquipodossaurianos.	178
4.3.1. O modelo de F. von Huene para <i>Plateosaurus</i>	179
4.3.2. O modelos de M.R. Cooper para <i>Massospondylus</i>	185
4.3.3. Modelos parciais e evolução da musculatura em paquipodossáurios.	189
4.4. Modelos avemetatarsalianos teropodianos.	191
4.4.1. O modelo de W.K. Gregory & C.L. Camp para <i>Ornitholestes</i>	191
4.4.2. O modelo de D.A. Russel para <i>Dromiceiomimus</i>	195
4.4.3. O modelo de A.S. Romer para <i>Tyrannosaurus</i>	200
4.4.4. Modelos parciais e evolução da musculatura em terópodes.	206
4.5. Modelos crocodilotarsianos.	220
4.5.1. O modelo de A.D. Walker para <i>Ornithosuchus</i>	220
4.5.2. O modelo de D.S. Nash para <i>Orthosuchus</i>	224
4.5.3. Modelos parciais e evolução da musculatura em crocodilotársios.	228
4.6. Modelos arcossauromorfianos basais.	236
4.6.1. O modelo de A.S. Romer para <i>Euparkeria</i> e <i>Erythrosuchus</i>	237
4.6.2. O modelo de M.J. Benton para <i>Hyperodapedon</i>	240
4.6.3. Modelos parciais e evolução da musculatura em arcossauromorfos basais.	244
5. Aplicação do modelo proposto para arcossáurios triássicos sul-rio-grandenses.	253
5.1. O fêmur de Faixa Nova (<i>Avemetatarsalia Saurischia indeterminata</i>	253

5.1.1. Descrição.	253
5.1.2. Discussão.	254
5.2. Considerações sobre a anatomia femoral de <i>Staurikosaurus</i> e <i>Guaibasaurus</i>	255
5.3. Saurísquido indeterminado de Botucaraí.	256
5.3.1. Descrição.	257
5.3.2. Discussão.	259
5.4. <i>Karamuru vorax</i> , novo táxon (Crocodylotarsi, Suchia).	261
5.4.1. Diferenciação preliminar dos demais táxons sul-rio-grandenses relacionados.	262
5.4.2. Descrição da cintura pélvica e fêmur.	263
5.5. Considerações sobre a hipótese filogenética de Parrish (1993).	271
5.6. Comentários sobre a anatomia de <i>Prestosuchus chiniquensis</i>	272
6. Conclusões.	275
7. Referências bibliográficas.	287
Volume III	
8. Figuras & tabelas.	333

8. Figuras & tabelas

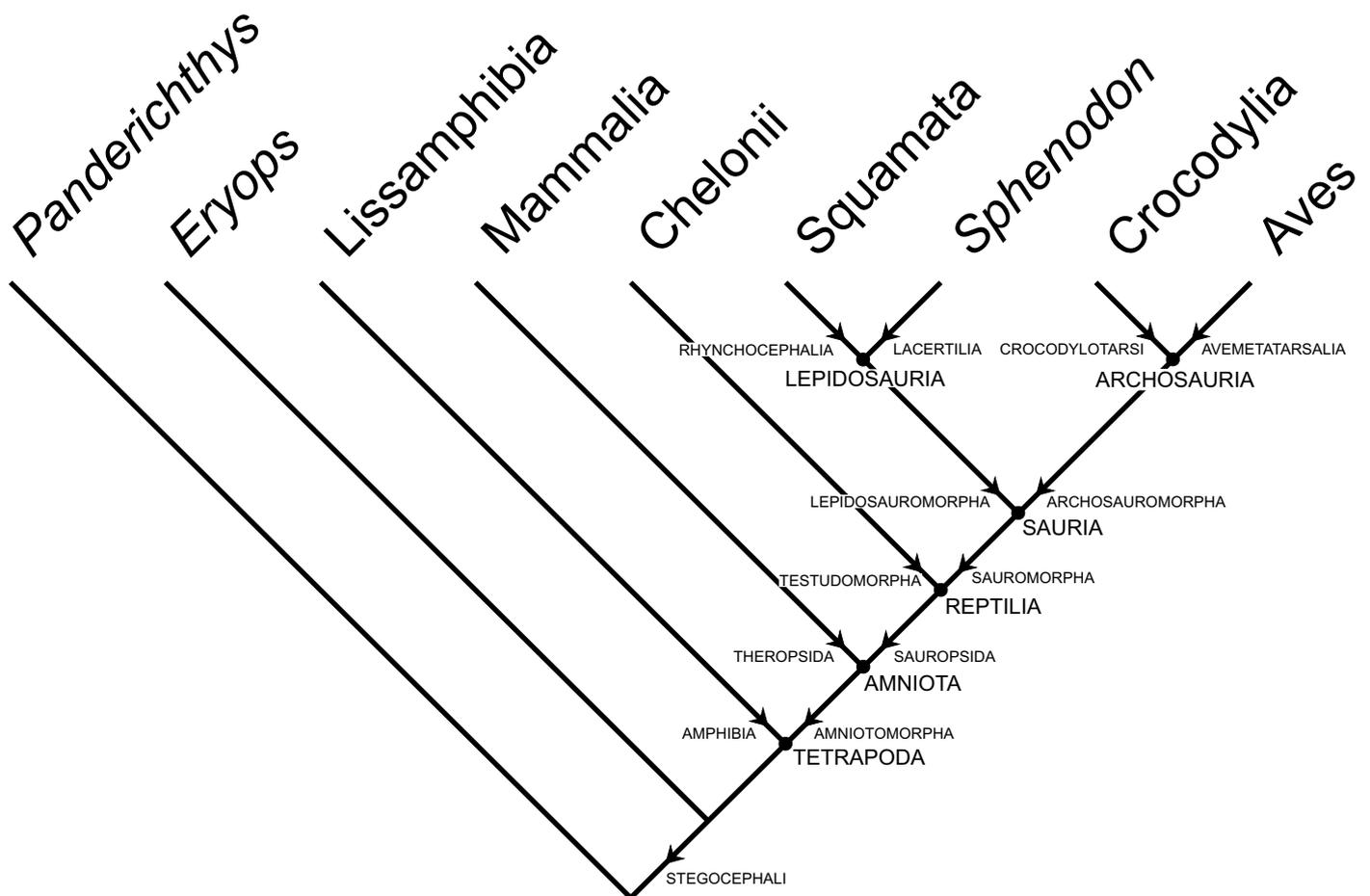


Figura 1. Cladograma consensual de tetrápodes recentes, segundo Gauthier *et al.* (1989). Denominação primária segundo os grupos-coronais (e.g., *Archosauria*) e a secundária, segundo os grupos-estemáticos (e.g., *Archosauromorpha*). Definições: *Amniota*=**Homo*+*Testudo*, ***Amniotomorpha*=*Homo*∩*Rana*, *Amphibia*=*Rana*∩*Homo*, *Archosauria*=*Crocodylus*+*Megalosaurus*, *Archosauromorpha*=*Crocodylus*∩*Lacerta*, *Avemetatarsalia*=*Vultur*∩*Crocodylus*, *Aves*=*Vultur*+*Struthio*, *Chelonii*=*Testudo*+*Pelomedusa*, *Crocodylia*=*Crocodylus*+*Gavialis*, *Crocodylotarsi*=*Crocodylus*∩*Vultur*, *Lacertilia*=**Lacerta*∩*Rhynchocephalus*, *Lepidosauromorpha*=*Lacerta*∩*Crocodylus*, *Lissamphibia*=**Rana*+ (*Caecilia*, *Salamandra*), *Mammalia*=**Homo*+*Tachyglossus*, *Reptilia*=*Testudo*+*Lacerta*, *Rhynchocephalia*=**Rhynchocephalus*∩*Lacerta*, *Sauria*=**Lacerta*+*Crocodylus*, *Sauromorpha*=*Lacerta*∩*Testudo*, *Sauropsida*=**Lacerta*∩*Homo*, *Squamata*=**Iguana*+*Coluber*, *Stegocephali*=**Eryops*∩*Panderichthys*, ***Testudomorpha*=*Testudo*∩*Lacerta*, *Tetrapoda*=**Homo*+*Rana*, *Theropsida*=*Ornithorhynchus*∩*Lacerta*. Nomes assinalados com (*) não foram investigados quanto a tipologia original, aceitando-se referências indiretas; novos nomes assinalados com dois asteriscos (**).

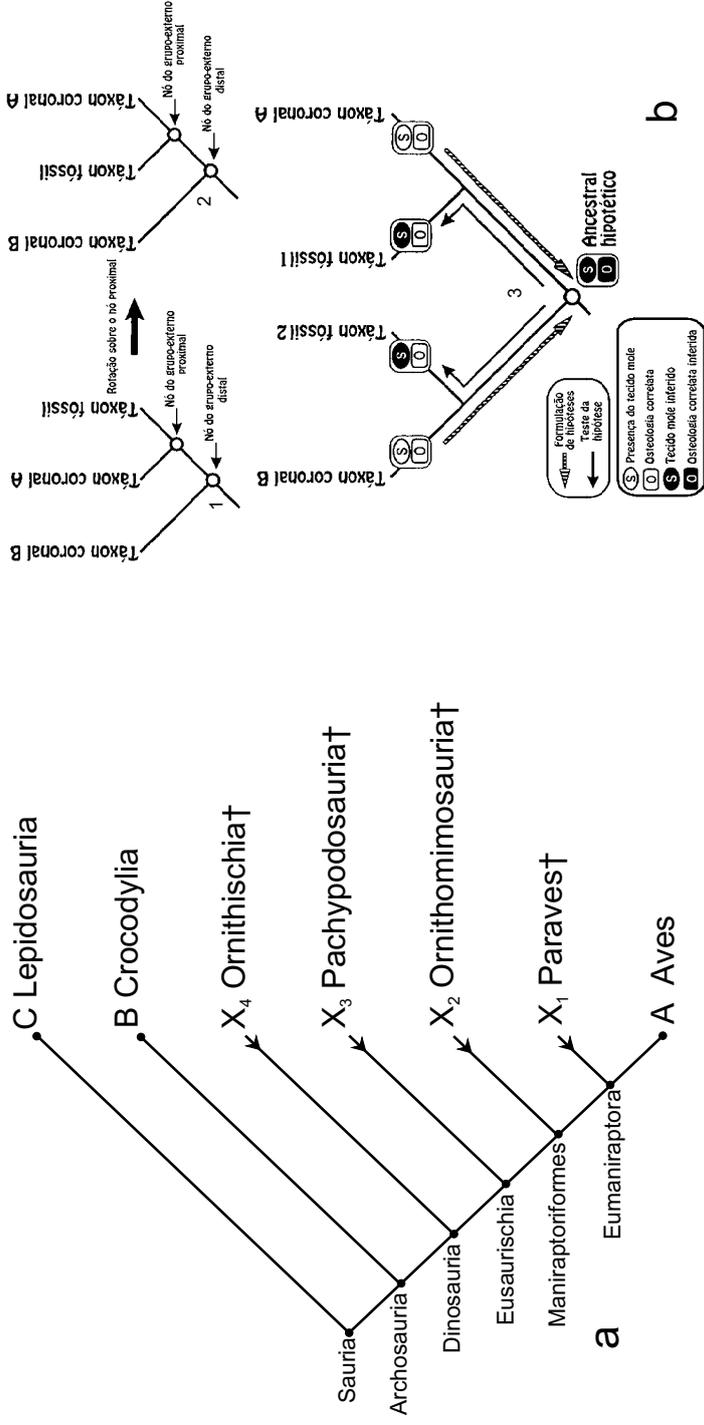


Figura 2. Cladismo Reverso. (a) Inferência filogenética (apud Bryant & Russel, 1992). Assumindo-se as relações filogenéticas entre 4 táxons fósseis (X₁, X₂, X₃ e X₄) e 3 táxons coronais ("A", "B" e "C"), as eventuais inferências filogenéticas serão iguais para X₁, X₂, X₃ e X₄, na medida em que estejam presentes em "B" e "A", a menos que decisões anatómicas e/ou nomológicas sejam feitas visando maior resolução. Exemplificando: a anatomia dos saurópodomorfos, na comparação com atuais elefantes, confere uma ortograda graviportal, diferente dos demais dinossauros, que mostrariam uma ortograda cursorial. Aves são ortógrados cursoriais e crocodílios mesógrados secundários (assumindo-se uma ortograda cursorial para dromeossúquios basais). Inferências apenas filogenéticas induziriam a conclusões incongruentes com a morfologia dos saurópodomorfos. Por sua vez, lepidossáurios, em sua grande maioria, são planigrados. Modificado de Bryant & Russel (1992). (b) *Extant Phylogenetic Brackets Approach* (apud Witmer, 1995, 1997). (1) Relações filogenéticas de um táxon fóssil e seus sequenciais grupos-externos coronais proximal e distal. (2) Rotação sobre o nó proximal, objetivando o posicionamento central do táxon fóssil e facilitando comparações. (3) Cladograma mostrando a inferência de tecidos moles em dois táxons fósseis usando interpolação e teste na correlação topográfica osteológica. Estas correlações são hipotetizadas como estando presentes no ancestral hipotético comum e testados na congruência topográfica óssea sobre as formas fósseis. Modificado de Witmer (1997).

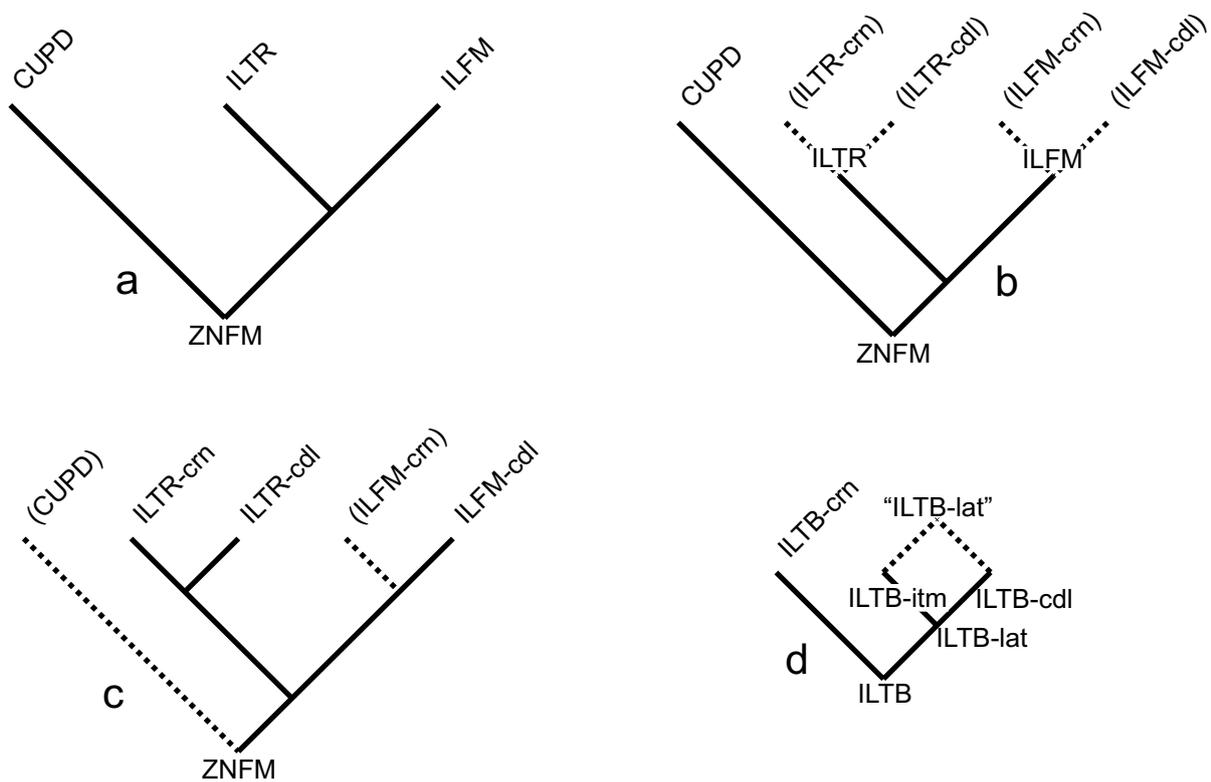


Figura 3. Tipos de heterocronia miológica tratados no texto. **(a)** Neomorfia: diferenciação do ZNFM em arcossáurios, quando comparado com o padrão encontrado em lepidossáurios e quelônios. **(b)** Indiferenciação: situação indiferenciada do ILTR e/ou do ILFM em algumas neoaves na comparação com as demais aves. Preliminarmente, pode-se exemplificar *Sula* (Sulida) para o ILTR, *Tyrannus* (Passeriformes) para o ILFM, e *Coccyzus* (Cuculiformes) para ambos (Hudson, 1937; Rowe, 1986). **(c)** Supressão: ausência de um músculo-irmão na presença de outro, com especializações (atrofia e hipertrofia). Preliminarmente, pode-se exemplificar *Eugenes* (Apodimorphae) para o CUPD (Zusi & Bentz, 1984), e *Columba* (Columbiformes) para o ILFM-crn (Cracraft, 1971). **(d)** Fusão: anastomose de dois músculos-irmãos após diferenciação, mimetizando o músculo indiferenciado. Esta condição parece ser universal para neognatas, de acordo com a miogenia descrita para *Gallus* (Gallomorphae) por Romer (1927a). A situação em paleognatas deve ser investigada. Siglas musculares conforme tabela 1.

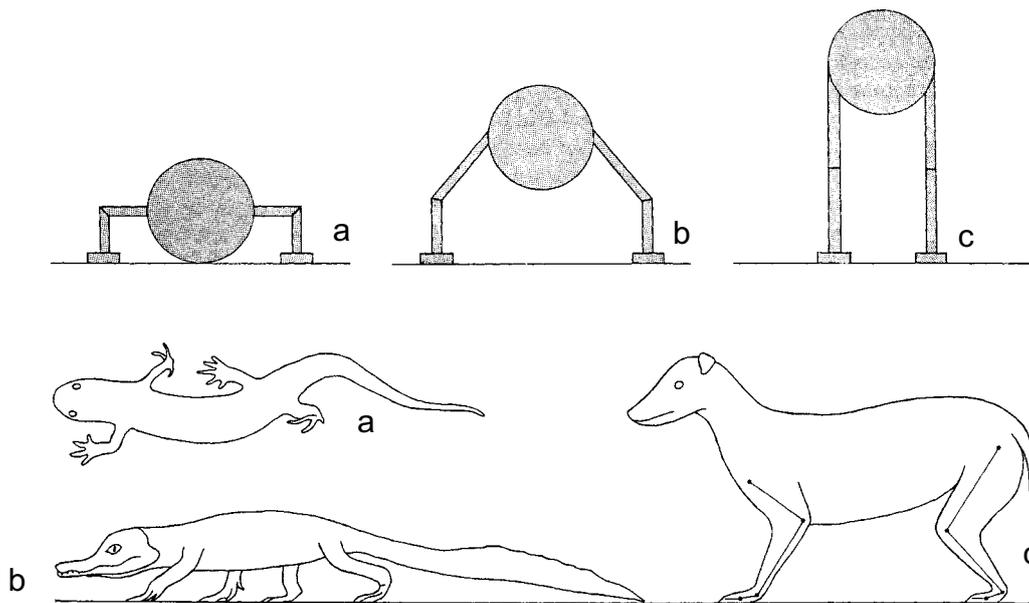


Figura 4. Tipos posturais em tetrápodes. (a) Planigradia, onde os estilópodes (braço/coxa) projetam-se lateralmente ao corpo. Seu exemplo típico é encontrado em lissanfíbios urodelos e lacertílios. **(b)** Mesograda, onde os estilópodes projetam-se diagonalmente ao corpo. O exemplo atual típico são os crocodílios. **(c)** Ortograda, onde os estilópodes projetam-se ortogonalmente ao corpo. Seu exemplo típico são os mamíferos. Retirado de Charig (1972).

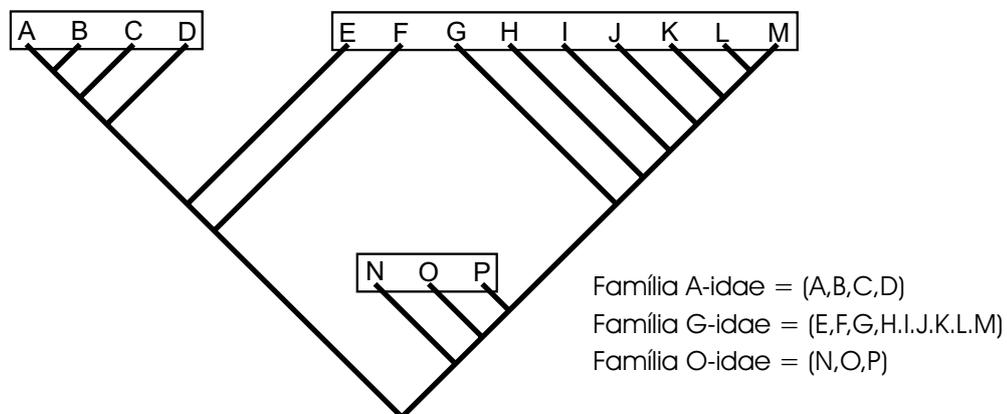


Figura 5. Assumindo uma classificação tradicional não-cladista, as famílias A-idae, G-idae e O-idae compreendem os gêneros conforme especificados. Ao proceder-se uma análise filogenética, os elementos de A-idae mostram-se reunidos, sendo todos oriundos de uma mesma ancestralidade mais recente (holofilia). Os elementos de G-idae mostram-se dissociados. Um grupo mostra-se relacionado à ancestralidade da linhagem que culmina com A-idae e outro grupo relacionado a uma mesma ancestralidade comum, não compartilhada com o primeiro. Assim, G-idae compreende diferentes ancestralidades, sendo um grupo polifilético (no caso difilético). A família O-idae passa a distribuir-se seqüencialmente na linhagem que culmina com parte de G-idae, e mostra-se parafilética. A reunião destes elementos sob a filosofia cladista discriminaria apenas dois grupos, baseando-se na holofilia: (A,B,C,D,E,F) e (G,H,I,J,K,L,M,N,O,P). Quanto à nomenclatura, A-idae se expandiria e passaria a englobar “E” e “F”. Por outro lado, O-idae se desfaz seqüencialmente na base de G-idae. Todos os elementos desta última linhagem (G-P) devem estar reunidos nomenclaturalmente em holofilia. A escolha do nome (G-idae ou O-idae) passa a ser apenas um problema secundário de nomenclatura.

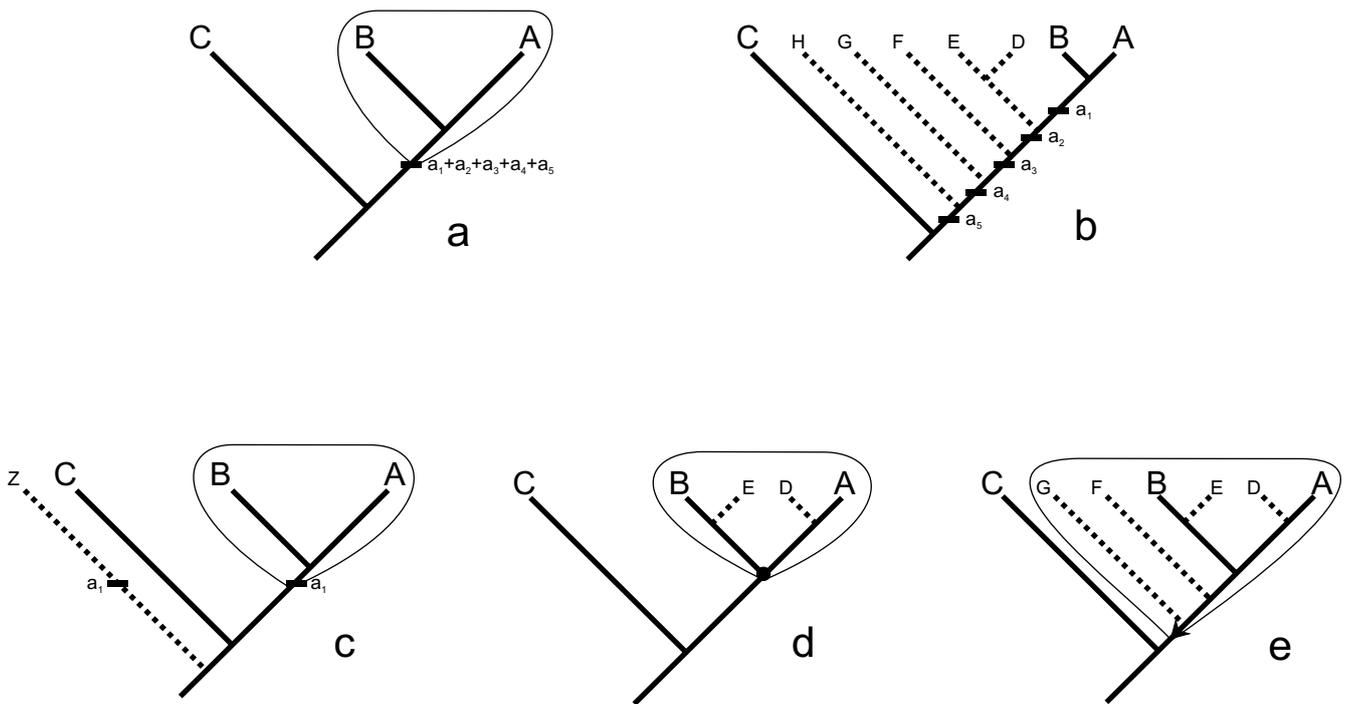


Figura 6. Definições de clados. **(a-c)** A definição por base-apomórfica (*"apomorphy-based"*) **(a)** comporta o clado "A+B" definido por um conjunto de apomorfias ($a_1+a_2+a_3+a_4+a_5$) não encontradas em "C". Entretanto, ao incluírem-se novos táxons **(b)**, estas apomorfias tendem a distribuir-se por clados seqüenciais rompendo a definição original. Ao se escolher apenas uma apomorfia (a_1) para sua definição **(c)**, futuras análises podem concluir por uma homoplasia, ou seja, esta morfologia aparentemente também se encontra em um outro clado não relacionado (observe a barra que representa esta morfologia). Assim, esta definição não confere estabilidade perante novos achados. **(d)** A definição por base-nodal (*"node-based"*) é baseada na ancestralidade comum mais recente entre dois táxons de referência ("A" e "B"), e qualquer inclusão dá-se internamente a ambos: A+B (observe o ponto que indica uma amarração entre estes táxons de referência). **(e)** A definição por base-estemática (*"stem-based"*) é baseada na ancestralidade de um táxon de referência (ou "A" ou "B"), e toda a descendência desta, não compartilhada por um outro táxon de referência (no caso, "C"): (A,B)-C. Novos táxons inserem-se tanto internamente (entre "A" e "B"), quanto externamente, até o limite compartilhado por "C", mas sem incluí-lo (observe a seta apontando o limite). Baseado em Queiroz & Gauthier (1990).

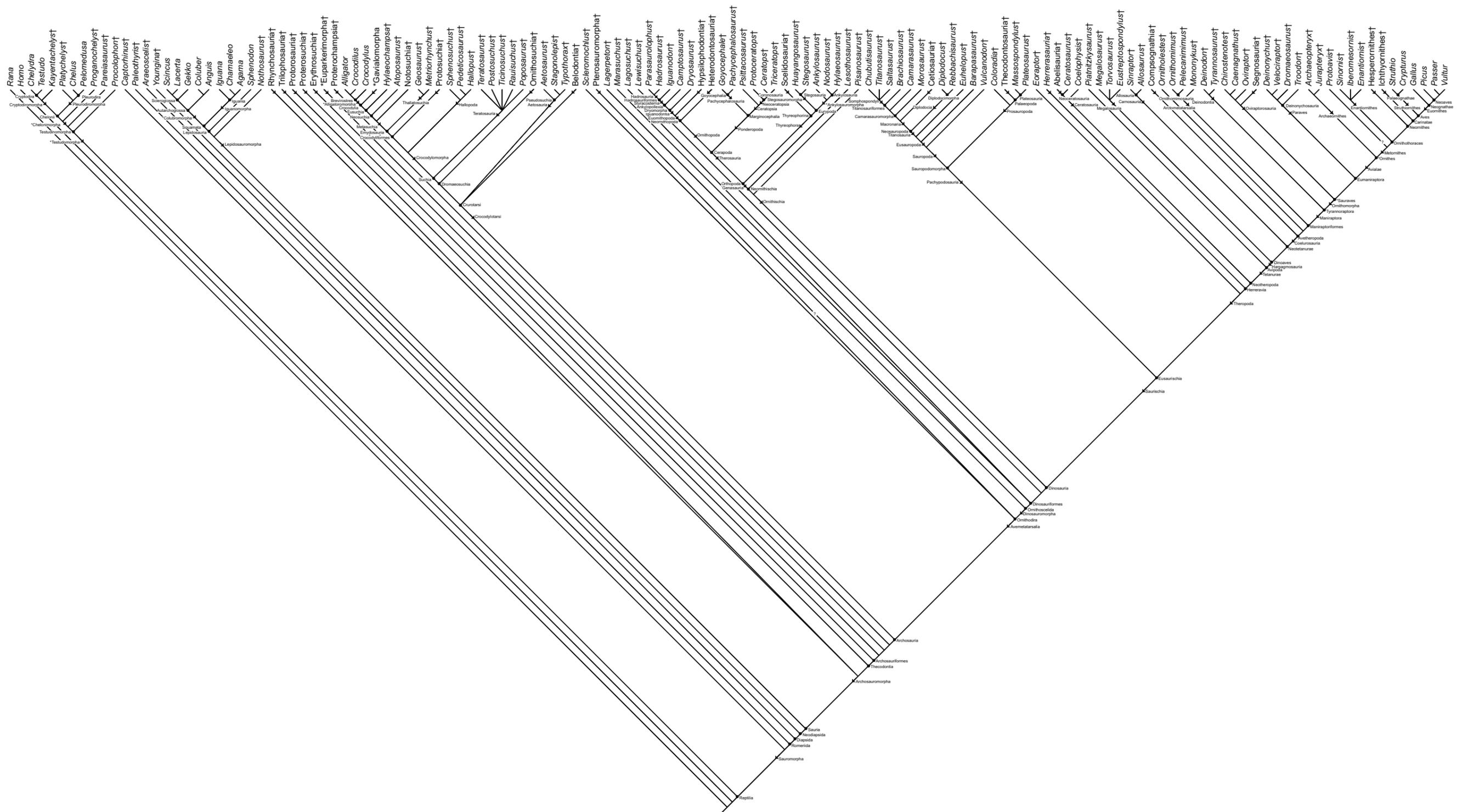


Figura 7. Mapa cladogenético nomenclatural indicando os nomes de répteis discutidos no texto. Aqueles não discutidos foram omitidos e os novos nomes foram assinalados com asterisco (*). Definições no texto. Relações filogenéticas conforme consenso das análises de Benton *et al.* (2000), Braga & Rieppel (1997), Brochu (1999), Carrano (2000), Chatterjee (1991), Estes *et al.* (1988), Gaffney & Meylan (1988), Holz (1994), Juul (1994), Kischlat (2001), Laurin (1991), Laurin & Reisz (1995), Lee (1997), Sereno (1986, 1997, 1999b, 1999c), Sibley & Ahlquist (1990) e Wu *et al.* (1997).

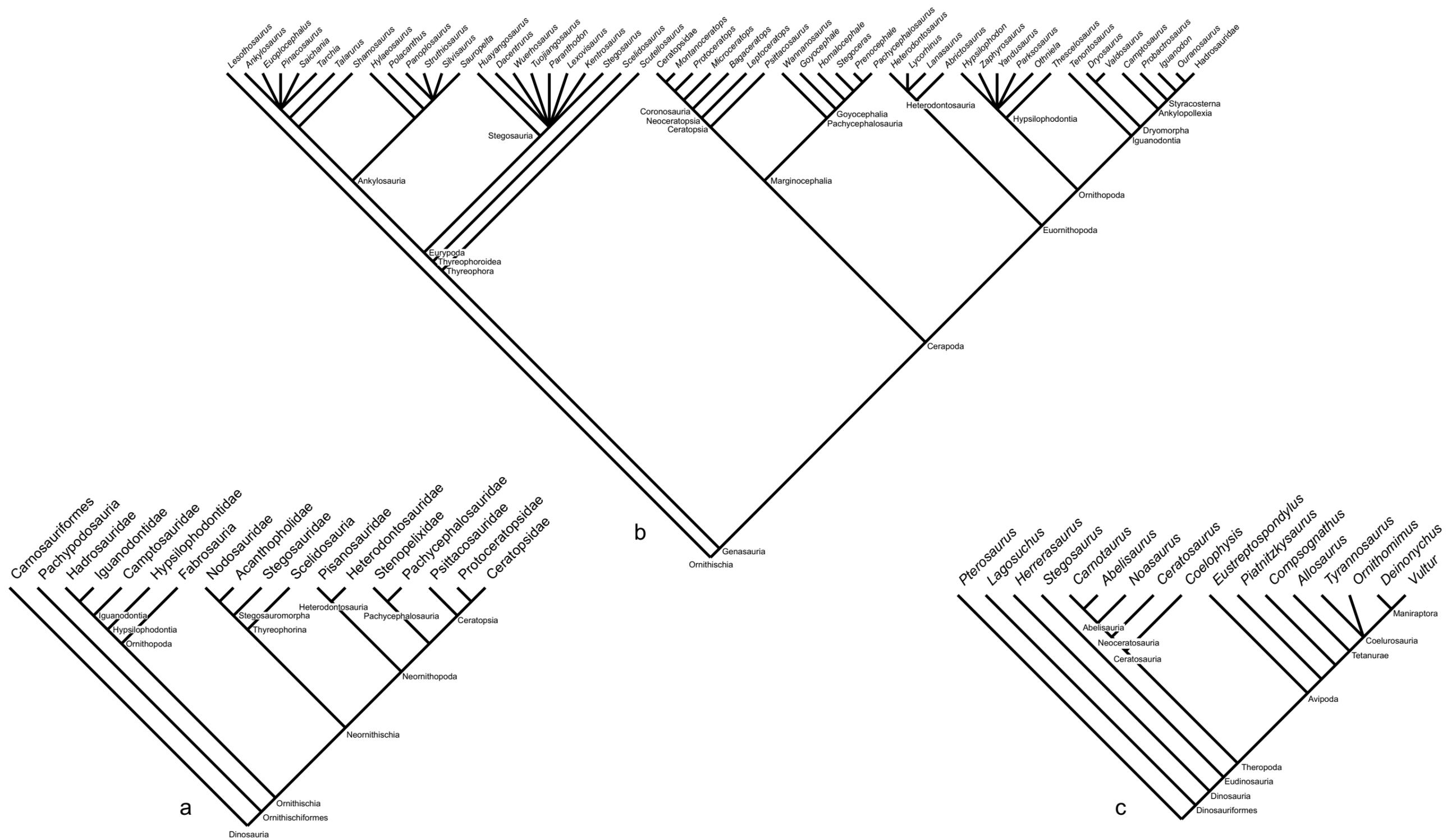


Figura 8. Hipóteses cladísticas prévias. **(a)** Hipótese cladística de Cooper (1985) para ornitíscios e a nomenclatura utilizada por este autor. **(b)** Hipótese cladística de Sereno (1986) para ornitíscios acompanhada de sua nomenclatura. **(c)** Hipótese cladística de Novas (1992a) comportando dinosauriformes basais e terópodes, reduzido aos prótipos.

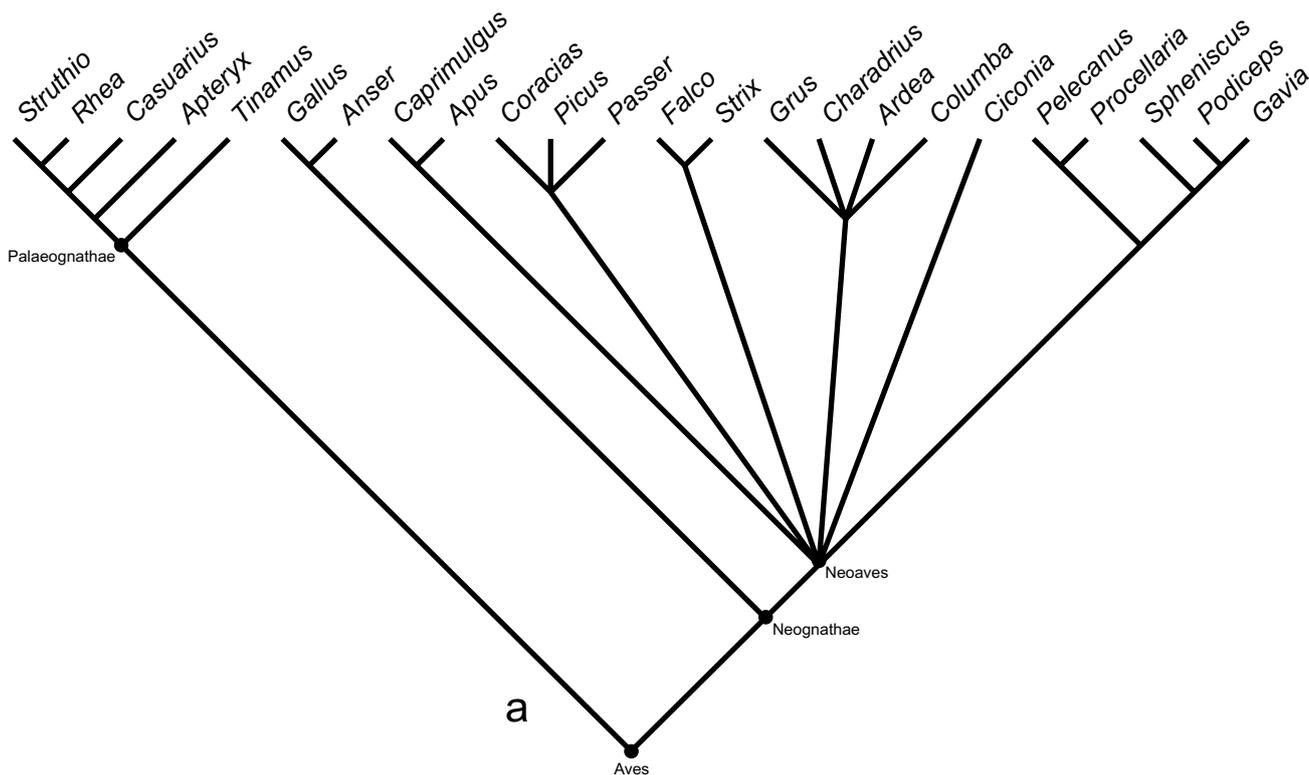


Figura 10. Relações filogenéticas internas das Aves segundo duas propostas. A nomenclatura terminal foi reduzida aos epônimos para facilitar comparações. **(a)** Proposta de Cracraft (1974, 1988), baseando-se em dados morfológicos primariamente, e moleculares secundariamente. **(b)** Proposta de Sibley & Ahlquist (1990), baseando-se em dados moleculares, e reduzidas aos termos utilizados por Cracraft (1974, 1988).

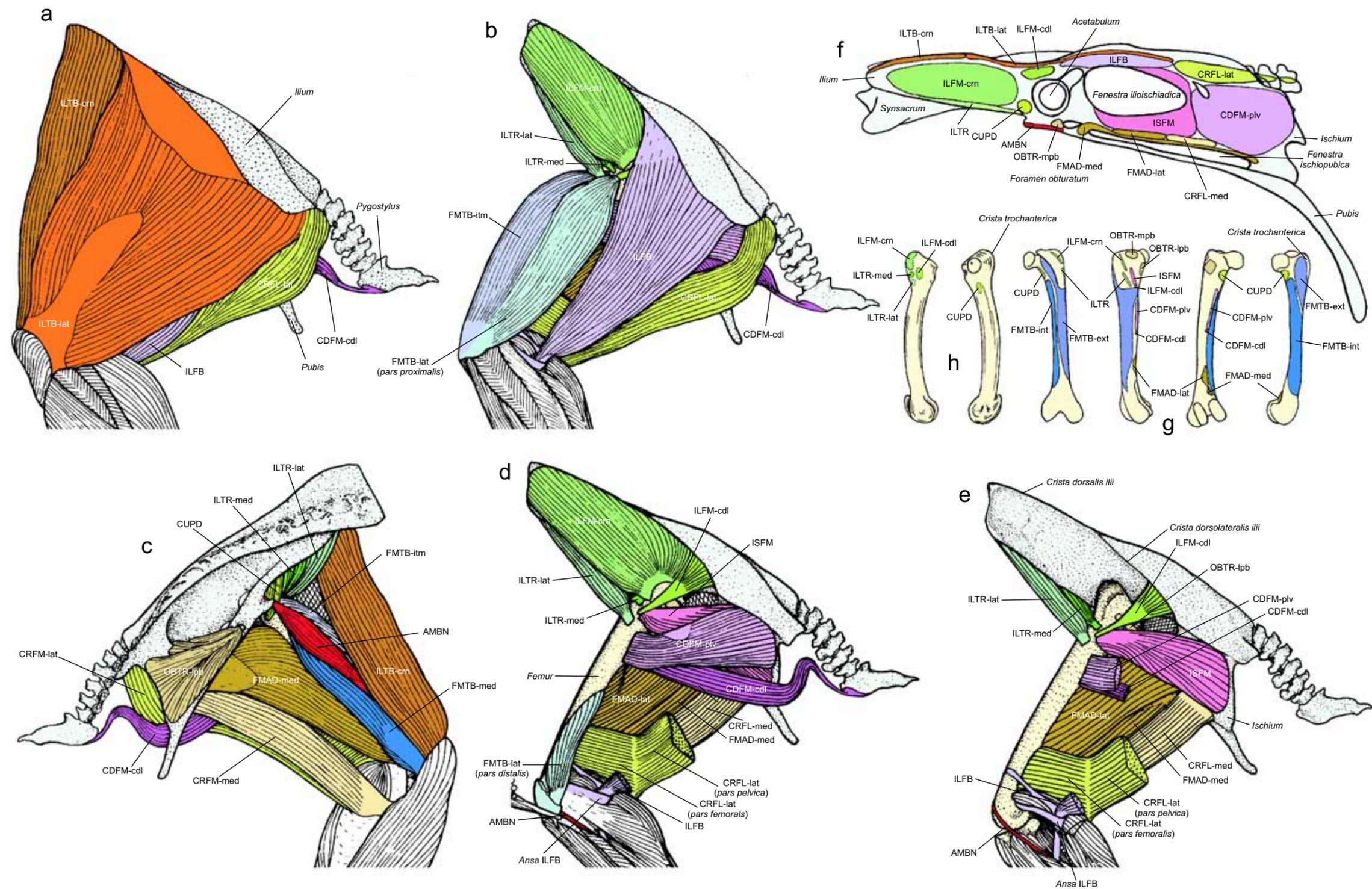


Figura 11. Músculos e inserções musculares na coxa de aves neognatas, lado esquerdo. **(a-e)** *Dendragapus obscurus* (Galloanserae, Gallomorphae), modificado de Hudson *et al.* (1959), **(a,b,d,e)** norma lateral de músculos superficiais e profundos, **(c)** norma medial. **(f-g)** *Anas platyrhynchos* (Galloanserae, Anserimorphae), modificado de Raikow (1970), **(f)** pelve, **(g)** fêmur, normas cranial, lateral, caudal e medial, respectivamente. **(h)** *Gallus gallus* (Galloanserae, Gallomorphae), modificado de Rowe (1986), fêmur em normas lateral e medial, respectivamente, onde apenas as inserções do grupo ZNFM estão evidenciadas. Siglas musculares conforme tabela 1.

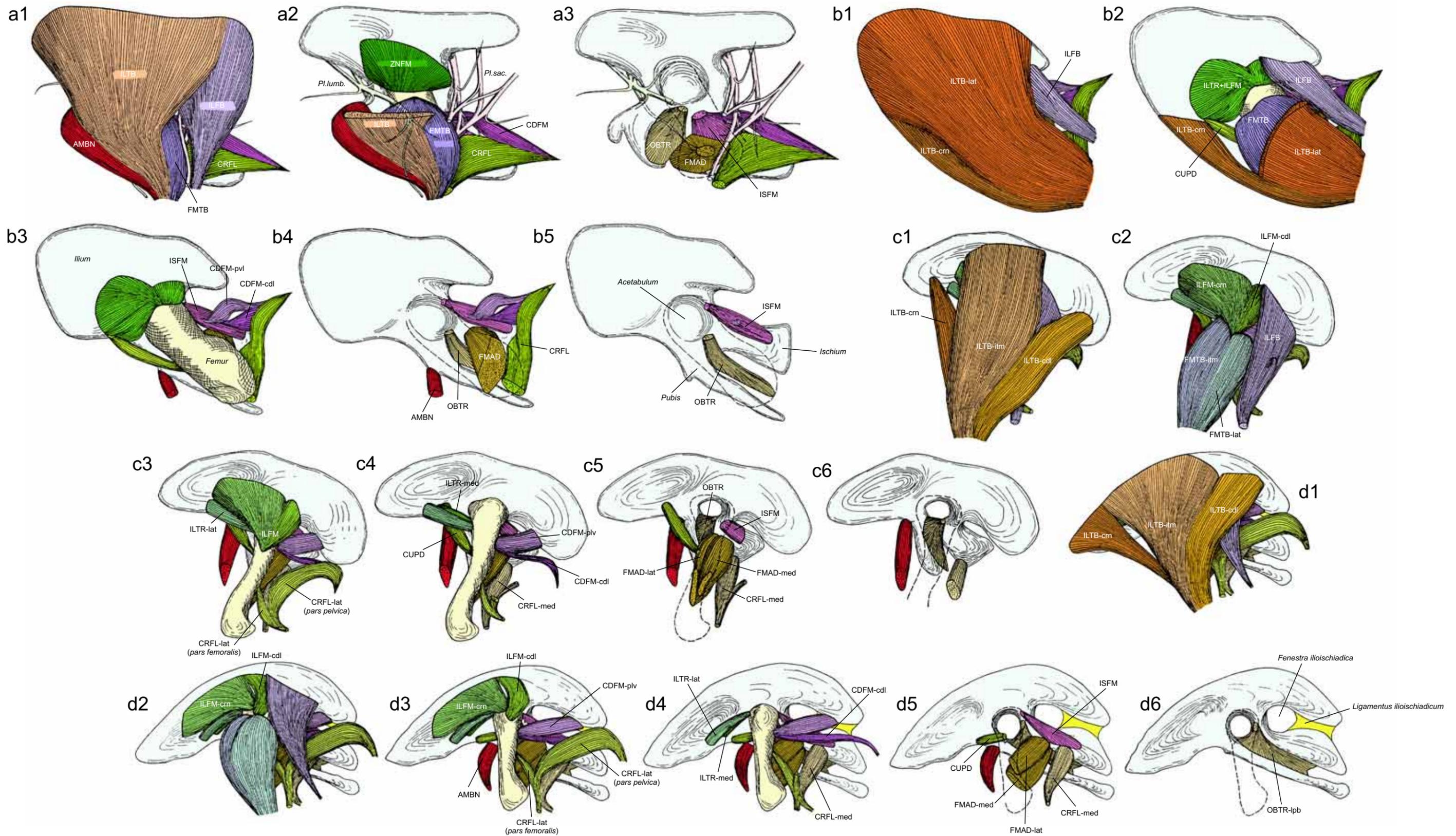


Figura 12. Estágios embriogênicos da musculatura pélvica de *Gallus gallus* (Aves, Neognathae, Galloanserae, Gallomorphae), norma lateral (revertido e modificado de Romer, 1927a). **(a) Estágio II**, vista lateral da musculatura dorsal superficial (1) e profunda mostrando a inervação (2), vista lateral da musculatura ventral (fêmur ausente) (3). **(b) Estágio III**, vista lateral da musculatura dorsal superficial (1), com o ILTB-lat seccionado (2), e da musculatura profunda (observe a distinção do CUPD da massa ILTR+ILFM) (3), vista lateral da musculatura ventral (observe as relações do CRFL com o ISFM e CDFM, e entre o OBTR e o FMAD) (4) e mostrando os músculos mais profundos (5). **(c) Estágio IV**, vista lateral da musculatura dorsal superficial (observe a subdivisão do ILTB-lat) (1) e profunda (observe a diferenciação entre o ILTR e o ILFM) (2), vista lateral da musculatura ventral com o fêmur presente, progressivamente se aprofundando (3,4), vista lateral da musculatura ventral com o fêmur ausente, progressivamente (5,6). **(d) Estágio V**, vista lateral da musculatura dorsal superficial (observe a formação do ligamento ilioisquiádico) (1) e progressivamente se aprofundando, expondo a musculatura ventral (observe a diferenciação do ILTR, do ILFM, e do CRFL, assim como a presença de apenas um OBTR) (2,6). Siglas musculares conforme tabela 1, abreviaturas: *Pl.lumb.* (Plexus lumbaris), *Pl.sac.* (Plexus sacralis).

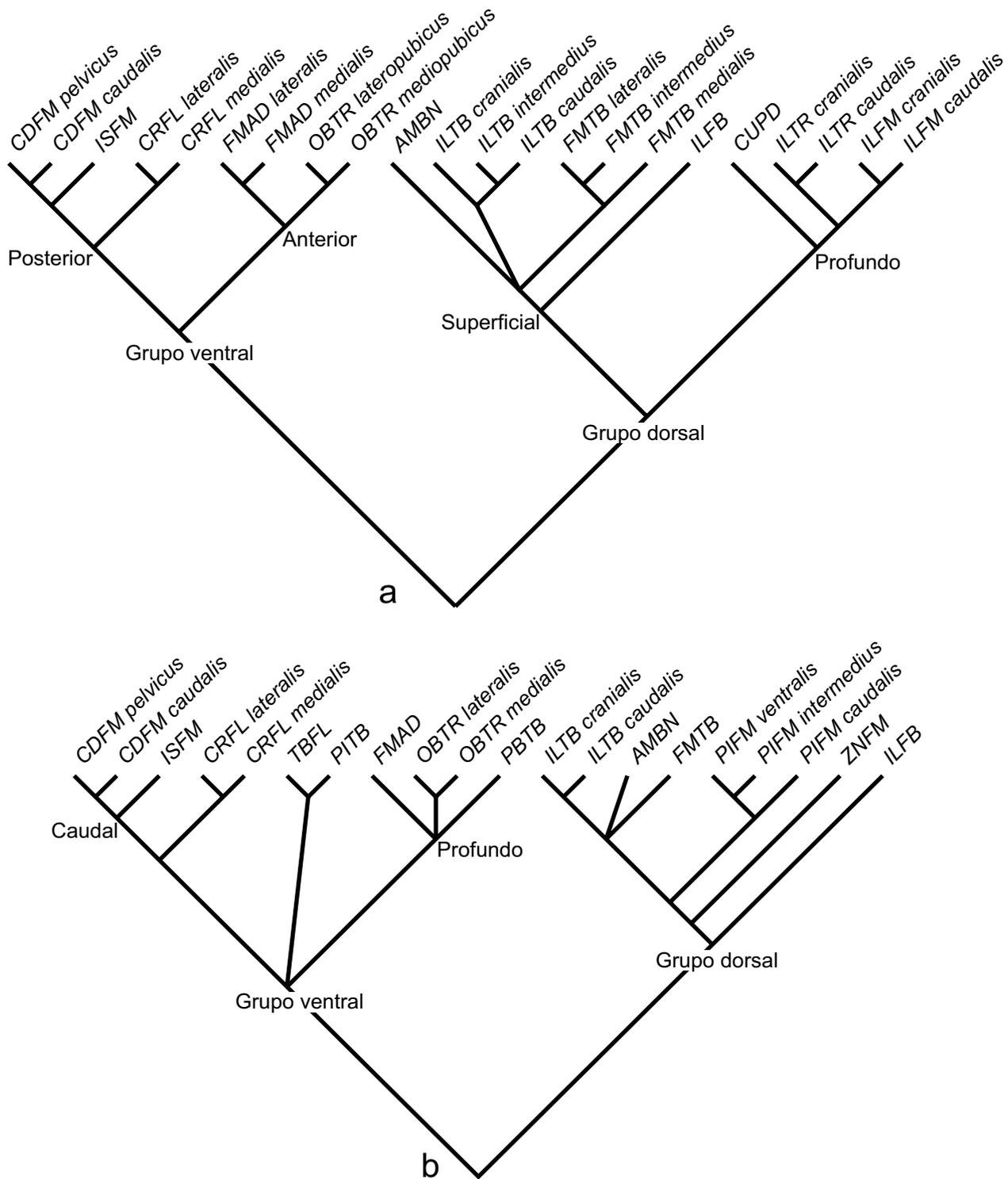


Figura 13. Diagrama comparativo de diferenciação muscular de aves e escamados, seguindo um raciocínio dicotômico baseado na filosofia cladista. **(a)** *Gallus gallus*, segundo interpretação do texto de Romer (1927a). Os agrupamentos miológicos propostos por este autor (grupo dorsal profundo e superficial, grupo ventral anterior e posterior) são hologenéticos. **(b)** *Podarcis muralis*, segundo interpretação do texto de Romer (1942). Alguns agrupamentos musculares propostos por este autor não são hologenéticos. O “grupo dorsal posterior” (ZNFM+ILTB+ILFB), o “grupo dorsal anterior” (FMTB+AMBN+PIFM), e o “grupo ventral flexor” (PITB+TBFL+CRFL), são merogenéticos. Entretanto, o “grupo ventral caudal” (ISFM+CDFM) e o “grupo ventral profundo” (OBTR+ FMAD+PBTB) são hologenéticos, em semelhança com a condição em *Gallus*. Observe que a diferenciação do ZNFM em *Podarcis* é posterior a diferenciação do ILFB. Em *Gallus* o ZNFM (CUPD+ ILTR+ILFM) difencia-se antes.

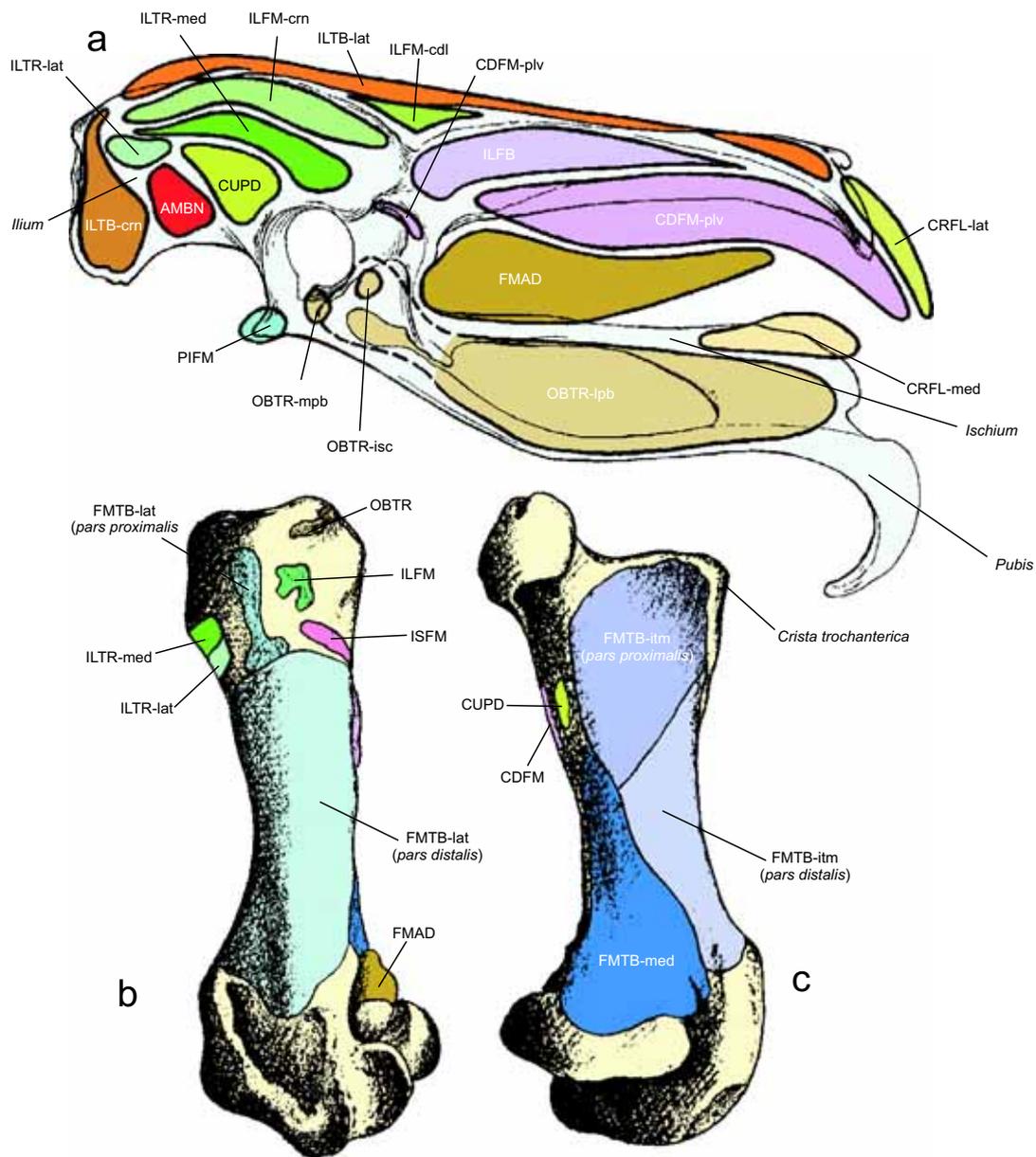


Figura 14. Músculos e inserções musculares na coxa *Struthio camelus* (Palaeognathae, Ratitae), lado esquerdo. **(a)** Pelve, modificado de Gregory & Camp (1918). **(b,c)** Fêmur, normas lateral e medial, respectivamente (modificado de Haughton, 1865c). Pelve e fêmur em escalas distintas. Siglas musculares conforme tabe 1.

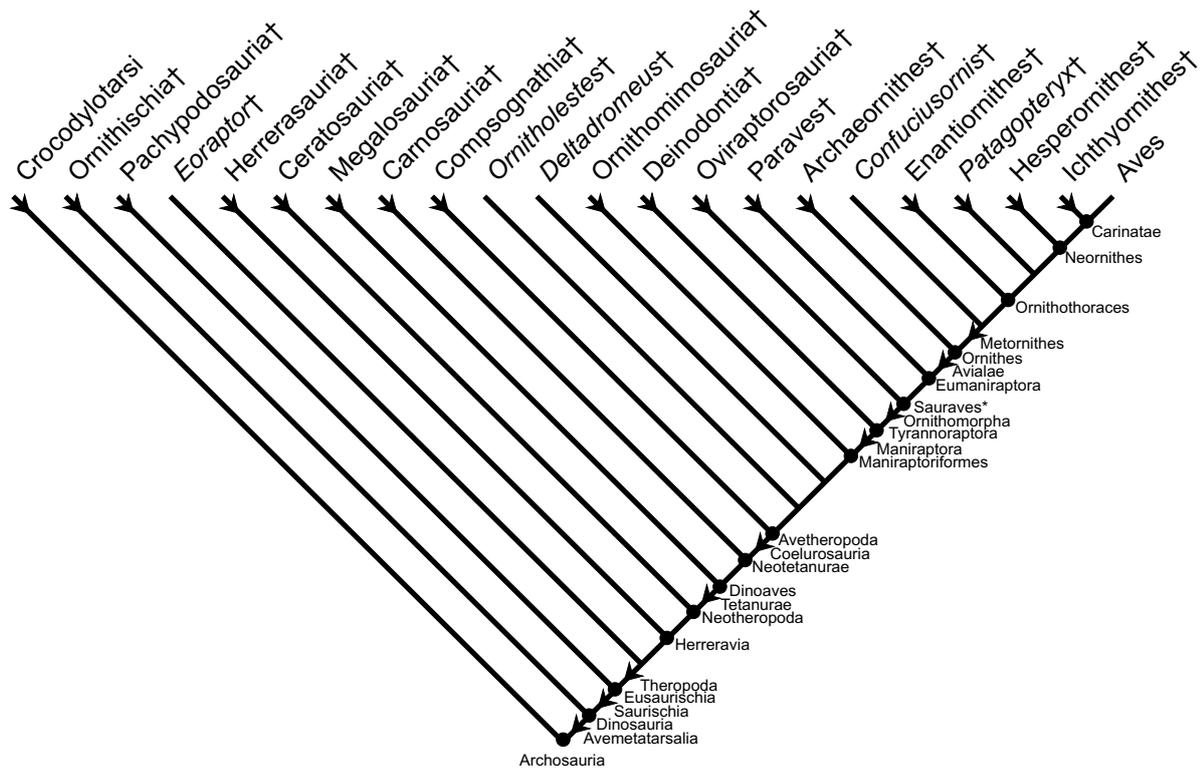


Figura 15. Relações filogenéticas externas das Aves, comportando os principais clados. Novos nomes assinalados com asterisco (*), definições no texto. Hipótese cladística segundo consenso das propostas de Chiappe & Calvo (1994), Chiappe (1996), Padian & Chiappe (1998), Ji *et al.* (1999), Padian *et al.* (1999), Sereno (1997, 1998, 1999b, 1999c).

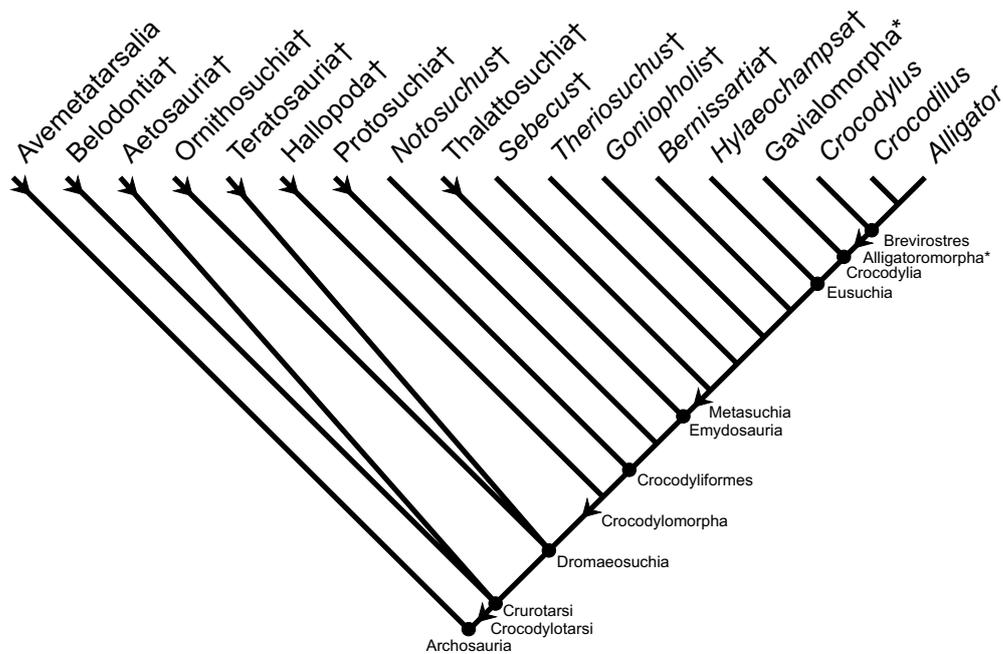


Figura 16. Relações filogenéticas externas dos crocodílios, comportando os principais clados. Novos nomes assinalados com asterisco (*), definições no texto. Hipótese cladística segundo consenso das propostas de Wu *et al.* (1997), Brochu (1997c, 1999) e dados não publicados do autor. *Crocodylus* é assumido como um *nomen oblitum* e sinônimo sênior subjetivo de *Caiman* (explicação no texto).

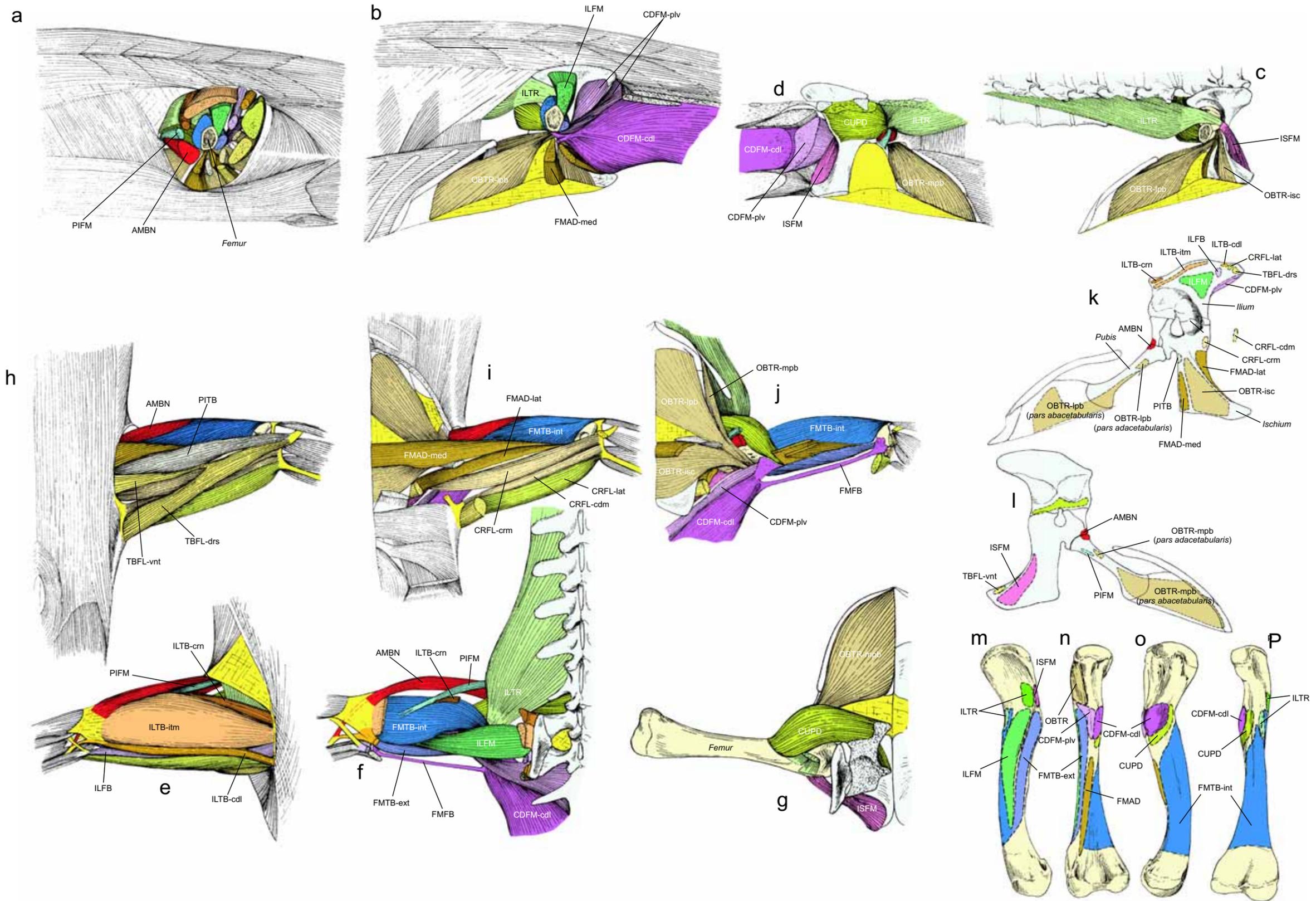


Figura 17. Músculos e inserções musculares da coxa esquerda de *Alligator mississippiensis* (Crocodylia, Brevirostres, Globidonta, Alligatoroidea, Alligatoridae) em postura planigrada (fêmur na horizontal) (revertido e modificado de Romer, 1923b). **(a)** Norma lateral da região pélvica, **(b)** idem, com a musculatura superficial removida, **(c)** norma lateral da musculatura profunda da região pélvica, com a maioria dos músculos removida, **(d)** norma medial, em corte parasagital na altura das costelas sacrais, **(e)** norma dorsal superficial, **(f)** idem, com os músculos superficiais removidos, **(g)** idem, mostrando a musculatura mais profunda, com a coluna vertebral e costelas removidas, **(h)** norma ventral superficial, **(i)** idem, com os músculos PITB e TBFL removidos, **(j)** idem, mostrando a musculatura mais profunda, com os músculos FMAD e CRFL removidos. **(k)** Norma lateral da pelve, evidenciando as origens musculares, **(l)** norma medial. **(m-p)** Inserções musculares do fêmur esquerdo, normas dorsal, caudal, ventral e cranial, respectivamente. Siglas musculares conforme tabela 1.

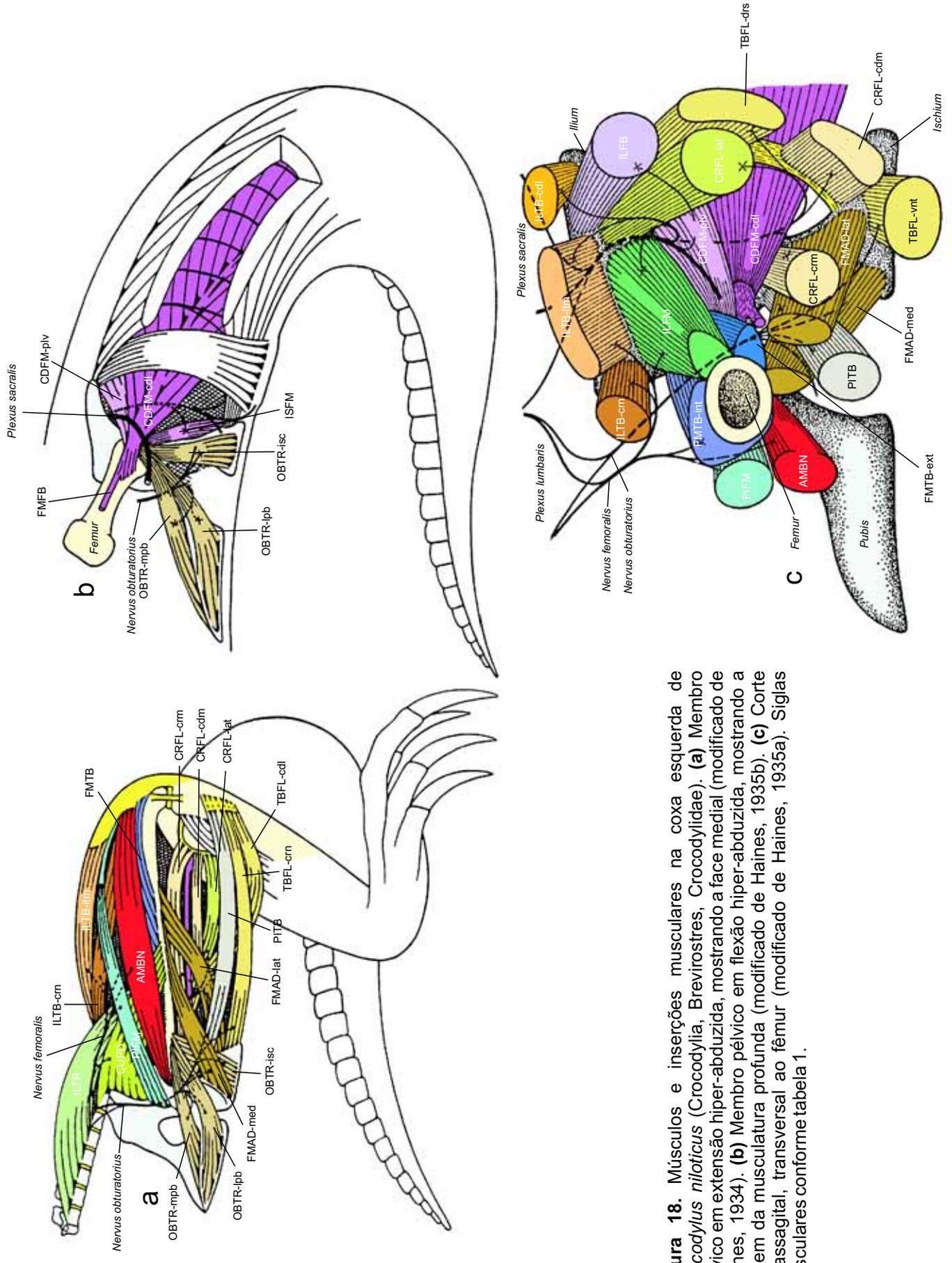


Figura 18. Músculos e inserções musculares na coxa esquerda de *Crocodylus niloticus* (Crocodylia, Brevirostres, Crocodyliidae). **(a)** Membro pélvico em extensão hiper-abduzida, mostrando a face medial (modificado de Haines, 1934). **(b)** Membro pélvico em flexão hiper-abduzida, mostrando a origem da musculatura profunda (modificado de Haines, 1935b). **(c)** Corte parassagital, transversal ao fêmur (modificado de Haines, 1935a). Siglas musculares conforme tabela 1.

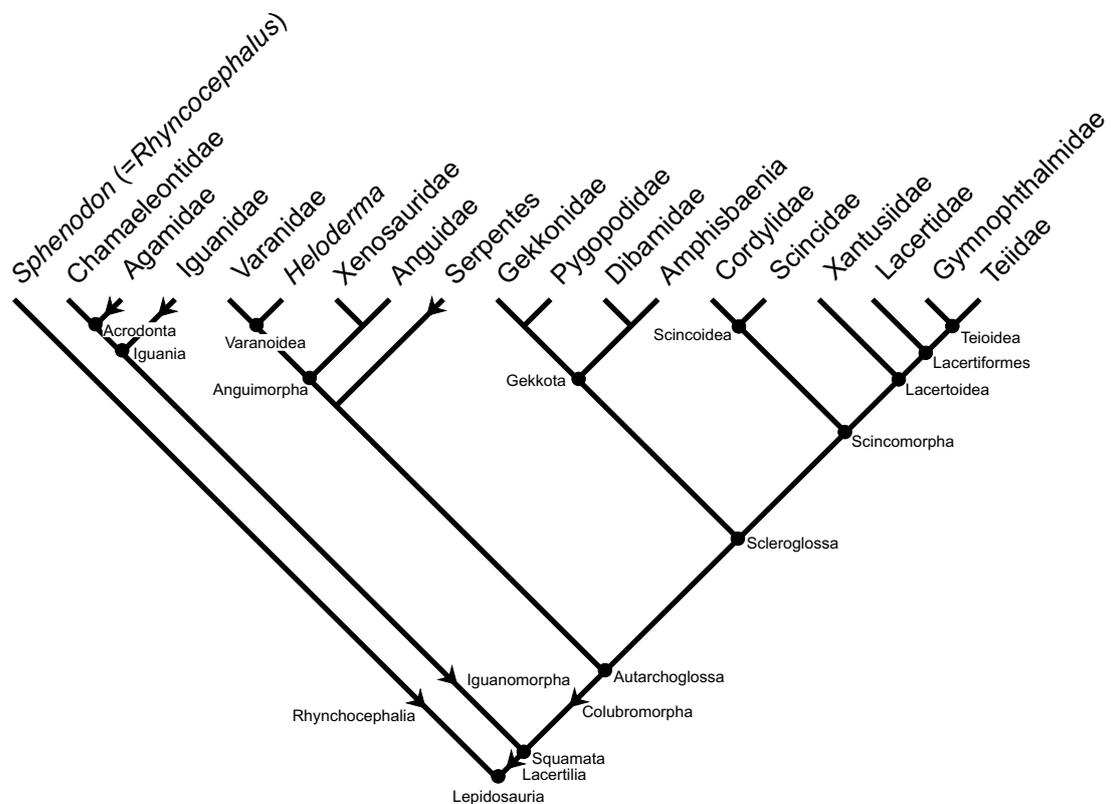


Figura 19. Relações filogenéticas internas de lepidossáurios coronais, segundo reanálise da matriz de Estes *et al.* (1988). Preferência foi dada aos nomes definidos por base-nodal. Definições: Acrodonta = *Agama+Chamaeleon, Agamidae = *Agama∩Chamaeleo, Amphisbaenia = *Amphisbaena+(Bipes, Rhineura, Trogonophis), Anguidae = *Anguis+(Aniella, Diploglossus, Gerrhonotus), Anguimorpha = *Anguis+Varanus, Autarchoglossa = Scincus+Anguis, Chamaeleontidae = *Chamaeleo+Brookesia, Colubromorpha = Coluber∩Iguana, Cordylidae = *Cordylus+Gerrhosaurus, Dibamidae = *Dibamus+Anelytropis, Gekkonidae = *Gekko+(Diplodactylus, Eublepharis, Sphaerodactylus), Gekkota = *Gekko+Pygopus, Gymnophthalmidae = *Gymnophthalmus+Alopoglossus, Iguania = Iguana+(Agama, Chamaeleon), Iguanidae = *Iguana∩(Agama, Chamaeleo), Iguanomorpha = Iguana∩Coluber, Lacertidae = *Lacerta+(Acanthodactylus, Algyroides, Aporosaura, Bedriagaia, Cabrita, Dracaenosaurus, Eremias, Gastropholis, Holaspis, Ichnotropis, Latastia, Nucras, Ophisops, Philocortus, Platylacopus, Poromera, Psammodomus, Pseudeumeces, Takydromus, Tropidosaura), Lacertiformes = Lacerta+Teius, Lacertilia = *Lacerta∩Rhynchocephalus, Lacertoidea = *Lacerta+Xantusia, Lepidossauria = *Lacerta+Rhynchocephalus, Pygopodidae = *Pygopus+(Aprasia, Delma, Lialis, Ophidiocephalus, Ophioseps, Pletholax), Rhynchocephalia = Rhynchocephalus∩Lacerta, Scincidae = *Scincus+(Acontias, Feylinia, Lygosoma), Scincoidea = *Scincus+Cordylus, Scincomorpha = *Scincus+Teius, Serpentes = Coluber∩Dibamus, Scleroglossa = Gekko+Scincus, Squamata = Iguana+Coluber, Teiidae = *Teius+Tupinambis, Teioidea = *Teius+Gymnophthalmus, Xantusiidae = *Xantusia+(Cricosaura, Lepidophyma, Klauberina), Xenosauridae = *Xenosaurus+Shinisaurus, Varanidae = *Varanus+Lanthanotus, Varanoidea = *Varanus+Heloderma. Nomes assinalados com (*) não foram investigados quanto a tipologia original, aceitando-se referências indiretas.

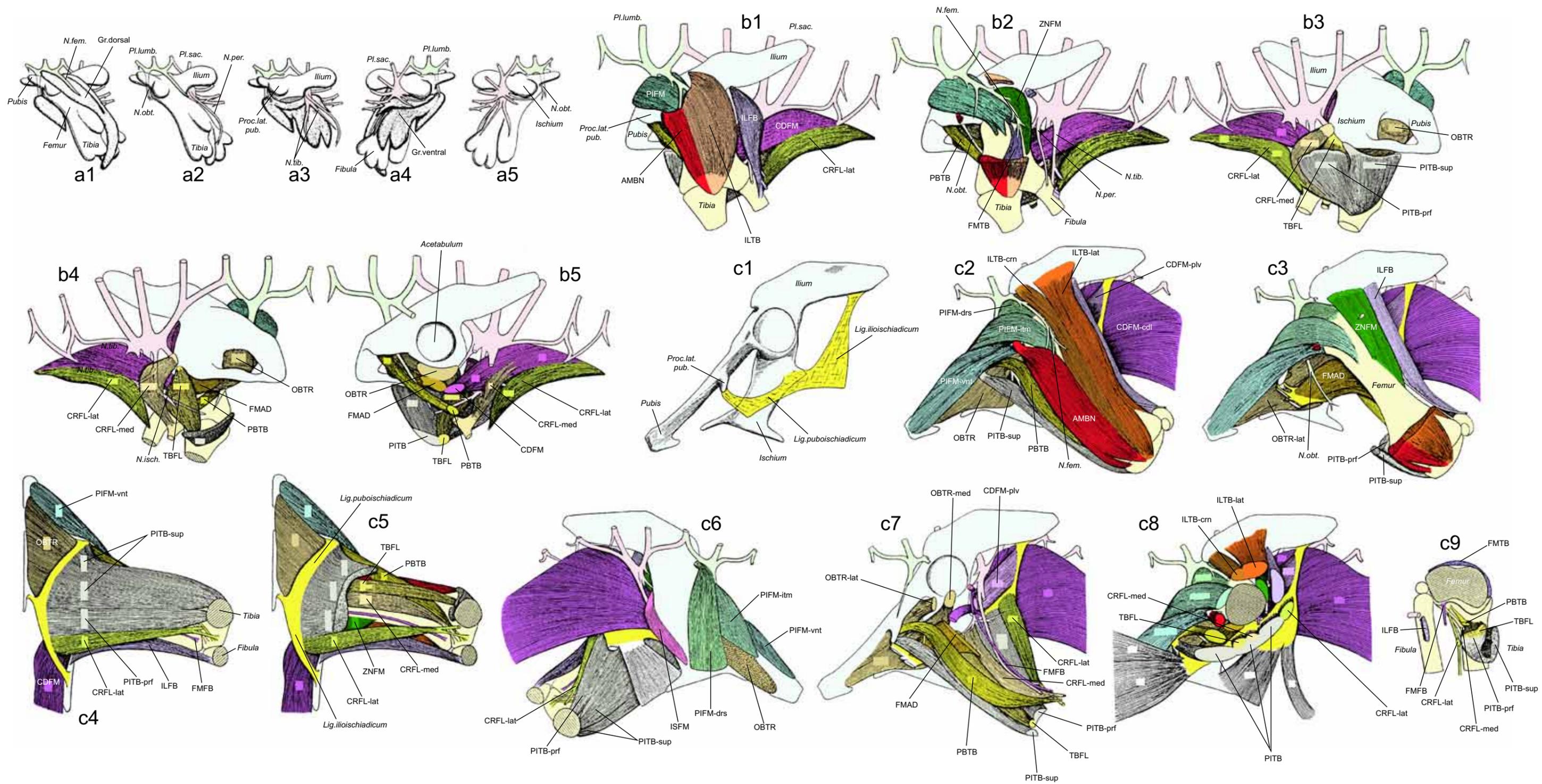


Figura 20. Estágios embriogênicos (II-IV) da musculatura dorsal da coxa esquerda de *Podarcis muralis* (Squamata, Autarchoglossa, Scleroglossa), norma lateral (modificado de Romer, 1942). **(a) Estágio II:** norma lateral dos brotos musculares da musculatura dorsal **(1)** e mostrando a inervação **(2)**; norma lateral da musculatura ventral **(3)**; norma medial superficial **(4)** e profunda mostrando a inervação **(5)**. **(b) Estágio III:** norma lateral da musculatura dorsal, superficialmente (observe o PIFM já diferenciado do FMTR) **(1)** e profundamente **(2)**; norma medial da musculatura ventral, superficialmente (observe as relações do CRFL-med com o CRFL-lat) **(3)** e profundamente (observe a independência entre o TBFL e o CRFL-med) **(4)**; norma lateral da musculatura ventral, profundamente, com o fêmur ausente (observe as relações entre o OBTR e o FMAD, entre o CRFL-lat, CRFL-med e CDFM, e entre o TBFL e o PITB) **(5)**. **(c) Estágio IV:** norma lateral da pelve mostrando os ligamentos puboquiático e ilioisquiático **(1)**; norma lateral da musculatura dorsal, superficialmente **(2)** e profundamente (observe a diferenciação do PIFM e a incursão do nervo que dará origem ao nervo obturatório entre o PIFM-itm e PIFM-cdl) **(3)**; norma ventral da musculatura ventral, superficialmente **(4)** e profundamente (observe o padrão de inserção sobre a extremidade proximal da tibia) **(5)**; norma medial **(6)** e lateral da pelve (fêmur ausente) mostrando a musculatura ventral **(7)**; padrão de inserções das musculaturas dorsal e ventral no fêmur abduzido **(8)**; padrão de inserções musculares na face caudal das extremidades proximais da fibula e tibia **(9)**. Siglas musculares conforme tabela 1, abreviaturas: **Gr.** (Grupo), **Lig.** (Ligamentum), **N.fem.** (Nervus femoralis), **N.isch.** (Nervus ischiadicus), **N.obt.** (Nervus obturatorius), **N.per.** (Nervus peronealis), **N.tib.** (Nervus tibialis), **Pl.lumb.** (Plexus lumbaris), **Pl.sac.** (Plexus sacralis), **Proc.lat.pub.** (Processus lateralis pubis).

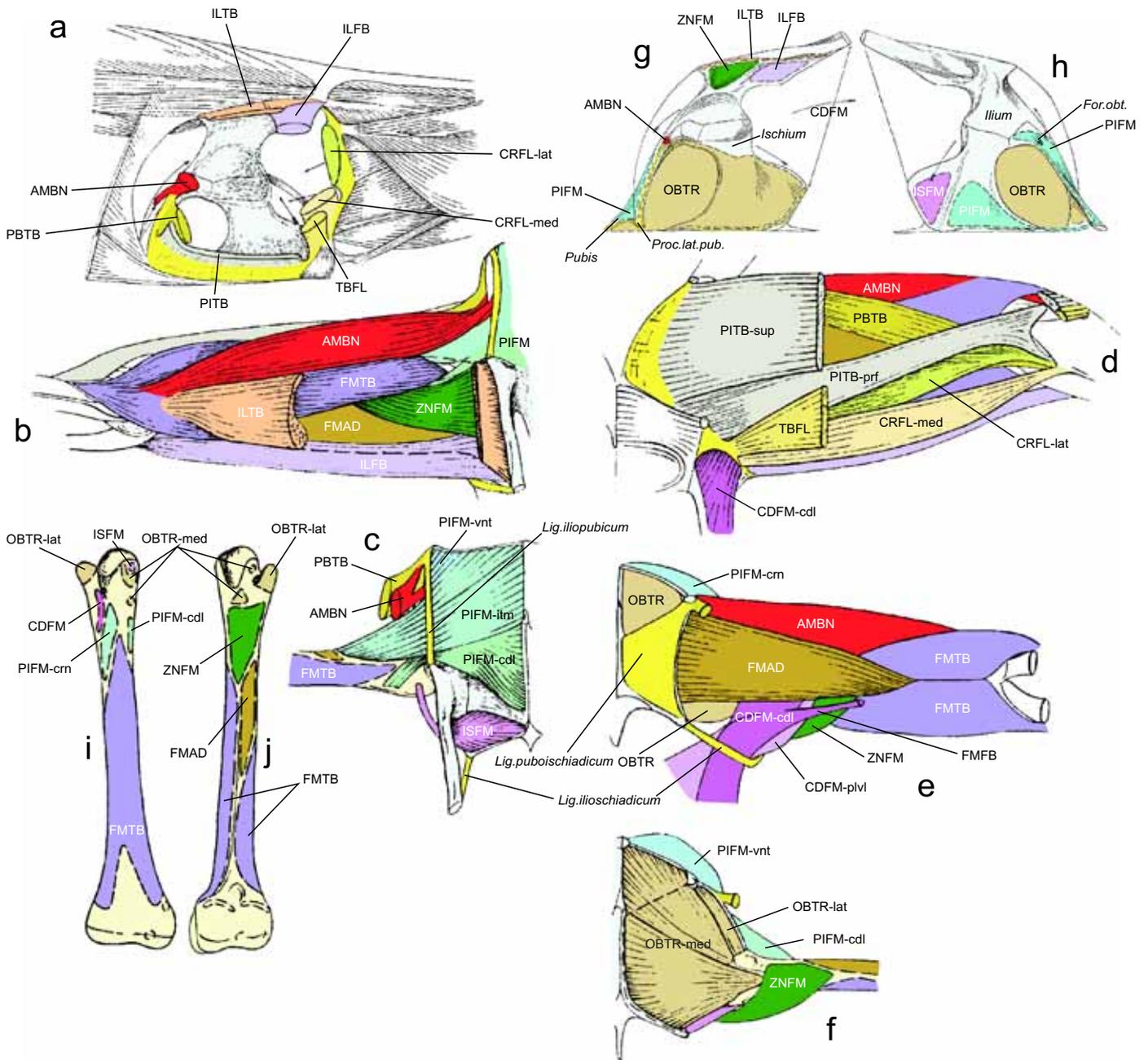


Figura 21. Músculos e inserções musculares na coxa esquerda de *Iguana* (Squamata, Iguania), revertido e modificado de Romer (1922). **(a)** Corte parasagital da coxa mostrando as origens musculares nos ligamentos iliopúbico, puboisquiático e ilioisquiático, **(b,c)** norma dorsal mostrando músculos superficiais e profundos, respectivamente, **(d,e,f)** norma ventral, mostrando músculos superficiais e profundos, progressivamente, **(g,h)** normas lateral e medial, respectivamente, mostrando as origens musculares. **(i,j)** Fêmur em normas dorsal e ventral, respectivamente, mostrando inserções musculares. Siglas musculares conforme tabela 1, abreviaturas: **For.obtr.** (Foramen nervi obturatorius), **Lig.** (Ligamentum), **Proc.lat.pub.** (Processus lateralis pubis).

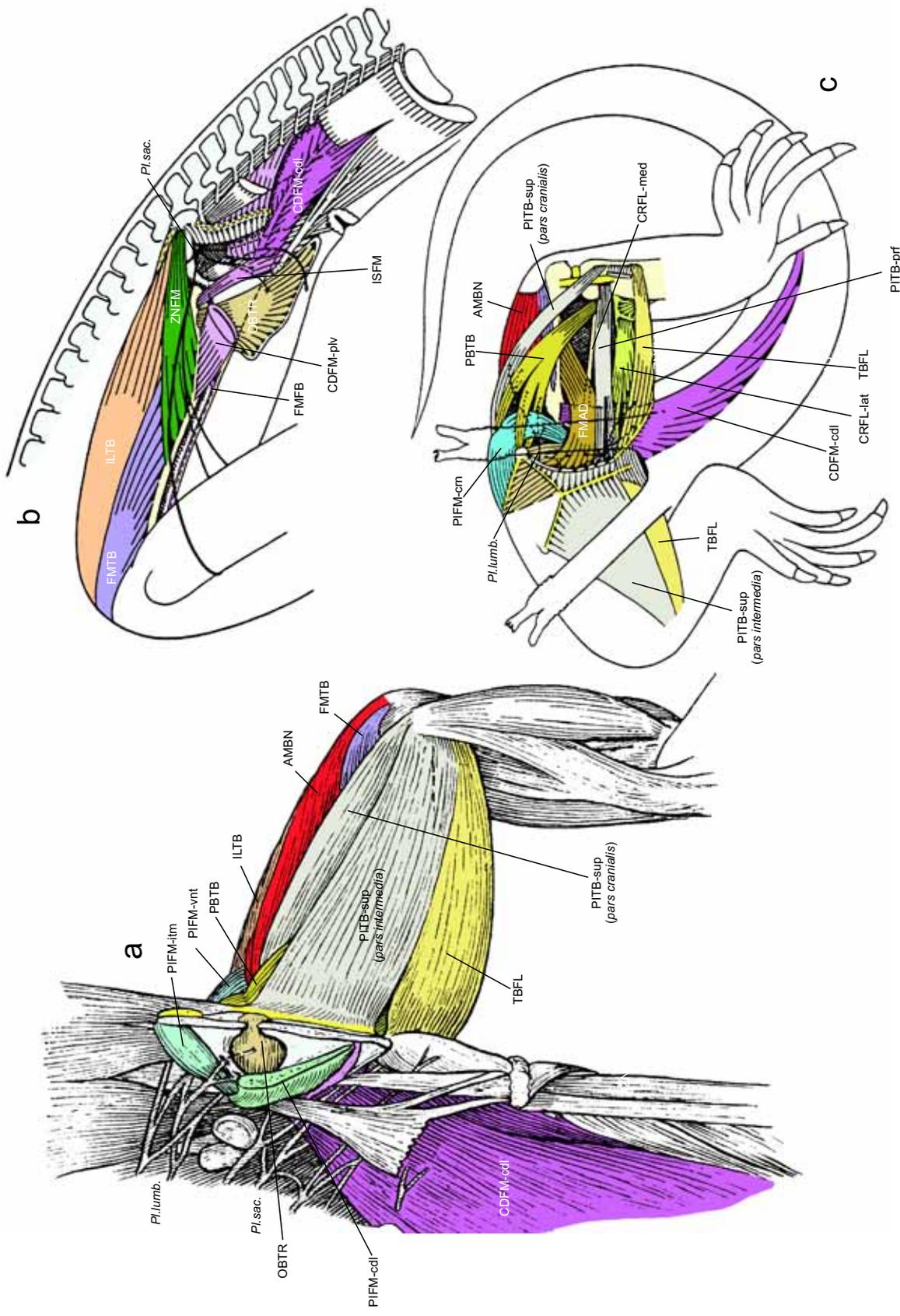


Figura 23. Músculos pélvicos do membro esquerdo de *Varanus* (Squamata, Autarchoglossa, Scleroglossa). **(a)** *Varanus marmoratus* (modificado de Gregory & Camp, 1918), norma ventral com o abdômen seccionado. **(b)** *Varanus albigularis* (modificado de Haines, 1935b), norma lateral com o membro aduzido e flexionado. **(c)** *Varanus sp.* (modificado de Haines, 1934), norma ventral, mostrando músculos superficiais e profundos. Siglas musculares conforme tabela 1, abreviaturas: **Pl.lumb.** (*Plexus lumbaris*), **Pl.sac.** (*Plexus sacralis*).

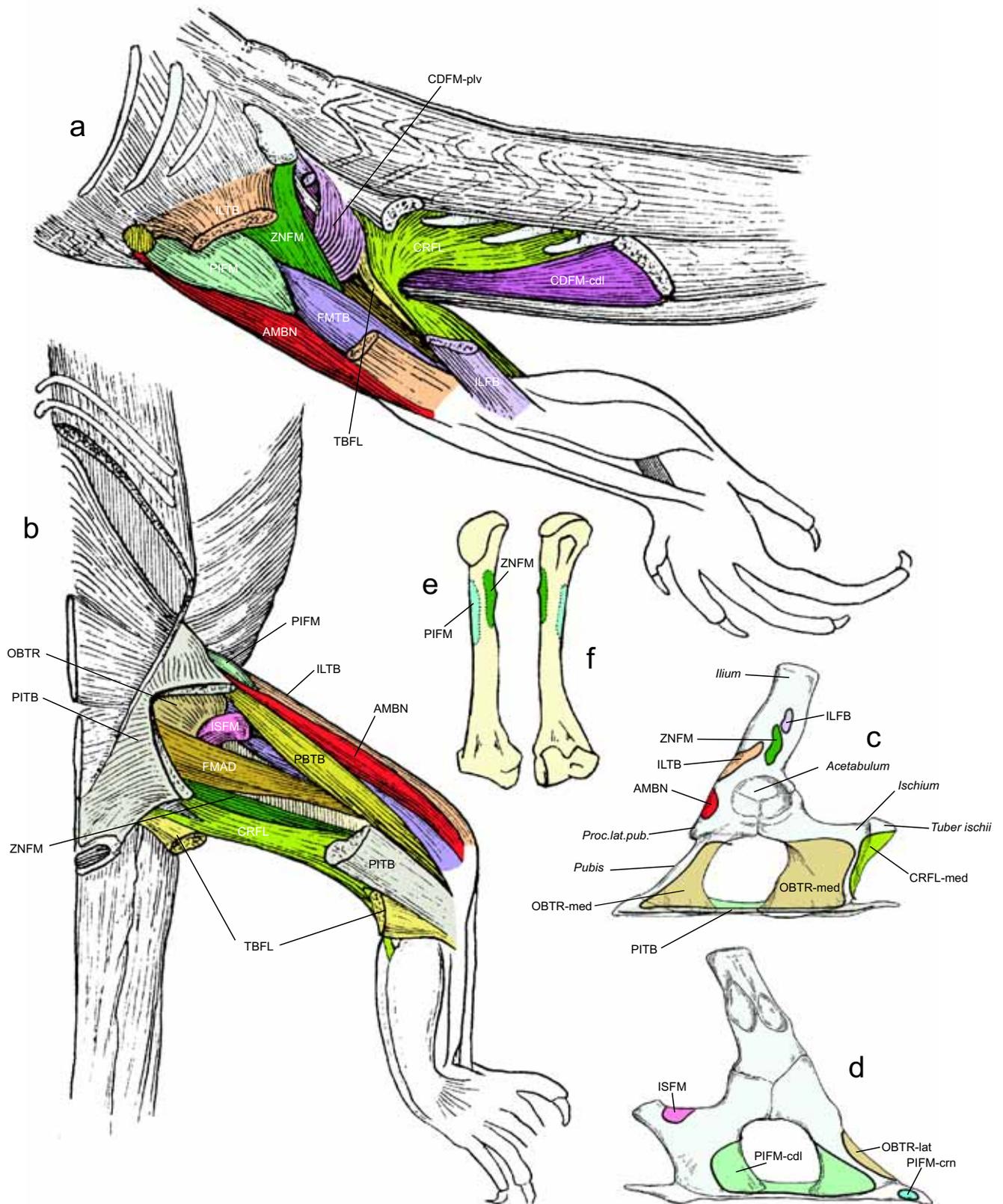


Figura 24. Músculos e inserções musculares na coxa esquerda de *Sphenodon*. **(a)** Norma lateral mostrando musculatura superficial, **(b)** norma ventral (modificado de Gregory & Camp, 1918). **(c,d)** Pelve, normas lateral e medial, respectivamente, mostrando as origens musculares (modificado de Gregory & Camp, 1918). **(e,f)** Fêmur, normas lateral e medial, respectivamente, mostrando, apenas, as inserções do PIFM e do ZNFM (modificado de Rowe, 1986). Siglas musculares conforme tabela 1, abreviaturas: **Proc.lat.pub.** (*Processus lateralis pubis*).

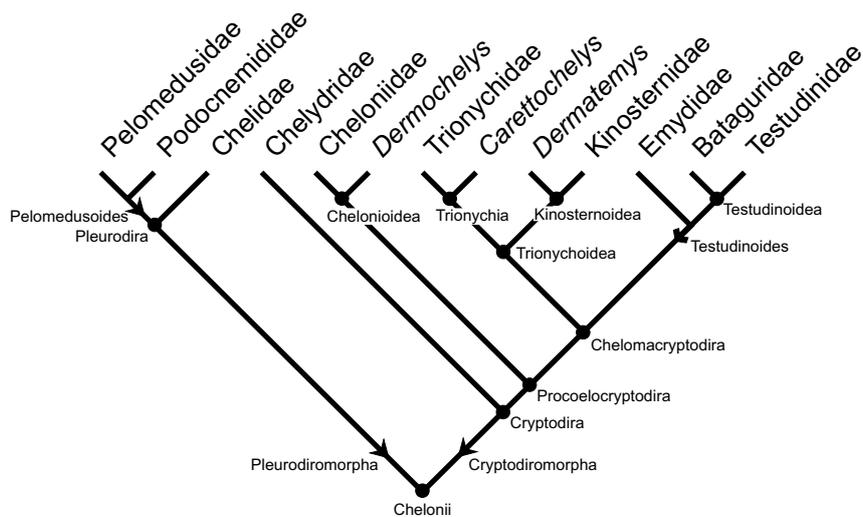


Figura 25. Relações filogenéticas dos quelônios, comportando os clados coronais, conforme Gaffney & Meylan (1988), Gaffney *et al.* (1991) e dados não publicados do autor. Preferência foi dada ao nomes definidos por base-nodal. Definições: Bataguridae=*Batagur*+*Orlitia*, Chelidae=*Chelus*+*Pseudemys*, Chelomacryptodira=*Testudo*+*Trionyx*, Chelonii=*Testudo*+*Pelomedusa*, Cheloniidae=*Chelonia*+*Lepidochelys*, Chelonioida=*Chelonia*+*Dermochelys*, Chelydridae=*Chelydra*+*Platysternon*, Cryptodira=*Testudo*+*Chelydra*, Cryptodiomorpha=*Testudo*∩*Pelomedusa*, Emydidae=*Emys*+*Deirochelys*, Kinosternidae=*Kinosternon*+*Staurotypus*, Kinosternoidea=*Kinosternon*+*Dermatemys*, Pelomedusidae=*Pelomedusa*+*Pelusios*, Pelomedusoides=*Pelomedusa*∩*Chelus*, Pleurodira=*Pelomedusa*+*Chelus*, Pleurodiomorpha=*Pelomedusa*∩*Testudo*, Podocnemididae=*Podocnemis*+ (*Erymnochelys*, *Peltocephalus*), Procoelocryptodira=*Testudo*+*Chelonia*, Testudinidae=*Testudo*+*Mauremys*, Testudinoidea=*Testudo*+*Emys*, Testudinoidea=*Testudo*∩*Emys*, Trionychia=*Trionyx*+*Carettochelys*, Trionychidae=*Trionyx*+*Cyclanorbis*, Trionychoidea=*Trionyx*+*Kinosternon*. Nomes assinalados com (*) não foram investigados quanto a tipologia original, aceitando-se referências indiretas.

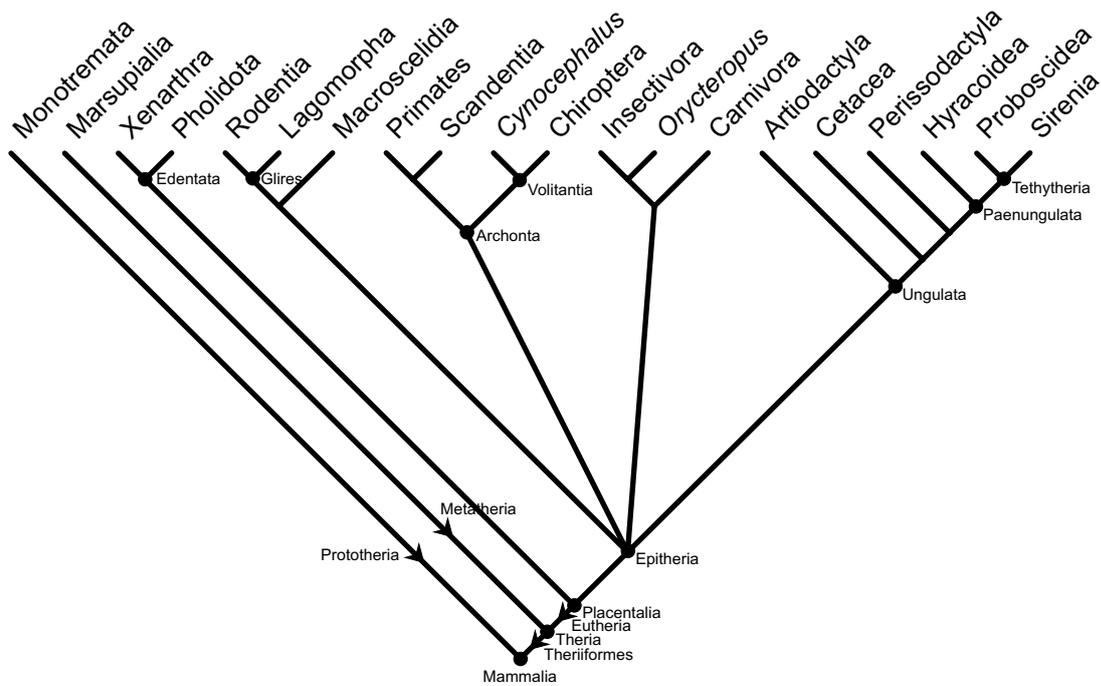


Figura 27. Relações filogenéticas internas dos mamíferos, conforme Novacek (1989, 1992, 1993). Preferência foi dada aos nomes definidos por base-nodal, mas não se atentou em investigar mais profundamente a disponibilidade de nomes para clados inominados ou definições propostas para nomes aqui citados. Definições: Archonta=*Homo*+*Vespertilio*, Artiodactyla=*Bos*+(*Camelus*,*Hippopotamus*,*Sus*), Carnivora=*Felis*+*Canis*, Cetacea=*Balaena*+*Delphinus*, Chiroptera=*Vespertilio*+*Pteropus*, Edentata=*Dasybus*+*Manis*, Epitheria=*Homo*+*Sorex*, Eutheria=*Homo*∩*Didelphis*, Glires=*Mus*+*Lepus*, Hyracoidea=*Hyrax*+*Dendrohyrax*, Insectivora=*Sorex*+(*Chrysochloris*,*Erinaceus*), Lagomorpha=*Lepus*+*Ochotona*, Macroscelidia=*Macroscelides*+(*Rhynchocyon*,*Petrodromus*,*Elephantulus*), Mammalia=*Homo*+*Tachyglossus*, Marsupialia=*Didelphis*+*Caenolestes*, Metatheria=*Didelphis*∩*Homo*, Monotremata=*Tachyglossus*+*Ornithorhynchus*, Paenungulata=*Elephas*+*Hyrax*, Perissodactyla=*Equus*+*Tapirus*, Pholidota=*Manis*+(*Paramanis*,*Phataginus*,*Smutsia*,*Uromanis*), Placentalia=*Homo*+(*Manis*,*Myrmecophaga*), Primates=*Homo*+*Lemur*, Proboscidea=*Elephas*+*Loxodonta*, Prototheria=*Tachyglossus*∩*Homo*, Rodentia=*Mus*+*Hystrix*, Scandentia=*Tupaia*+*Ptilocercus*, Sirenia=*Trichechus*+*Dugong*, Tethytheria=*Elephas*+*Trichechus*, Theria=*Homo*+*Didelphis*, Theriiformes=*Homo*∩*Tachyglossus*, Ungulata=*Bos*+*Equus*, Volitanta=*Vespertilio*+*Cynocephalus*, Xenarthra=*Dasybus*+(*Bradypus*,*Myrmecophaga*). Nomes assinalados com (*) não foram investigados quanto a tipologia original, aceitando-se referências indiretas.

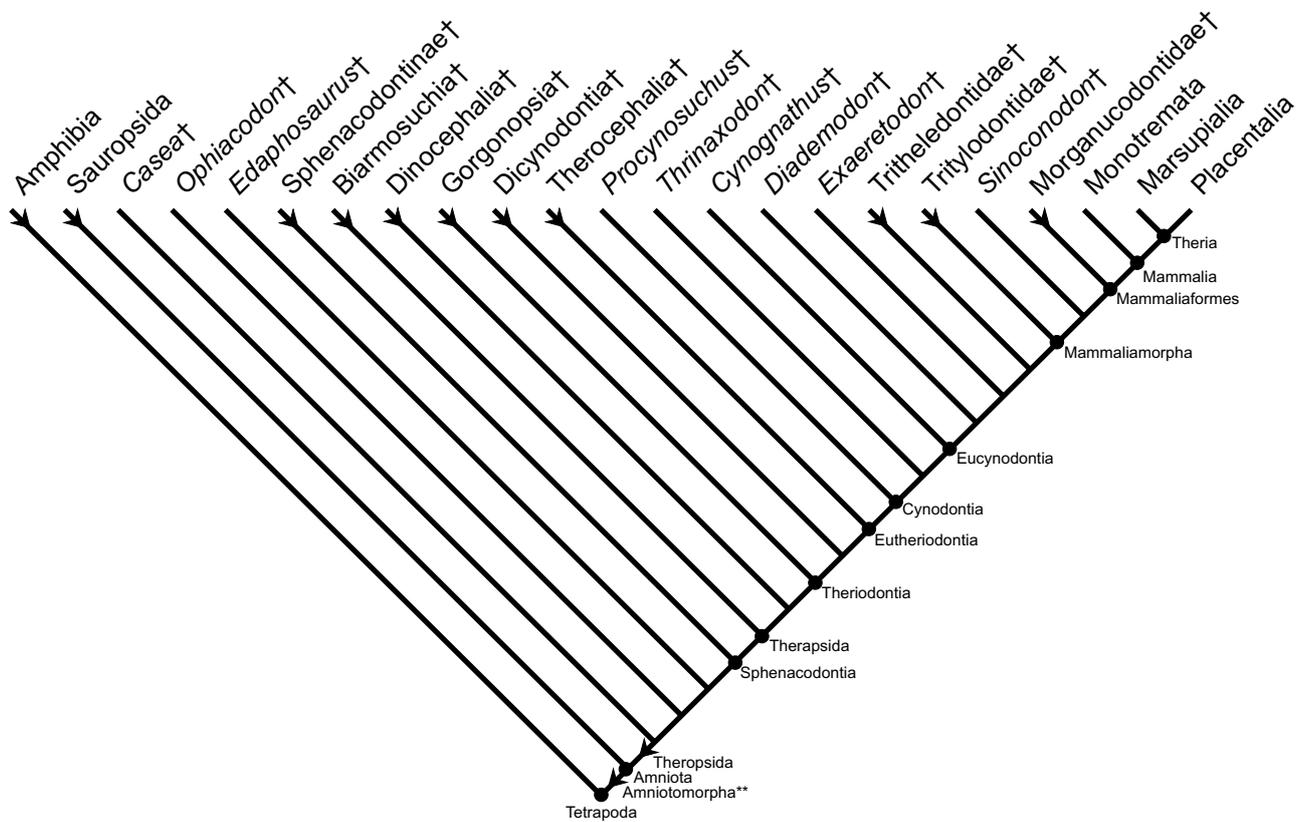


Figura 28. Relações filogenéticas externas dos mamíferos, baseado Gauthier *et al.* (1988b, 1989), Rowe (1988, 1993) e Sidor & Hopson (1998). Preferência foi dada aos nomes definidos por base-nodal, mas não se atentou em investigar mais profundamente a disponibilidade de nomes para clados inominados ou definições propostas para nomes aqui citados. Definições: Amphibia=*Rana*∩*Homo*, Amniota=*Homo*+*Testudo*, **Amniotomorpha=*Homo*∩*Rana*, Biarmosuchia=*Biarmosuchus*∩*Homo*, Cynodontia=*Cynognathus*+*Procynosuchus*, Dicynodontia=*Dicynodon*∩*Homo*, Dinocephalia=*Tapinocephalus*∩*Homo*, Eucynodontia=*Cynognathus*+*Homo*, Eutheriodontia=*Theriodontia*+*Homo*, Gorgonopsia=*Gorgonops*∩*Homo*, Mammalia=*Homo*+*Tachyglossus*, Mammaliaformes=*Homo*+*Morganucodon*, Mammaliaomorpha=*Homo*+*Tritylodon*, Marsupialia=*Didelphys*+*Caenolestes*, Monotremata=*Tachyglossus*+*Ornithorhynchus*, Morganucodontidae=*Morganucodon*∩*Homo*, Placentalia=*Homo*+(*Myrmecophaga*,*Manis*), Sauropsida=*Lacerta*∩*Homo*, Sphenacodontia=*Sphenacodon*+*Homo*, Sphenacodontinae=*Sphenacodon*∩*Homo*, Tetrapoda=*Homo*+*Rana*, Theria=*Homo*+*Didelphys*, Therapsida=*Biarmosuchus*+*Homo*, Theriodontia=*Theriodontia*+*Gorgonops*, Therocephalia=*Theriodontia*∩*Homo*, Therapsida=*Ornithorhynchus*∩*Lacerta*, Tritheledontidae=*Tritheledon*∩*Homo*, Tritylodontidae=*Tritylodon*∩*Homo*. Nomes assinalados com (*) não foram investigados quanto a tipologia original, aceitando-se referências indiretas; novos nomes assinalados com (**).

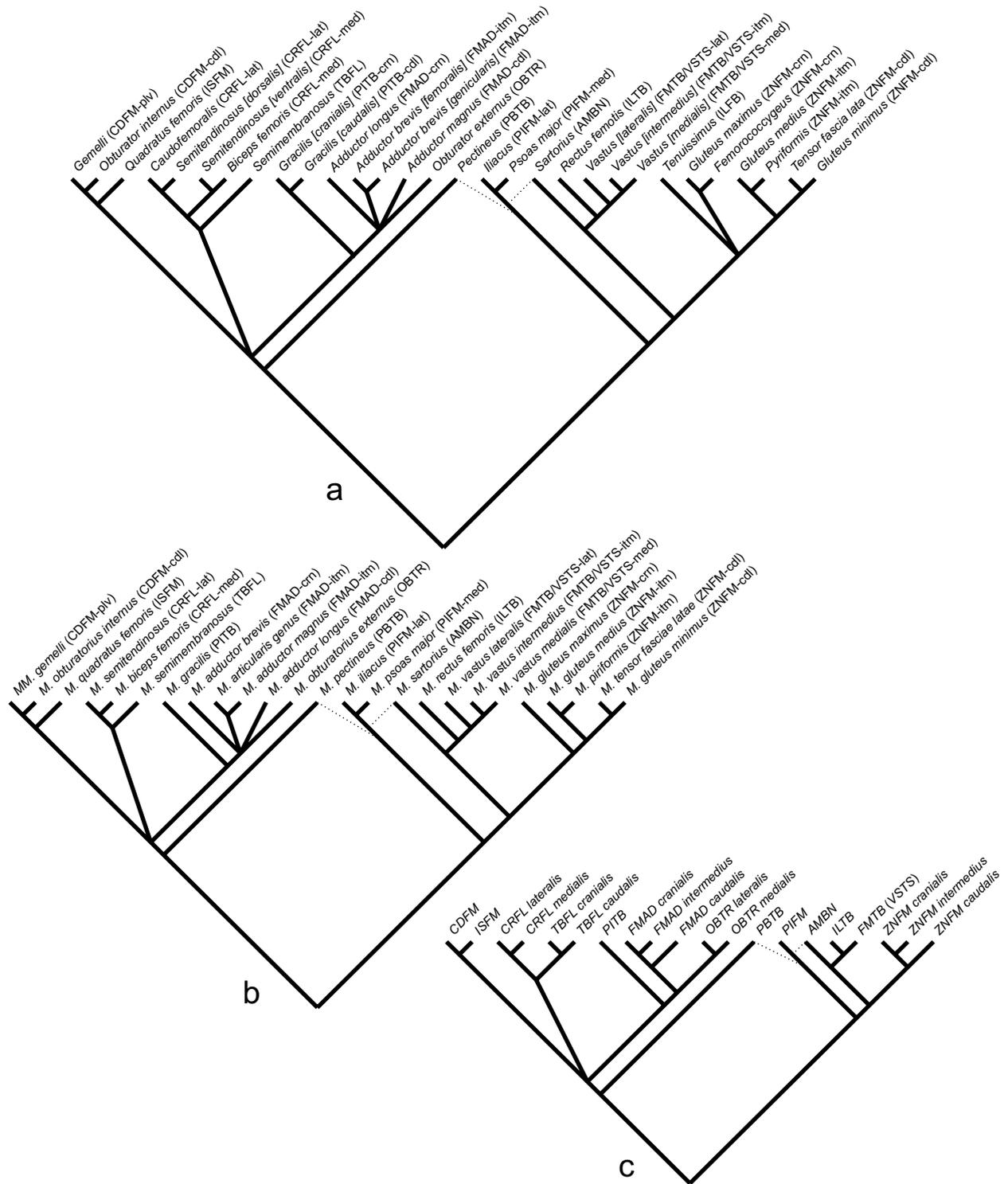


Figura 29. Hipótese miogenética pélvica para mamíferos. **(a)** Miogenia de *Mus* (Theria, Placentalia, Epitheria, Glires, Rodentia). Modificado de Lance-Jones (1979) com nomenclatura original. Entre parênteses a nomenclatura reptiliana conforme homologias inferidas e nomes alternativos (explicações no texto). Observe a digenia assumida pela autora na formação do “*Pectineus*” e do “*Sartorius*”. **(b)** Miogenia de *Homo* (Theria, Placentalia, Epitheria, Arconta, Primates), utilizando o modelo anterior e a nomenclatura miológica humana (cf. Becker, 1977). **(c)** Miogenia de *Tachyglossus* (Monotremata), também utilizando o modelo anterior, mas desta vez somente a nomenclatura reptiliana. Observe a simplificação muscular entre *Mus*, *Homo* e entre estes e *Tachyglossus*, o que leva a concluir que *Mus* é mais derivado que *Homo*, e que ambos são mais derivados que *Tachyglossus*. Provavelmente, o modelo miogenético de Lance-Jones (1979) para *Mus* está mais sujeito a interferências heterocrônicas do que se fosse feito para monotremados. Siglas musculares conforme tabela 1.

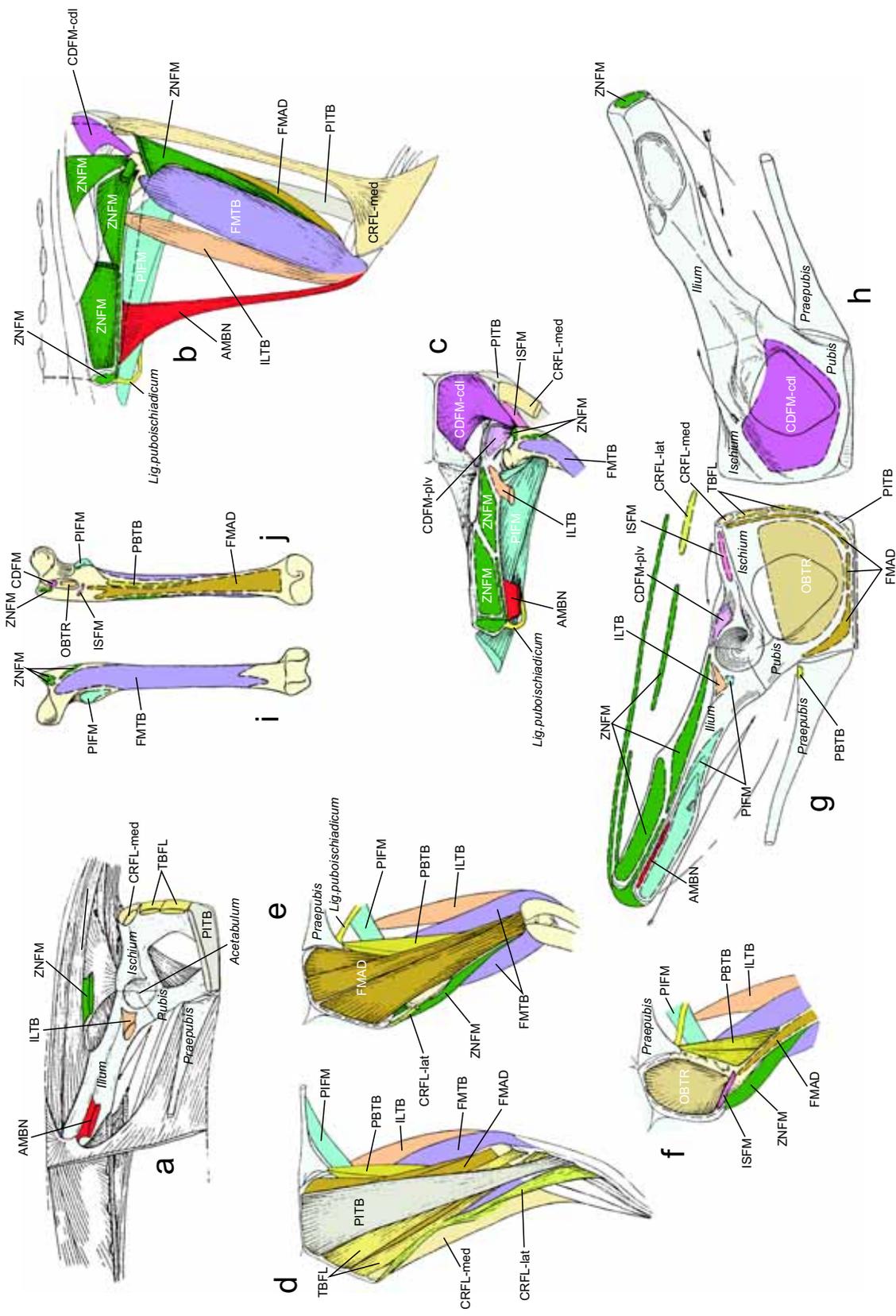


Figura 31. Músculos e inserções musculares na coxa esquerda de *Didelphys marsupialis* (Mammalia, Theria, Marsupialia), modificado de Romer (1922). **(a)** Pelve, norma lateral, mostrando origens musculares, **(b)** norma dorsal, mostrando origens musculares profundas; **(c)** norma ventral, mostrando musculatura superficial, **(e)** idem, mostrando musculatura intermediária, **(f)** idem, mostrando musculatura profunda; **(g)** origens musculares, norma lateral, **(h)** idem, norma medial, **(i)** Fêmur, mostrando inserções musculares, norma cranial, **(j)** idem, norma caudal. Siglas musculares conforme tabela 1, abreviaturas: **Lig.** (*Ligamentum*).

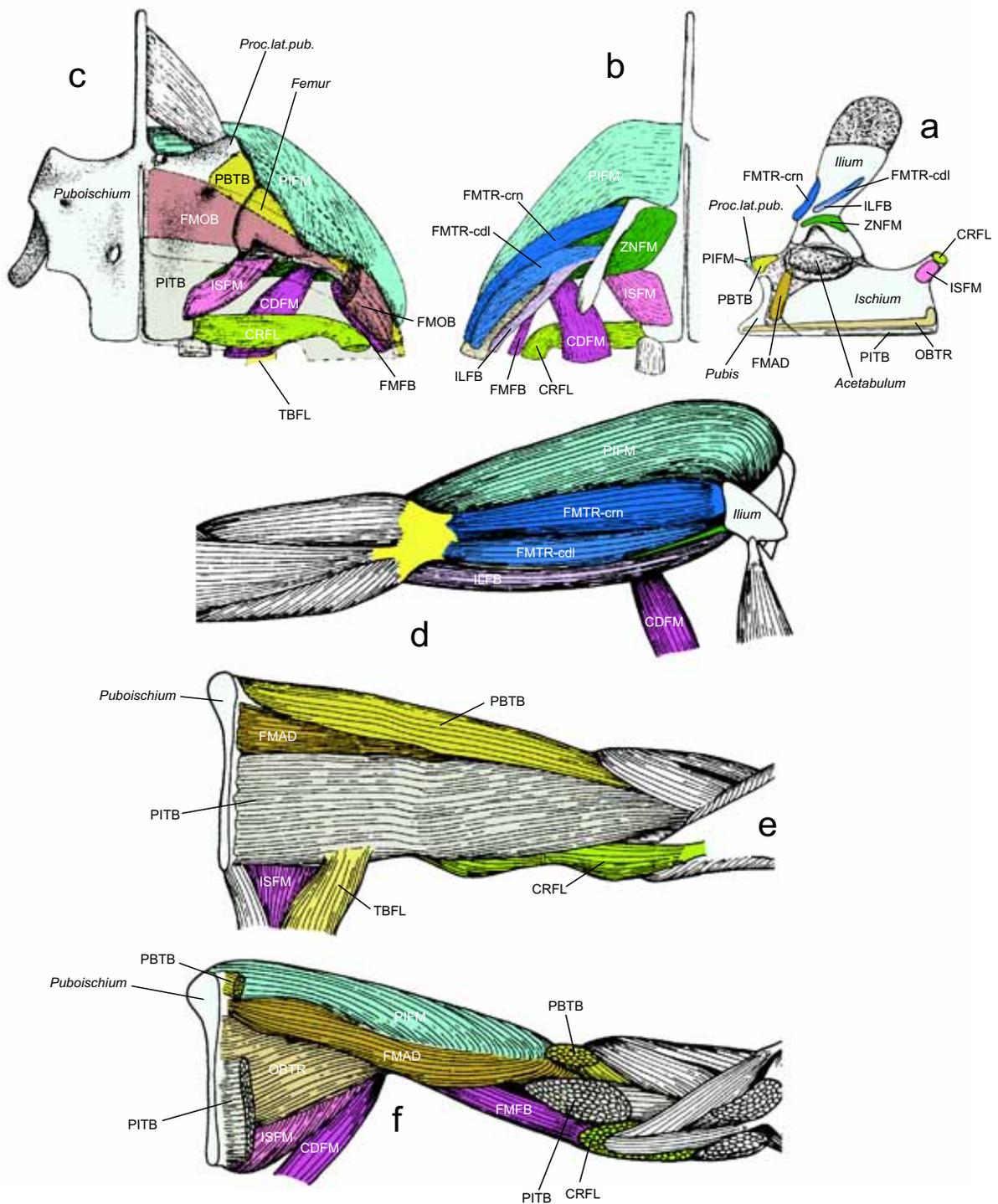


Figura 33. Músculos da coxa de lissanfíbios. **(a)** Pelve, em norma lateral, de *Rhyacotriton olympicus* (Batrachia, Caudata), modificado de Noble (1922). **(b)** Pelve, em norma dorsal, mostrando origens musculares de *Hynobius nebulosus* (Batrachia, Caudata), modificado de Low (1927), **(c)** idem, em norma ventral, com o PITB, FMOB e PBTB transparentes. **(d)** Musculatura superficial dorsal de *Salamandra salamandra* (Batrachia, Caudata), modificado de Duellman & Trueb (1985), **(e)** idem, norma ventral, musculatura superficial, **(f)** idem, musculatura profunda. Siglas musculares conforme tabela 1, abreviaturas: **Proc.lat.pub.** (Processus lateralis pubis).

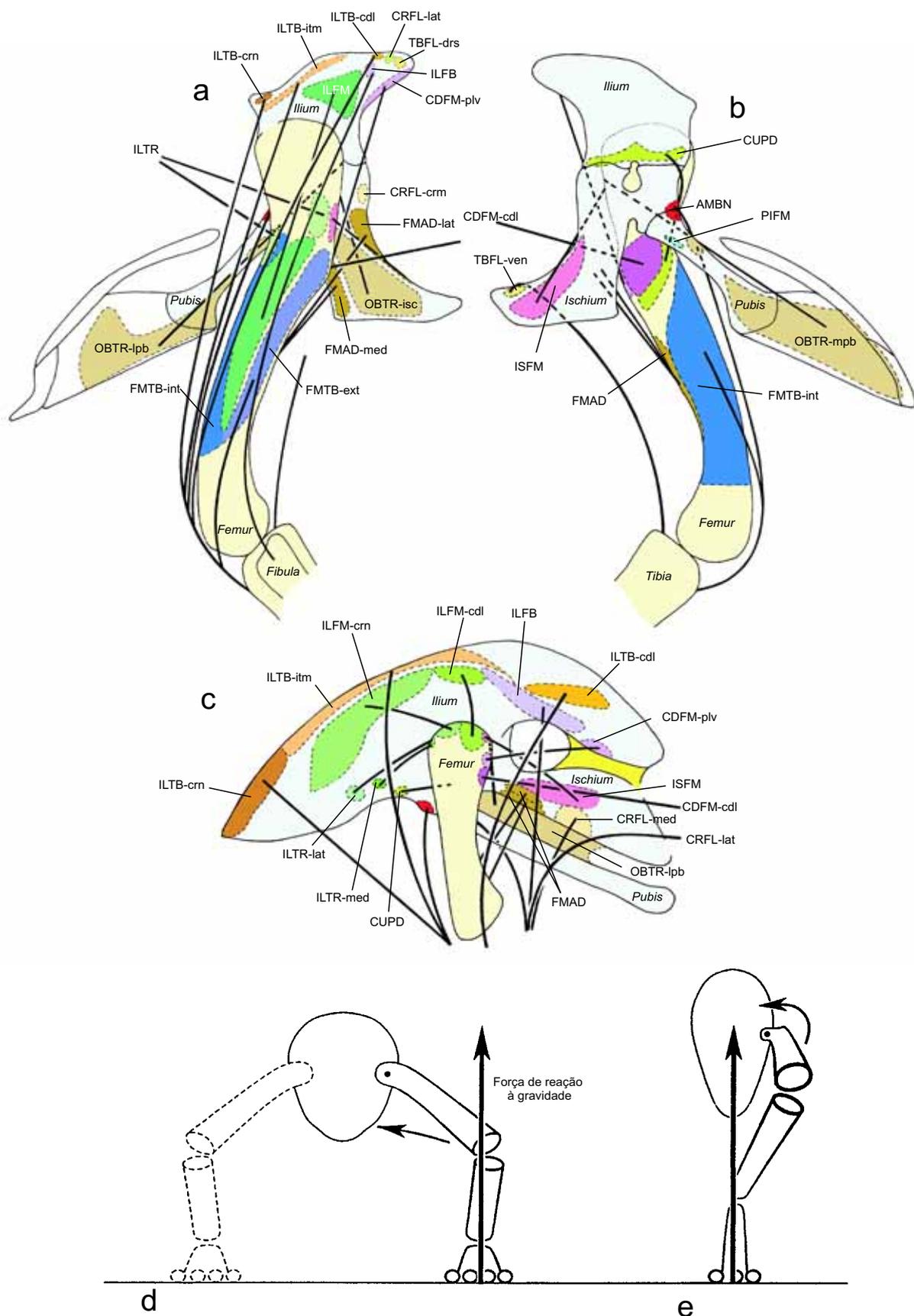


Figura 34. Comparação dos vetores, origens e inserções musculares em arcossáurios (a-c) e comparação entre músculos posturais no quadrupedalismo e bipedalismo (d-e). Norma lateral (a) e medial (b) da cintura pélvica de *Alligator mississippiensis* (Crocodylotarsi, Crocodylia, Brevirostres). Norma lateral (c) da cintura pélvica de *Gallus gallus* (Aves, Gallomorphae). Modificados de Galton (1969). Siglas musculares conforme tabela 1. No quadrupedalismo (d) a reação à força da gravidade é feita por músculos adutores, enquanto que no bipedalismo (e) a reação é feita por músculos abdutores. Segundo Hutchinson & Gatesy (2000).

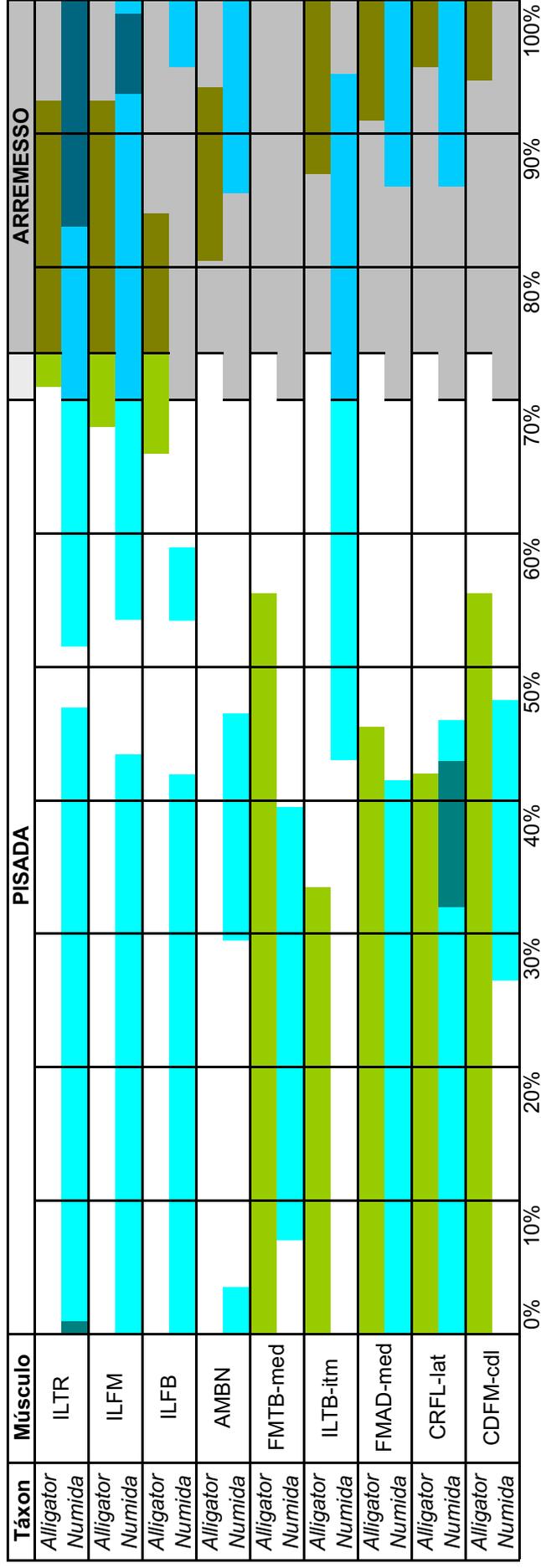


Figura 35. Representação eletromiográfica comparada e normatizada de alguns músculos pélvicos de *Alligator* e *Numida* publicados por Gatesy (1997, 1999), para o ciclo da passada. O ciclo é composto por uma fase de sustentação (pisada) e outra de suspensão (arremesso) do membro, que nos dois táxons encontram-se um pouco defasados em termos de ação temporal. Os músculos ILTR, ILFM e CRFL-lat, diferenciados internamente e tratados separadamente pelo autor em *Numida* foram aqui unificados visando facilidade na comparação com os homólogos de *Alligator*. A área mais escura indica a intersecção da ação temporal entre o ILTR-lat e ILTR-med, ILFM-crn e ILFM-cdl, e as partes pélvica e femoral do CRFL-lat. Indica-se os trabalhos originais para maiores informações metodológicas.

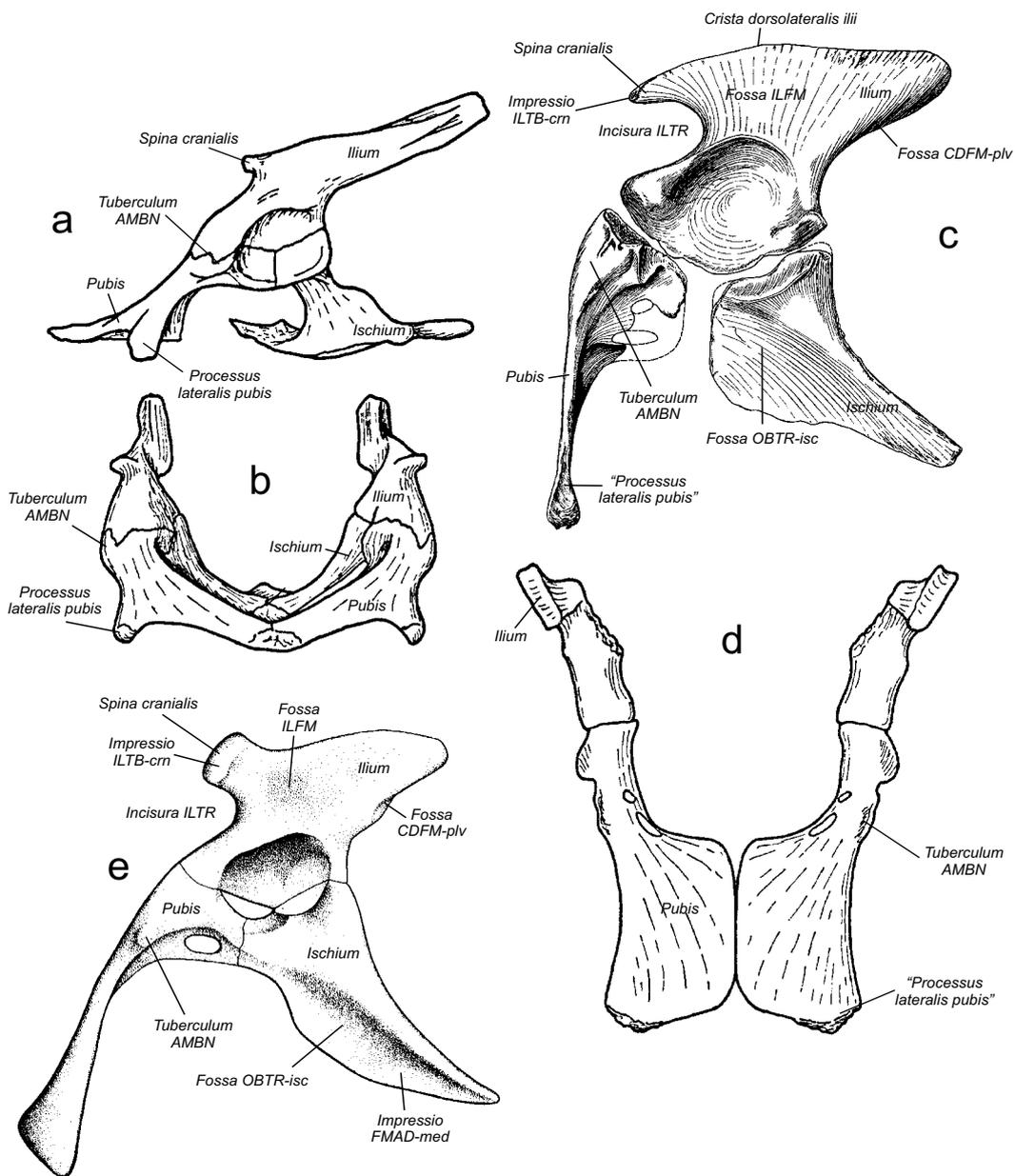


Figura 36. Comparação entre a pelve de um escamado autarcogloso (*Varanus*), com processo lateral do púbis conspícuo, com a pelve de arcossáurios basais, tais como *Stagonolepis* (Crocodylotarsi, Aetosauria) e *Marasuchus* (Avemetatarsalia, Dinosauriformes). Estas últimas não mostram uma estrutura compatível com um anteparo defletor tensional para o PIFM. Este músculo estaria provavelmente presente, mas com função distinta, eventualmente atrofiada, como em crocodílios. Walker (1977) indicou o processo lateral do púbis como estando presente em *Stagonolepis*. **(a-b)** *Varanus*, norma lateral **(a)** e cranial **(b)** (modificado de Walker (1977)). **(c-d)** *Stagonolepis*, norma lateral **(c)** e cranial **(d)** (modificado de Walker, 1961, e Walker, 1977, respectivamente). **(e)** *Marasuchus*, norma lateral (segundo Sereno & Arcucci, 1994). Siglas musculares conforme tabela 1.

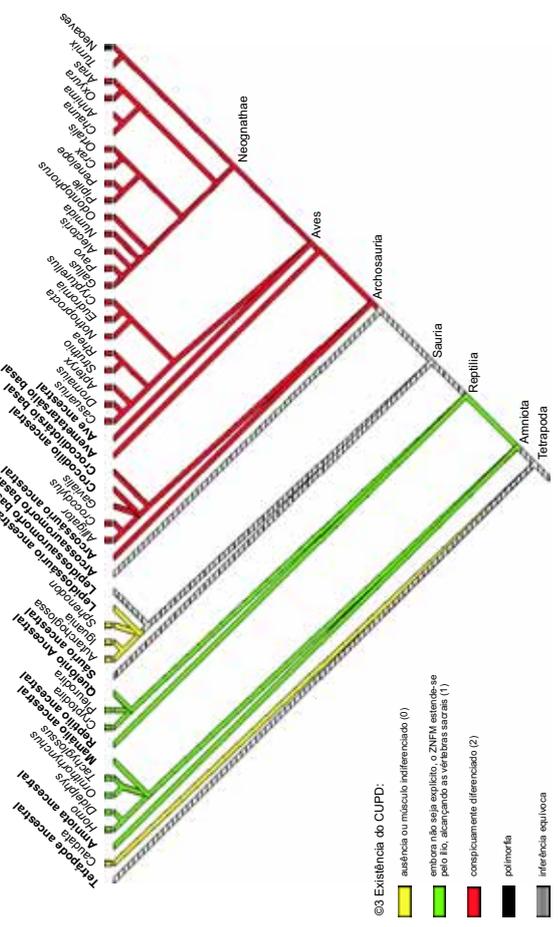
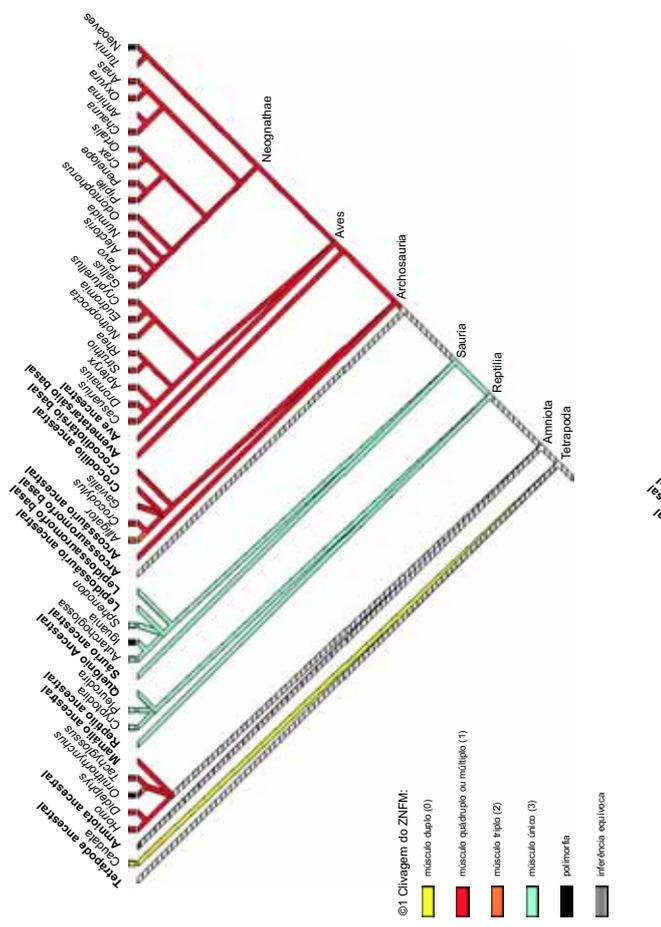
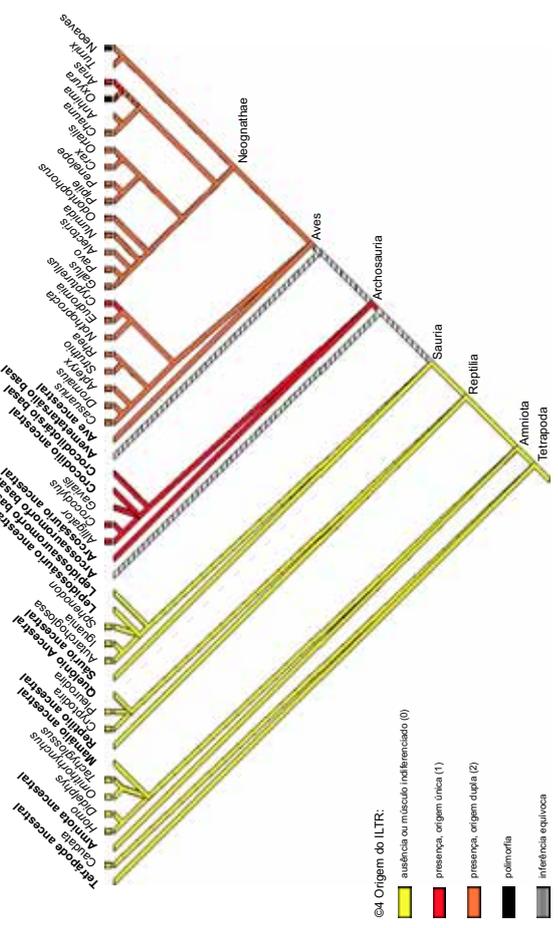
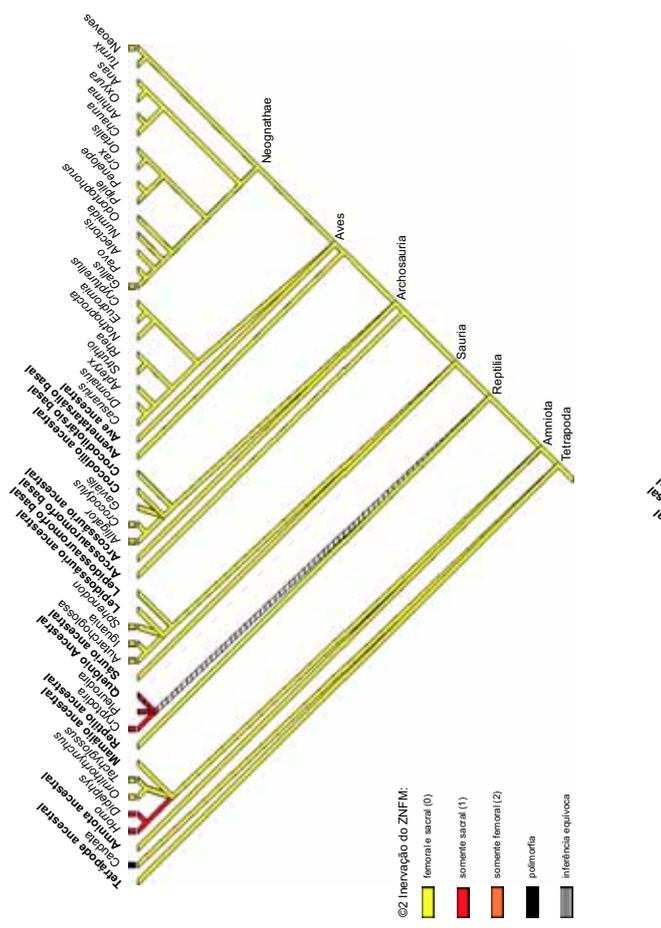


Figura 37. Análise filogenética reversa (I). Caracteres 1 a 4.

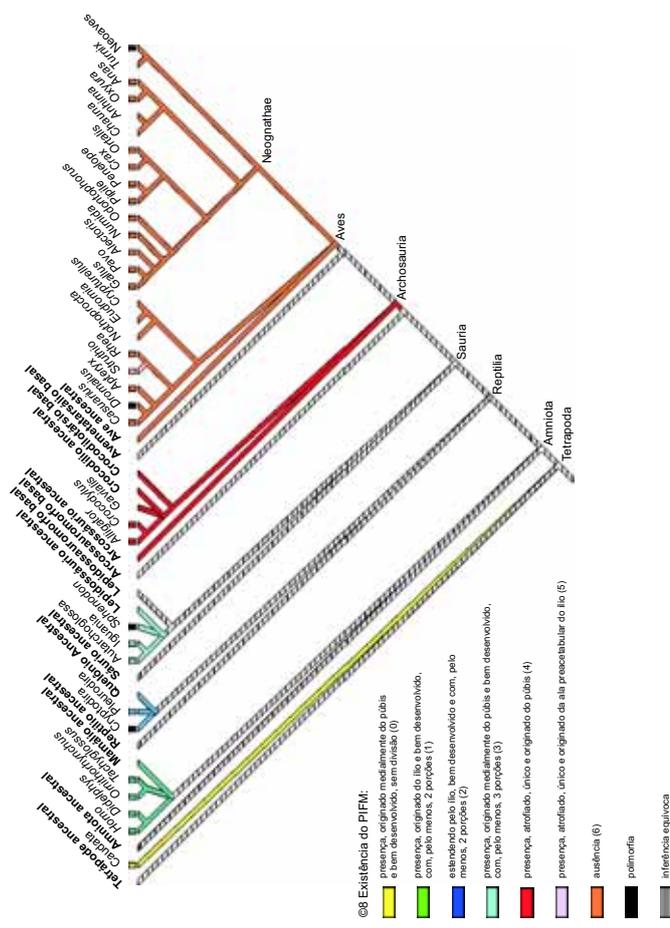
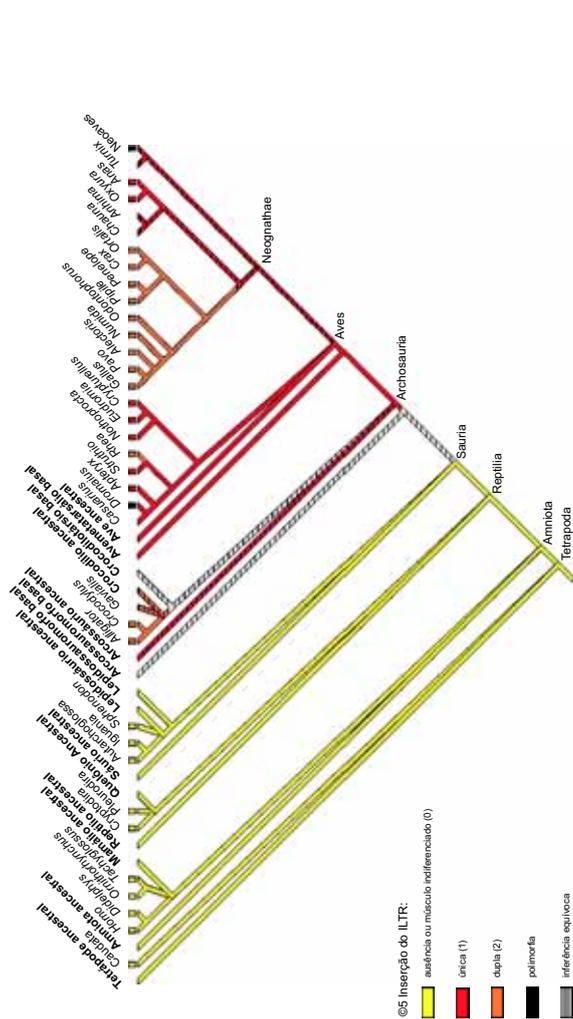
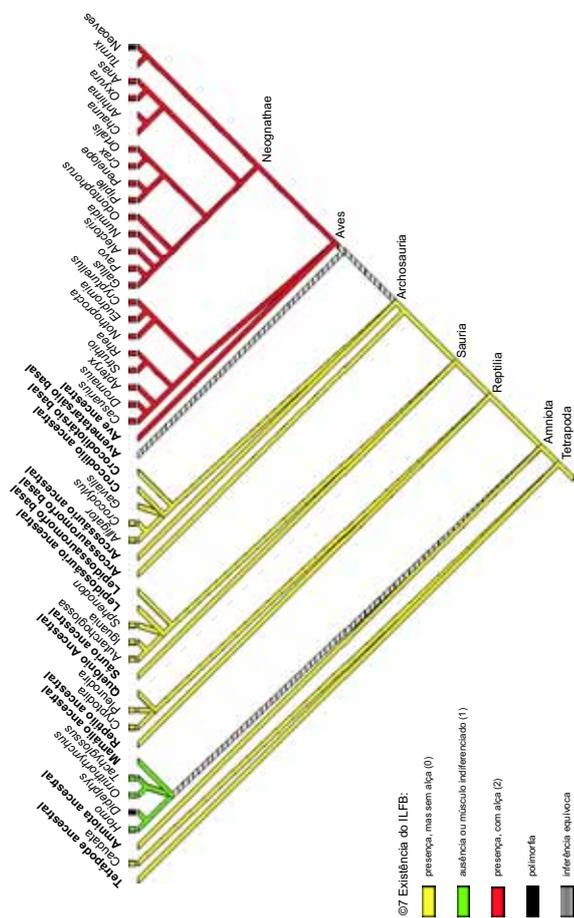
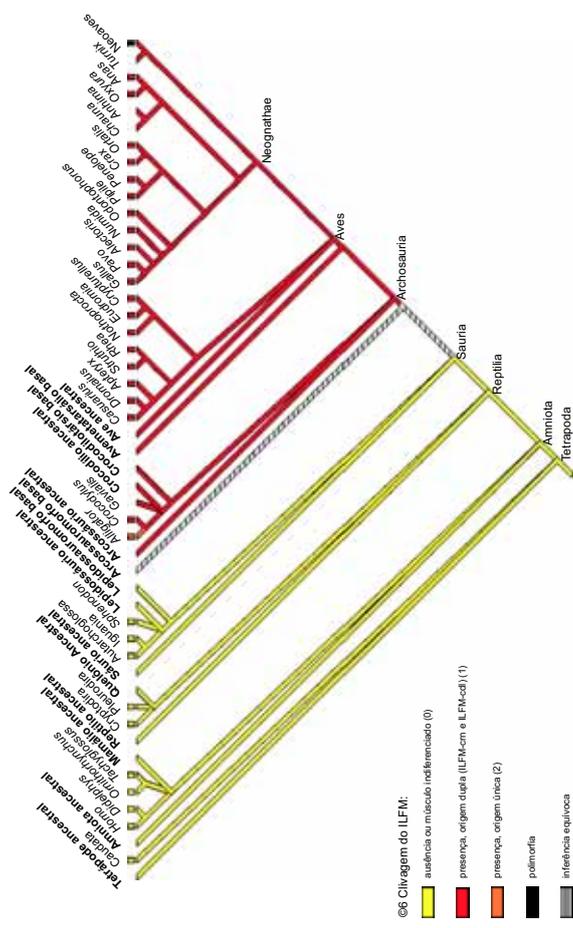


Figura 38. Análise filogenética reversa (II). Caracteres 5 a 8.

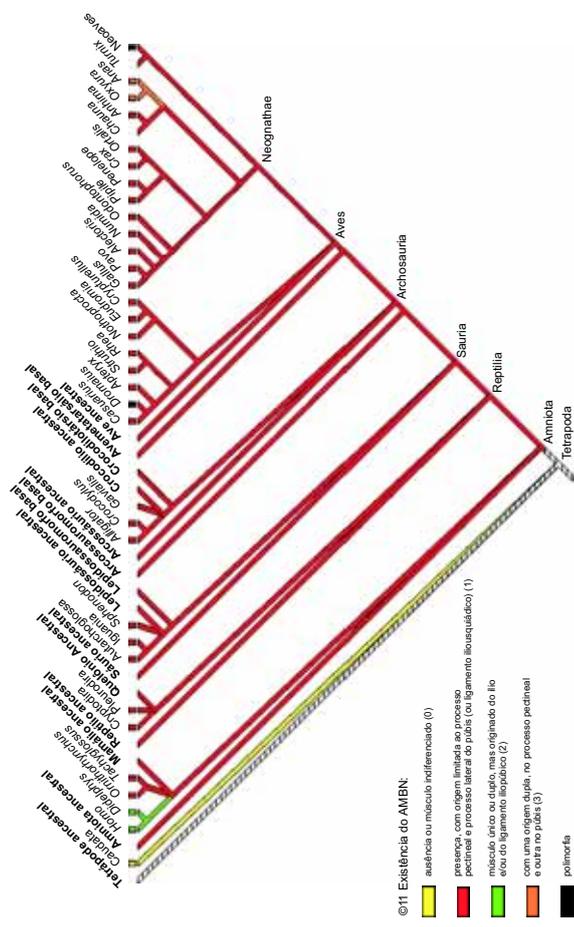
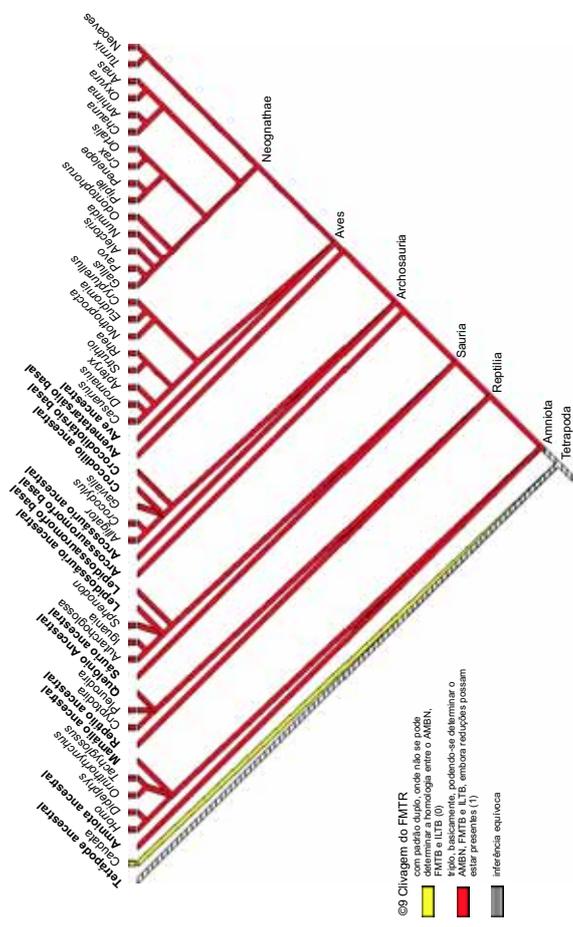
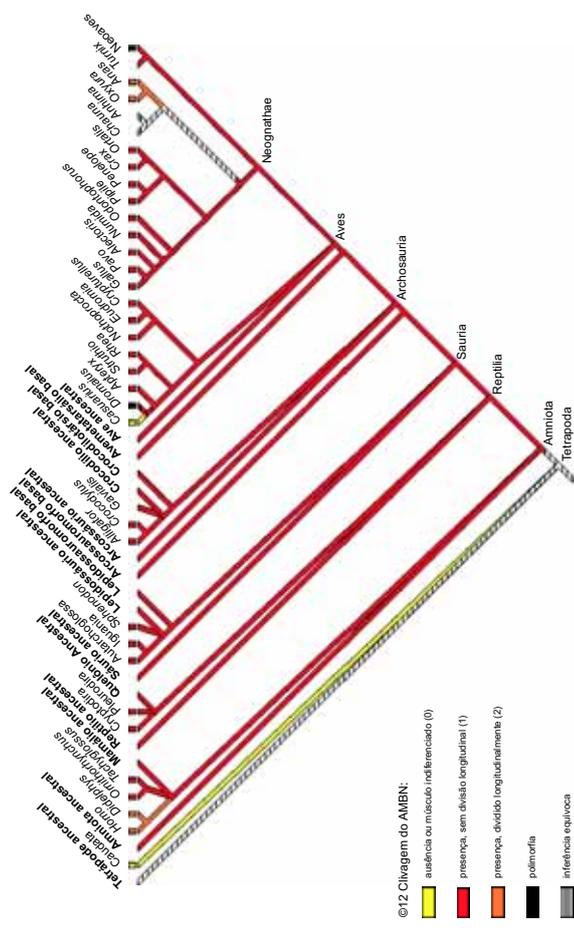
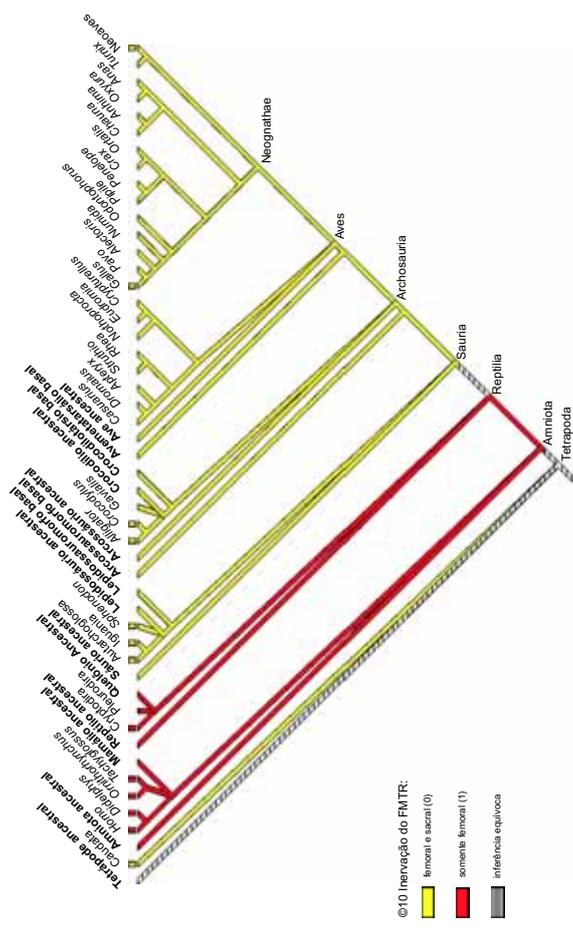


Figura 39. Análise filogenética reversa (III). Caracteres 9 a 12.

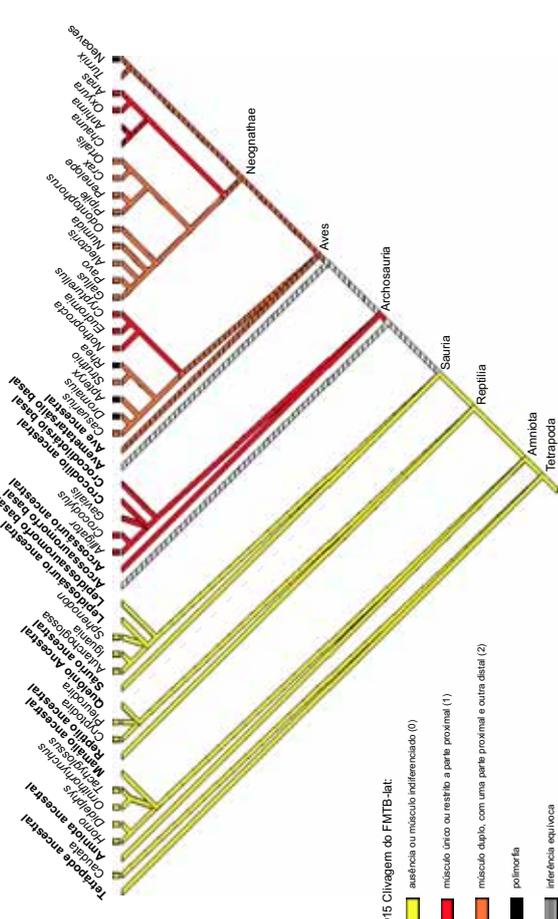
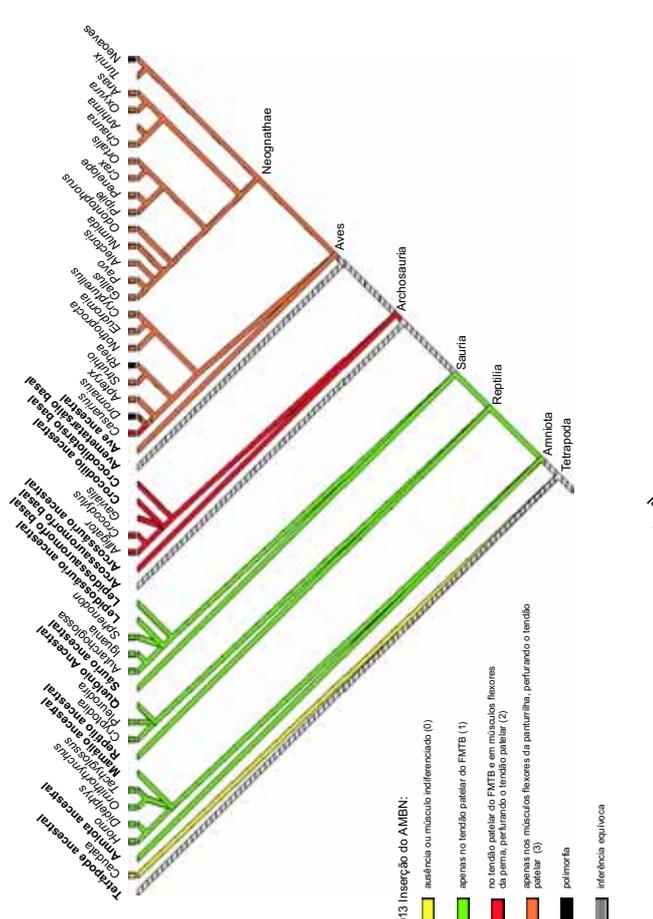
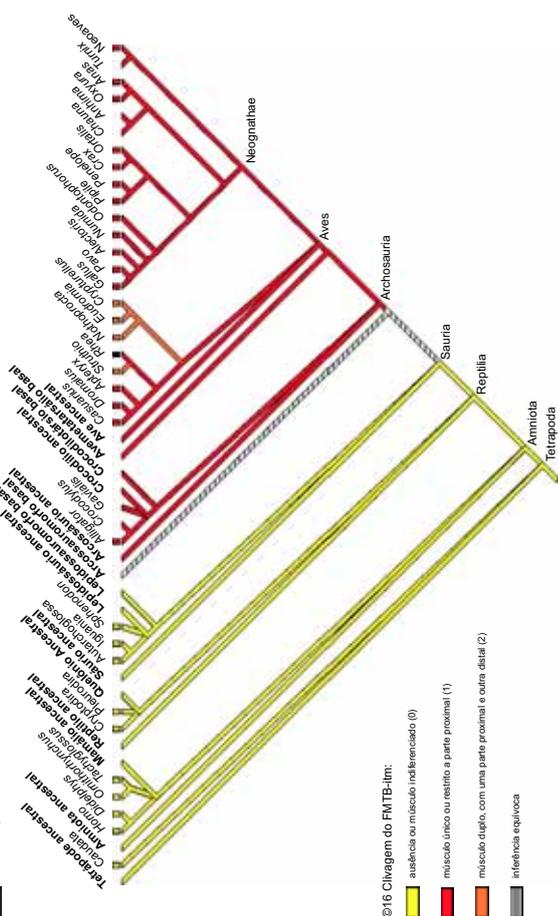
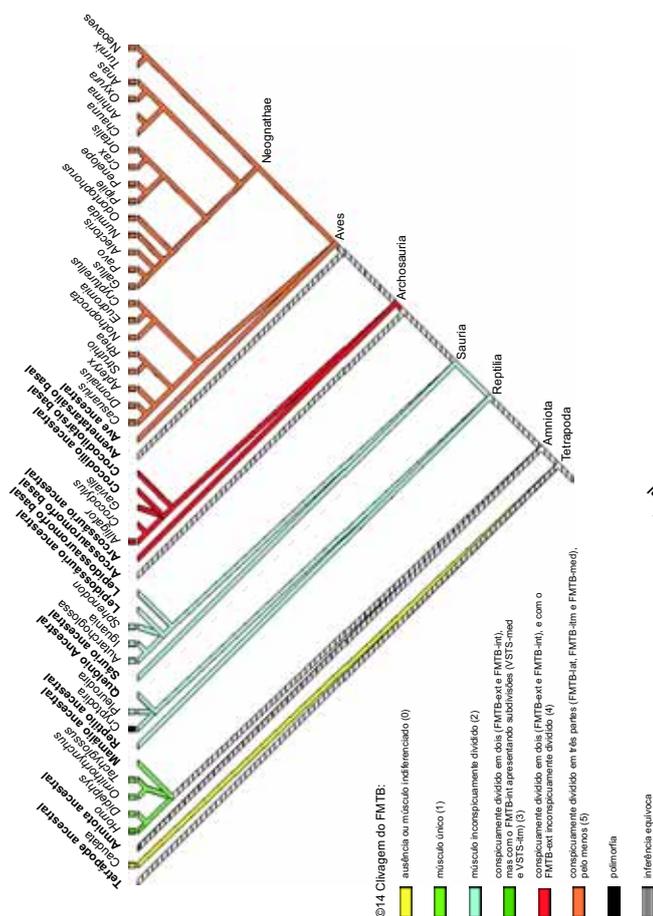


Figura 40. Análise filogenética reversa (IV). Caracteres 13 a 16.

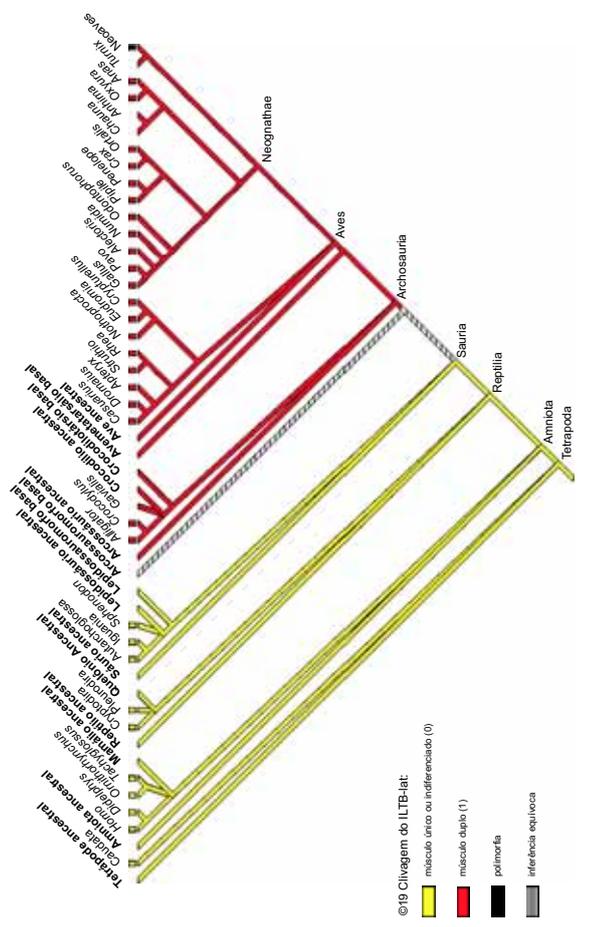
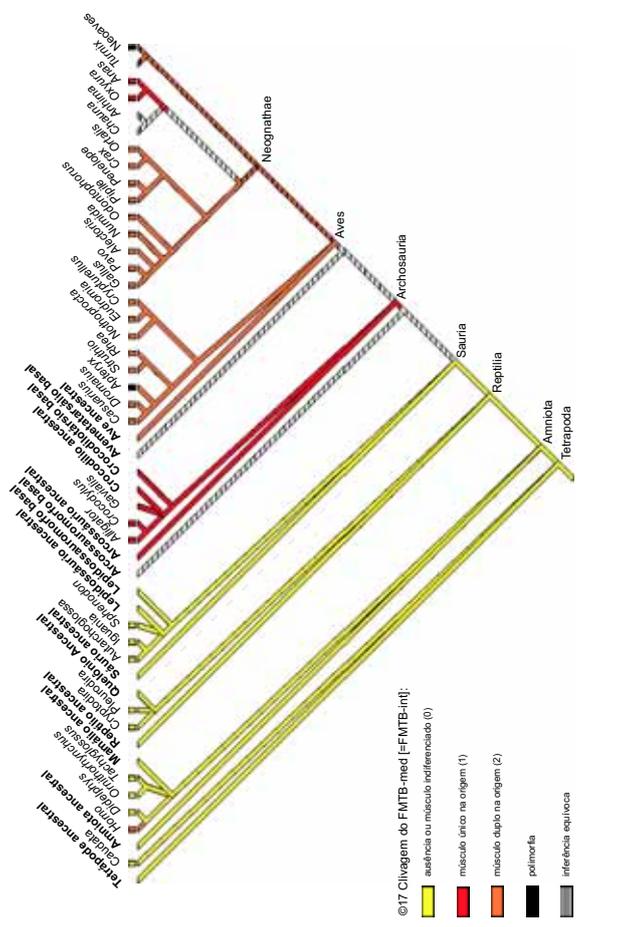
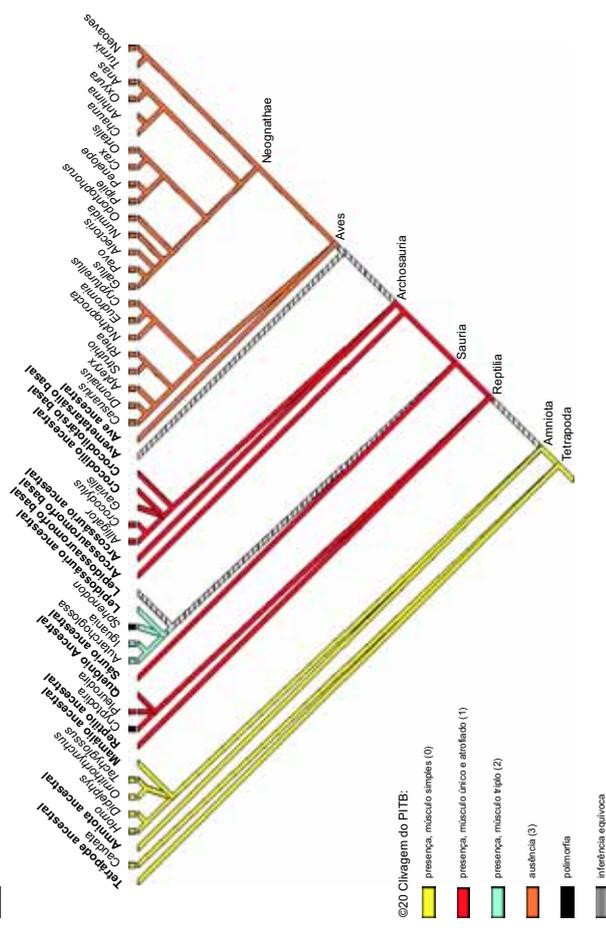
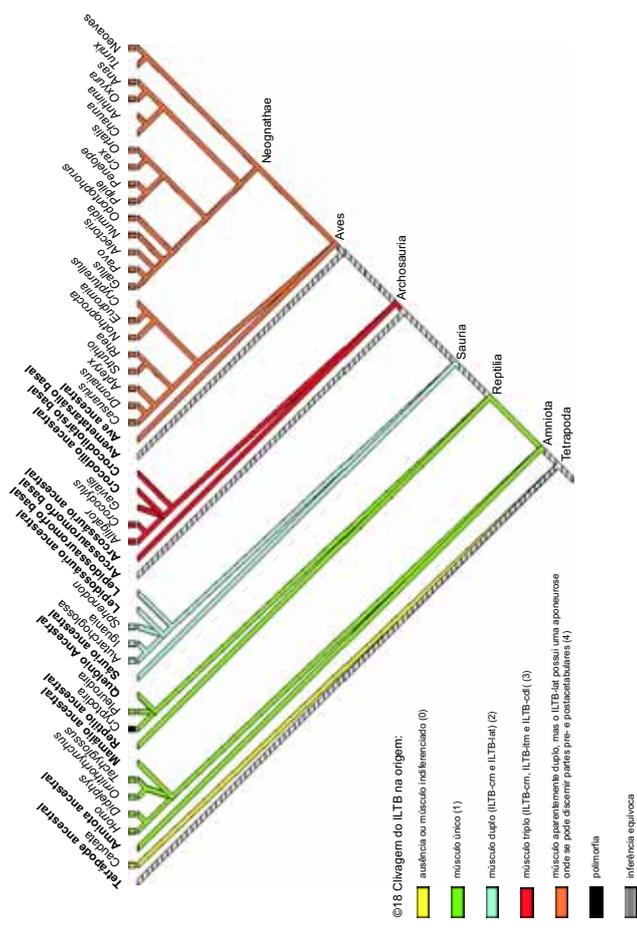


Figura 41. Análise filogenética reversa (V). Caracteres 17 a 20.

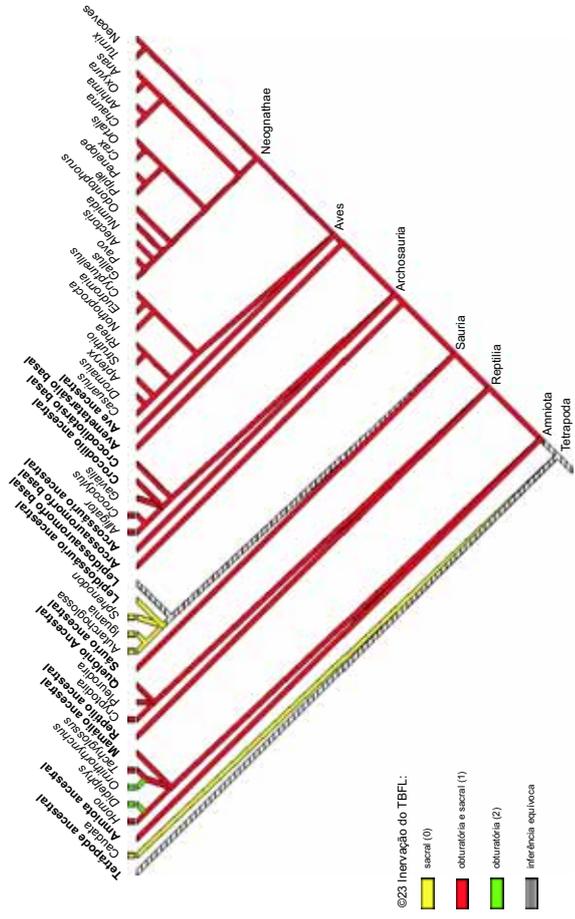
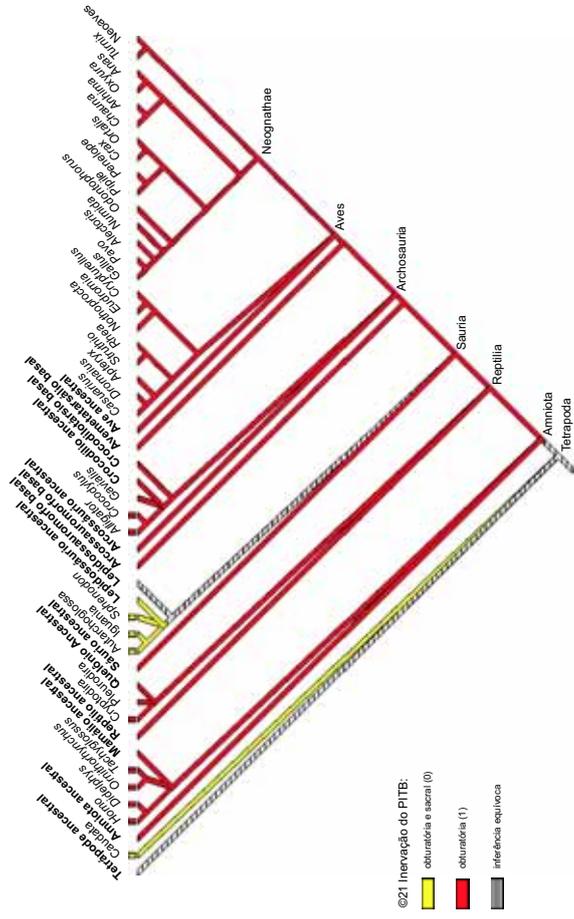
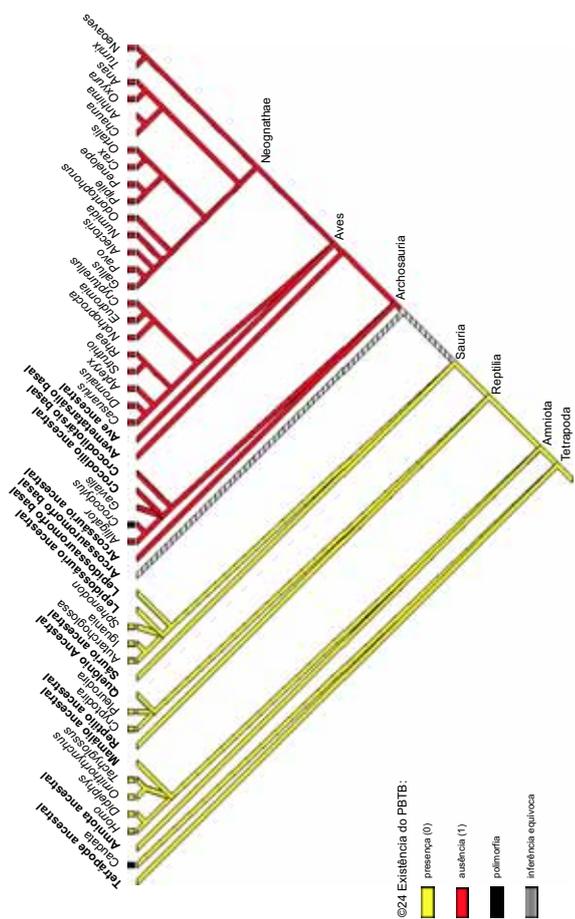
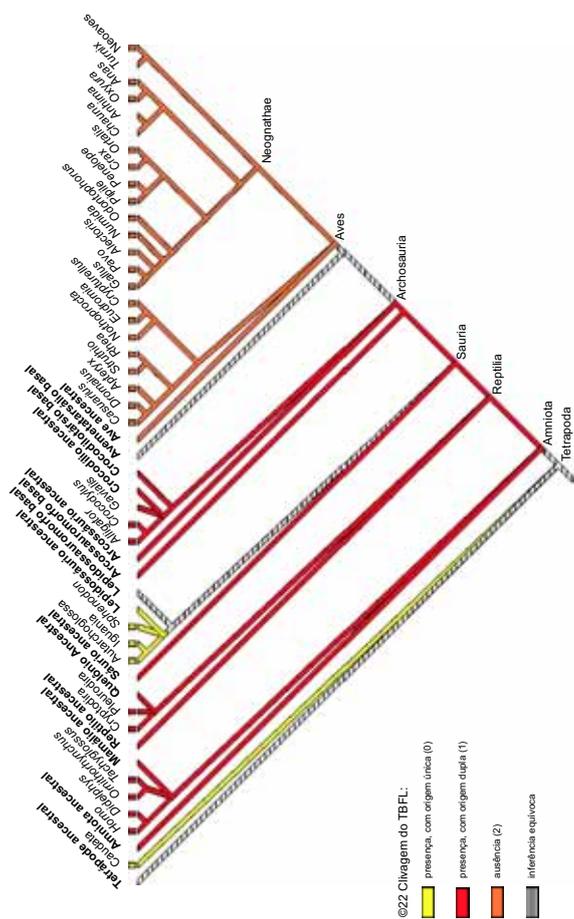


Figura 42. Análise filogenética reversa (VI). Caracteres 21 a 24.

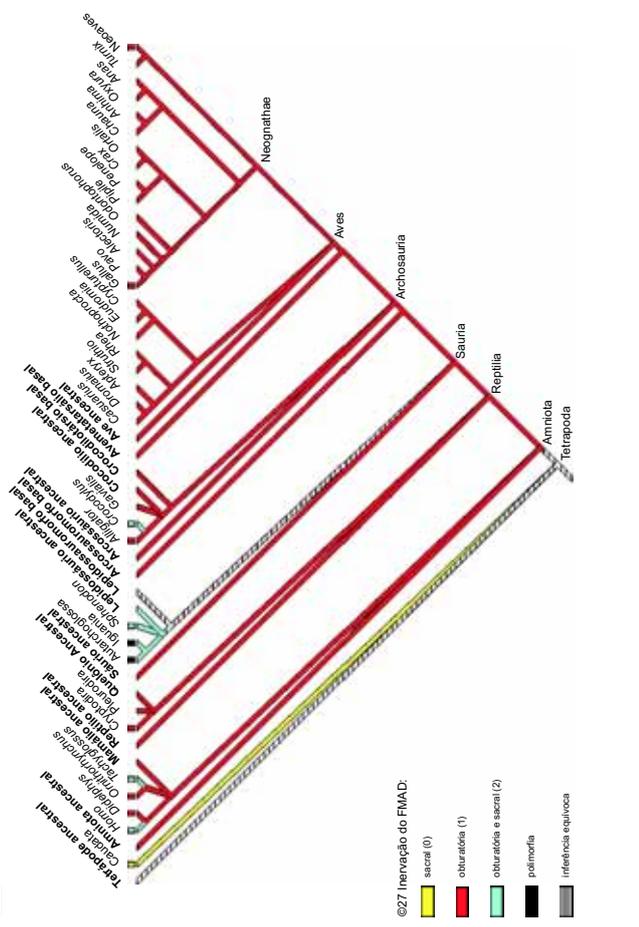
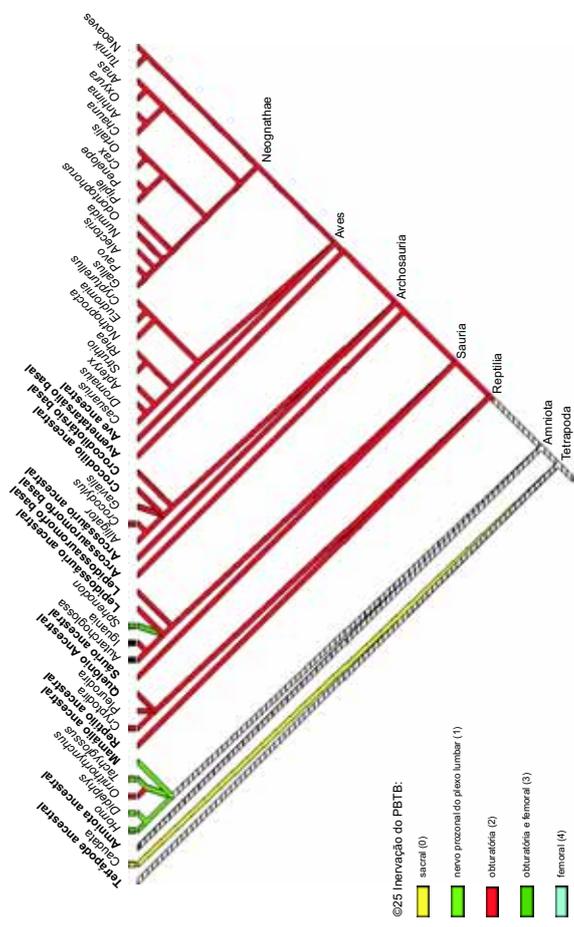
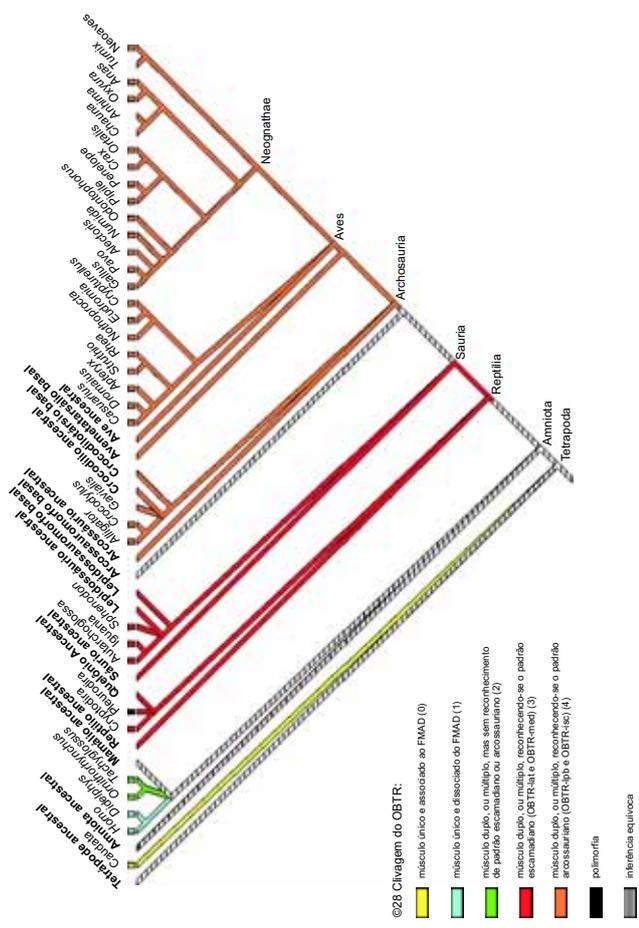
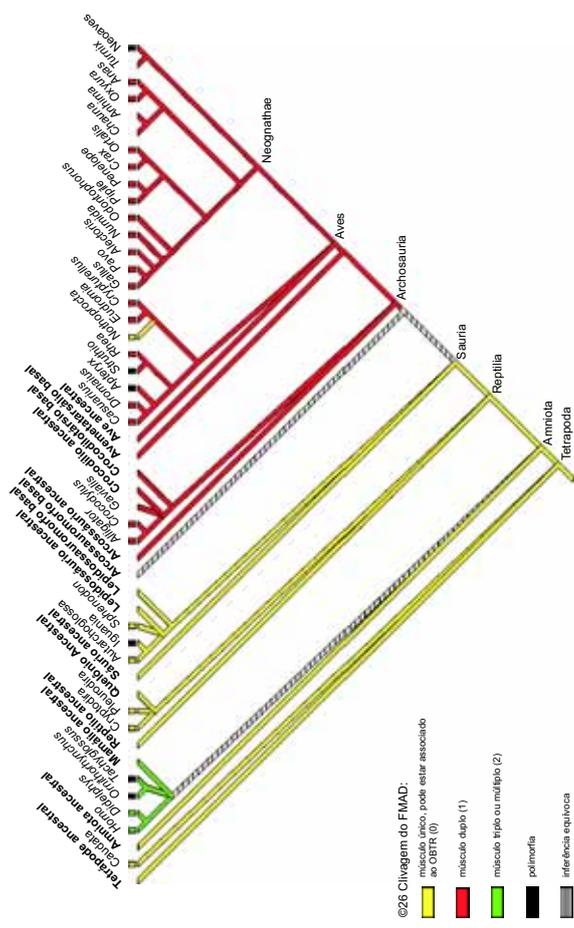


Figura 43. Análise filogenética reversa (VII). Caracteres 25 a 28.

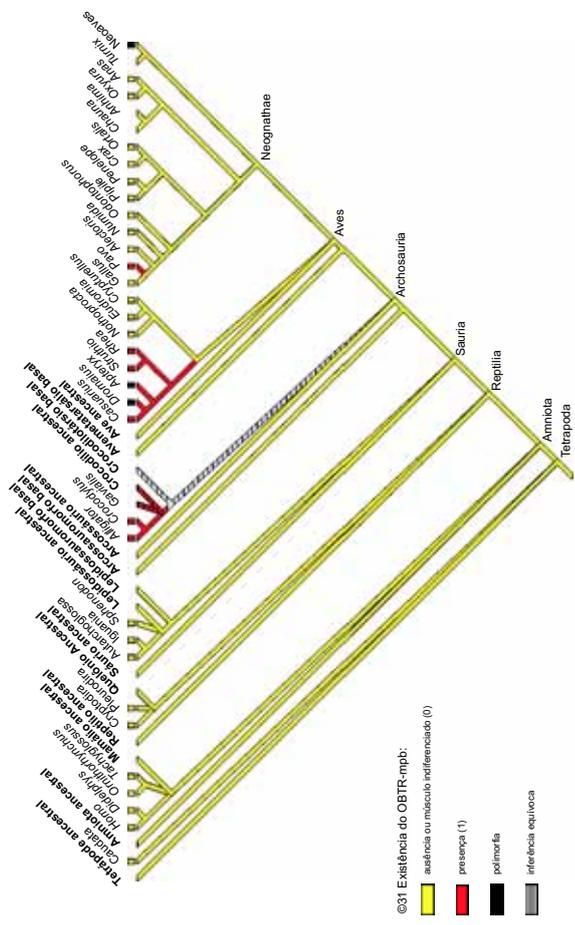
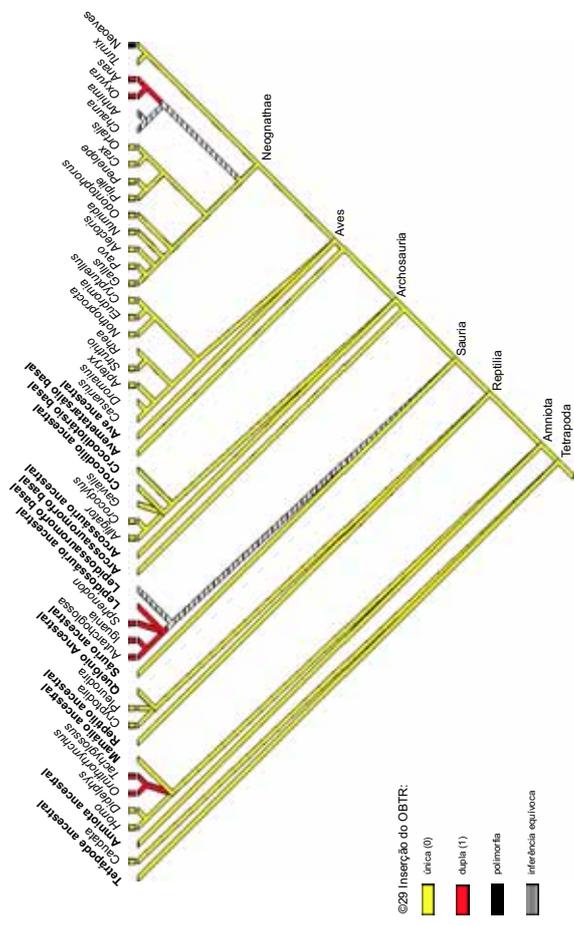
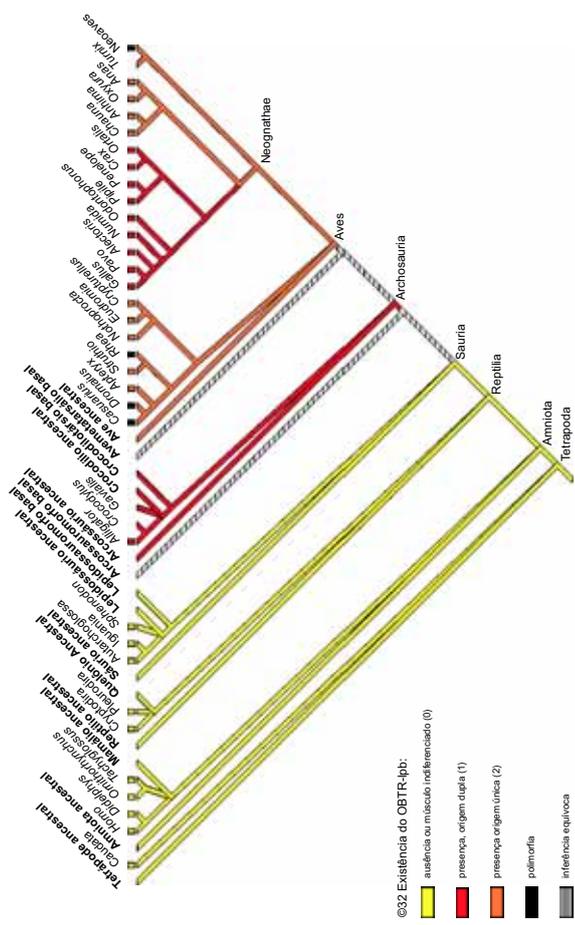
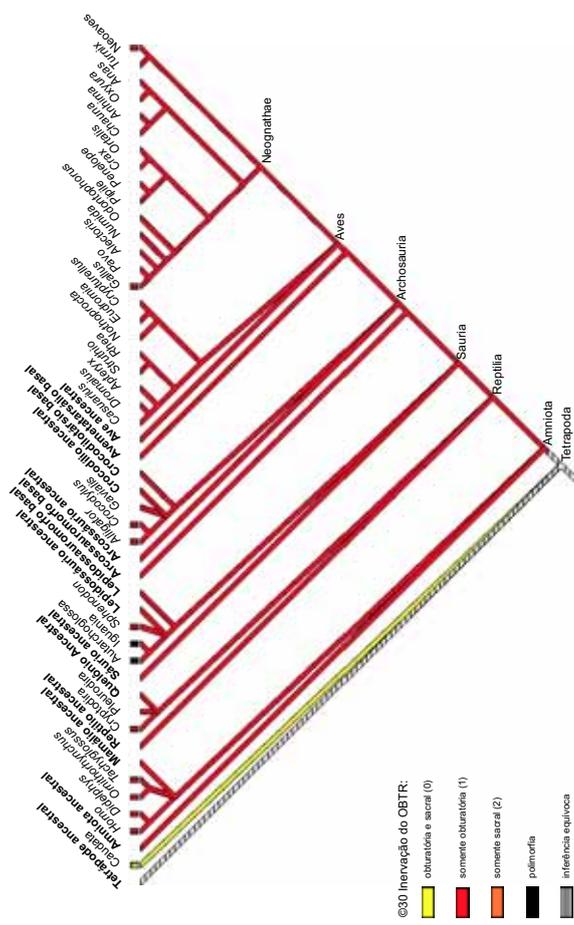


Figura 44. Análise filogenética reversa (VIII). Caracteres 29 a 32.

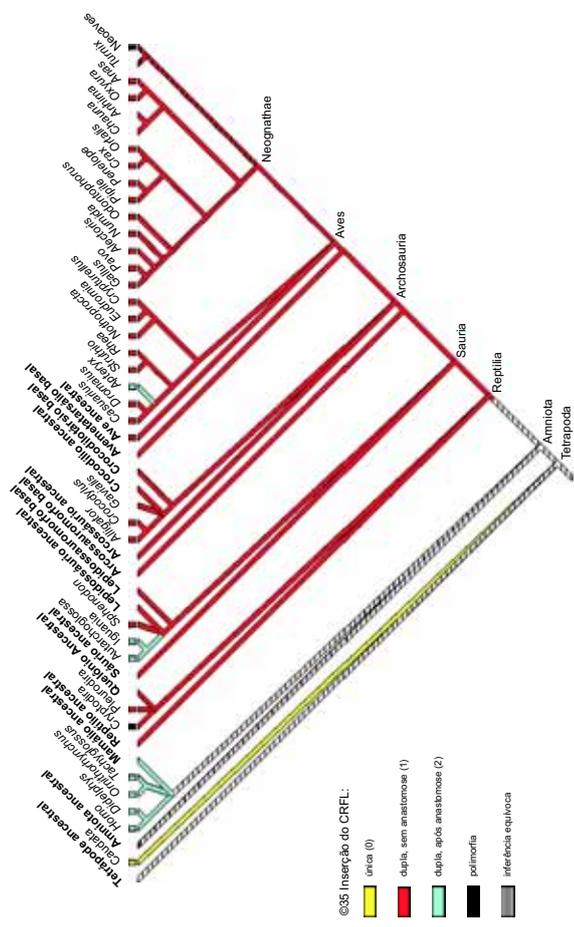
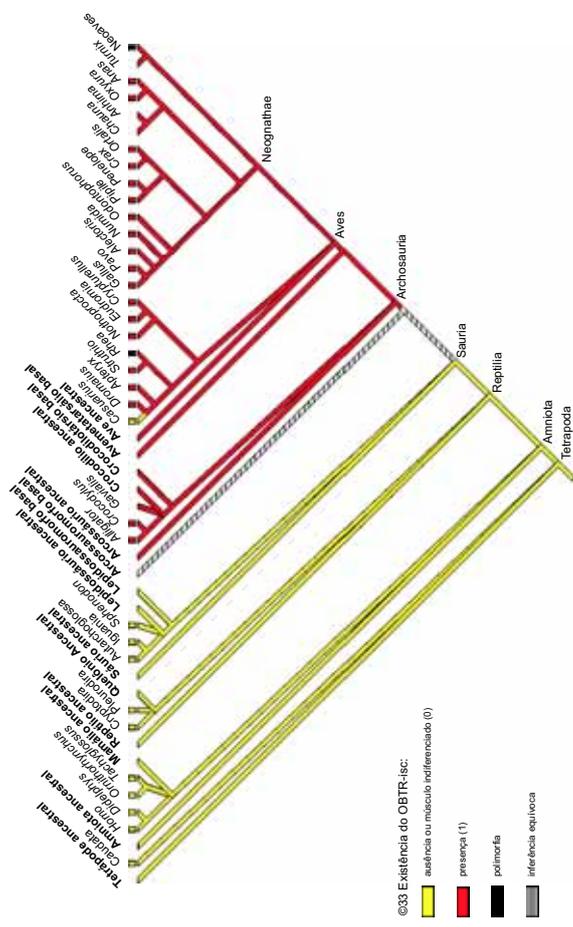
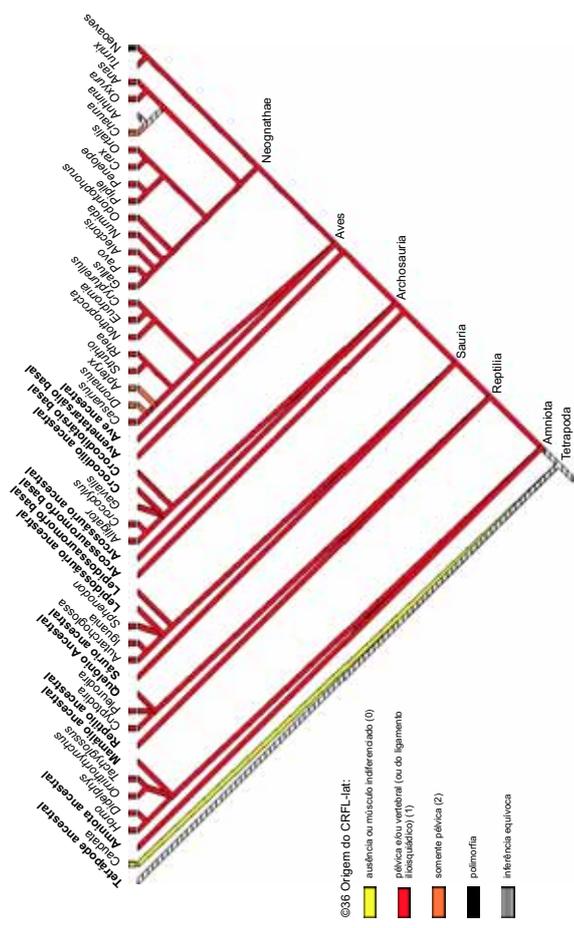
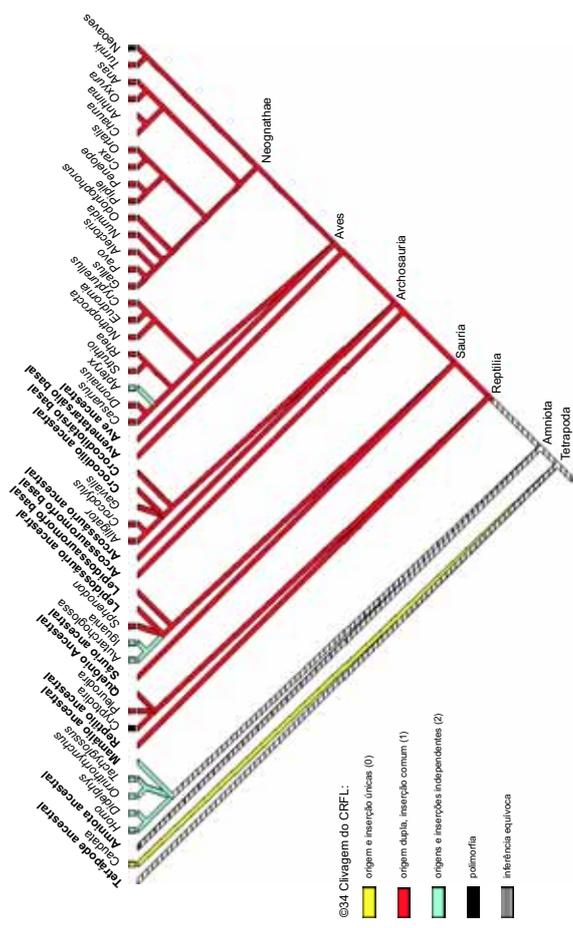


Figura 45. Análise filogenética reversa (IX). Caracteres 33 a 36.

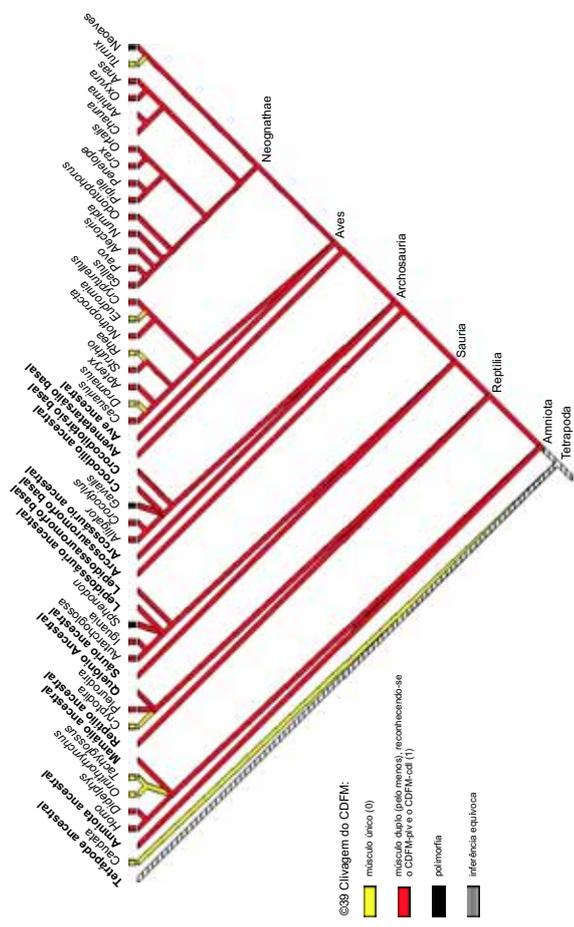
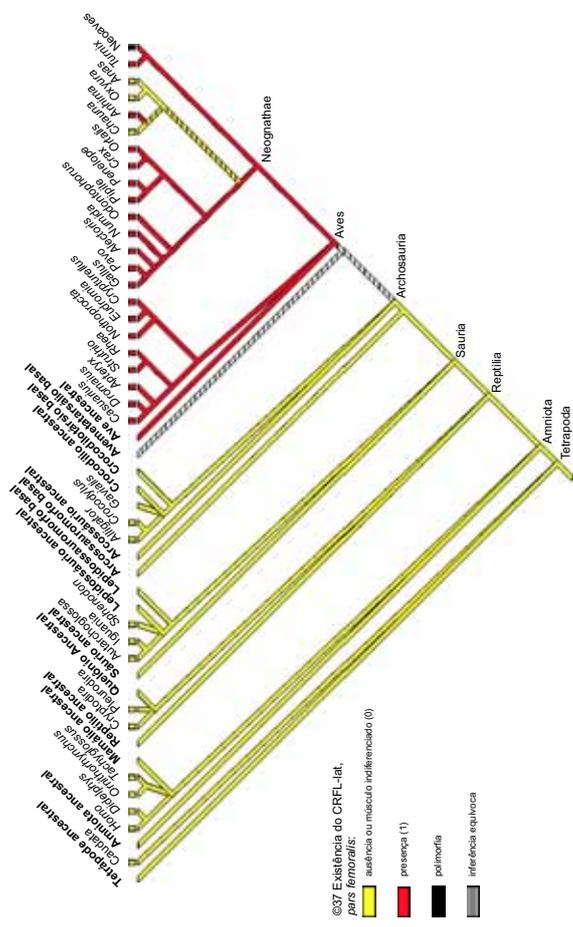
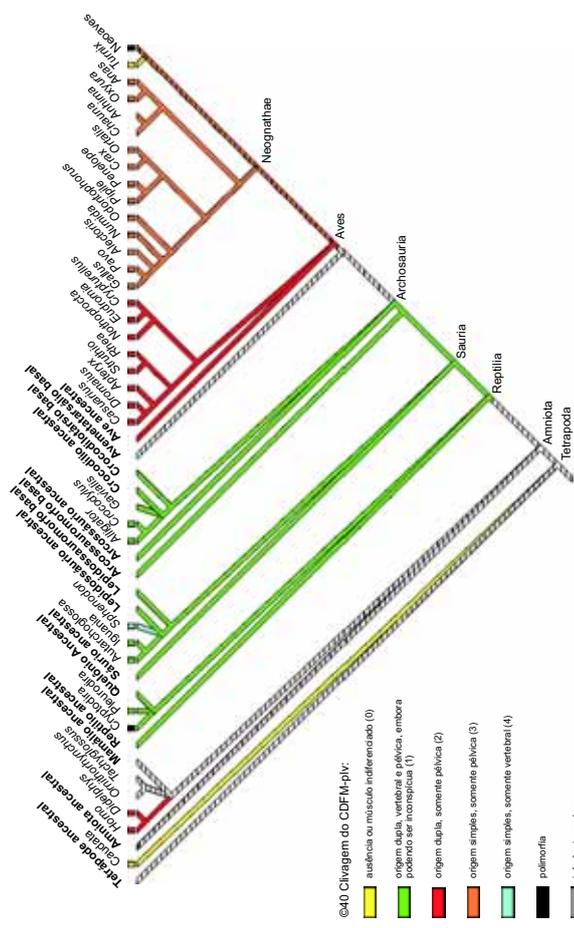
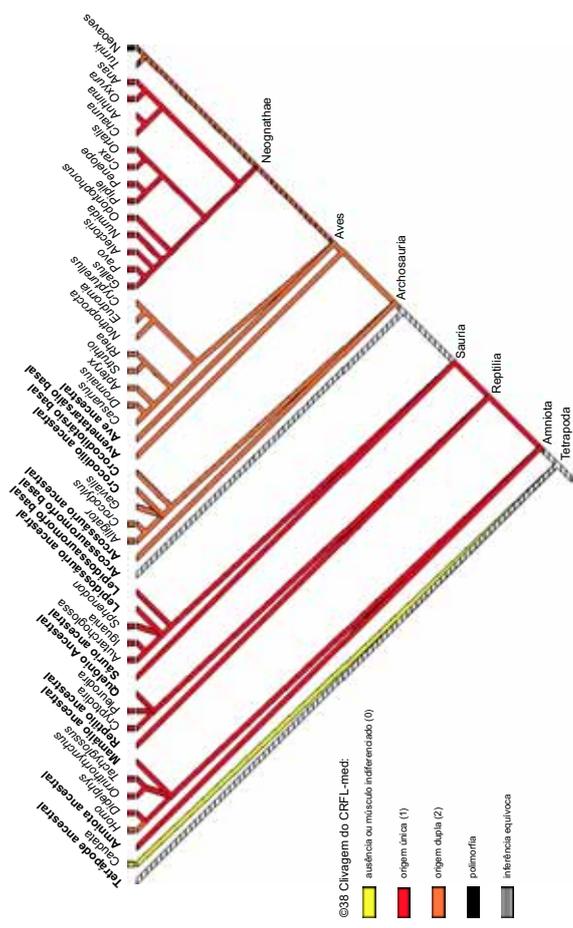


Figura 46. Análise filogenética reversa (X). Caracteres 37 a 40.

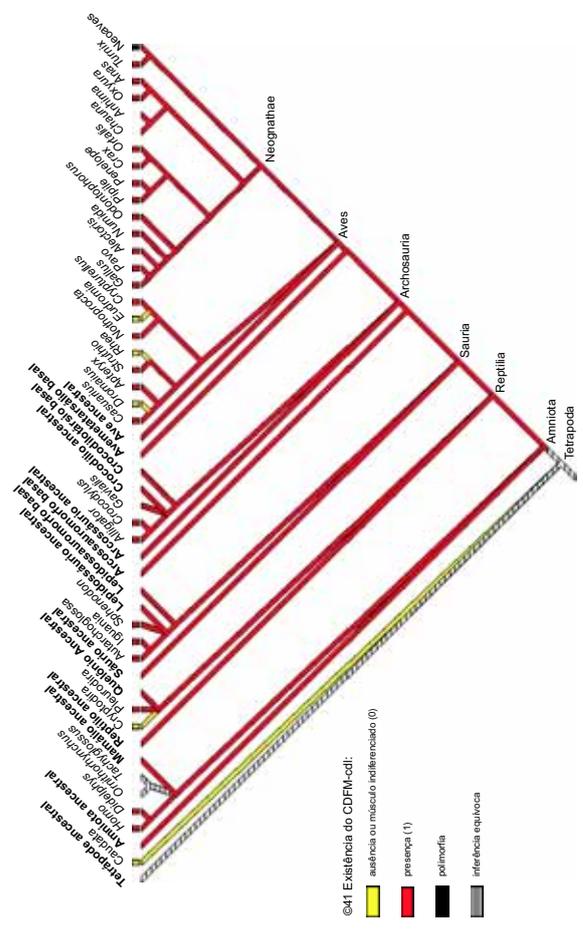
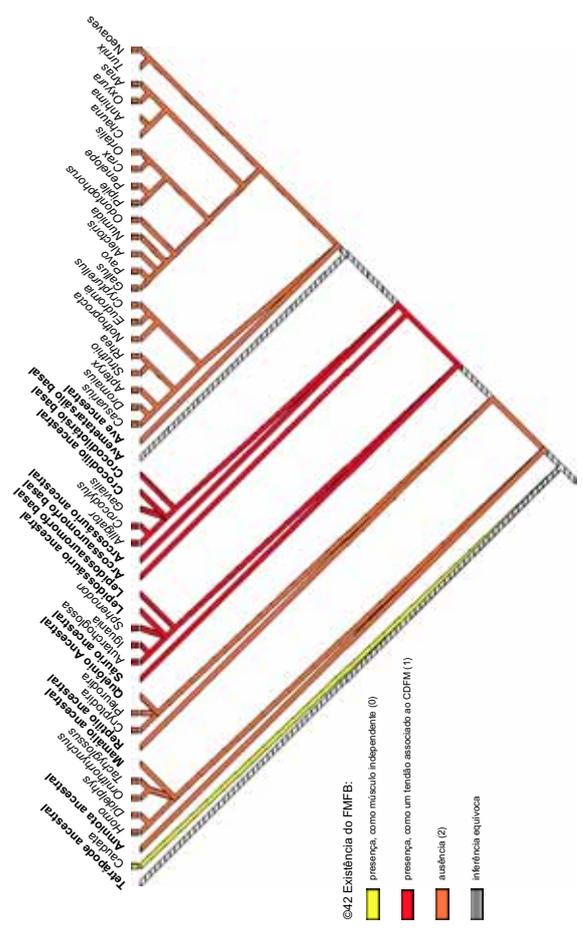


Figura 47. Análise filogenética reversa (XI). Caracteres 41 e 42.

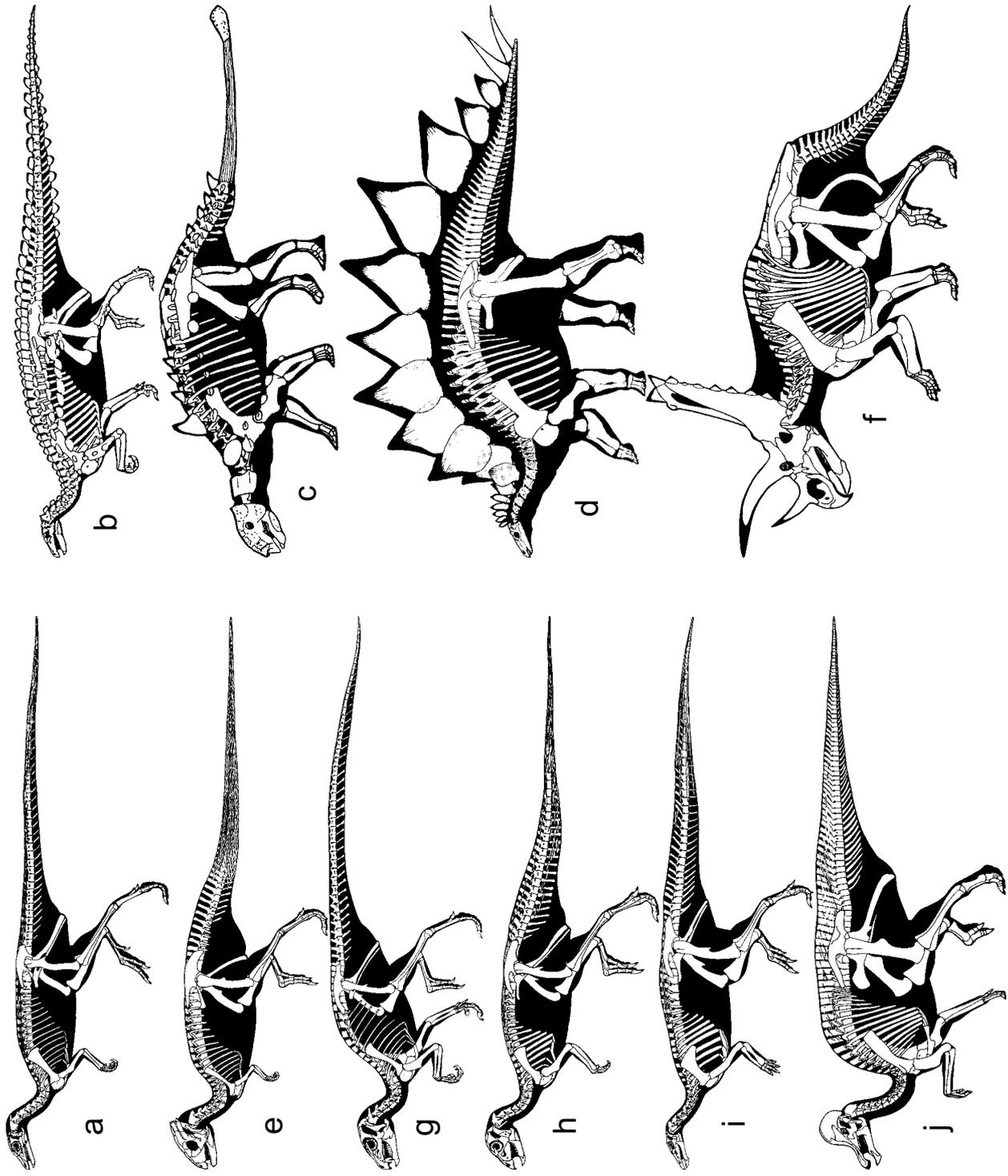


Figura 48. Linhagem sequencial de descendência entre ornitíscios. (a) *Lesothosaurus*. (b-d) Orthopoda: Thyreophorina: *Scelidosaurus* (*Scelidosauria*) (b); *Stegosaurus* (*Stegosauria*) (c); *Dyoplosaurus* (*Ankylosauria*) (d). (e-f) Orthopoda: Cerapoda: *Marginocephalia*. *Homocephale* (*Pachycephalosauria*) (e); *Pentaceratops* (*Ceratopsia*) (f). (g-j) Orthopoda: Neornithopoda: *Heterodontosaurus* (*Heterodontosauria*) (g); *Hypsilophodon* (*Hypsilophodontia*) (h); *Thescelosaurus* (i) e *Corythosaurus* (j) (*Iguanodontia*). Escalas distintas. (a, i, j) Retirado de Brett-Surman (1997), (b, g) retirado de Paul (1987), (c) retirado de Carpenter (1997a), (d) retirado de Dodson (1996), (e) modificado de Paul (1987), (f) retirado de Sues (1997).

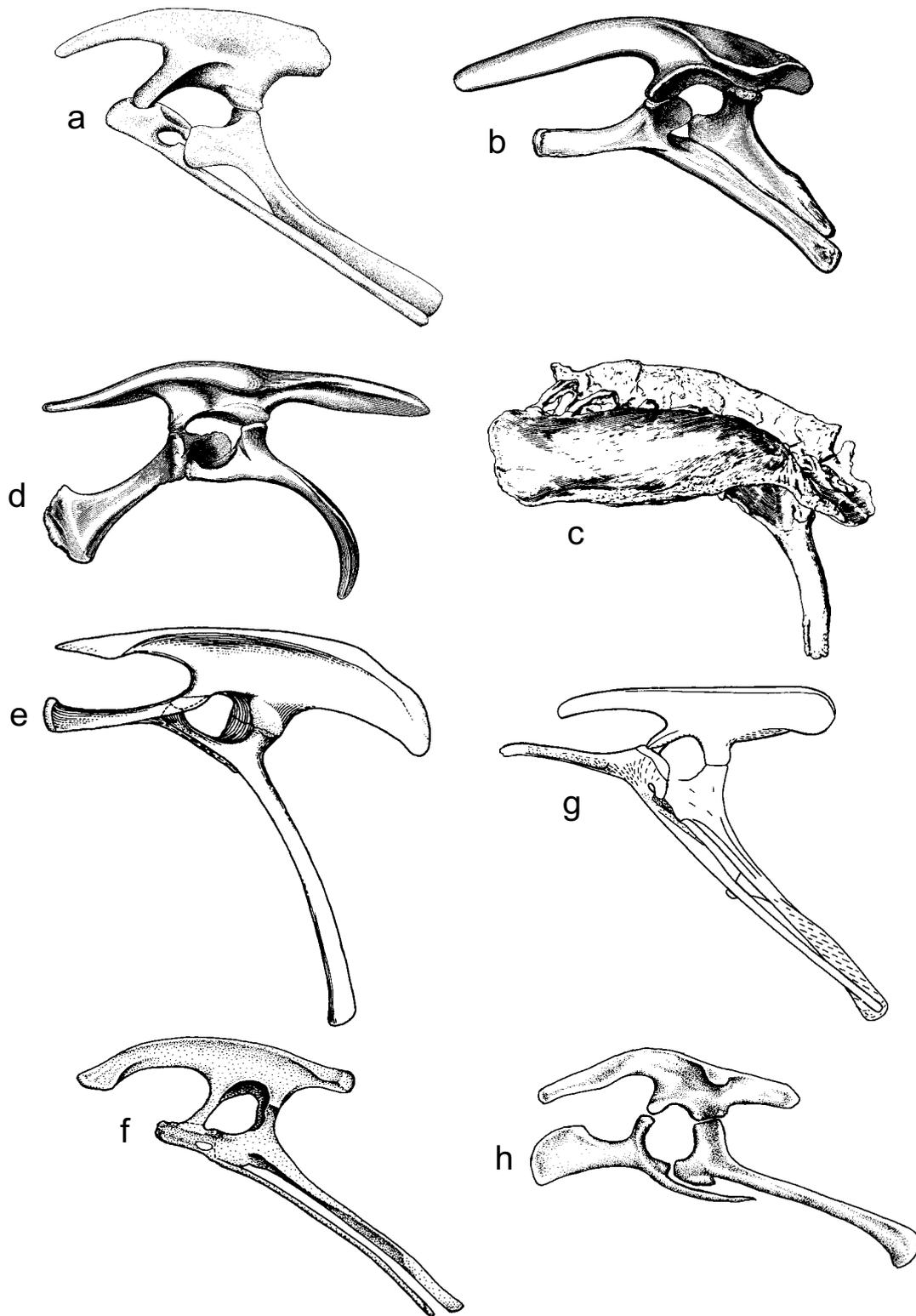


Figura 49. Pelves de ornitisquios (norma lateral esquerda). **(a)** *Lesothosaurus diagnosticus* (segundo Sereno, 1991a), **(b)** *Stegosaurus stenops* (Thyreophora, Eurypoda) (segundo Marsh, 1890), **(c)** *Euoplocephalus tutu* (Thyreophora, Eurypoda) (segundo Coombs & Maryańska, 1990), **(d)** *Triceratops flabellatus* (Ponderopoda, Marginocephalia) (segundo Marsh, 1890), **(e)** *Homalocephale calathocercos* (Ponderopoda, Marginocephalia) (segundo Maryańska, 1990), **(f)** *Heterodontosaurus tucki* (Ornithopoda, Heterodontosauria) (segundo Weishampel & Witmer, 1990), **(g)** *Hysilophodon foxi* (Ornithopoda, Hysilophodontia) (modificado de Galton, 1969), **(h)** *Corythosaurus casuarius* (Ornithopoda, Hadrosauriformes) (segundo Weishampel & Horner, 1990).

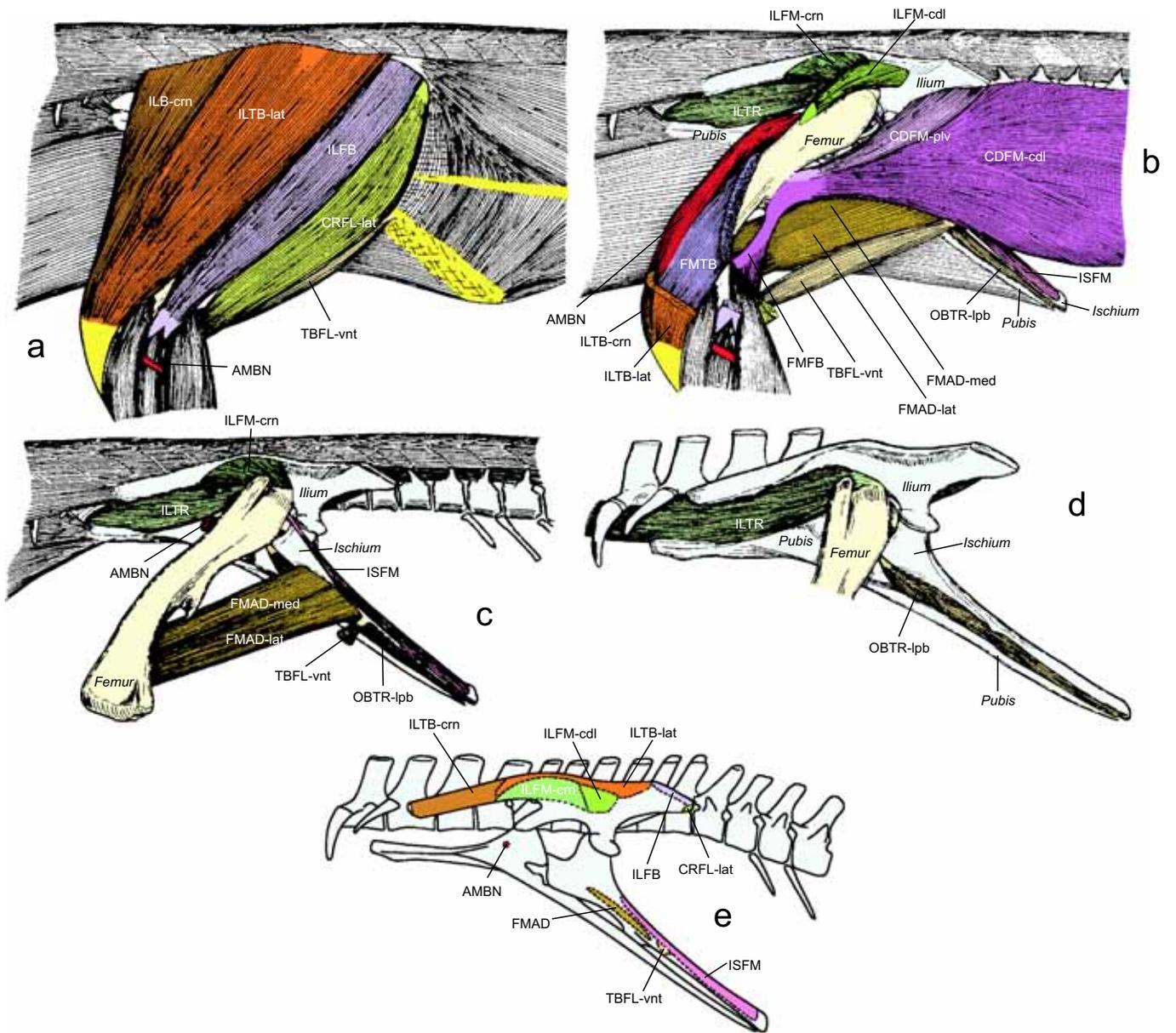


Figura 50. Modelo miológico de Romer (1927b) para *Thescelosaurus*. **(a-d)** Reconstrução mostrando a musculatura; **(e)** superfícies de origens musculares. **(a-d)** Modificado de Romer (1927b), **(e)** modificado de Galton (1969). Siglas musculares conforme tabela 1.

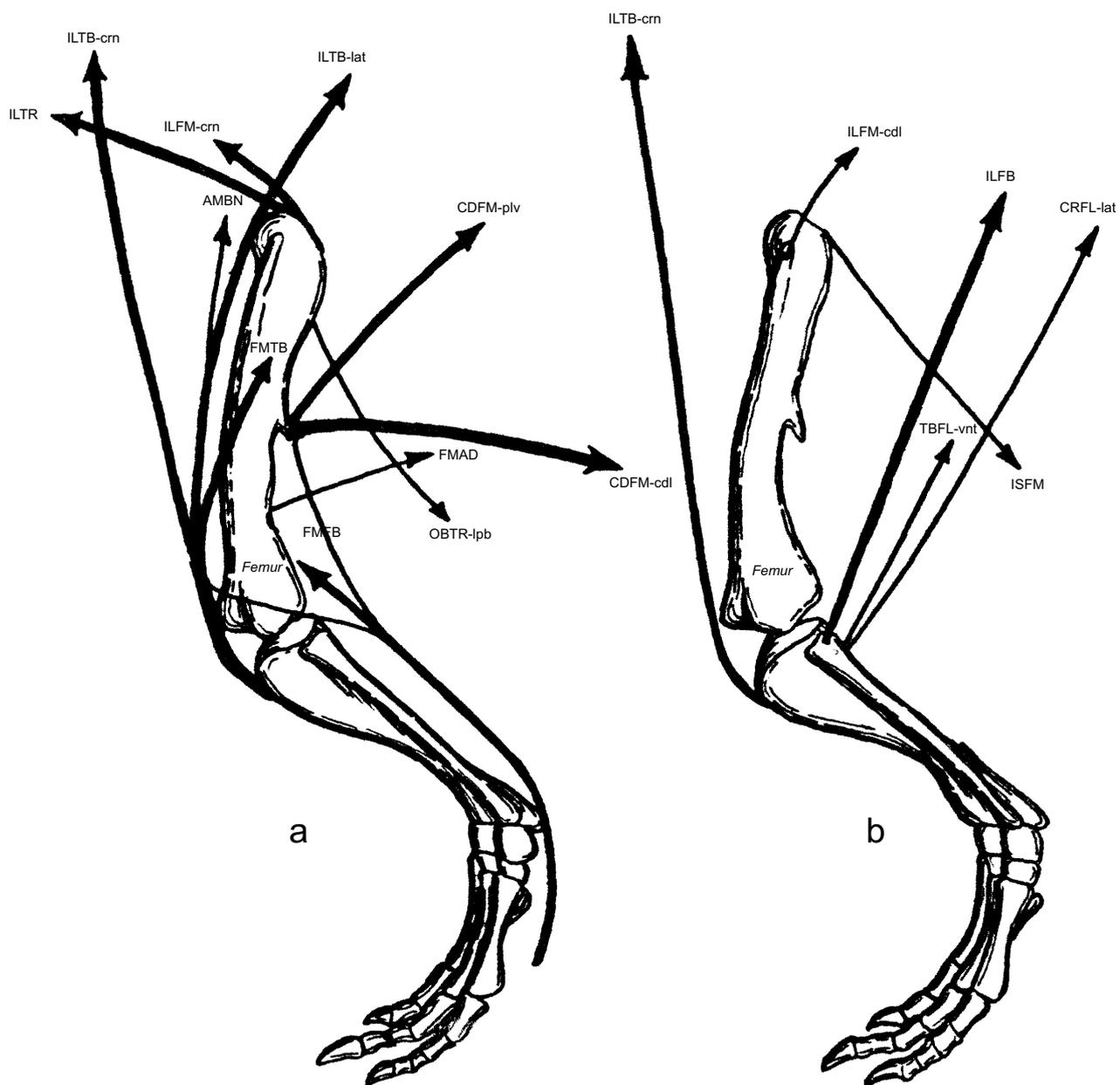


Figura 51. Vetores tensionais hipotetizados no modelo miológico de Romer (1927b) para ornitísquios. **(a)** Membro pélvico em protração. **(b)** Membro pélvico em retração. Modificados de Romer (1927b). Siglas musculares conforme tabela 1.

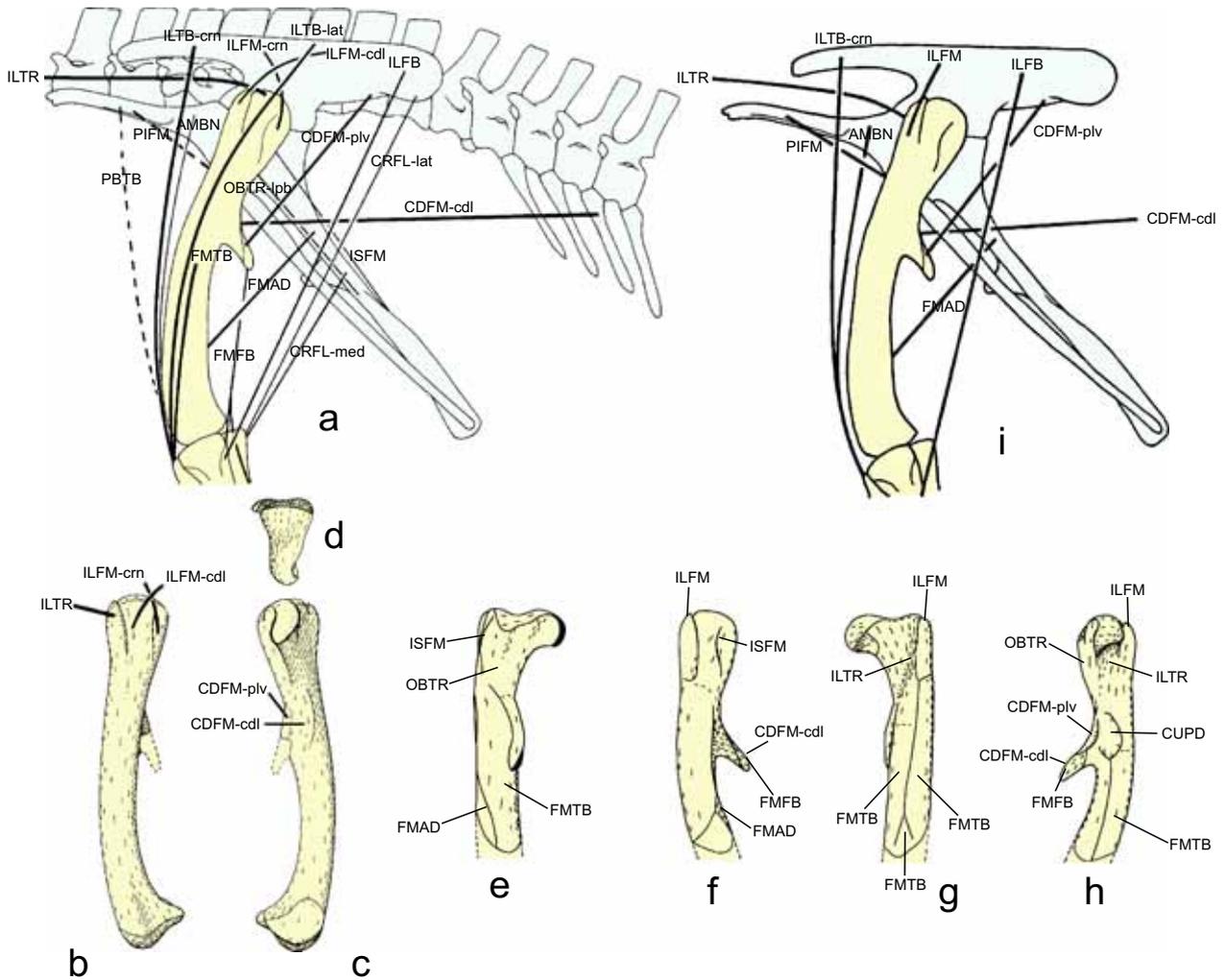


Figura 52. Modelo miológico de Galton (1969, 1974, 1975) para ornitíscuros, baseado-se em *Hypsilophodon foxii* (Ornithopoda, Hypsilophodontia). **(a)** Cursos dos músculos pélvicos, com as origens e inserções hipotetizadas pelo autor (modificado de Galton, 1969). **(b-d)** Fêmur em normas lateral, medial e proximal, respectivamente (modificado de Galton, 1975). **(e-h)** Fêmur mostrando inserções segundo o MPFA (modificado de Galton, 1969). **(i)** Modelo alternativo de Walker (1977), mostrando apenas alguns músculos (modificado de Walker, 1977). Siglas musculares conforme tabela 1.

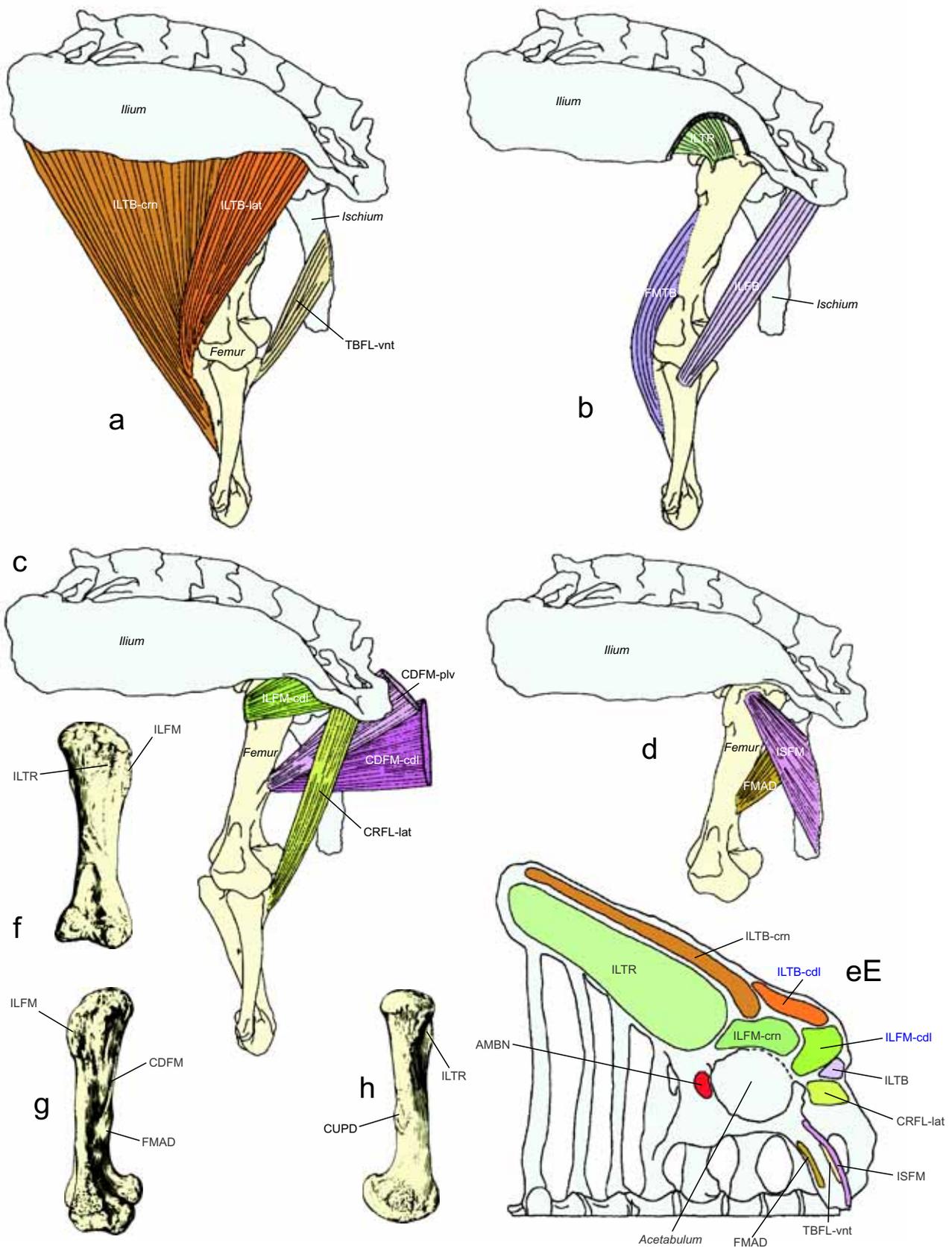


Figura 53. Modelo miológico de Coombs (1979) para *Euoplocephalus tutu* (Ornithischia, Thyreophora, Eurypoda). **(a-d)** Membro pélvico em norma lateral, mostrando origens e inserções de alguns músculos. **(e)** Hemi-pelve esquerda em norma ventral, evidenciando origens musculares. **(f-h)** Fêmur esquerdo, em normas cranial, lateral e medial, respectivamente, onde algumas inserções podem ser hipotetizadas em conformidade ao modelo miológico aqui sugerido. Todos modificados de Coombs (1979). Siglas musculares conforme tabela 1.

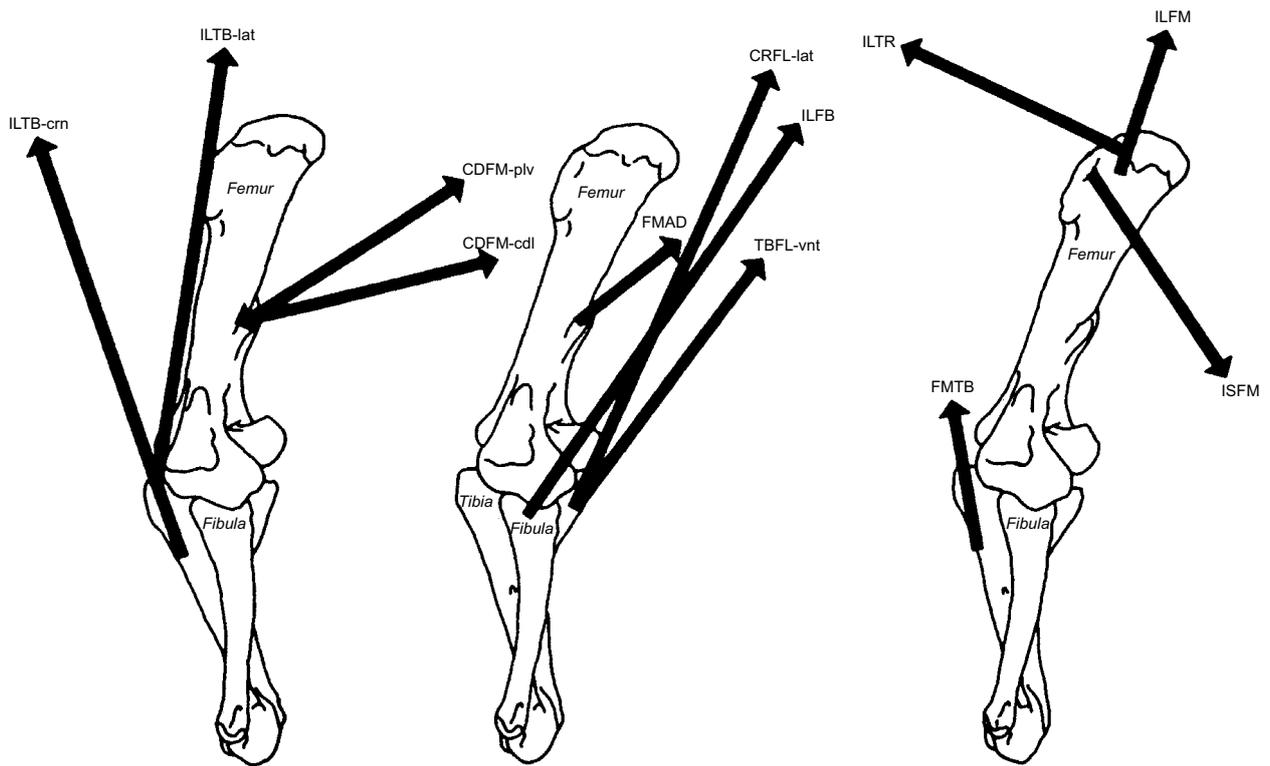


Figura 54. Vetores musculares conforme hipótese de Coombs (1979) para *Euoplocephalus tutu* (Ornithischia, Thyreophora, Euryopoda) em norma lateral esquerda (modificado de Coombs, 1979). Siglas musculares conforme tabela 1.

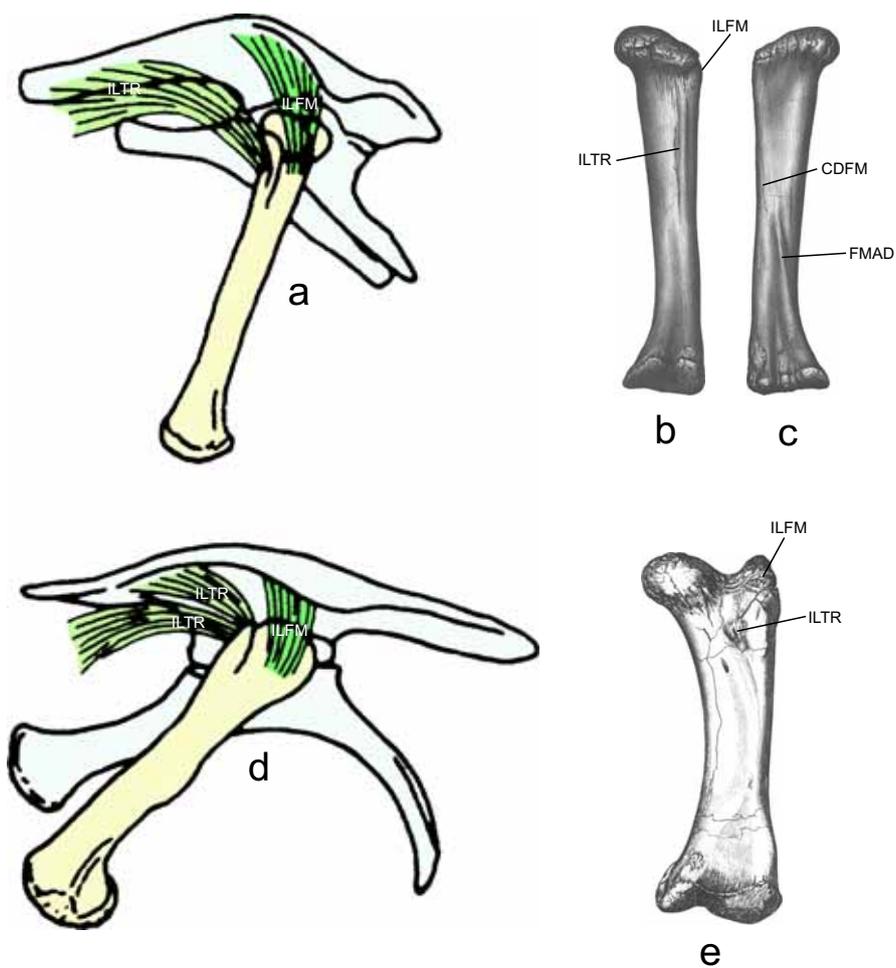


Figura 55. Modelo miológico parcial de Bakker (1971), mostrando as origens e inserções do ILTR e ILFM. **(a-c)** *Stegosaurus* (Thyreophora, Stegosauria), norma lateral da pelve e fêmur **(a)**, fêmur isolado em normas cranial **(b)** e medial **(c)**. **(d-e)** *Triceratops* (Ponderopoda, Ceratopsia), norma lateral da pelve e do fêmur **(d)**, fêmur isolado em norma cranial **(e)**. (a,d) Modificado de Bakker (1971), (b,c) modificado de Ostrom & MacIntosh (1966), (e) modificado de Dodson (1996). Siglas musculares conforme tabela 1.

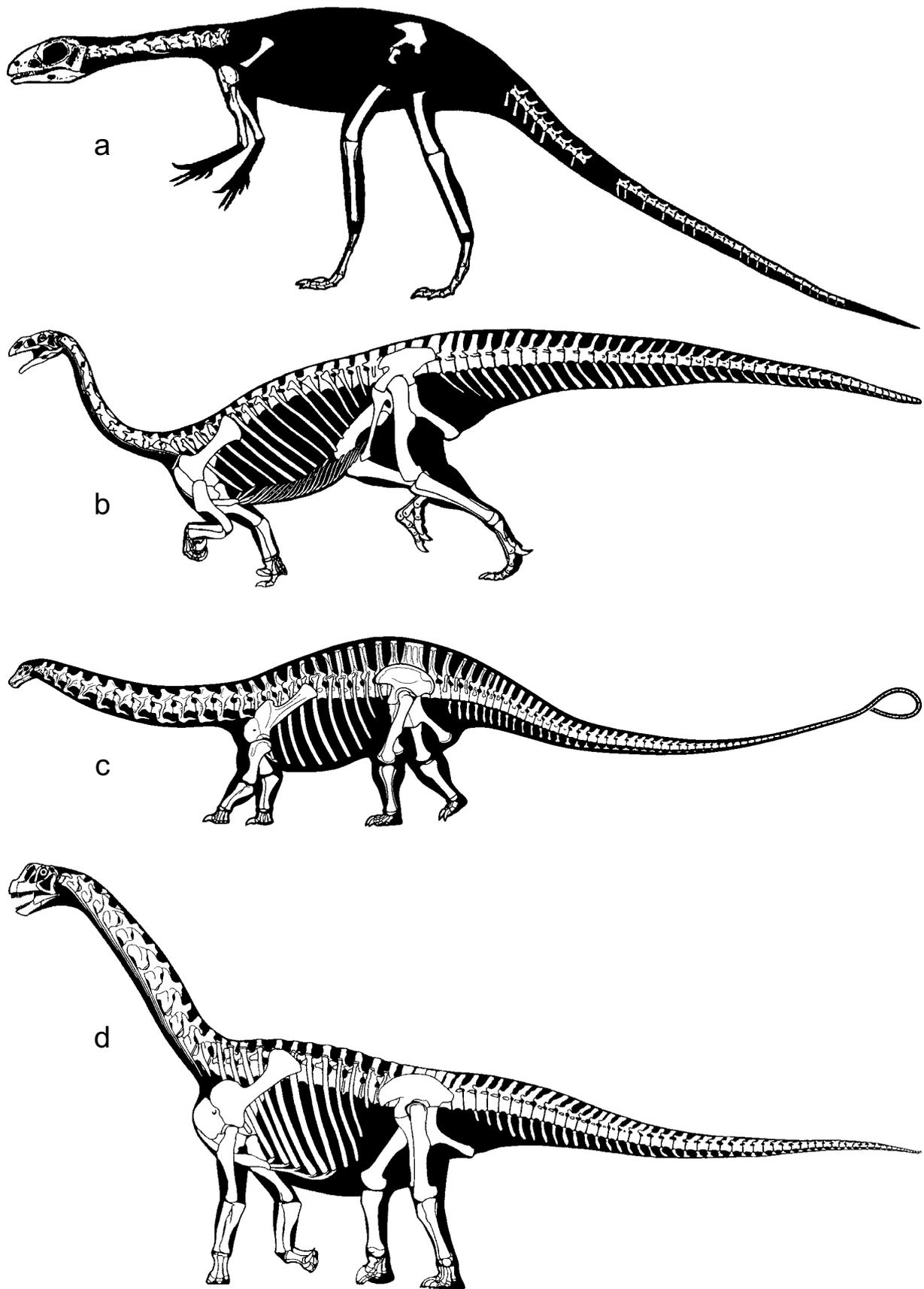


Figura 56. Exemplos das duas linhagens primárias de sauropodomorfos (Pachypodosauria). Prosauropoda: *Thecodontosaurus* (a) e *Plateosaurus* (b). Sauropoda: *Apatosaurus* (c) e *Camarasaurus* (d). Escalas distintas. (a) Retirado de Upchurch (1997a), (b) retirado de Paul (1988), (c) retirado de Wilson & Sereno (1998), (d) retirado de McIntosh *et al.* (1997).

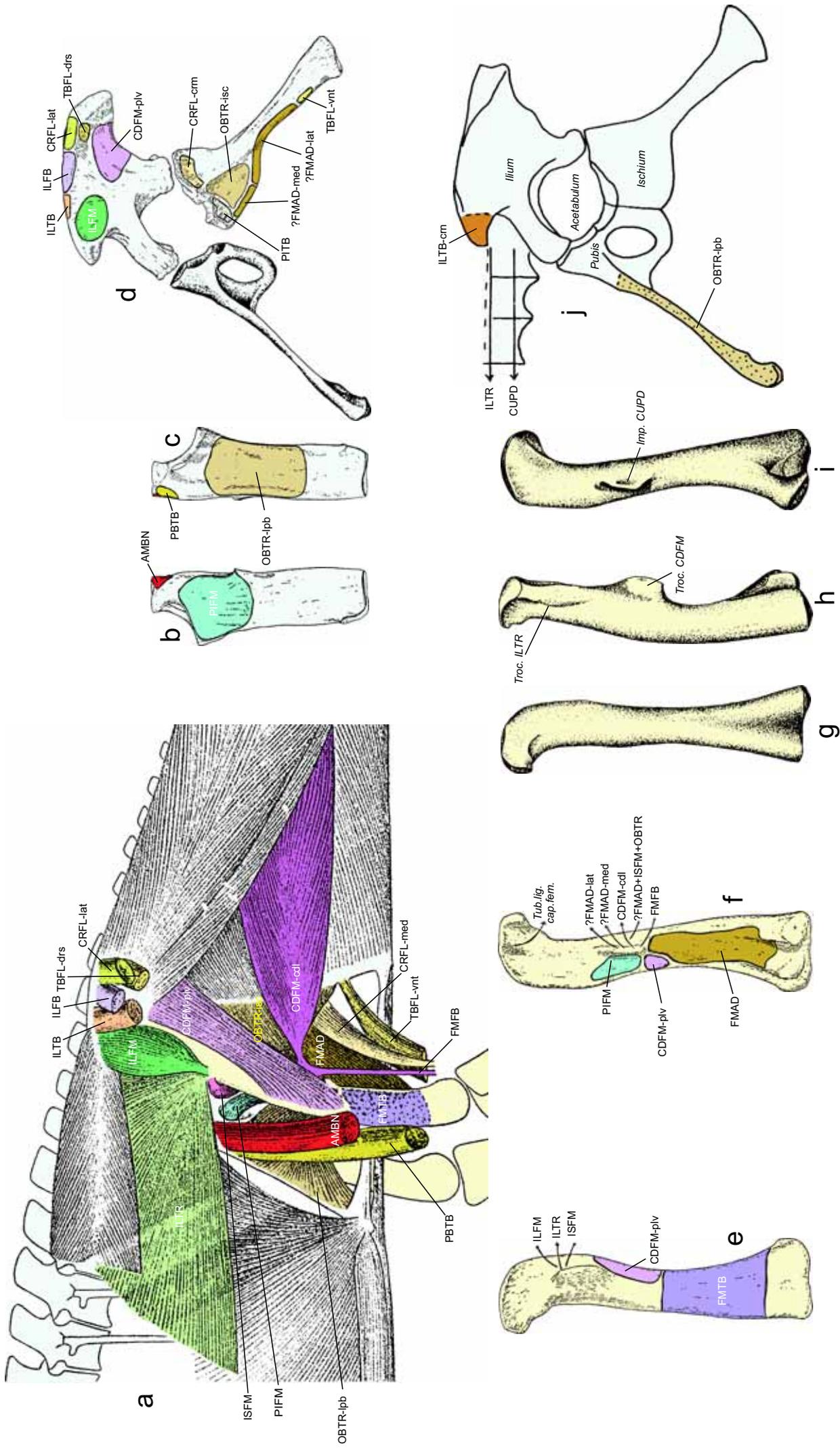


Figura 57. Hipóteses miológicas para o saurísquio paquidossáurio *Plateosaurus engelhardti* (Prosauropoda). (a) Modelo de Huene (1908) mostrando os músculos pélvicos em norma lateral; (b-c) púbis, normas cranial e caudal, respectivamente; (d) pelve, norma lateral; (e-f) fêmur, em normas cranial e caudal, respectivamente; (g-i) fêmur, em normas cranial, lateral e medial, respectivamente. (j) Proposta miológica parcial de Galton (1969), mostrando apenas alguns músculos. Escalas aproximadas de Huene (1908), exceto (d, púbis) parcialmente modificado de Galton (1990); (g-i) modificados de Galton (1990); (j) modificado de Galton (1969). Siglas musculares conforme tabela 1, abreviaturas: **Troc.** (*Trochanter*), **Tub.lig.cap.fem.** (*Tuberositas ligamenti capiti femoris*).

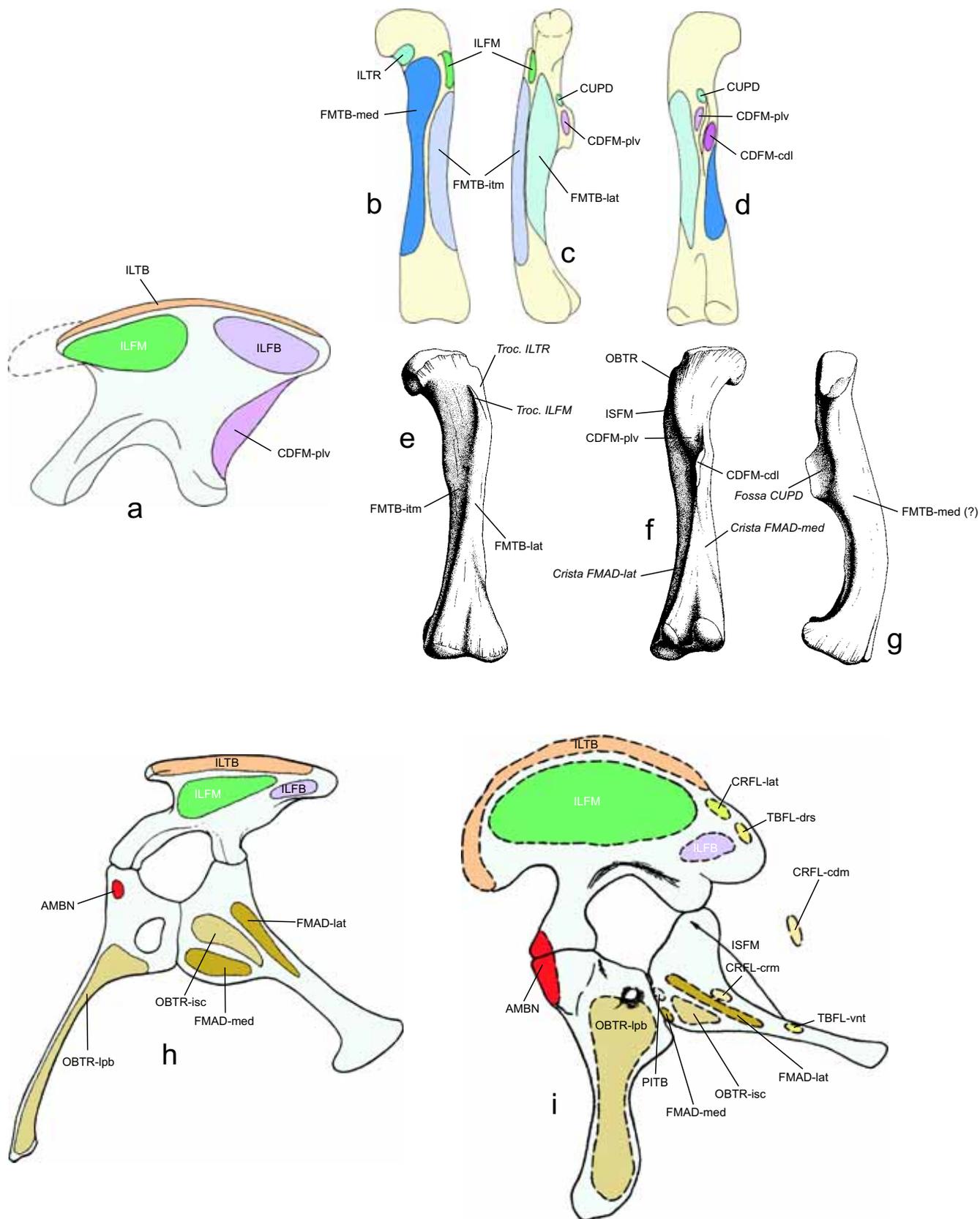


Figura 58. Hipóteses miológicas para saurísquios paucipodossáurios. **(a-d)** Modelo parcial de Cooper (1981a) para *Massospondylus carinatus* (Prosauropoda). Ílio **(a)** e fêmur em normas cranial **(b)**, lateral **(c)** e caudal **(d)**. **(e-g)** Aplicação do MPHA na topografia femoral. Fêmur em normas cranial **(e)**, caudal **(f)** e medial **(g)**. **(h)** Proposta de Colbert (1964) para as origens musculares da pelve de *Thecodontosaurus* (Prosauropoda). **(i)** Proposta de Romer (1923c) para as origens musculares da pelve de *Camarasaurus* (Sauropoda). Escalas distintas. (a-g) Modificados de Cooper (1981a), (h) modificado de Colbert (1964), (i) modificado de Romer (1923c). Siglas musculares conforme tabela 1, abreviaturas: **Troc.** (Trochanter).

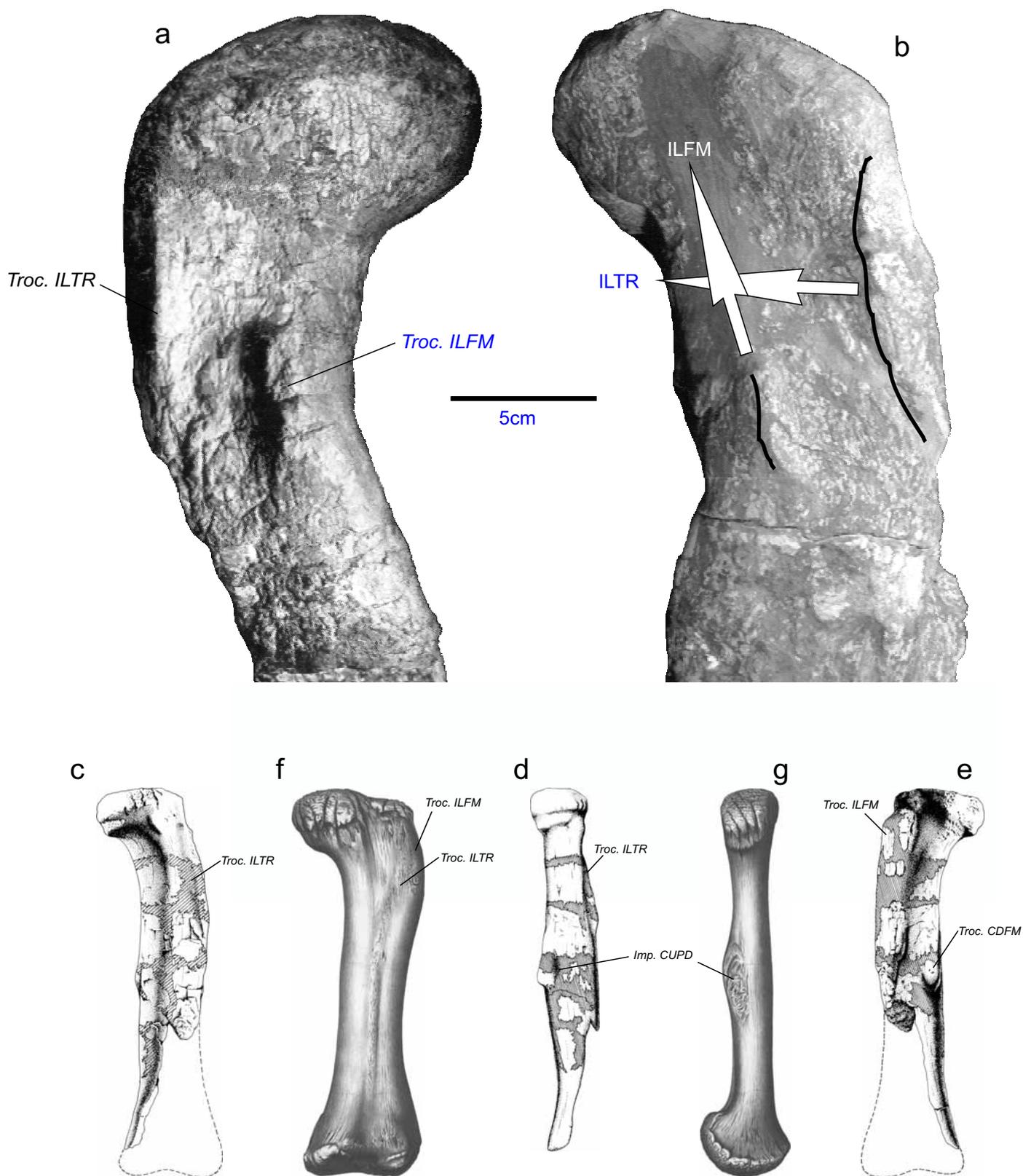


Figura 59. Inserções do ILFM e ILTR em paquidossáurios. **(a-b)** *Plateosaurus engelhardti* (Prosauropoda, Palaeosauria, Plateosauria), extremidade proximal do fêmur (norma cranial) direito (AMNH s/nº) e esquerdo (AMNH 2106), respectivamente. Note o trocânter ILFM disposto medialmente e seu vetor dirigido dorsalmente, assim como o trocânter ILTR disposto lateralmente, relativamente mais proximal, e seu vetor dirigido cranialmente. **(c-e)** Fêmur esquerdo de *Vulcanodon* (Sauropoda) (modificado de Cooper, 1981b). **(f-g)** Fêmur esquerdo de *Apatosaurus* (Sauropoda, Neosauropoda, Diplodocimorpha) (modificado de Ostrom & McIntosh, 1966). Siglas musculares conforme tabela 1, abreviaturas: **Imp.** (*Impressio*), **Troc.** (*Trochanter*).

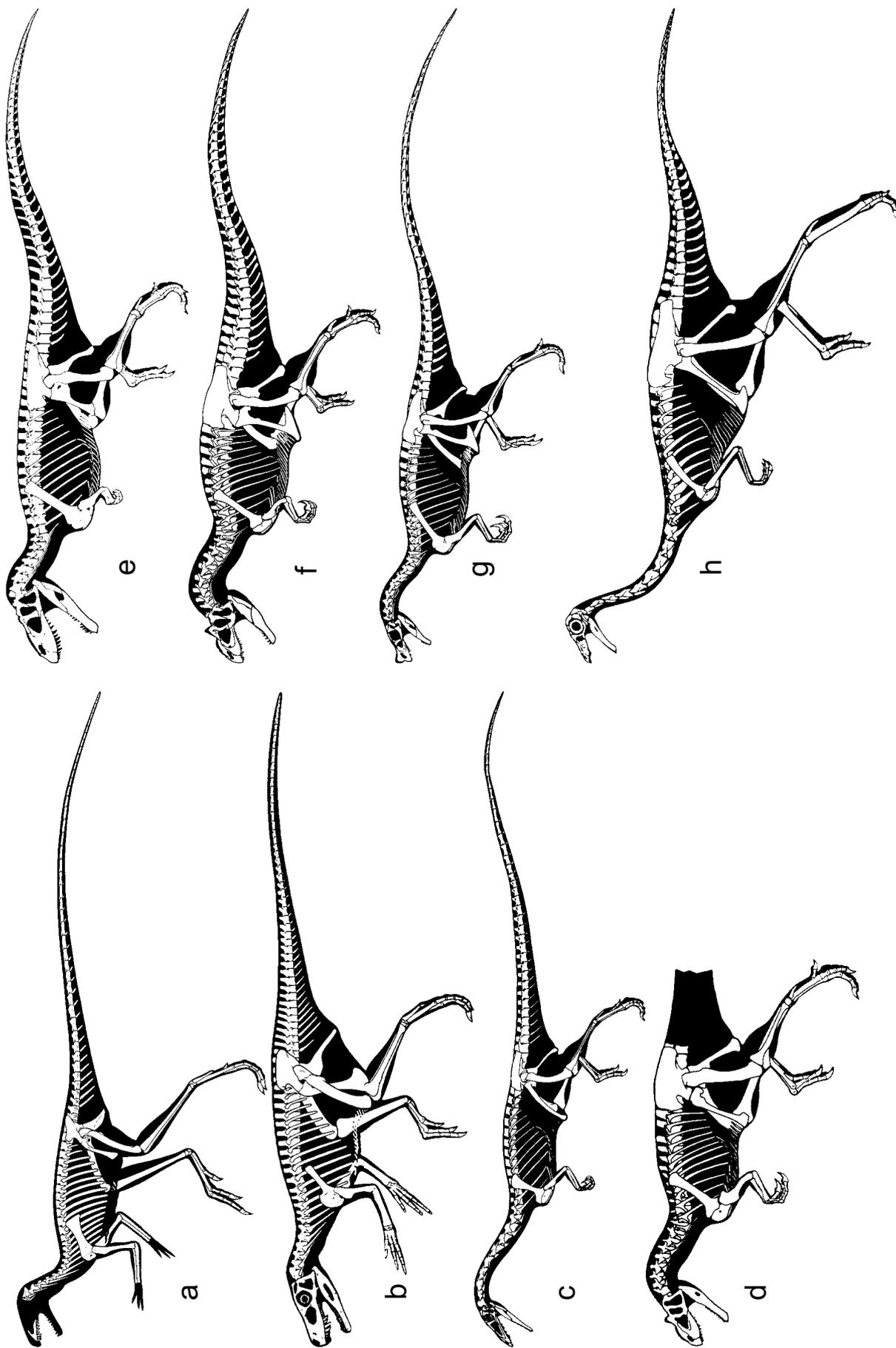


Figura 60. Linhagem sequencial de descendência entre terópodes (l). *Marasuchus* foi incluído dado suas características plesiomórficas. (a) Dinosauriformes: *Marasuchus*. (b) Herreravia: *Herrerasaurus* (Herrerasauria). (c) Neoteropoda: *Rioarribasaurus* (Ceratosauria). (d) Avipoda: *Platnitzyksaurus*. (e) Dinosauriformes: *Tonvosaurus* (Megalosauria). (f) Neotetanurae: *Allosaurus* (Carnosauria). (g) Avetheropoda: *Omitholestes*. (h) Maniraptoriformes: *Gallimimus* (Arctometatarsalia). Escalas distintas. (a) Retirado de Sereno & Arcucci (1994), (b) retirado de Sereno (1993), (c, d, e, g, h) retirado de Paul (1988), (f) retirado de Paul (1987).

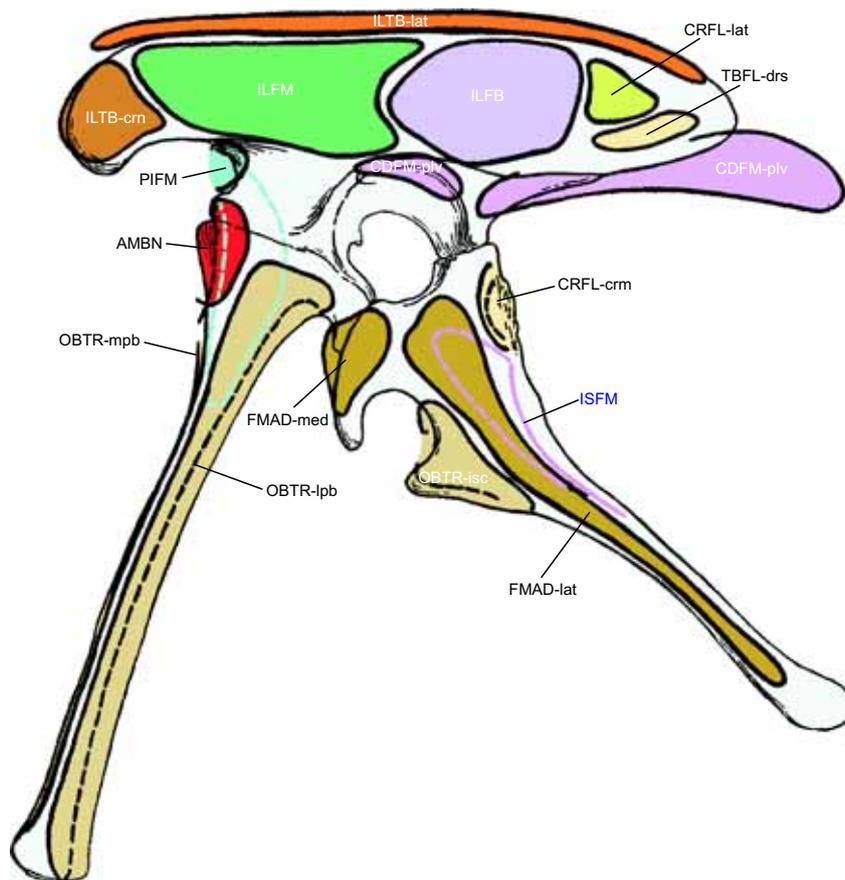


Figura 61. Pelve (norma lateral) de *Ornitholestes hermanni* (Theropoda, Avetheropoda) segundo o modelo miológico de Gregory & Camp (1918). Modificado de Gregory & Camp (1918). Siglas musculares conforme tabela 1.

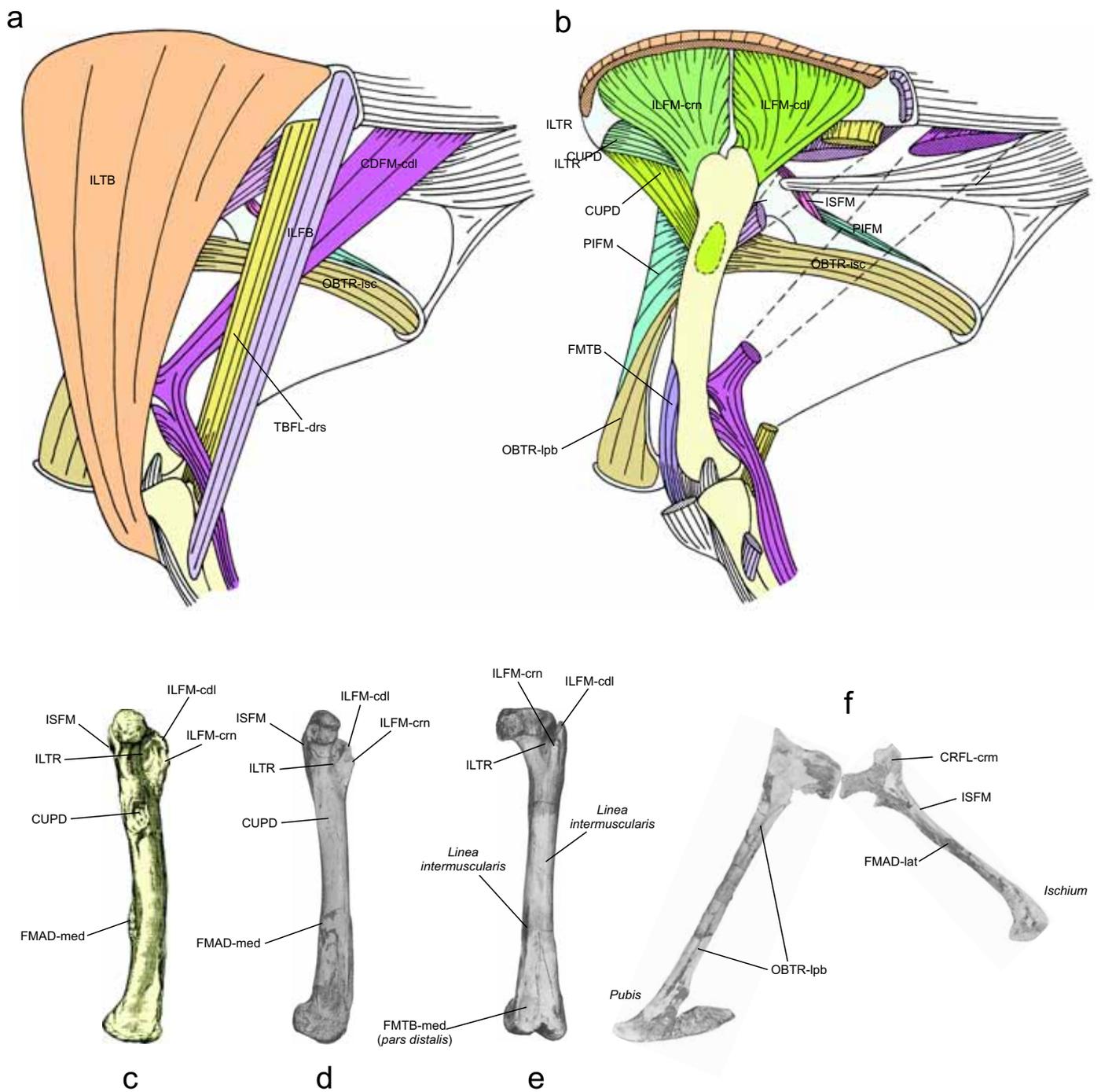


Figura 62. Modelos miológicos de Russel (1972) para terópodes aveterópodes ornitomimossáurios. (a-b) Musculatura pélvica superficial e profunda, respectivamente, de *Dromiceiomimus* (modificado de Russel, 1972). (c) Fêmur esquerdo (norma medial) de *Struthiomimus* (modificado de Osborn, 1916). (d-e) Fêmur esquerdo (normas medial e cranial, respectivamente) de *Gallimimus* (modificado de Osmólska et al., 1972). (f) Púbis e ísquio de *Gallimimus*, norma lateral (modificado de Osmólska et al., 1972). Siglas musculares conforme tabela 1.



Figura 63. Linhagem sequencial de descendência entre terópodes (II). (a) Tyrannosaurus (Deinodontia). (b) Sauraves: *Erikosaurus* (Oviraptorosauria). (c) Eumaniraptora: *Deinonychus* (Paraves). (d-e) Aves: *Rhea* (Palaeognathae) e *Columba* (Neognathae). Escalas distintas. (a,d) Retirado de Paul (1988), (b) retirado de Chapman (1997), (c) retirado de Paul (1987), (e) retirado de Chatterjee (1997).

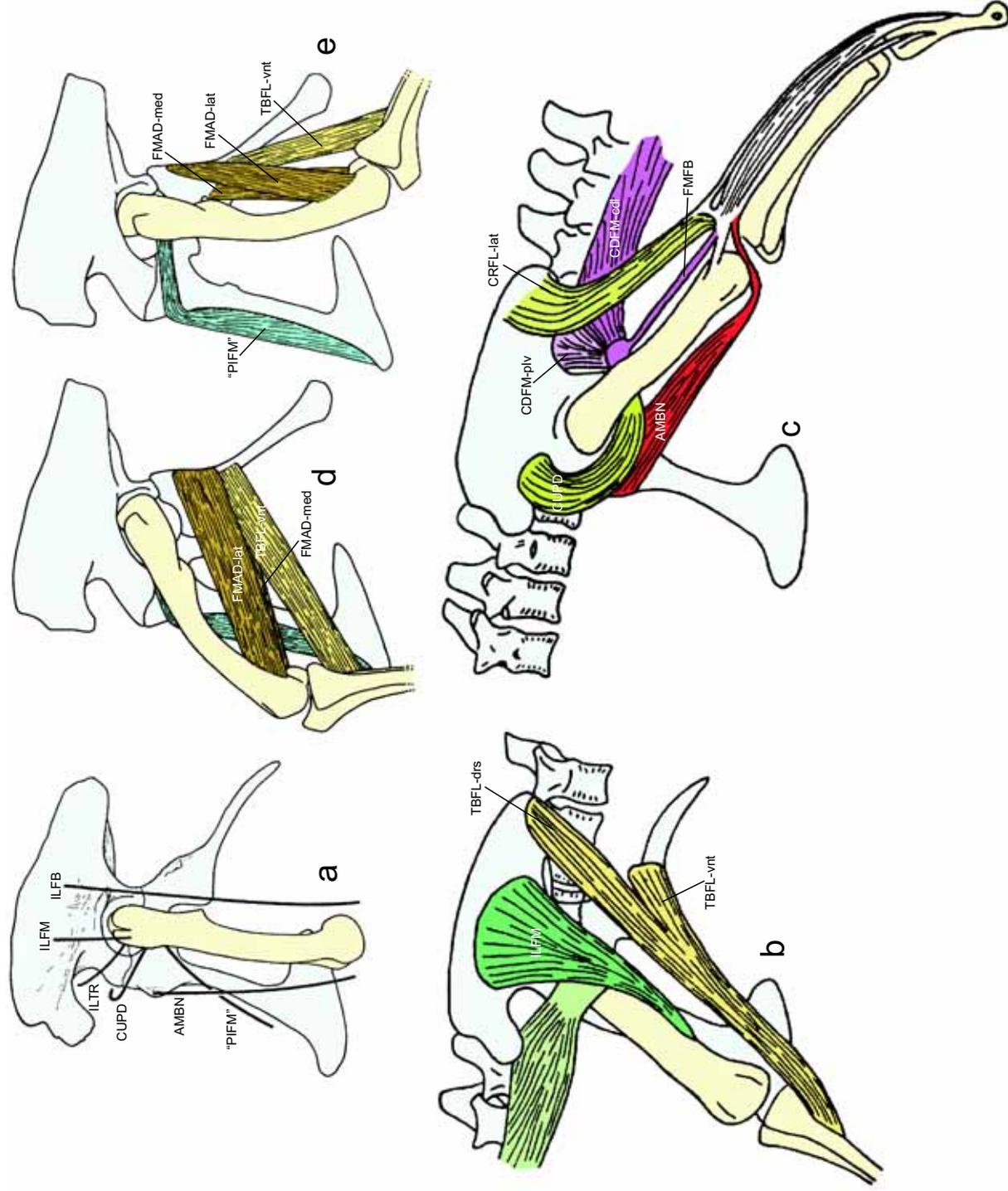


Figura 65. Alternativas ao modelo miológico de Romer (1923c) para o deinodôncio *Tyrannoraptor*. (a) Walker (1977), (b-c) Hecht & Tarsitano (1983), (d-e) Paul (1988). Pelves esquerdas em norma lateral. (a) Modificado de Walker (1977), (b-c) modificado de Hecht & Tarsitano (1983), (d-e) modificado de Paul (1988). Siglas musculares conforme tabela 1.

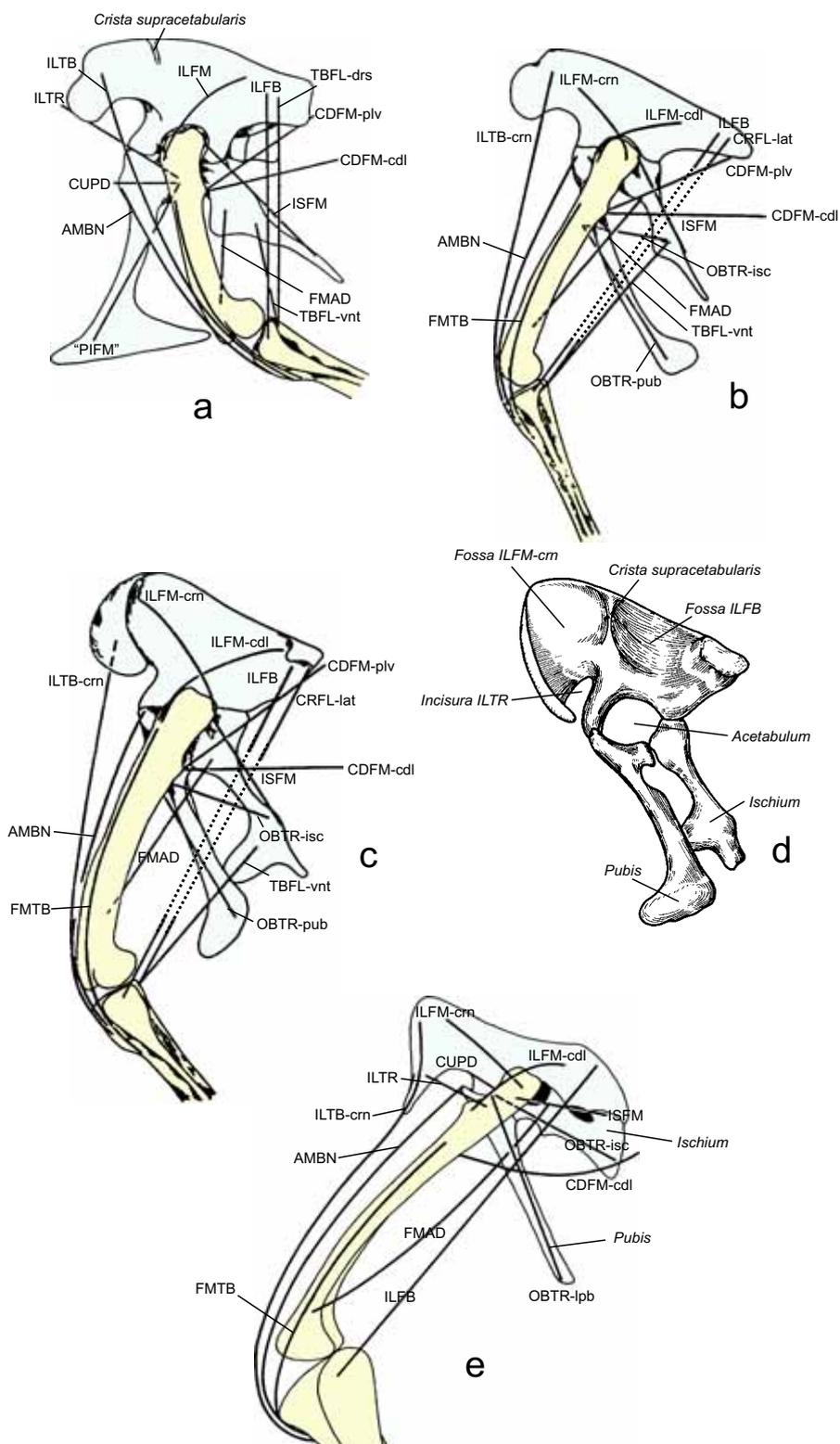


Figura 66. Modelos miológicos mistos. **(a-c)** Proposta de Perle (1985) para **(a)** *Tarbosaurus* (Tyrannoraptora, Deinodontia), baseando-se principalmente no modelo saurisqueano de Romer (1923c) e alguns elementos discutidos por Walker (1977); **(b)** *Velociraptor* (Sauraves, Oviraptorosauria) e **(c)** *Segnosaurus* (Sauraves, Oviraptorosauria, Segnosauria), baseando-se no modelo ornitisqueano de Romer (1927b). **(d)** Pelve de *Segnosaurus* mostrando aspectos topográficos. **(e)** Modelo miológico de Chatterjee (1999) para o ?ornitotorácio *Protoavis*. Pelves esquerdas em norma lateral. (a-c) Modificado de Perle (1985); (d) modificado de Barsbold & Maryañska (1990); (e) modificado de Chatterjee (1999). Siglas musculares conforme tabela 1.

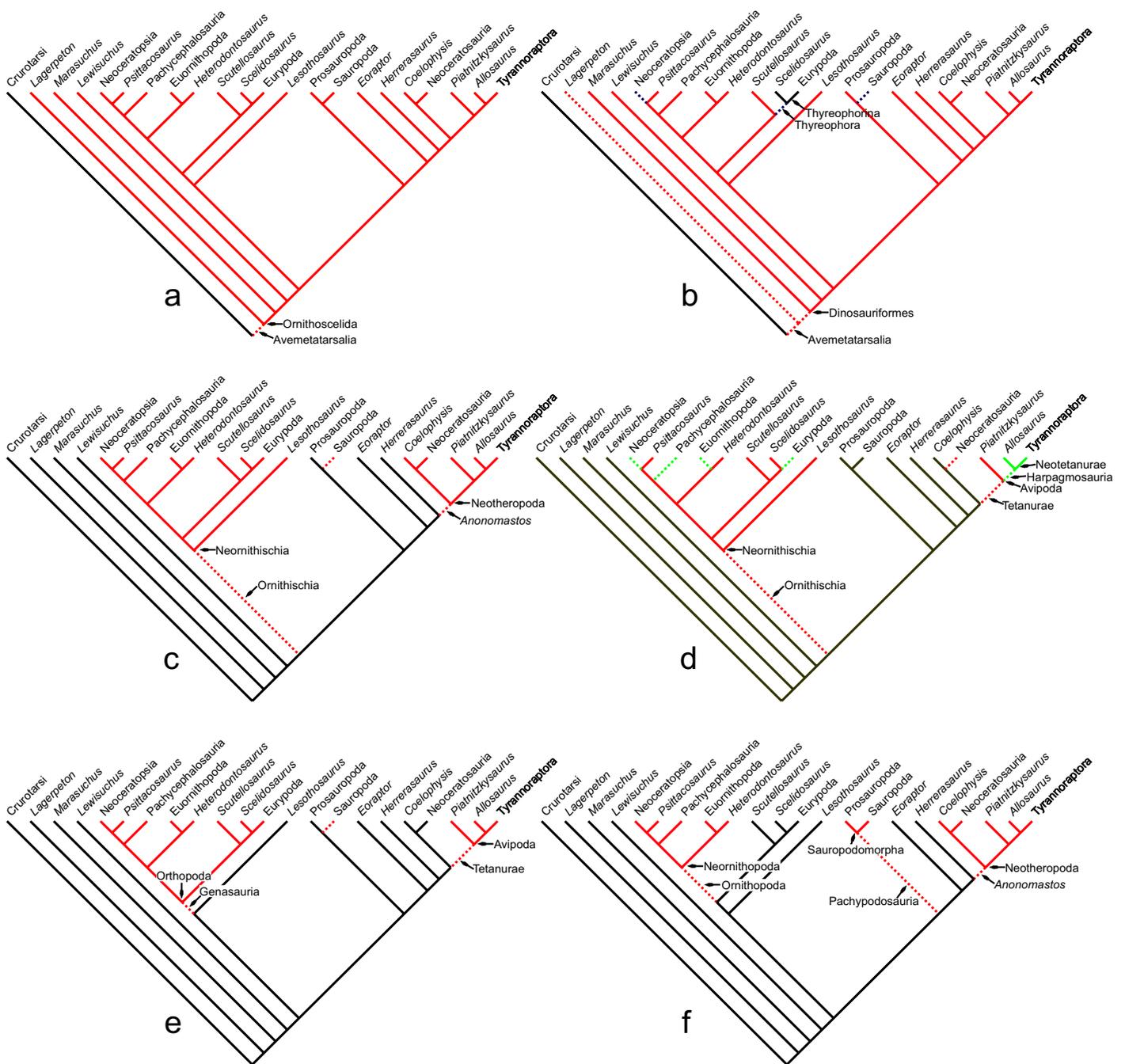


Figura 67. Evolução de alguns caracteres relacionados à locomoção em dinossáurios. **(a)** Articulação parasagittal nos membros pélvicos (**ausência** ou **presença**). **(b)** Postura **quadrúpede** ou **bípede**. **(c)** Expansão da porção preacetabular da ala do ílio (**ausência** ou **presença**). **(d)** Morfologia do trocânter ILFM (**não protuberante**, **protuberante mas não coalescente com o trocânter coxal**, ou **coalescente com o trocânter coxal**). **(e)** Orientação da cabeça do fêmur (**craniomedial** ou **medial**). **(f)** Expansão da porção postacetabular da ala do ílio (**ausência** ou **presença**). Cor **preta** indica plesiomorfia, cores **vermelha** e **verde** indicam derivação; linha sólida indica aquisição factual da apomorfia, linha tracejada indica transformação teórica em algum ponto da linhagem (já que nem todos os táxons conhecidos foram efetivamente incluídos).

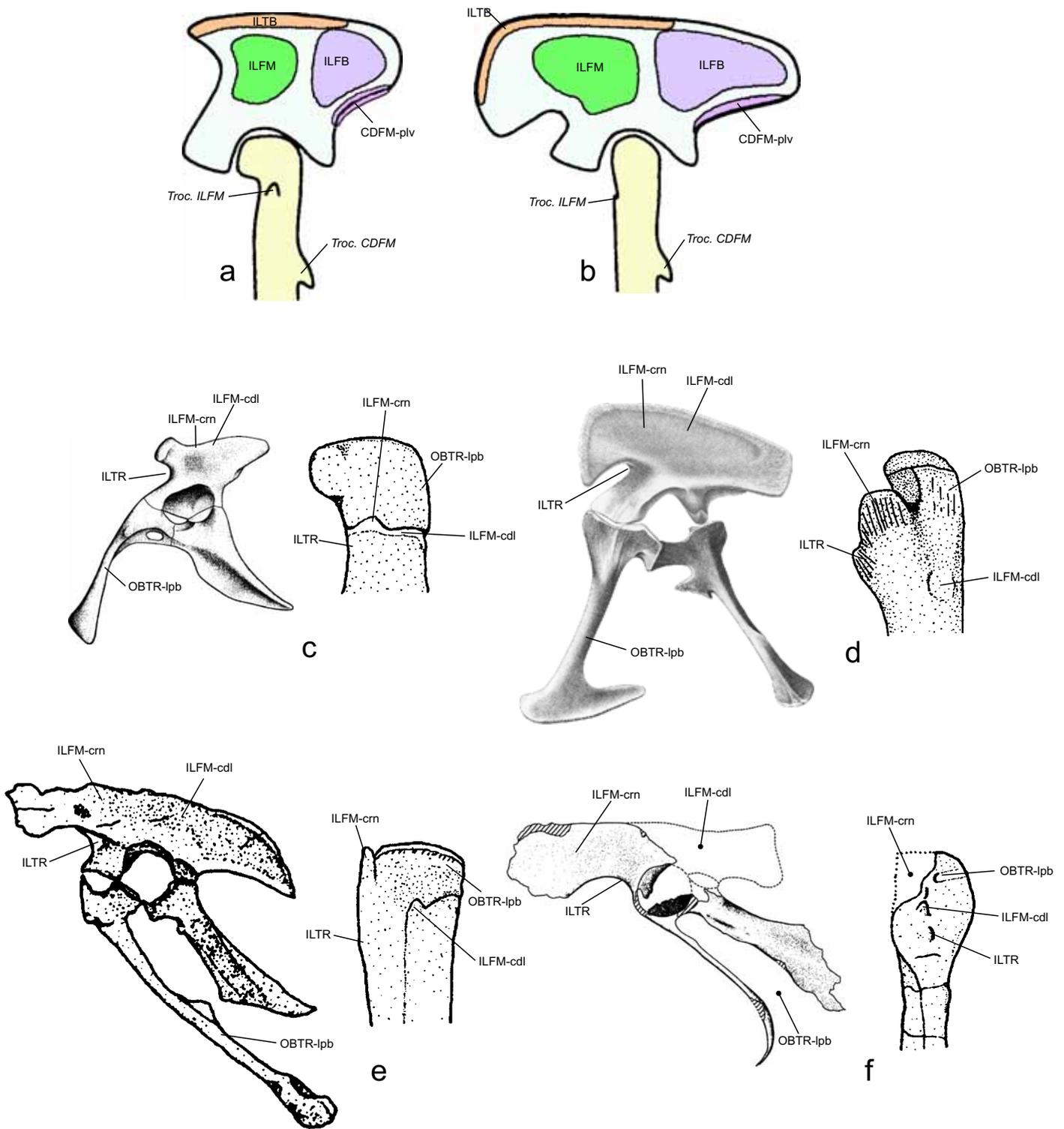


Figura 68. Propostas miológicas parciais. **(a-b)** Hipótese de Carrano (2000) mostrando as origens musculares do ILFM, ILFB, ILTB e CDFM-plv. Note a extensão cranial do ILFB. **(a)** *Herrerasaurus* (Herrerasavia); **(b)** *Gorgosaurus* (Tyrannoraptora). **(c-f)** Hipótese de Hutchinson & Gatesy (2000) com as origens pélvicas e inserções femorais musculares do ILFM-crn, ILFM-cdl, ILTR, e OBTR-lpb. Consulte o texto para uma interpretação distinta. **(c)** *Marasuchus* (Dinosauriformes); **(d)** *Allosaurus* (Neotetanurae); **(e)** *Velociraptor* (Eumaniraptora); **(f)** *Patagopteryx* (Ornithothoraces). (a-b) Modificados de Carrano (2000), (c) modificado de Sereno & Arcucci (1994) e Hutchinson & Gatesy (2000), (d) modificado de Madsen (1976) e Hutchinson & Gatesy (2000), (e) modificado de Hutchinson & Gatesy (2000), (f) modificado de Chiappe (1996) e Hutchinson & Gatesy (2000). Siglas musculares conforme tabela 1,

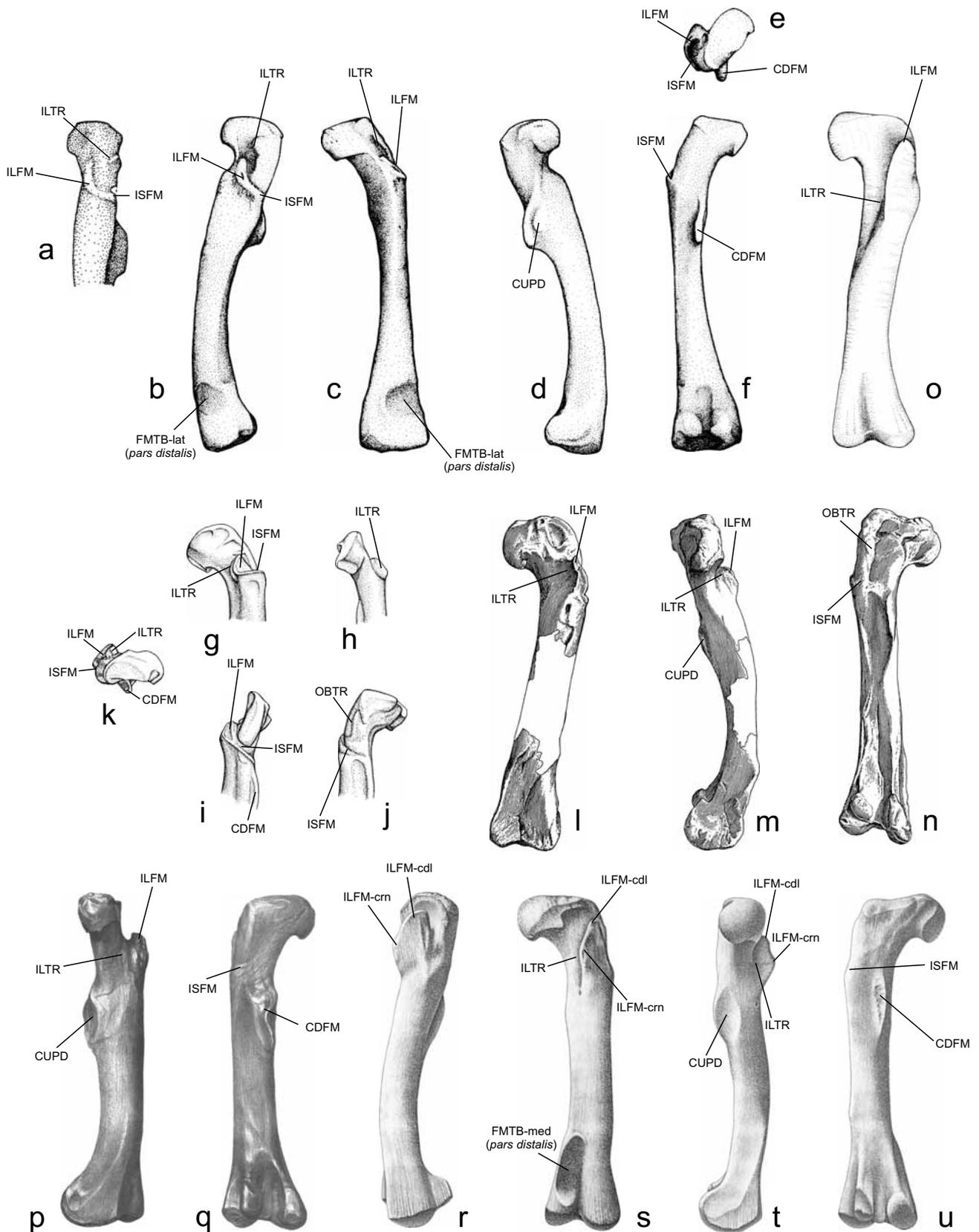


Figura 69. Fêmures esquerdos de terópodes mostrando o padrão muscular de inserções. **(a)** *Marasuchus* (Dinosauriformes), norma lateral. **(b-f)** *Herrerasaurus* (Herreravia), normas lateral, cranial, medial, caudal e proximal, respectivamente. **(g-k)** *Syntarsus* (Neotheropoda), normas cranial, medial, lateral e caudal, respectivamente. **(l-n)** *Ceratosaurus* (Neotheropoda), normas cranial, medial e caudal, respectivamente. **(o)** *Piatnitzkysaurus* (Avipoda), norma cranial. **(p-q)** *Megalosaurus* (Dinoaves), normas medial e caudal, respectivamente. **(r-u)** *Allosaurus* (Neotetanurae), normas lateral, cranial, medial e caudal. (a) Modificado de Novas, (1992b), (b-f) modificado de Novas (1993), (g-k) modificado de Rowe (1989), (l-n) modificado de Gilmore (1920), (o) modificado de Bonaparte (1986a), (p-q) modificado de Owen (1856), (r-u) modificado de Madsen (1976). Siglas musculares conforme tabela 1.

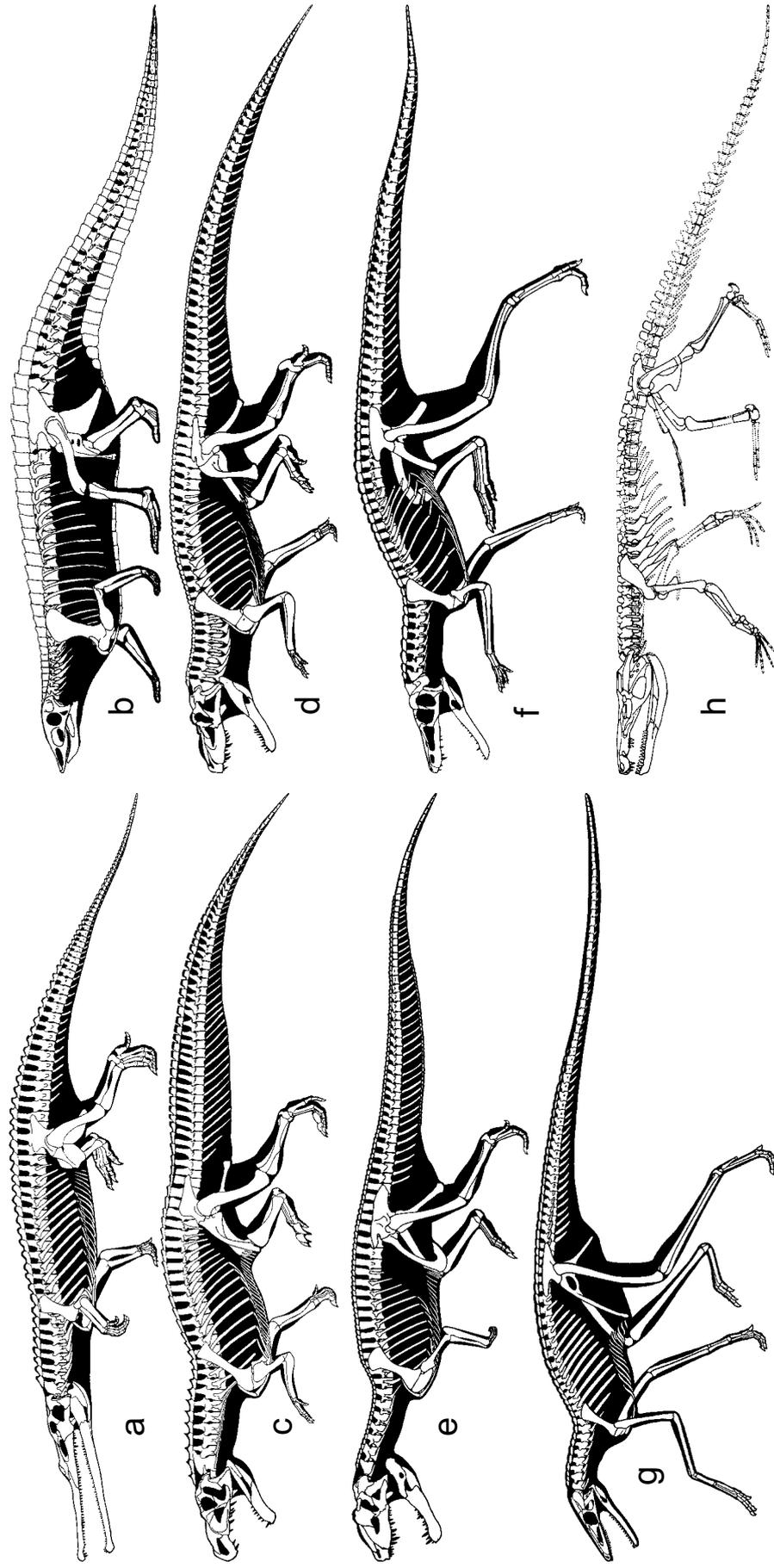


Figura 70. Linhagem sequencial de descendência entre crocodyliósauros. **(a)** *Parasuchus* (Belodontia). **(b)** *Stegonolepis* (Aetosauria). **(c)** *Riojasuchus* (Ornithosuchia). **(d)** *Saurosuchus* (Teratosauria: "Prestosuchia"), **(e)** *Postosuchus* (Teratosauria: "Rauisuchia"). **(f)** *Pseudhesperosuchus* e **(g)** *Terrestrisuchus* (Hallopoda). **(h)** *Orthosuchus* (Protosuchia). Escalas distintas. (a,d,e,f) Retirado de Parrish (1997), (b,c) retirado de Parrish (1986a), (g) retirado de Sereno & Wild (1992), (h) retirado de Nash (1975).

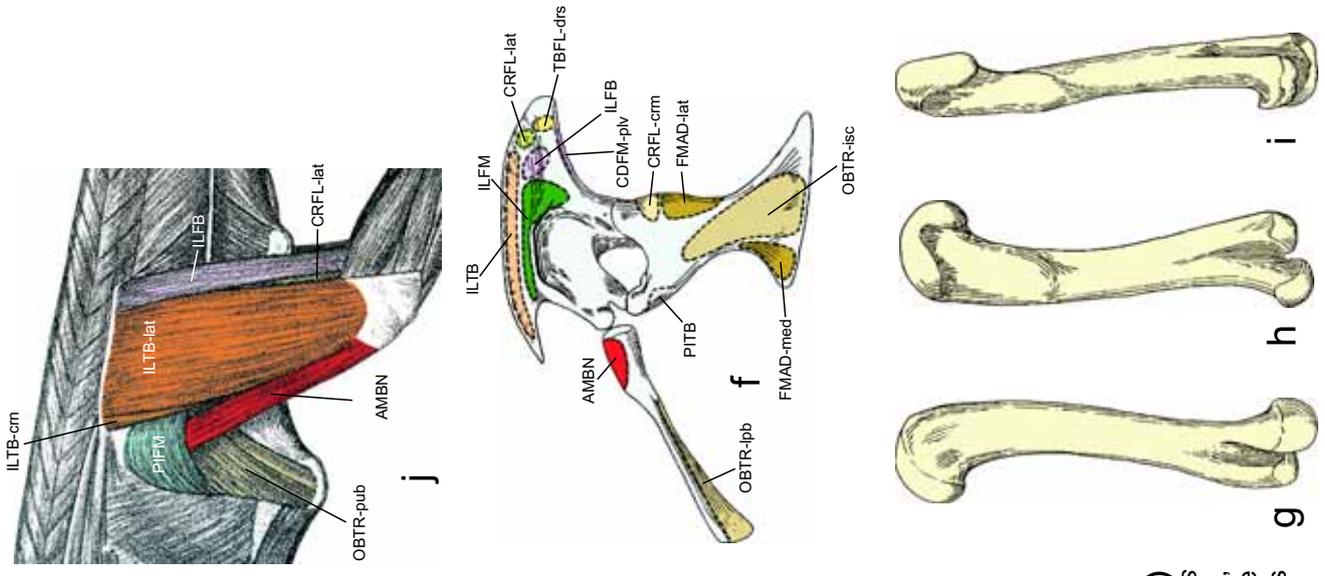


Figura 71. Modelos miológicos crocodylomorfos. (a-b) Modelo de Walker (1977) para *Ornithosuchus* (Ornithosuchia). (c) Modificação proposta por Galton (1969) para o mesmo modelo. (d-e) Modelo de Nash (1975) para *Orthosuchus* (Protosuchia). Vetores (d-e) e origens (f) musculares pélvicas; fêmur em normas cranio lateral, caudal e medial, respectivamente. (j) Reconstrução de Paul (1987) para *Saurosuchus* (Teratosuchia). (a-b) Modificado de Walker (1977), (c) modificado de Galton (1969), (d-e) modificado de Nash (1975), (f) modificado de Paul (1987). Siglas musculares conforme tabela 1.

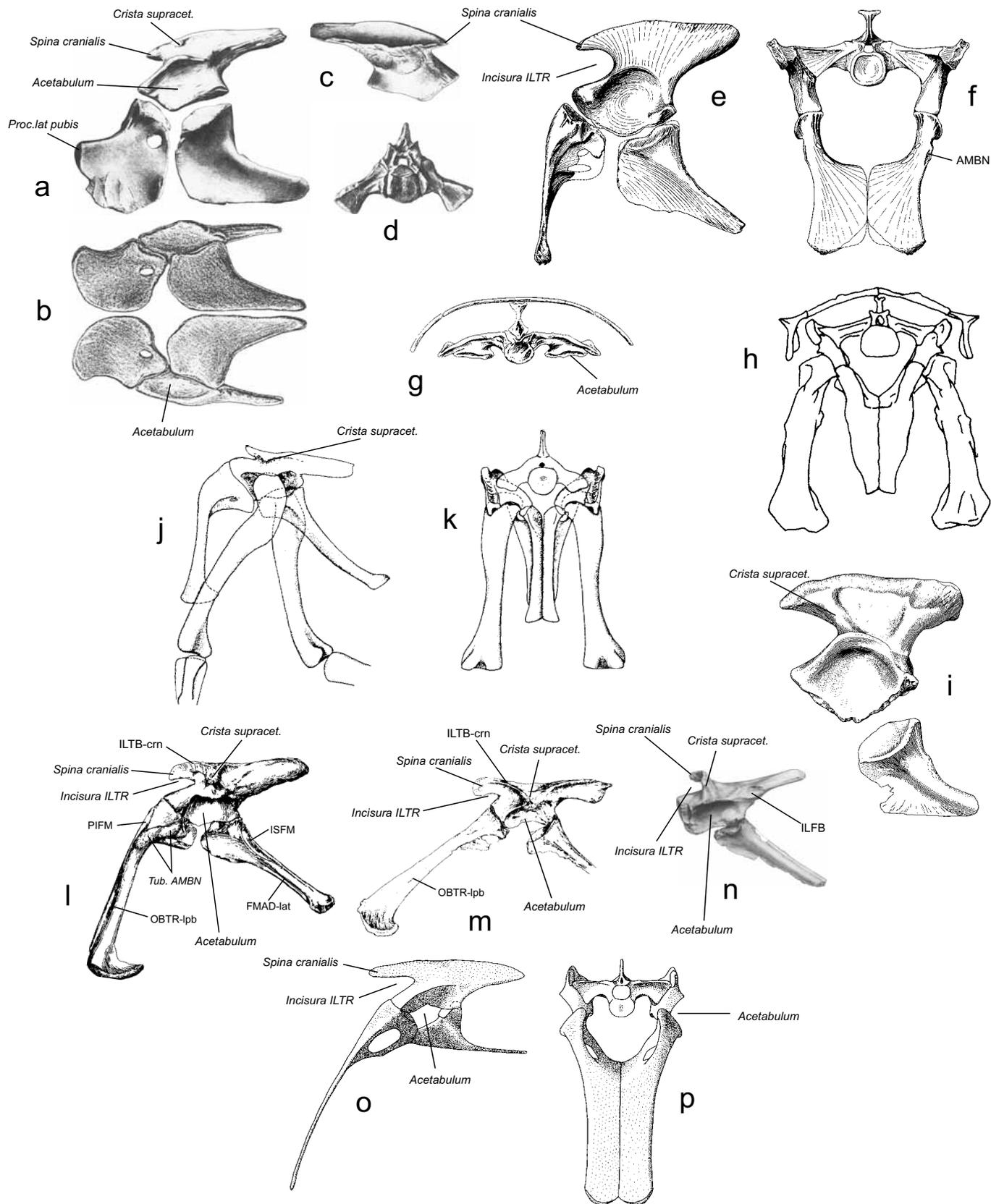


Figura 72. Pelves de crocodylomorfos. **(a-d)** *Rutiodon* (Belodontia), normas lateral **(a)** e ventral **(b)** da pelve; norma medial do ílio **(c)** e norma cranial da vértebra sacral II **(d)**. **(e-f)** *Stagonolepis* (Aetosauria), normas lateral e cranial da pelve. **(g)** *Aetosauroides* (Aetosauria), norma cranial do ílio, vértebras sacrais e osteodermas articulados. **(h)** *Desmatosuchus* (Aetosauria), norma cranial da cintura pélvica e membros. **(i)** *Calyptosuchus* (Aetosauria), norma lateral do ílio e isquio. **(j-k)** *Saurosuchus* (Teratosauria: "Prestosuchia"), normas lateral e caudal da cintura pélvica e membros articulados. **(l)** *Postosuchus*, (Teratosauria: "Rauisuchia"), norma lateral da pelve. **(m)** *Poposaurus* (Teratosauria: "Poposauria"), norma lateral da pelve. **(n-o)** *Terrestrisuchus* (Hallopoda), normas lateral e cranial da pelve. (a-d) Segundo McGregor (1906); (e-f) segundo Walker (1961); (g) segundo Casamiquela (1961); (h-i, l-n) segundo Long & Murry (1995); (j-k) segundo Bonaparte (1984); (n-o) segundo Crush (1984). Siglas musculares conforme tabela 1; abreviaturas: **supracet.** (*supracetabularis*), **Tub.** (*Tuberculum*).

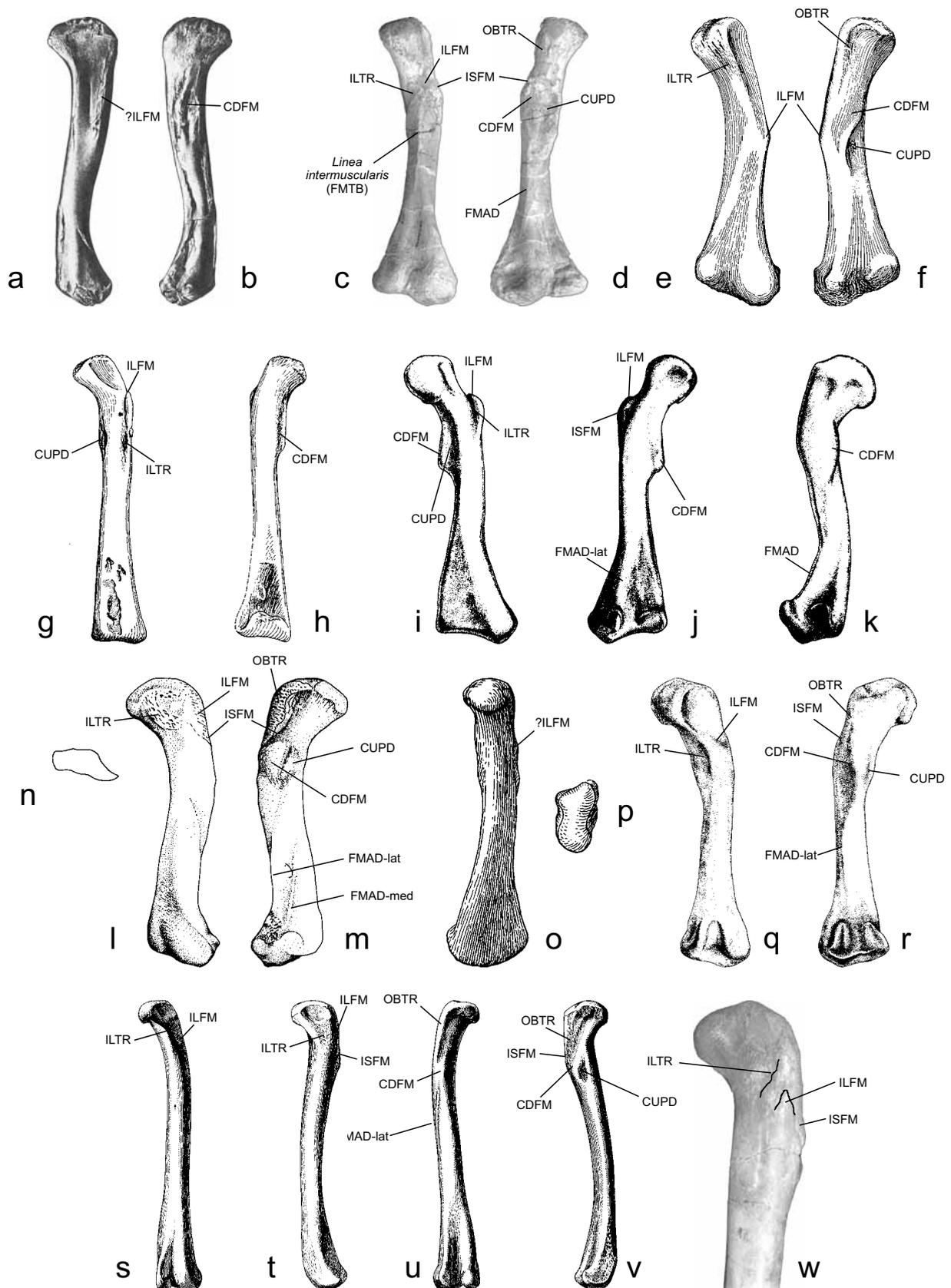


Figura 73. Fêmures de crocodylomorfos. (a-b) *Rutiodon* (Belodontia), normas lateral e medial, respectivamente. (c-d) *Typothorax* (Aetosauria), normas cranial e caudal, respectivamente. (e-f) *Stagonolepis* (Aetosauria), idem. (g-h) *Ornithosuchus* (Ornithosuchia), idem. (i-k) *Riojasuchus* (Ornithosuchia), normas cranial, caudal e medial, respectivamente. (l-n) Teratossáurio “prestosuchiano” indeterminado do Triássico marroquino. normas lateral, medial e proximal, respectivamente. (o-p) *Prestosuchus* (Teratosauria: “Prestosuchia”), normas cranial e proximal, respectivamente. (q-r) *Postosuchus* (Teratosauria: “Rauisuchia”), norma cranial e caudal, respectivamente. (s-w) *Hesperosuchus* (Hallopoda), normas cranial, lateral, caudal e medial, respectivamente; detalhe da extremidade proximal evidenciando as inserções do ILFM e ILTR. (a-b) Segundo McGregor (1906); (c-d) MCZ 1488; (e-f) segundo Walker (1961); (g-h) segundo Walker (1964); (i-k) segundo Bonaparte (1971b); (l-n) segundo Dutuit (1979); (o-p) segundo Sennikov (1995); (q-r) segundo Chatterjee (1985); (s-v) segundo Colbert (1952); (w) AMNH 6758, comportando o mesmo espécime que (s-v). Escalas distintas; siglas musculares conforme tabela 1.

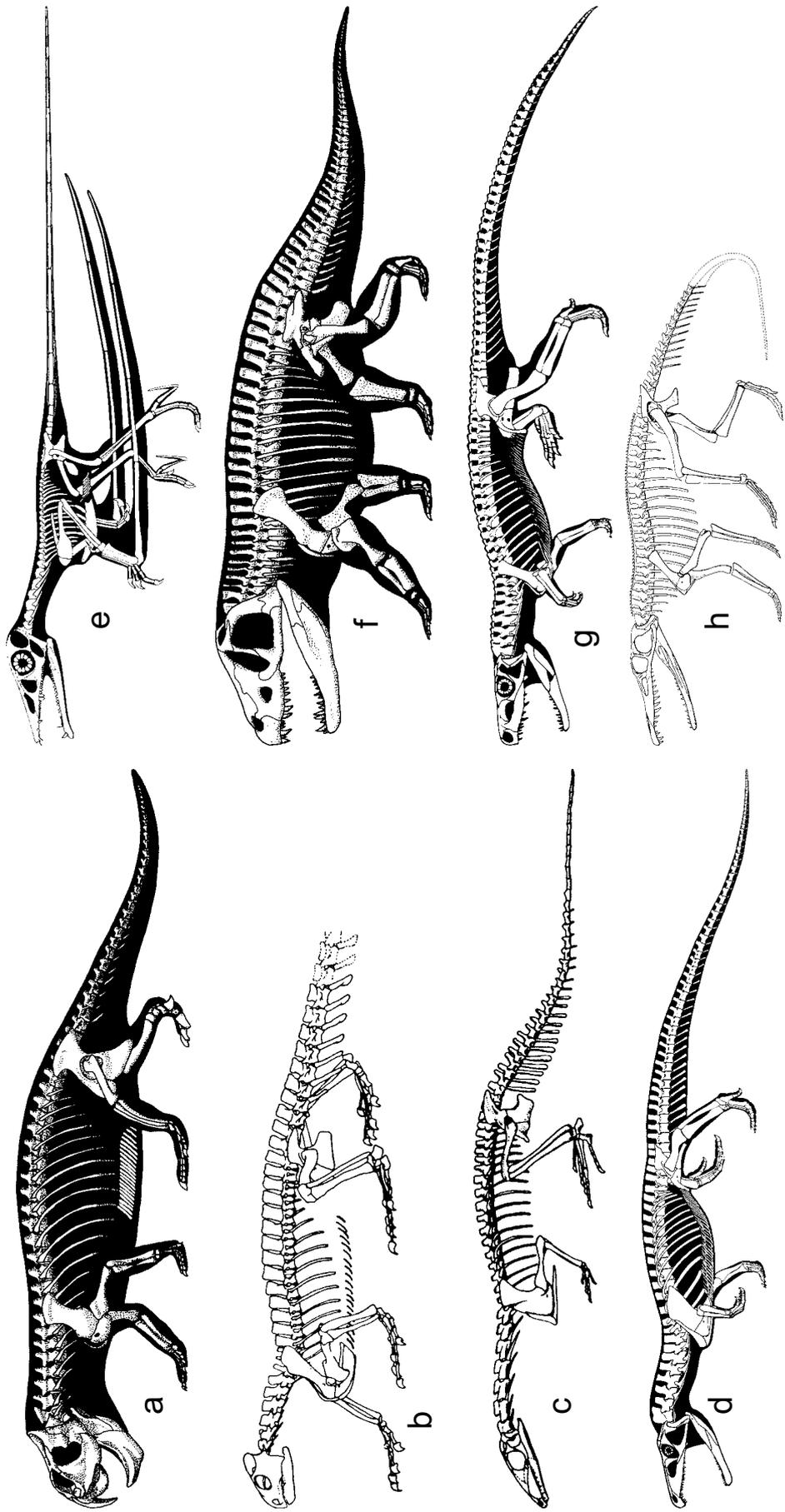


Figura 74. Linhagem sequencial de descendência entre arcossauros basais (tentativa). **(a)** *Paradedon* (Rhynchosauria). **(b)** *Triophosaurus* (Trilophosauria). Thecodontia: **(c)** *Prolacerta* (Protorosauria). Archosauriformes: **(d)** *Proterosuchus* (Proterosuchia), **(e)** *Rhamphorhynchus* (Pterosauriformes), **(f)** *Erythrosuchus* (Erithrosuchia), **(g)** *Euparkeria* (Euparkerimorpha), **(h)** *Chanaresuchus* (Proterochampsia). Escalas distintas. (a,f) Modificado de Czerkas & Czerkas (1991), (b,c) retirado de Carroll & Currie (1991), (d) retirado de Parrish (1997), (e) retirado de Sereno (1991b), (g) retirado de Paul (1988), (h) retirado de Romer (1972a).

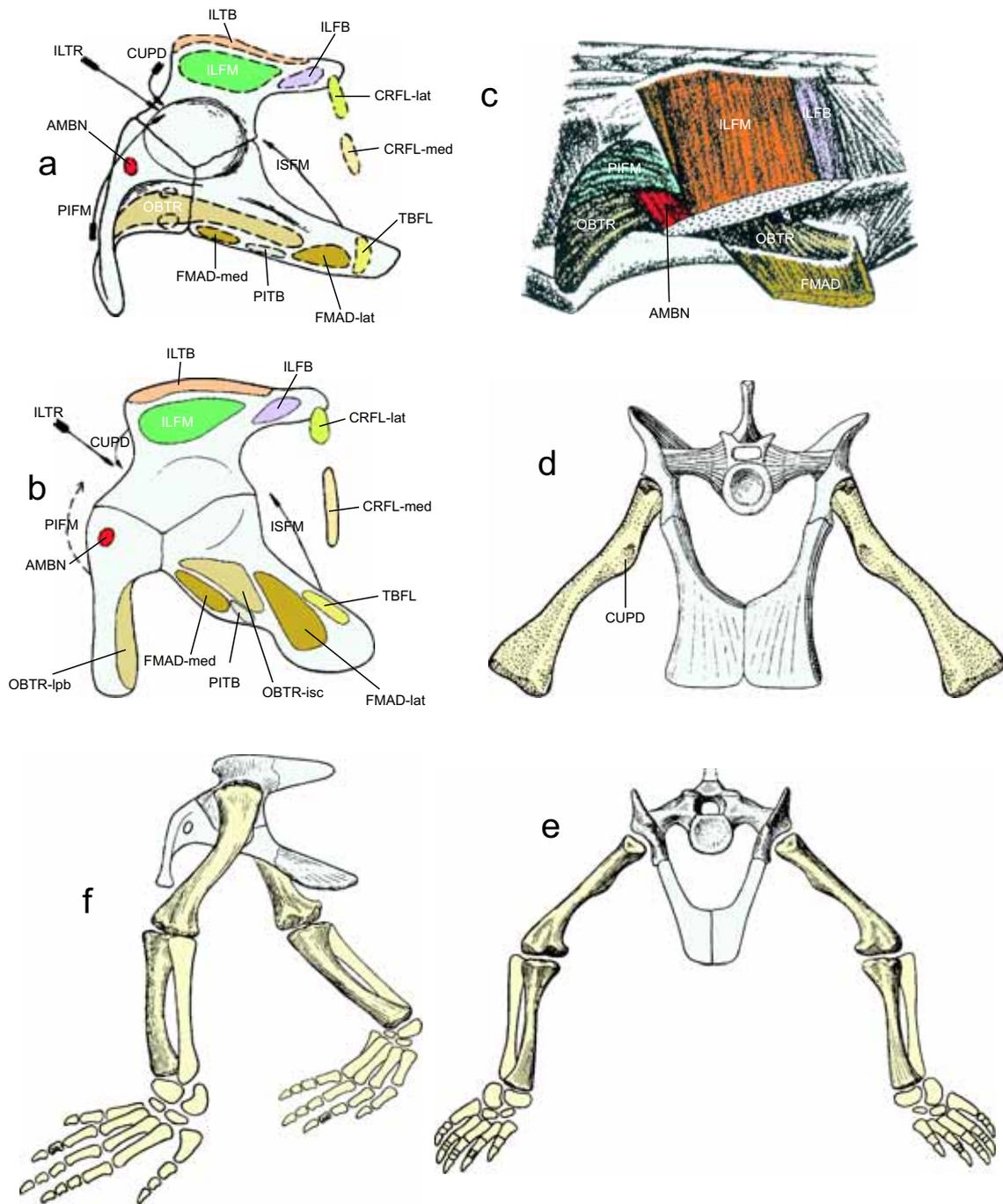


Figura 75. Modelos miológicos para arcossauros basais. **(a-b)** Modelo de Romer (1923c) para *Euparkeria* (Euparkerimorpha) e *Erythrosuchus* (Erythrosuchia). **(c)** Reconstrução miológica de Paul (1987) para *Euparkeria*. **(d)** Vista cranial da pelve de *Euparkeria* com fêmures articulados, evidenciando a inserção do CUPD e a postura mesógrada primária. **(e-f)** *Dorosuchus* em postura mesógrada primária, conforme hipótese de Sennikov (1995), em normas cranial e lateral, respectivamente. (a) Modificado de Romer (1923c); (b) modificado de Colbert (1964); (c) modificado de Paul (1987); (d) modificado de Ewer (1965) e Paul (1988); (e-f) modificado de Sennikov (1995). Escalas distintas; siglas musculares conforme tabela 1.

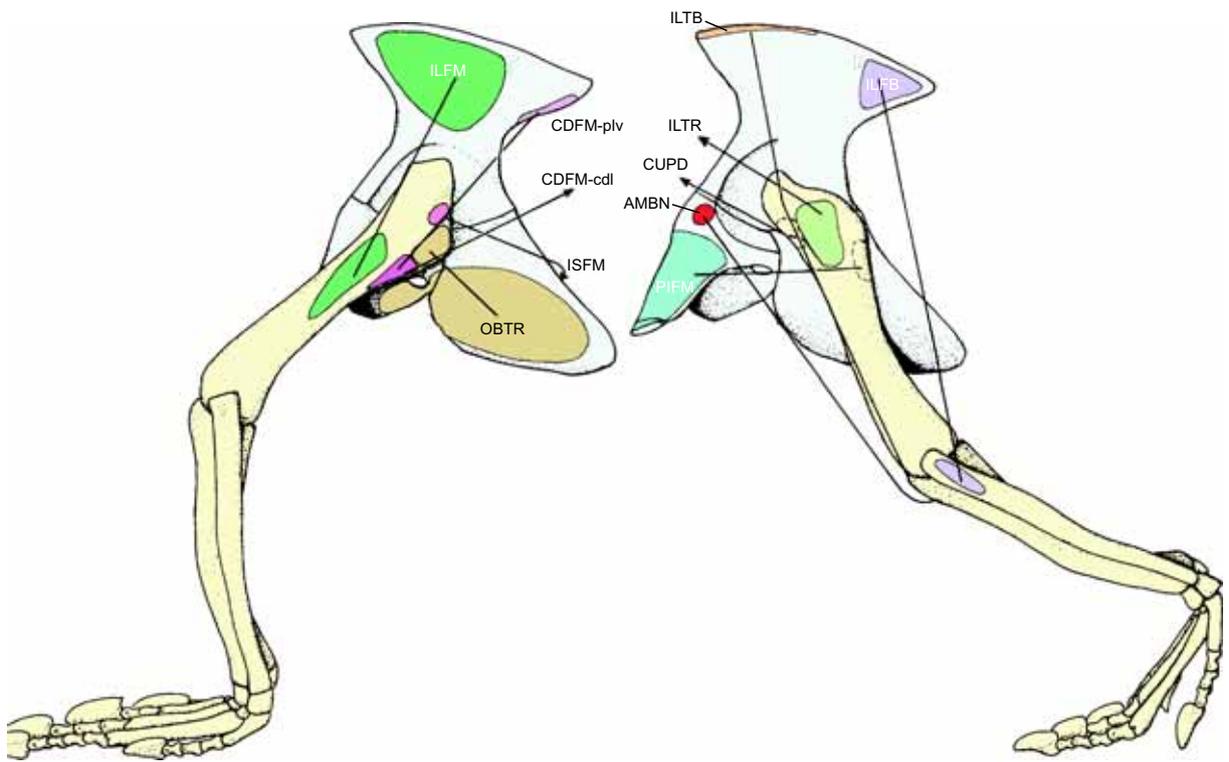


Figura 76. Modelo miológico de Benton (1983) para rincossáurios, baseando-se em *Hyperodapedon*. Modificado de Benton (1983). Siglas musculares conforme tabela 1.

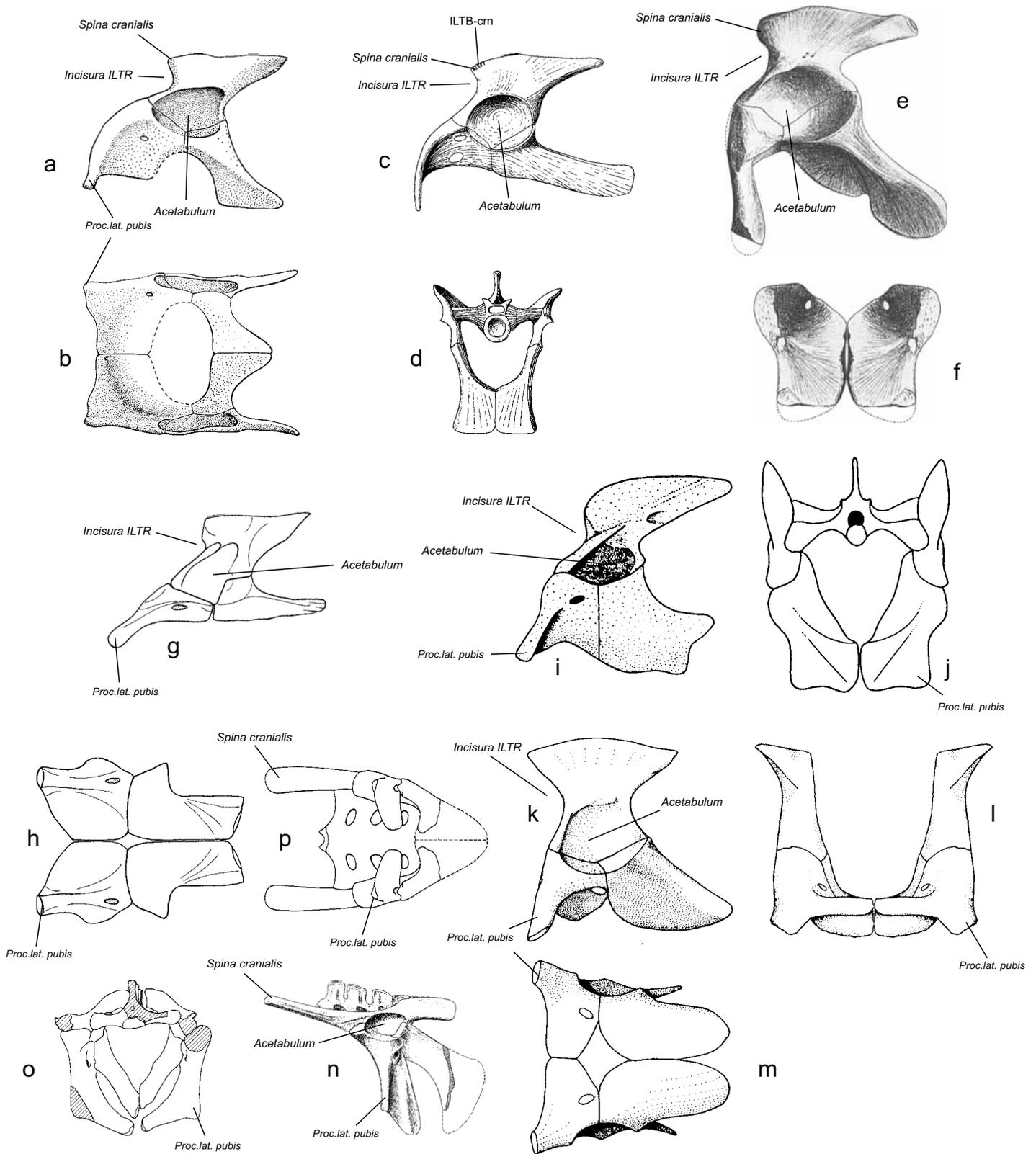


Figura 77. Pelves de arcossauromorfos basais. **(a-b)** *Chanaresuchus* (Proterochampsia), normas lateral e ventral, respectivamente. **(c-d)** *Euparkeria* (Euparkerimorpha), normas lateral e cranial, respectivamente. **(e-f)** *Erythrosuchus* (Erythrosuchia), idem. **(g-h)** *Proterosuchus* (Proterosuchia), normas lateral, cranial e ventral, respectivamente. **(i-j)** *Prolacerta* (Protosauria), normas lateral e cranial, respectivamente. **(k-m)** *Hyperodapedon* (Rhynchosauria), normas lateral, cranial (exceto sacro) e ventral, respectivamente. **(n-p)** *Anhanguera* (Pterosauromorpha), normas lateral, cranial e ventral, respectivamente. (a-b) Segundo Romer (1972a); (c-d) segundo Ewer (1965); (e) segundo Huene (1911); (f) modificado de Huene (1908); (g-h) segundo Cruickshank (1972); (i-j) segundo Gow (1975); (k-m) segundo Benton (1983); (n-o) segundo Kellner & Tomida (2000); (p) segundo Wellnhofer (1991a). Escalas distintas; siglas musculares conforme tabela 1, abreviaturas: **Proc.lat.** (*Processus lateralis*).

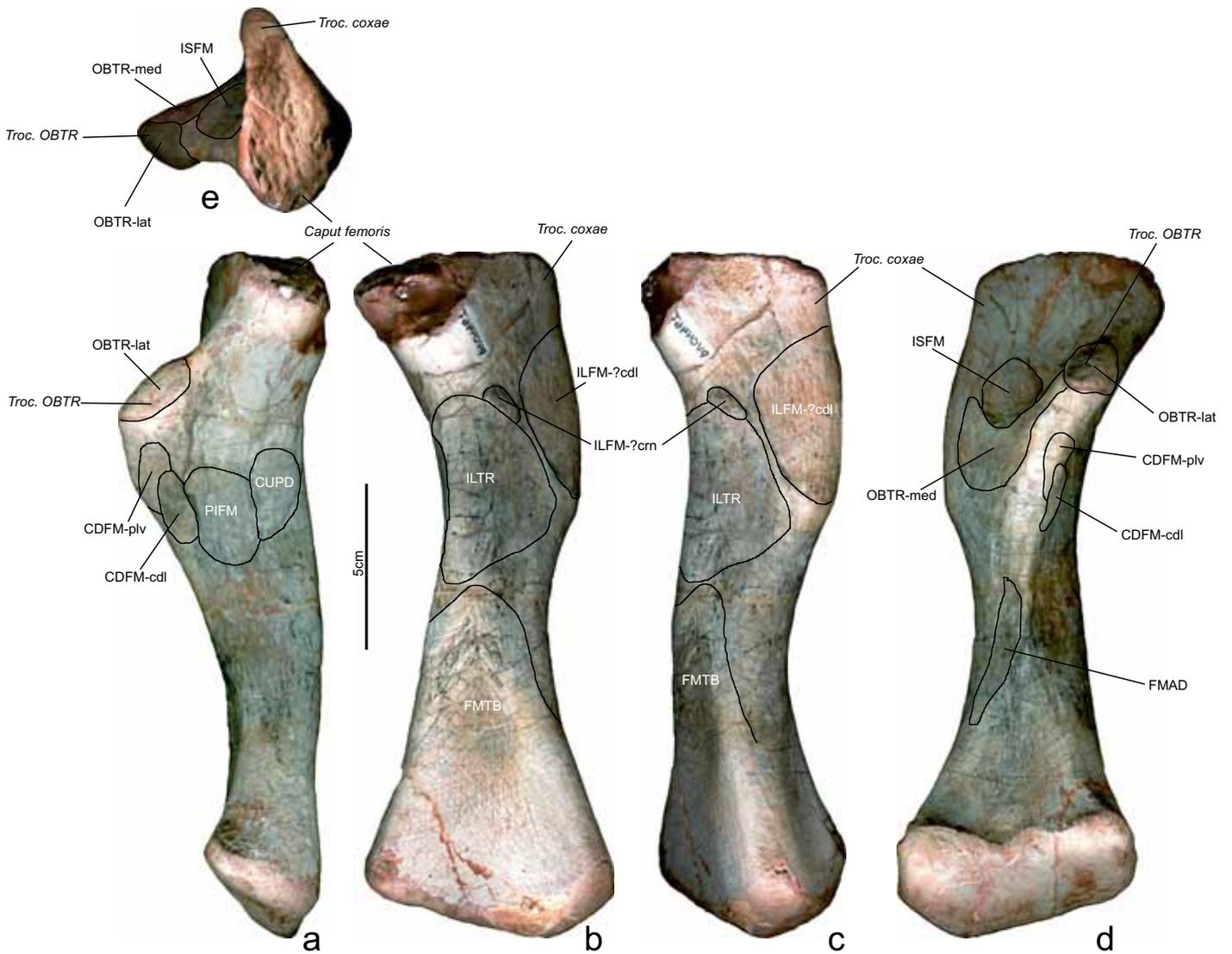


Figura 79. Fêmur direito (revertido) de *Hyperodapedon* (UFRGS 0446) mostrando o reconhecimento das impressões musculares de acordo com o modelo desenvolvido no texto. Normas ventral (a), cranial (b), dorsal (c), caudal (d) e proximal (e). Siglas musculares conforme tabela 1, abreviaturas: **Troc.** (Trochanter).

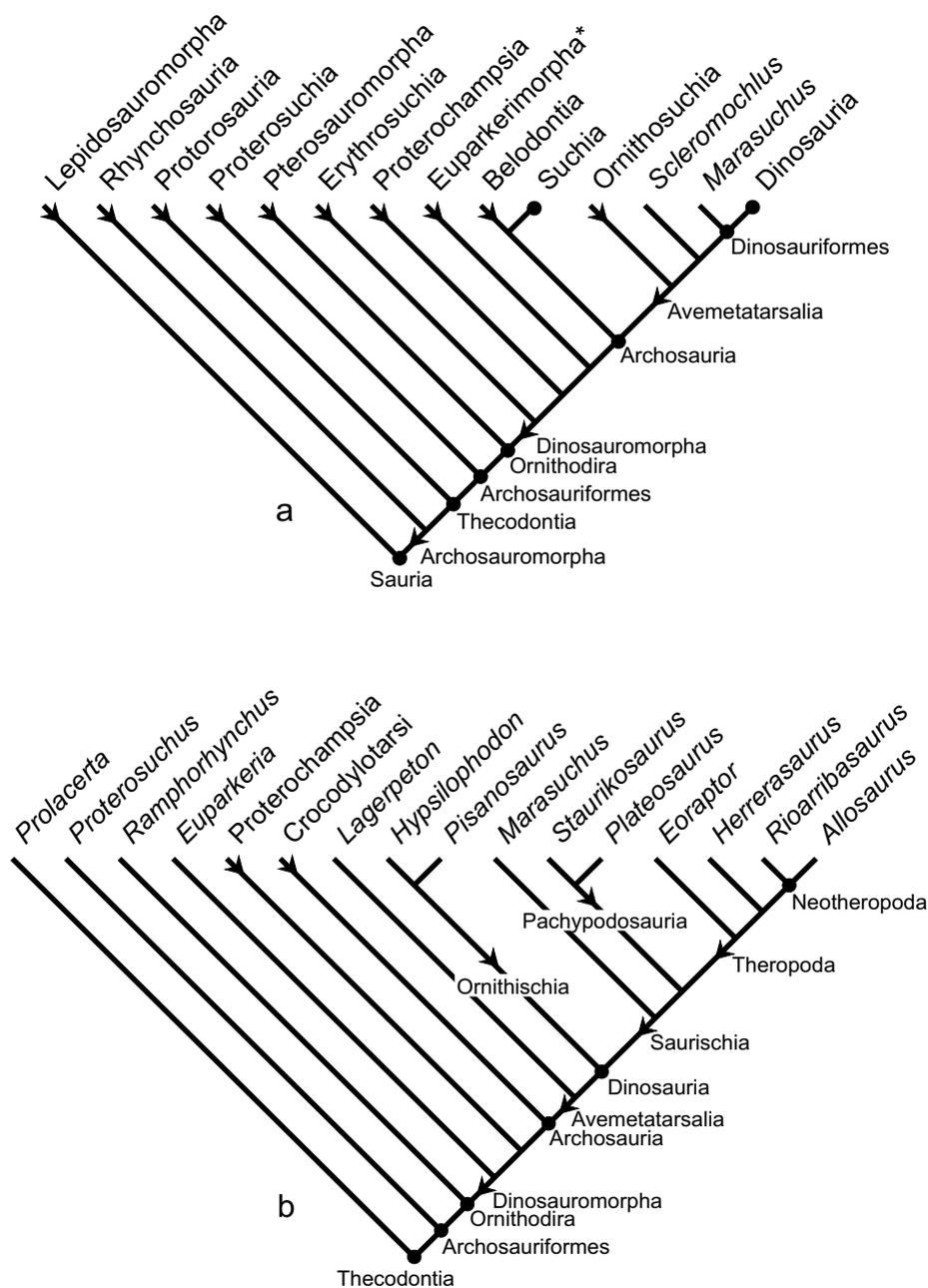


Figura 80. Relações filogenéticas externas alternativas para pterossauriformes. **(a)** Proposta filogenética de Bennett (1996), seguindo a nomenclatura atualmente adotada, onde os “pterossáurios” são reconhecidos como arcossauriformes basais e *Scleromochlus* como um arcossáurio. **(b)** Proposta filogenética de Kischlat (2001b), comportando resultados preliminares onde *Staurikosaurus* e *Plateosaurus* encontram-se em holofiletismo, *Marasuchus* como um verdadeiro dinossáurio e *Rhamphorhynchus* como um arcossauriforme basal. Embora a posição filogenética de pterossauriformes tenha se assemelhado à proposta anterior, as condições utilizadas por Bennett (1996), para sustentar esse resultado, não foram seguidas. Novos nomes assinalados com asterisco (*).

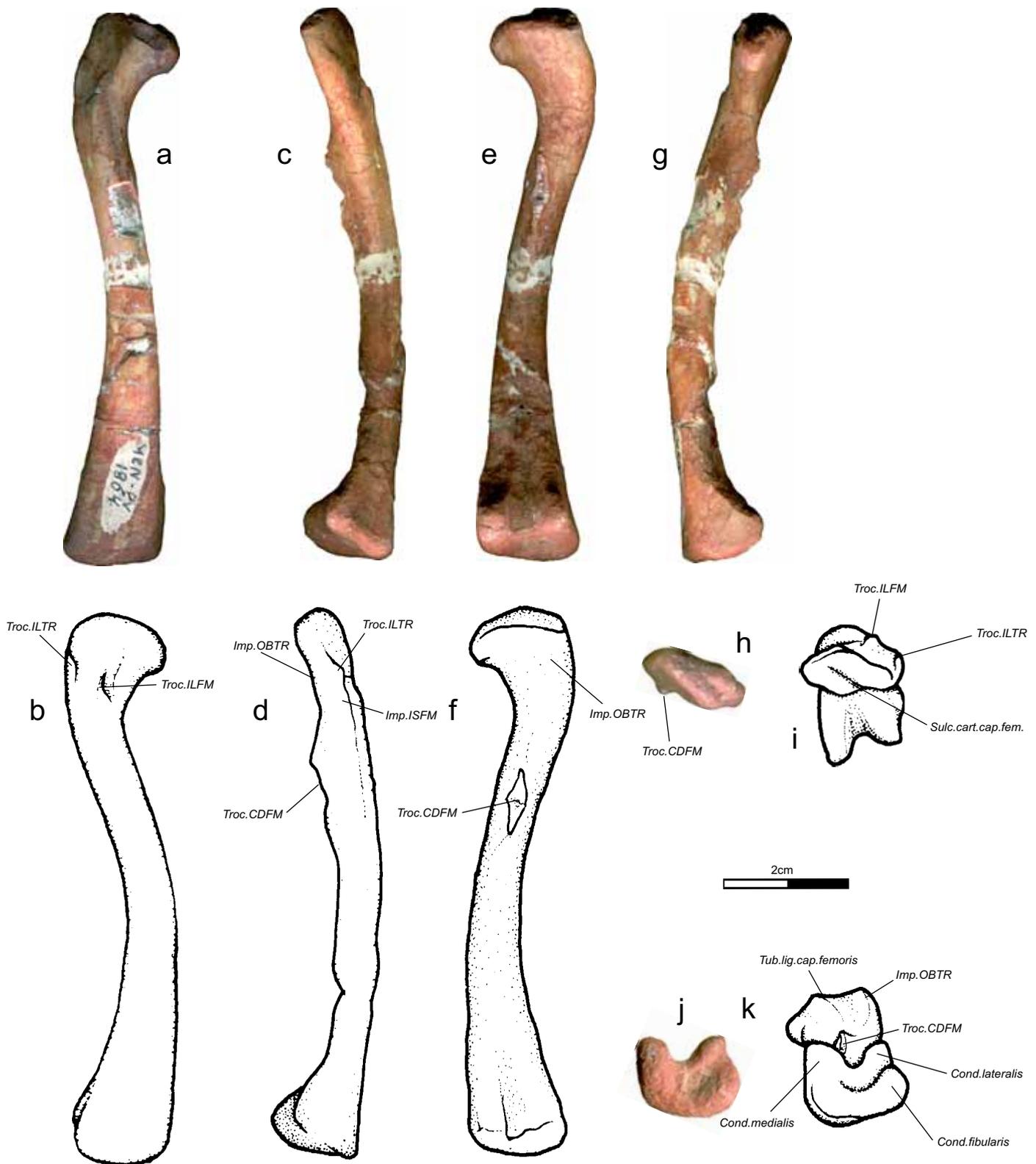


Figura 81. *Saurischia indeterminata*. Fêmur direito (MCN-FZB 1864) proveniente da formação Santa Maria, localidade de Faixa Nova, município de Santa Maria, estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Normas cranial (a,b), lateral (c,d), caudal (e,f), medial (g), proximal (h,i) e distal (j,k). Desenhos (b,d,f,i,l) de autoria de Juan Cisneros. Siglas musculares conforme tabela 1, abreviaturas: **Cond.** (Condylus), **Imp.** (Impressio), **Sulc.cart.cap.fem.** (Sulcus cartilaginis capitis femoris), **Troc.** (Trochanter), **Tub.lig.cap.femoris** (Tuberositas ligamenti capitis femoris).

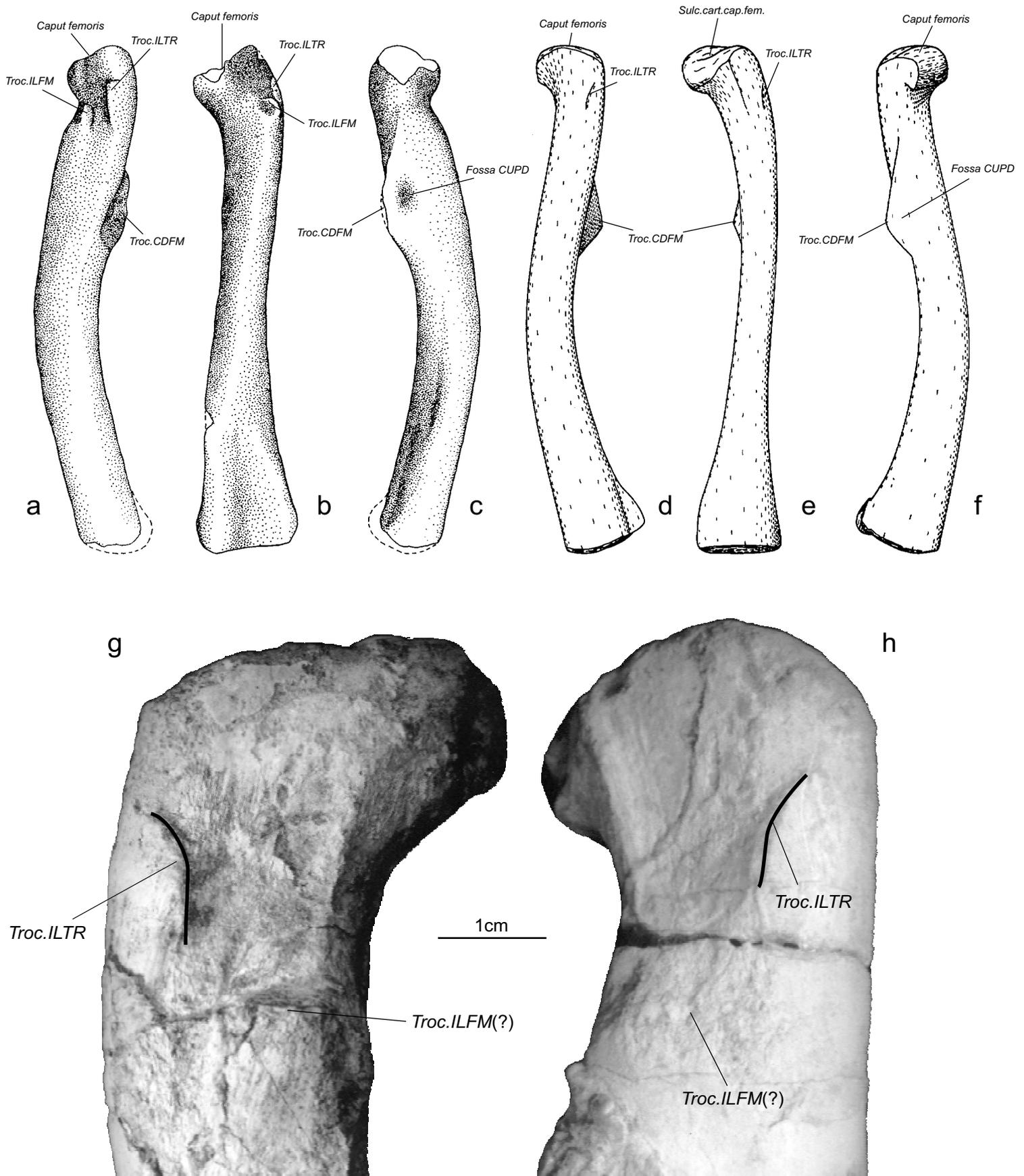


Figura 82. Fêmures de *Guaibasaurus* e *Staurikosaurus*, em normas lateral (a,d), cranial (b,e) e medial (c,f), respectivamente, mostrando os trocânteres proximais. Detalhe da extremidade proximal (norma lateral) dos fêmures direito (g) e esquerdo (h) do holótipo de *Staurikosaurus pricei* (MCZ 1669). Escalas distintas. (a-c) Segundo Bonaparte *et al.* (1999); (d-f) segundo Galton (1977). Abreviaturas: *Sulc.cart.cap.fem.* (*Sulcus cartilaginis capitis femoris*), **Troc.** (*Trochanter*).

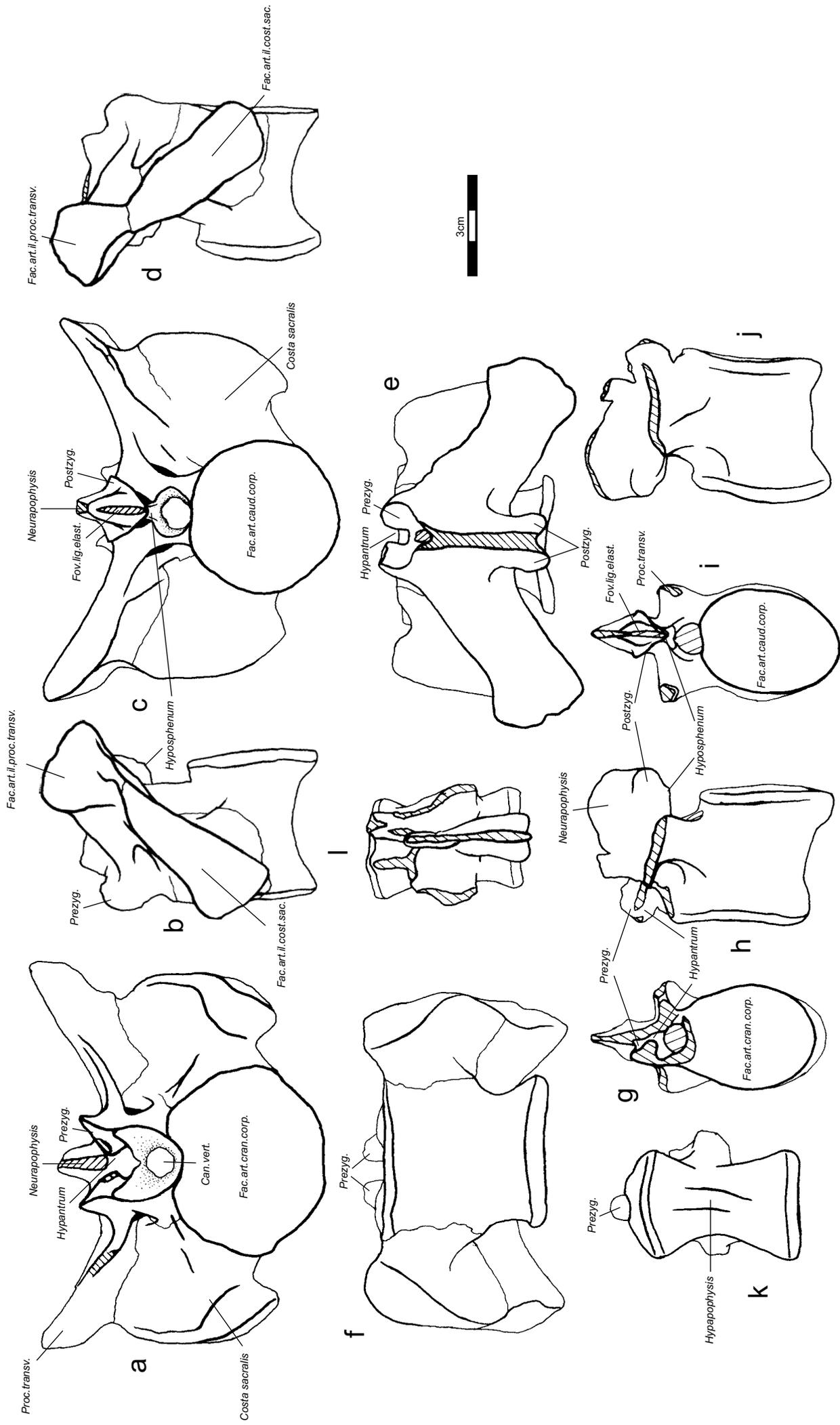


Figura 83. *Eusaurischia indeterminata* proveniente da formação Caturrita, localidade de Botucarai, município de Candelária, estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Vértebra sacral II (UFPel 014) em normas cranial (a), lateral direita (b), caudal (c), lateral esquerda (d), dorsal (e) e ventral (f), vértebra caudal cranial (MCN-FZB 1868) em normas cranial (g), lateral esquerda (h), caudal (i), lateral direita (j), dorsal (k) e ventral (l). Desenhos de autoria de Juan Cisneros. Abreviaturas: **Can.vert.** (Canalis vertebralis), **Fac.art.cran.corp.** (Facies articularis cranialis corp), **Fac.art.caud.corp.** (Facies articularis caudalis corp), **Fac.art.il.cost.sac.** (Facies articularis iliaca costae sacrae II), **Fac.art.il.proc.transv.** (Facies articularis iliaca processu transversi), **Fov.lig.elast.** (Fovea ligamenti elastici), **Prezyg.** (Prezygapophysis), **Postzyg.** (Postzygapophysis), **Proc.transv.** (Processus transversus).

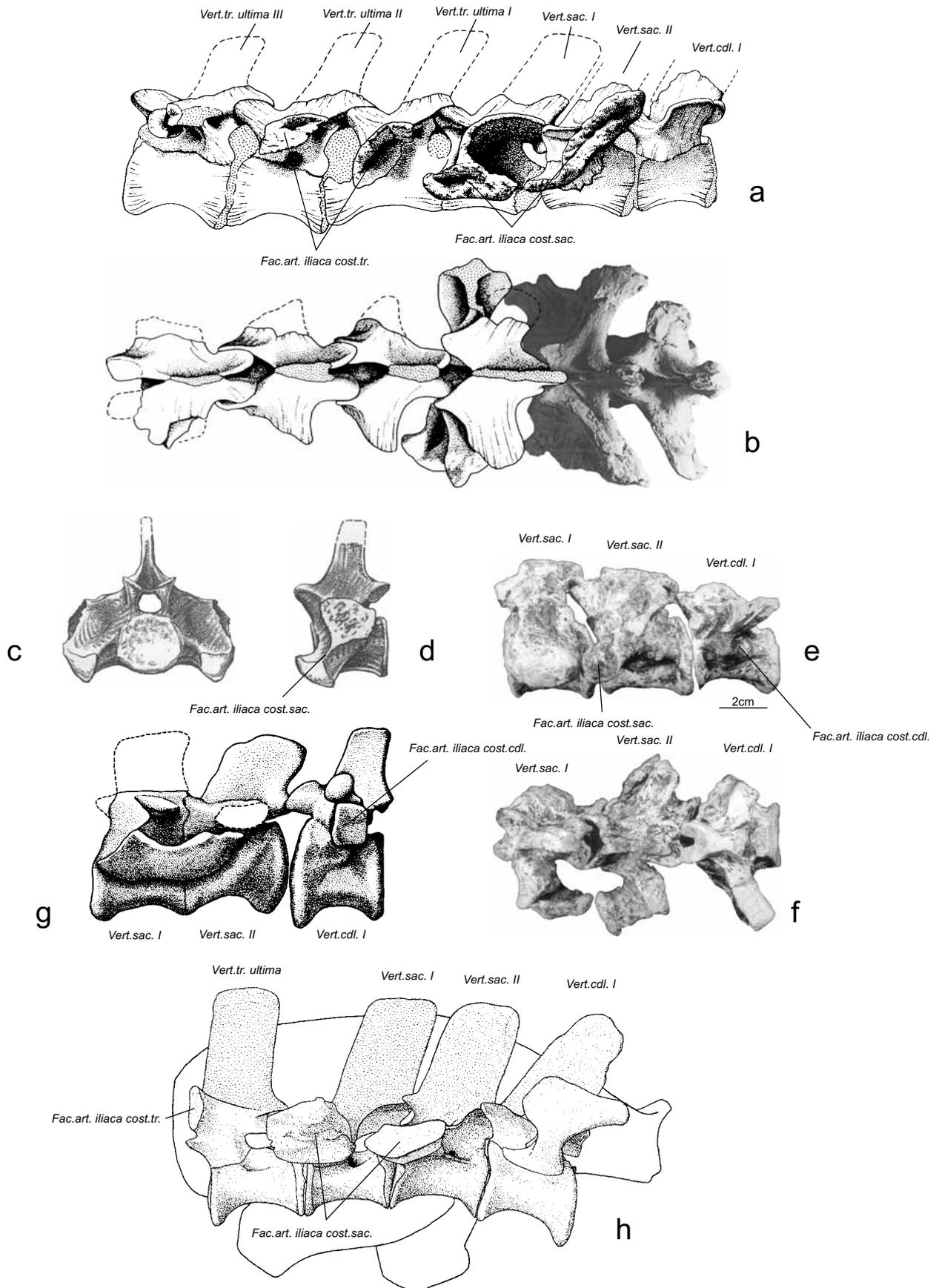


Figura 84. Sinsacros de eussaurísquios. (a,b) *Massospondylus carinatus* (Prosauropoda), normas lateral e dorsal, respectivamente. (c,d) *Staurikosaurus pricei*, normas cranial e lateral da vértebra sacral II. (e,f) “*Spondylosoma absconditum*”, normas lateral e dorsal (revertidas), respectivamente, das vértebras sacrais I e II, (GPIT 479/30/6-7) e caudal I sinsacralizada (GPIT 479/30/8). (g) *Riojasaurus incertus* (Prosauropoda). (h) *Dilophosaurus wetherilli* (Ceratosauria). Escalas distintas. (a-b) Modificado de Cooper (1981), (c-d) segundo Colbert (1970), (g) segundo Bonaparte (1971b), (h) segundo Welles (1984). Abreviaturas: **Fac.art. iliaca cost.cdl. (*Facies articularis iliaca costocaudale*), **Fac.art. iliaca cost.sac.** (*Facies articularis iliaca costosacrale*), **Vert.sac.** (*Vertebra sacrale*), **Vert.tr.** (*Vertebra truncal*), **Vert.cdl.** (*Vertebra caudale*).**

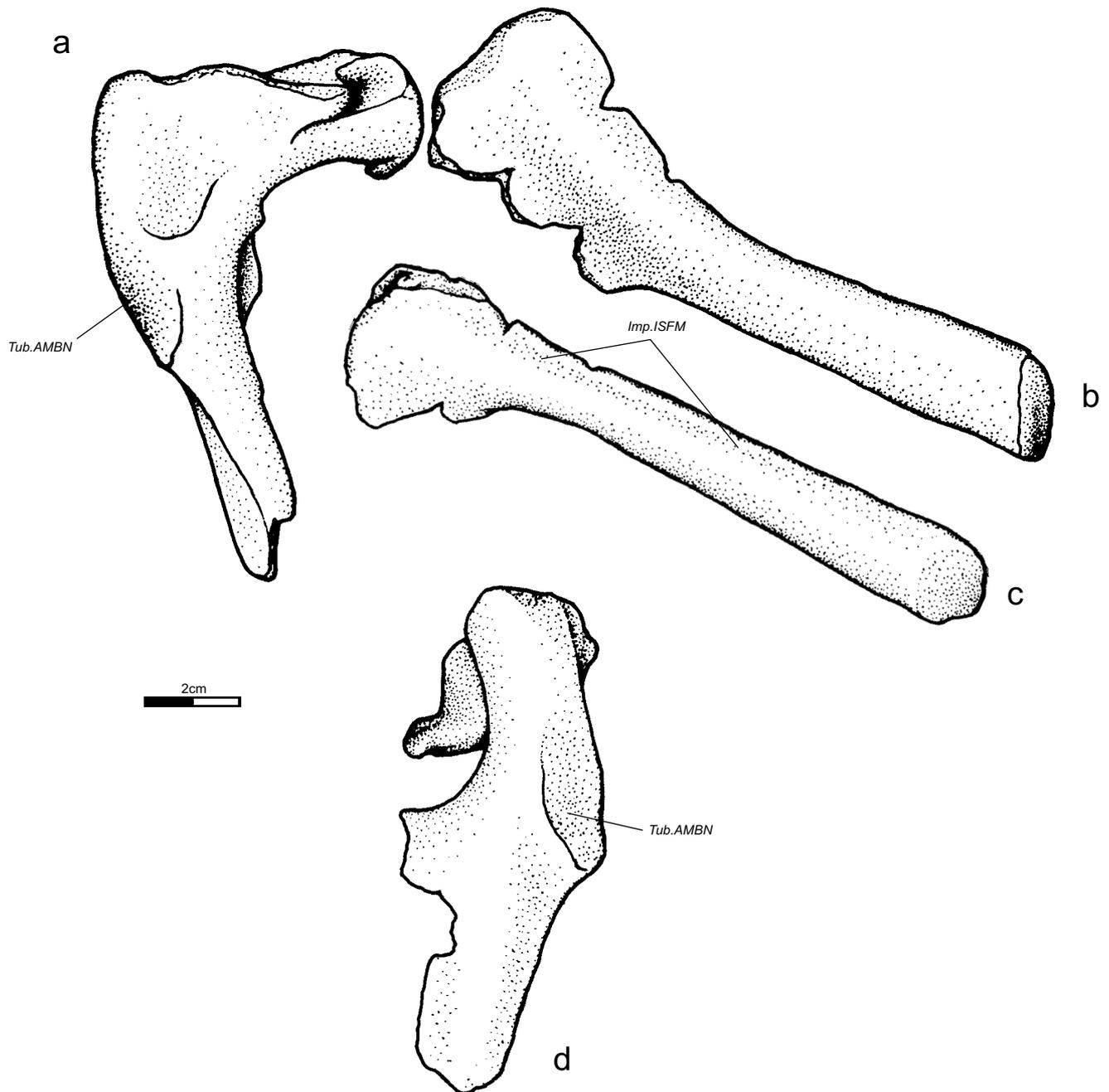


Figura 85. *Eusaurischia indeterminata* proveniente da formação Caturrita, localidade de Botucaraí, município de Candelária, estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Púbis **(a)** e ísquio **(b)** (UFRGS 0761) em norma lateral. Púbis em norma cranial em presumida articulação com seu antípoda **(c)**. Ísquio em norma laterocaudal **(d)**. Desenhos de autoria de Juan Cisneros. Siglas musculares conforme tabela 1, abreviaturas: **Imp.** (*Impressio*), **Sulc.** (*Sulcus*), **Tub.** (*Tuberculum*).

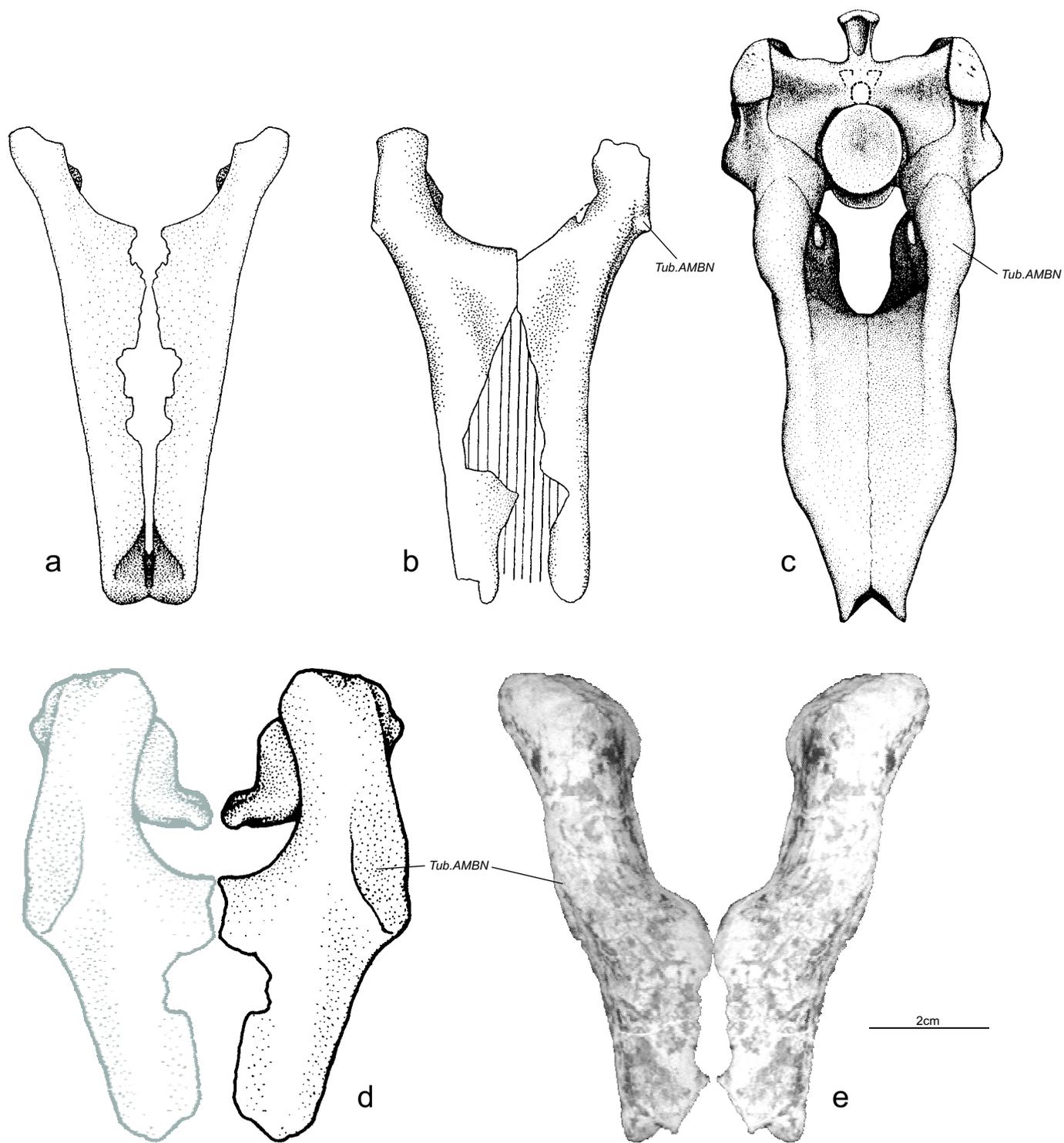


Figura 86. Púbis em norma cranial. **(a)** *Staurikosaurus*, **(b)** *Guaibasaurus*, **(c)** *Herrerasaurus*, **(d)** *Eusaurischia indeterminata* (UFRGS 0761) proveniente da localidade de Botucaraí (o osso direito está representado pela reversão do esquerdo), **(e)** "*Spondylosoma absconditum*" (GPIT 479/30/12; o osso esquerdo está representado pela reversão do direito). (a,c) Modificado de Novas (1993), (b) modificado de Bonaparte *et al.* (1999). Escalas distintas. Siglas musculares conforme tabela 1, abreviaturas: **Tub.** (*Tuberositas*).

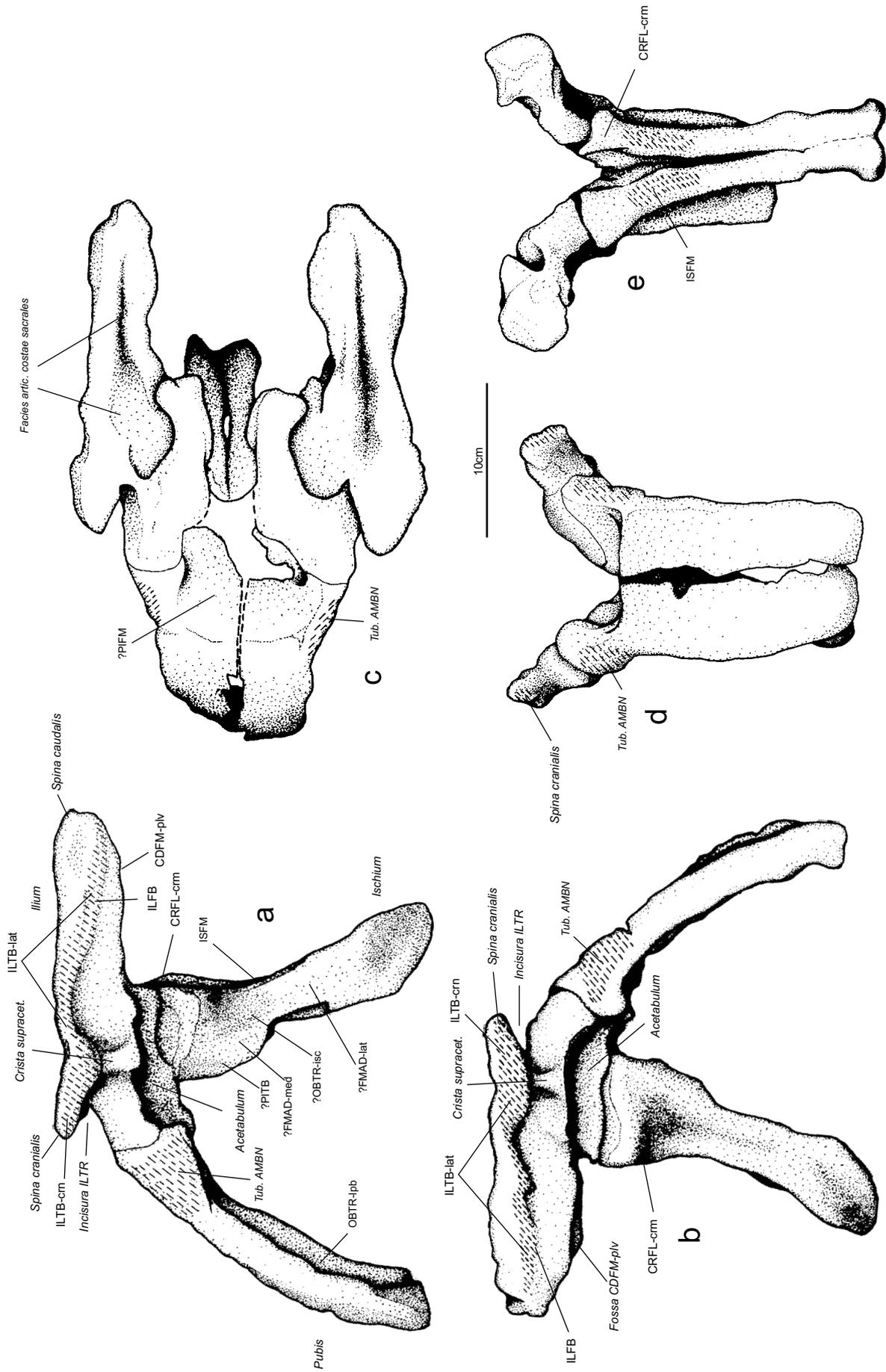


Figura 87. *Karamuru vorax*, *taxon novum*. Pelve do espécimen lectótipo (UFRGS 0152); pelve em norma lateral esquerda (a) e direita (b), normas dorsal (c), cranial (d) e caudal (e). Desenhos de autoria de Juan Cisneros. Siglas musculares conforme tabela 1, abreviaturas: **artic.** (*articularis*); **supracet.** (*supracetabularis*); **Tub.** (*Tuberculum*).

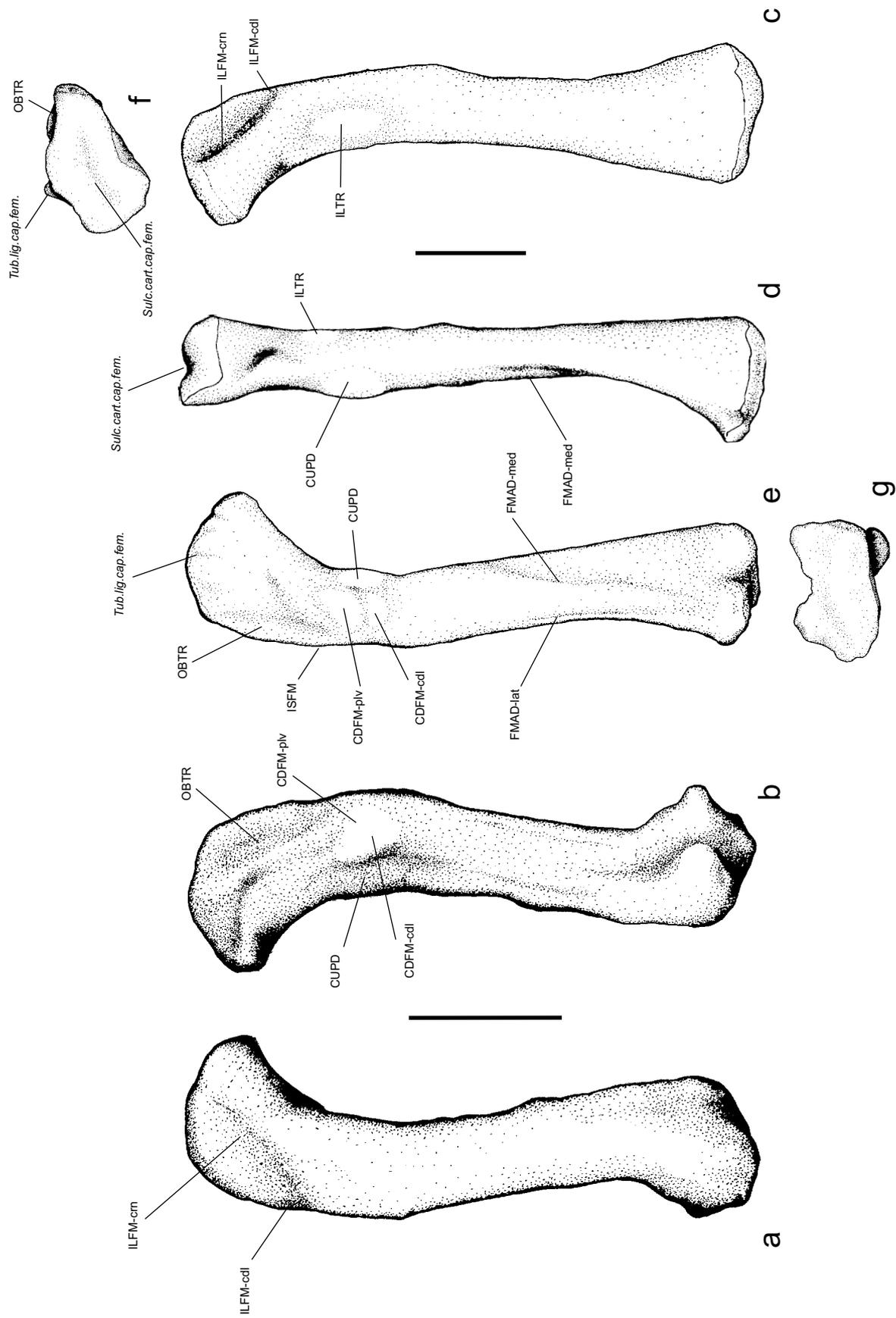


Figura 88. Fêmures de *Karamuru vorax*, *taxon novum*. Fêmur direito do parátipo UFRGS 0152, normas cranial **(a)** e caudal **(b)**. Fêmur esquerdo do parátipo UFRGS 0472, de tamanho maior; normas cranial **(c)**, medial **(d)**, caudal **(e)**, proximal **(f)** e distal **(g)**. Desenhos de autoria de Juan Cisneros. Siglas musculares conforme tabela 1; abreviaturas: **artic.** (*articularis*); **supracet.** (*supracetabularis*); **tub.** (*tuberositas*). Barra = 10cm.

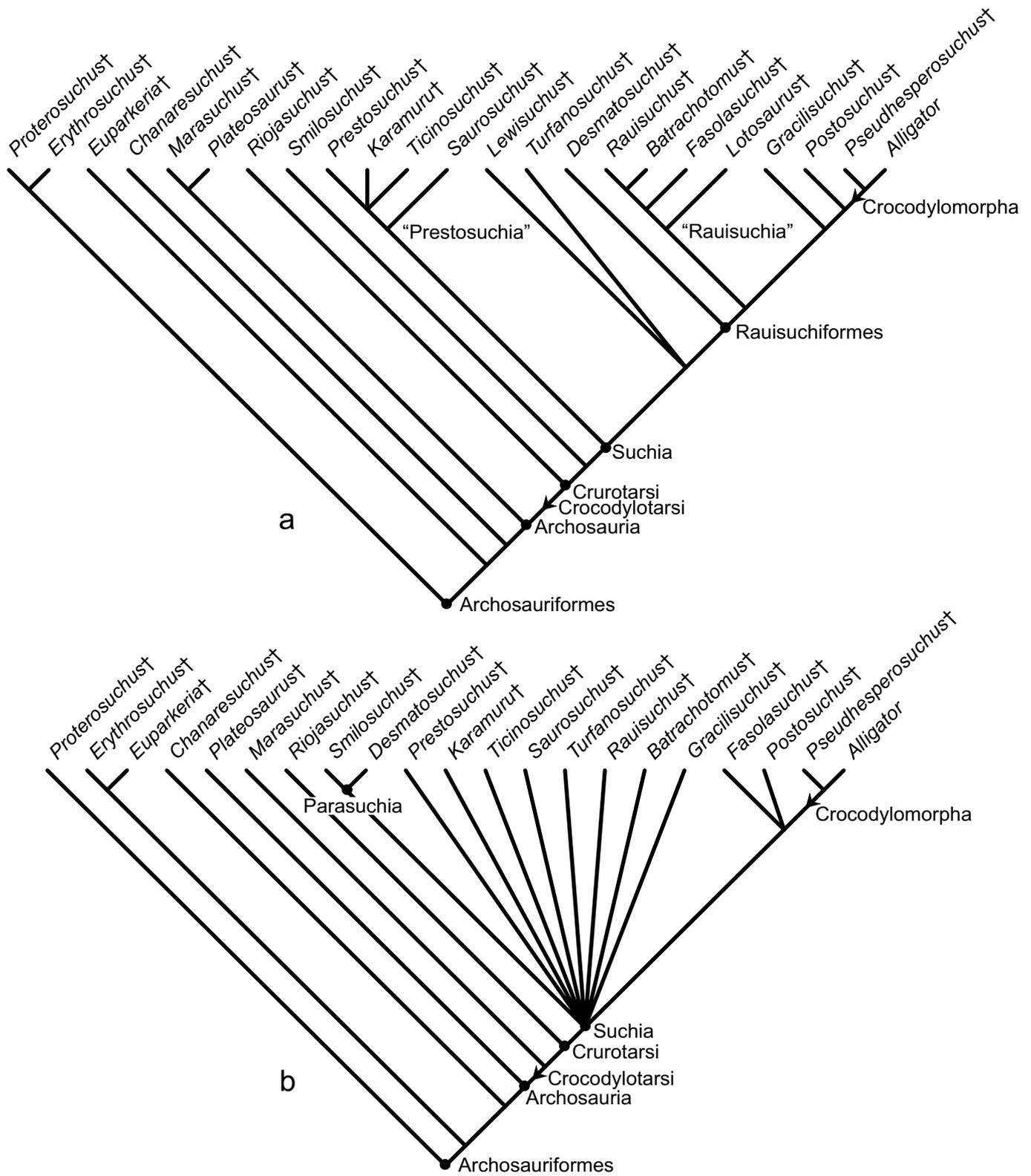


Figura 89. Hipótese filogenética de Parrish (1993) **(a)** para crocodylotársios basais, comportando a sua matriz com os estados originais; **(b)** matriz reanalizada na exclusão de *Lotosaurus* e *Lewisuchus* e dos © 18, 32 e 34, conforme as modificações propostas (veja texto e tabelas 26, 27 e 28), e utilizando o PAUP 4.0 (Swofford, 1998; consenso estrito de 380 árvores comportando 83 passos). *Proterosuchus* e *Erythrosuchus* foram utilizados como grupos-externos em ambas as análises (como utilizado pelo autor) e *Saurosuchus* foi unificado em apenas um táxon. A nomenclatura utilizada é a aqui proposta.

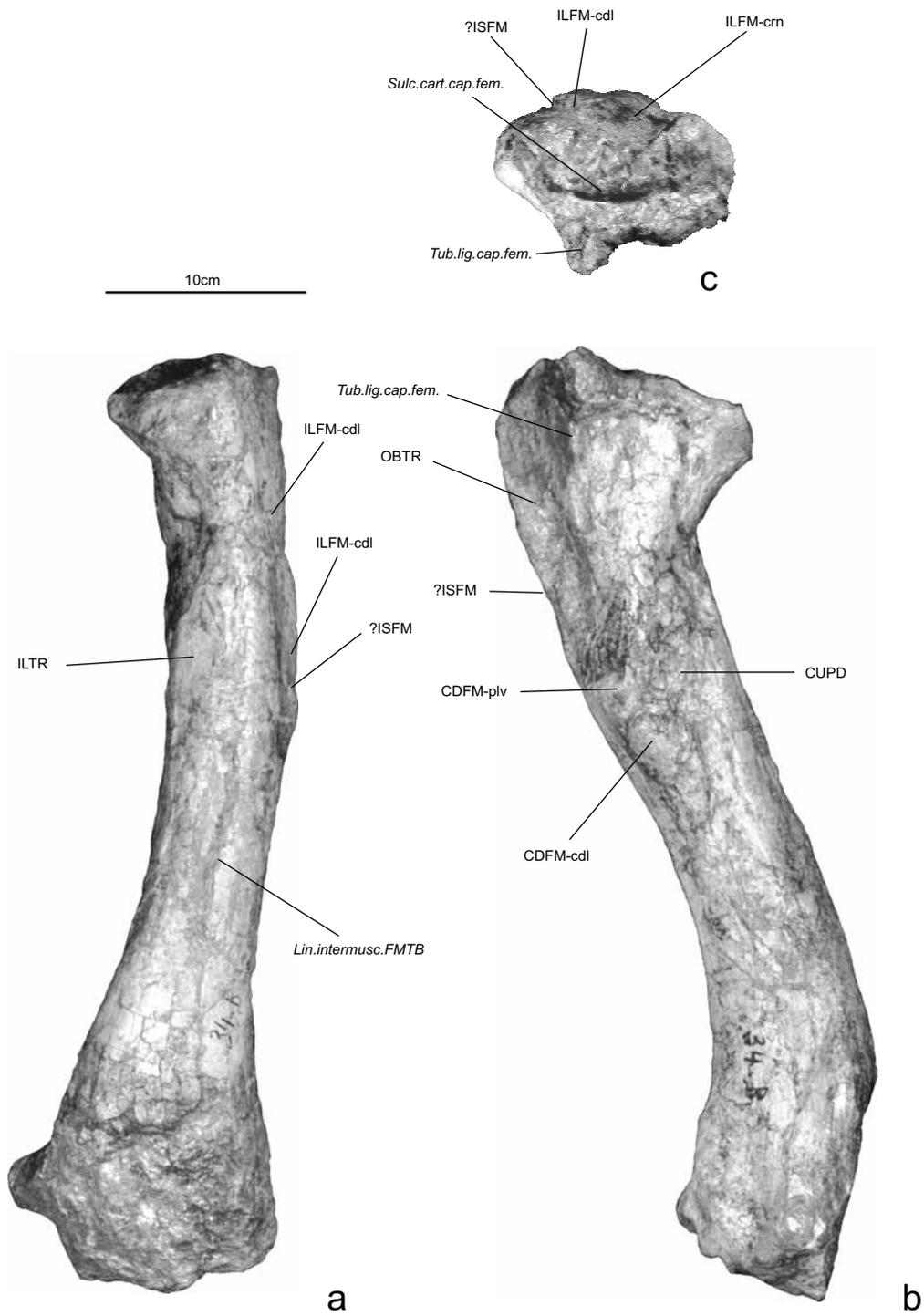


Figura 90. Fêmur esquerdo do lectótipo de *Prestosuchus chiniquensis* (BSPHG 1933L/10), normas cranial (A), medial (B) e proximal (C). Siglas musculares conforme tabela 1, abreviaturas: *Lin.intermusc.* (*Linea intermuscularis*); *Sulc.cart.cap.fem.* (*Sulcus cartilaginis capitis femoris*); *Tub.lig.cap.fem.* (*Tuberositas ligamenti capitis femoris*).

Tabela 1. Siglas dos músculos e termos topográficos e direcionais utilizados no texto. *M.* =músculo (*Musculus*); *T.* =tendão (*Tendo*).

SIGLA	NOME
AMBN	<i>M. ambiens</i>
CDFM	<i>M. caudofemoralis</i>
CRFL	<i>M. cruroflexorius</i>
CUPD	<i>M. cuppedicus</i>
FMAD	<i>M. femoroadductorius</i>
FMFB	<i>T. [M.] femorofibularis</i>
FMOB	<i>M. femorobturatorius</i>
FMTB	<i>M. femorotibialis</i>
FMTR	<i>M. femorotriceps</i>
ICFM	<i>M. ischiocaudofemoralis</i>
ILFB	<i>M. iliofibularis</i>
ILFM	<i>M. iliofemoralis</i>
ILPS	<i>M. iliopsoas</i>
ILTB	<i>M. iliotibialis</i>
ILTR	<i>M. iliotrochantericus</i>
ISFM	<i>M. ischiofemoralis</i>
OBTR	<i>M. obturatorius</i>
PBTB	<i>M. pubotibialis</i>
PIFM	<i>M. puboischiofemoralis</i>
PITB	<i>M. puboischiotibialis</i>
PTFL	<i>M. pubotibioflexorius</i>
TBFL	<i>M. tibioflexorius</i>
VSTS	<i>M. vastus</i>
ZNFM	<i>M. zonofemoralis</i>
cdl	<i>caudalis</i>
cdm	<i>caudomedialis</i>
crm	<i>craniomedialis</i>
crn	<i>cranialis</i>
drs	<i>dorsalis</i>
ext	<i>externus</i>
int	<i>internus</i>
isc	<i>ischiadicus</i>
itm	<i>intermedius</i>
lat	<i>lateralis</i>
lpb	<i>lateropubicus</i>
med	<i>medialis</i>
mpb	<i>mediopubicus</i>
plv	<i>pelvicus</i>
prf	<i>profundus</i>
pub	<i>pubicus</i>
sup	<i>superficialis</i>
vnt	<i>ventralis</i>

Tabela 2. *Myologia avium*. Proposta de homologias e sinônimos consultados na literatura, reunidos sob a nomenclatura padrão aqui utilizada.

M. zonofemoralis (ZNFM)	
<i>Das System der dorsalen Mm. ilio-femorales</i>	Gadow & Selenka (1891:139)
M. cuppedicus (CUPD)	
<i>Iliacus internus</i>	Owen (1849:34)
<i>M. iliacus</i>	Haughton (1865a:18, 1865b:54, 1865c:266, 1865d:330), Hudson (1937:14); Miller (1937:13); Berger (1952:532, 1953:67, 1955:137, 1966:417); Wilcox (1952:525); Hudson <i>et al.</i> (1959:7, 1969:470); Gaunt (1969:45); Berge (1970:330); Raikow (1970:31); Cracraft (1971:219); McGowan (1979:56)
<i>Iliacus</i>	Haughton (1868a:284); Perrin (1875:363); Beddard (1899:395); Berge (1976:431)
<i>M. gracilis</i>	Haughton (1868b:491, <i>partim</i>)
<i>M. gracilis, B</i>	Haughton (1868b:491, <i>partim</i>)
<i>M. pectinæus</i>	Haughton (1868c:497)
<i>Pectineus</i>	Weldon (1883:645); Beddard (1884:548)
<i>M. ilio-femoralis internus</i>	Gadow & Selenka (1891:144)
<i>Ilio-femoralis internus seu pectineus</i>	Mitchell (1901:646)
<i>Ilio-femoralis internus</i>	Romer (1923b:550, 1927a:371, 1942:296)
<i>M. psoas</i>	Fisher (1946:670); Fisher & Goodman (1955:90)
<i>M. iliofemoralis internus</i>	Raikow (1976:783, 1985a:220, 1993:363); Bentz (1979:13); Berge (1976:431, 1979:183); Schreiweis (1982:16); Zusi & Bentz (1984:36); McKittrick (1991:21); Berge & Zweers (1993:195)
<i>Iliaco</i>	Berge (1981:1721)
<i>Cuppedicus</i>	Rowe (1986:344)
<i>Iliofemoralis internus</i>	Swierczewski & Raikow (1981:470); Gatesy (1999:134)
<i>M. cuppedicus</i>	Patak & Baldwin (1998:24)
M. ilioprochantericus (ILTR)	
<i>Gluteus minimus</i>	Perrin (1875:362)
<i>Glutæal muscles</i>	Beddard (1884:549, <i>partim</i>)
<i>Gluteus minimus</i>	Shufeldt (1886:475)
<i>Mm. ilioprochanterici</i>	Gadow & Selenka (1891:140); Mitchell (1901:645, <i>partim</i>); Hudson (1937:11, <i>partim</i>); Berge (1976:431, <i>partim</i> , 1979:183, <i>partim</i>); Zusi & Bentz (1984:33, <i>partim</i>); Berge & Zweers (1993:195, <i>partim</i>)
<i>Ilio-trochanterici</i>	Romer (1923b:550, <i>partim</i> , 1927a:371, <i>partim</i>)
<i>Ilio-trochanterici, heads II and III</i>	Romer (1927a:371)
<i>M. gluteus minimus</i>	Miller (1937:10)
<i>Ilio-trochantericus</i>	Romer (1942:296, <i>partim</i>)
<i>M. ilioprochantericus anticus</i>	Berger (1952:531, 1953:67)
<i>M. ilioprochanterici</i>	Berge (1970:326, <i>partim</i>)
<i>M. ilioprochantericus</i>	Rowe (1986:343)
<i>M. ilioprochantericus cranialis et medius</i>	Raikow (1993:362)
M. ilioprochantericus lateralis (ILTR-lat)	
<i>Gluteus minimus</i>	Owen (1849:34)
<i>M. glutæus quartus</i>	Haughton (1868b:490)
<i>Ilio-capsularis</i>	Haughton (1868b:490)
<i>M. glutæus quartus</i>	Haughton (1868c:499)
<i>Iliocapsularis</i>	Haughton (1868c:499)
<i>Gluteus II.</i>	Beddard (1884:549, <i>partim</i>)
<i>M. ilio-trochantericus anterior</i>	Gadow & Selenka (1891:140); Hudson (1937:11)
<i>Gluteus tertius</i>	Beddard (1899:395)
<i>Ilio-trochantericus anterior</i>	Mitchell (1901:645)
<i>Gluteus tertius</i>	Mitchell (1901:645)
<i>M. iliacus</i>	Fisher (1946:659); Fisher & Goodman (1955:79)
<i>M. ilioprochantericus anticus</i>	Wilcox (1952:521)
<i>M. ilioprochantericus anterior</i>	Hudson <i>et al.</i> (1959:5, 1969:470); Berger (1966:390, 1968:606); Gaunt (1969:43); Berge (1970:327); Cracraft (1971:219); McGowan (1979:51)
<i>M. ilioprochantericus cranialis</i>	Raikow (1976:777, 1985a:218, 1993:362); Bentz (1979:13); Berge (1979:183); Schreiweis (1982:15); Zusi & Bentz (1984:33); Rowe (1986:334); McKittrick (1991:7); Berge & Zweers (1993:195); Patak & Baldwin (1998:24)
<i>Ilioprochantericus cranial [anterior]</i>	Berge (1981:1720)
<i>Ilioprochantericus cranialis</i>	Gatesy (1999:134)
M. ilioprochantericus medialis (ILTR-med)	
<i>Gluteus minimus</i>	Haughton (1865a:17, 1865c:264, 1868c:499)
<i>M. glutæus minimus</i>	Haughton (1865b:52, 1868b:489)
<i>Gluteus quartus</i>	Beddard (1899:395)
<i>Gluteus III.</i>	Beddard (1884:549, <i>partim</i>)
<i>M. ilio-trochantericus medius</i>	Gadow & Selenka (1891:141); Hudson (1937:12); Fisher (1946:661); Fisher & Goodman (1955:80)
<i>Ilio-trochantericus medius</i>	Mitchell (1901:645)
<i>Gluteus quartus</i>	Mitchell (1901:645)
<i>M. ilioprochantericus medius</i>	Wilcox (1952:521); Berger (1955:137, 1966:391, 1968:606); Hudson <i>et al.</i> (1959:5, 1969:470); Gaunt (1969:43); Berge (1970:329, 1979:183); Cracraft (1971:219); Raikow (1976:777, 1985a:218, 1993:362); Bentz (1979:15); McGowan (1979:51); Schreiweis (1982:15); Zusi & Bentz (1984:34); Rowe (1986:334); McKittrick (1991:7); Berge & Zweers (1993:195); Patak & Baldwin (1998:24)
<i>Ilioprochantericus médio</i>	Berge (1981:1721)
<i>Ilioprochantericus medius</i>	Gatesy (1999:134)
M. iliofemoralis (ILFM)	
<i>Gluteus medius</i>	Haughton (1865a:17, 1865c:264)
<i>M. glutæus medius</i>	Haughton (1865b:51)
<i>M. ilioprochantericus posticus</i>	Berger (1952:530, 1953:67)
<i>M. iliofemoralis</i>	Rowe (1986:343)
<i>M. ilioprochantericus caudalis</i>	Raikow (1993:360)
M. iliofemoralis cranialis (ILFM-crn)	
<i>Gluteus medius</i>	Owen (1849:34)
<i>M. glutæus medius</i>	Haughton (1868b:489, 1868c:499); Perrin (1875:362)
<i>Glutæal muscles</i>	Beddard (1884:549, <i>partim</i>)
<i>Gluteus I.</i>	Beddard (1884:549, <i>partim</i>)
<i>Gluteus medius</i>	Shufeldt (1886:475)
<i>Mm. ilioprochanterici</i>	Gadow & Selenka (1891:140); Hudson (1937:11, <i>partim</i>); Berge (1979:183, <i>partim</i>); Zusi & Bentz (1984:33, <i>partim</i>); Berge & Zweers (1993:195, <i>partim</i>)
<i>M. ilio-trochantericus posterior</i>	Gadow & Selenka (1891:140); Mitchell (1901:645); Hudson (1937:11)
<i>Gluteus secundus</i>	Beddard (1899:395)
<i>Ilio-trochanterici</i>	Mitchell (1901:645, <i>partim</i>); Romer (1923b:550, <i>partim</i> , 1927a:371, <i>partim</i>)
<i>Ilio-trochantericus posterior</i>	Mitchell (1901:645)
<i>Gluteus secundus</i>	Mitchell (1901:645)
<i>Ilio-trochantericus, head I</i>	Romer (1927a:371)
<i>M. gluteus medius</i>	Miller (1937:8)
<i>Ilio-trochantericus</i>	Romer (1942:296, <i>partim</i>)
<i>M. gluteus profundus</i>	Fisher (1946:659); Fisher & Goodman (1955:79)
<i>M. ilioprochantericus posticus</i>	Wilcox (1952:521); Berger (1955:137)
<i>M. ilioprochantericus posterior</i>	Hudson <i>et al.</i> (1959:5, 1969:470); Berger (1966:388, 1968:604); Gaunt (1969:43); Berge (1970:326, 1976); Raikow (1970:34); Cracraft (1971:217); McGowan (1979:52)
<i>Gluteus profundus</i>	Berger (1966:388)
<i>M. ilioprochanterici</i>	Berge (1970:326, <i>partim</i>)

<i>Mm. iliiothrochanterici</i>	Berge (1976:431, <i>partim</i>); Zusi & Bentz (1984:33, <i>partim</i>)
<i>M. iliiothrochantericus caudalis</i>	Raikow (1976:777, 1985a:218); Bentz (1979:13); Berge (1979:183, 1982:310); Schreiweis (1982:14); Zusi & Bentz (1984:33); McKittrick (1991:7); Berge & Zweepers (1993:195)
<i>Iliotrocantérico caudal [posterior]</i>	Berge (1981:1720)
<i>Iliotrocantericus caudalis</i>	Maurer & Raikow (1981:425); Gatesy (1999:134)
<i>M. iliofemoralis cranialis</i>	Rowe (1986:334); Patak & Baldwin (1998:24)
M. iliofemoralis caudalis (ILFM-cd)	
<i>Glutæus externus</i>	Owen (1849:34)
<i>M. glutæus maximus</i>	Haughton (1868b:489, 1868c:499)
<i>Gluteus quartus</i>	Perrin (1875:363)
<i>Obturator externus</i>	Beddard (1884:549, ?)
<i>M. ilio-femoralis externus</i>	Gadow & Selenka (1891:143)
<i>Glutæus quintus</i>	Beddard (1899:395)
<i>Ilio-femoralis externus seu Glutæus anterior</i>	Mitchell (1901:646)
<i>Ilio-femoralis externus</i>	Romer (1923b:550, 1927a:371, 1942:296)
<i>M. glutæus anterior</i>	Miller (1937:9)
<i>M. glutæus medius et minimus</i>	Hudson (1937:13); Hudson <i>et al.</i> (1959:6, 1969:470); Berger (1966:393); Berge (1970:330)
<i>M. piriformis</i>	Fisher (1946:658); Fisher & Goodman (1955:79)
<i>M. glutæus medius et minimus</i>	Wilcox (1952:522); Berger (1955:137, 1968:606); Raikow (1970:31); McGowan (1979:52)
<i>M. iliofemoralis externus</i>	Raikow (1975:514, 1985a:218); Berge (1976:431, 1979:183); Raikow <i>et al.</i> (1980:135); Schreiweis (1982:15); Zusi & Bentz (1984:36); Rowe (1986:334); McKittrick (1991:9); Berge & Zweepers (1993:195); Patak & Baldwin (1998:24)
<i>Iliotrocantérico externo</i>	Berge (1981:1721)
<i>Glúteo médio e mínimo</i>	Berge (1981:1721)
<i>Iliofemoralis externus</i>	Maurer & Raikow (1981:425); Gatesy (1999:134)
M. iliofibularis (ILFB)	
<i>Biceps flexor cruris</i>	Owen (1849:36); Shufeldt (1886:476)
<i>Biceps femoris</i>	Perrin (1875:362); Haughton (1865c:264); Beddard (1899:396); Berge (1976:431)
<i>M. biceps femoris</i>	Haughton (1865b:52, 1868b:490, 1868c:499); Hudson (1937:25); Miller (1937:10); Berger (1952:539, 1953:69, 1966:398, 1968:607); Wilcox (1952:522); Hudson <i>et al.</i> (1959:13, 1969:472); Gaunt (1969:43); Berge (1970:339); Raikow (1970:31); Cracraft (1971:217); Helmi & Cracraft (1977:616); McGowan (1979:48)
<i>Biceps</i>	Haughton (1865a:19); Beddard (1884:549, 1890:429); Weldon (1883:644)
<i>Biceps cruris</i>	Garrod (1873:628)
<i>M. ilio-fibularis</i>	Gadow & Selenka (1891:168)
<i>Ilio-fibularis</i>	Mitchell (1901:652); Romer (1923b:550, 1927a:371, 1942:296)
<i>M. extensor ilio-fibularis</i>	Fisher (1946:662); Fisher & Goodman (1955:82)
<i>M. iliofibularis</i>	Raikow (1976:780, 1985a:219, 1993:359); Bentz (1979:13); Berge (1976:431, 1979:183); Schreiweis (1982:18); Zusi & Bentz (1984:34); McKittrick (1991:11); Berge & Zweepers (1993:195); Patak & Baldwin (1998:27)
<i>Iliofibular</i>	Berge (1981:1715)
<i>Iliofibularis</i>	Swierczewski & Raikow (1981:470); Gatesy (1999:134)
M. puboischiofemoralis (PIFM)	
<i>Gracilis</i>	Owen (1849:37, <i>partim</i>)
<i>Pectineus</i>	Haughton (1865a:19); Perrin (1875:363, ?)
<i>M. pectinæus</i>	Haughton (1865b:54, 1865c:266)
<i>M. gracilis</i>	Haughton (1868b:491, <i>partim</i>)
<i>M. gracilis, A</i>	Haughton (1868b:491)
<i>M. ambiens</i>	Gadow & Selenka (1891:145, <i>partim</i>)
<i>M. femori-tibialis</i>	Gadow & Selenka (1891:154, <i>partim</i>)
<i>M. femori-tibialis internus</i>	Gadow & Selenka (1891:156, <i>partim</i>)
M. femorotriceps (FMTR)	
<i>Triceps femoris</i>	Romer (1927a:371, 1942:296)
M. ambiens (AMBN)	
<i>M. rectus femoris</i>	Haughton (1865b:53)
<i>M. gracilis</i>	Haughton (1868b:491, <i>partim</i> , 1868c:500)
<i>M. gracilis, B</i>	Haughton (1868b:491, <i>partim</i>)
<i>Ambiens</i>	Garrod (1873:629); Weldon (1883:645); Beddard (1884:549, 1890:429, 1899:397); Shufeldt (1886:477); Mitchell (1901:647); Romer (1923b:550, 1927a:371); Berge (1981:1719); Maurer & Raikow (1981:425); Raikow (1982:438)
<i>Psoas</i>	Perrin (1875:363, ?)
<i>M. ambiens</i>	Gadow & Selenka (1891:145, <i>partim</i>); Hudson (1937:15); Miller (1937:13); Fisher (1946:669); Berger (1952:532, 1953:67, 1966:418); Wilcox (1952:525); Fisher & Goodman (1955:88); Hudson <i>et al.</i> (1959:7, 1969:471); Berge (1970:333, 1976:431, 1979:183); Raikow (1970:32); Cracraft (1971:215); McGowan (1979:55); Schreiweis (1982:16); McKittrick (1991:22); Berge & Zweepers (1993:195); Gatesy (1999:135); Patak & Baldwin (1998:28)
<i>M. femori-tibialis internus, der dritter Theil</i>	Gadow & Selenka (1891:156)
<i>Triceps femoris, ambiens</i>	Romer (1942:296)
M. femorotibialis (FMTB)	
<i>Vasti</i>	Perrin (1875:362)
<i>Quadriceps femoris</i>	Weldon (1883:645)
<i>M. femori-tibialis</i>	Gadow & Selenka (1891:154, <i>partim</i>); Hudson (1937:19)
<i>Rectus femoris</i>	Beddard (1899:396)
<i>Femoro-tibiales seu Cruræus and Vastus</i>	Mitchell (1901:647)
<i>Femoro-tibialis</i>	Romer (1923b:550, 1927a:371)
<i>Triceps femoris, femorotibialis</i>	Romer (1942:296)
<i>M. femorotibialis</i>	Hudson <i>et al.</i> (1959:8, 1969:471); Berge (1970:335); Cracraft (1971:216)
<i>Mm. femorotibiales</i>	Berge (1976:431, 1979:183); Zusi & Bentz (1984:34)
<i>M. femorotibialis complex</i>	McGowan (1979:40)
<i>Femorotibial</i>	Berge (1981:1720)
M. femorotibialis externus (FMTB-ext)	
<i>Extensor muscle</i>	Beddard (1884:549)
<i>M. femori-tibialis, der I. und II. Theil</i>	Gadow & Selenka (1891:155)
<i>M. extensor femoris</i>	Shufeldt (1886:475); Miller (1937:10)
<i>Mm. femorotibialis externus et medius</i>	Gaunt (1969:42)
<i>M. femorotibialis externus et medius</i>	Raikow (1970:32, 1993:363)
<i>Femorotibialis</i>	Gatesy (1999:134)
M. femorotibialis lateralis (FMTB-lat)	
<i>Cruræus</i>	Owen (1849:37)
<i>Vastus externus</i>	Haughton (1865a:18); Weldon (1883:645); Beddard (1899:396)
<i>M. vastus externus</i>	Haughton (1865b:52, 1865c:264, 1868b:491); Shufeldt (1886:475)
<i>M. femori-tibialis externus</i>	Gadow & Selenka (1891:155); Hudson (1937:20); Hudson <i>et al.</i> (1959:8)
<i>M. extensor femoris, vastus externus</i>	Miller (1937:10)
<i>M. vastus lateralis</i>	Fisher (1946:661)
<i>M. femorotibialis externus</i>	Berge (1952:534, 1953:68, 1966:394, 1968:606); Raikow (1976:780, 1985a:218, 1993:363); Berge (1979:183); McGowan (1979:46); Schreiweis (1982:16); Zusi & Bentz (1984:34); McKittrick (1991:9)
<i>Vastus lateralis</i>	Berge (1966:394)
<i>M. femorotibialis externus</i>	Wilcox (1952:525); Hudson <i>et al.</i> (1969:471); Berge (1970:335)
<i>M. femorotibialis externus et medius, pars externa</i>	Raikow (1970:32)
<i>Femorotibial, parte externa</i>	Berge (1981:1720)
<i>Femorotibial externo</i>	Berge (1981:1720)
<i>Femorotibialis externus</i>	Swierczewski & Raikow (1981:470)
<i>M. femorotibialis lateralis [externus]</i>	Berge & Zweepers (1993:195)
<i>Femorotibialis, lateralis</i>	Gatesy (1999:134)

<i>M. femorotibialis externus</i>	Patak & Baldwin (1998:24)
M. femorotibialis lateralis, pars proximalis	
<i>Cruræus, upper and anterior part</i>	Owen (1849:37)
<i>Vastus externus, superficial</i>	Haughton (1865a:18)
<i>M. vastus externus 1</i>	Haughton (1865b:52; 1868b:491; 1868c:500)
<i>Vastus externus 1</i>	Haughton (1865c:264)
<i>M. vastus lateralis</i>	Fisher & Goodman (1955:81)
<i>M. femorotibialis externus, proximal head</i>	Berger (1966:394, 1968:606)
<i>M. femorotibialis, externus portion</i>	Cracraft (1971:216)
<i>M. femorotibialis externus, pars proximalis</i>	Raikow (1976:780, 1985a:218); Patak & Baldwin (1998:24)
<i>M. femorotibialis, first head</i>	McGowan (1979:46)
<i>M. femorotibialis externus, proximal part</i>	Schreiweis (1982:17)
M. femorotibialis lateralis, pars distalis	
<i>Cruræus, inner and inferior part</i>	Owen (1849:37)
<i>Vastus externus, deeper</i>	Haughton (1865a:18)
<i>M. vastus externus 2</i>	Haughton (1865b:53; 1868b:491; 1868c:501)
<i>Vastus externus 2</i>	Haughton (1865c:265)
<i>M. femorotibialis externus</i>	Fisher & Goodman (1955:89)
<i>M. femorotibialis externus, distal head</i>	Berger (1966:394, 1968:606); McKittrick (1991:9)
<i>M. femorotibialis, posticus portion</i>	Cracraft (1971:217)
<i>M. femorotibialis externus, pars distalis</i>	Raikow (1976:780, 1985a:218); Patak & Baldwin (1998:24)
<i>M. femorotibialis, second head</i>	McGowan (1979:46)
<i>Femorotibialis externus, pars distalis</i>	Swierczewski & Raikow (1981:470)
<i>M. femorotibialis externus, distal part</i>	Schreiweis (1982:17)
M. femorotibialis intermedius (FMTB-itm)	
<i>Gracilis</i>	Owen (1849:37, <i>partim</i>)
<i>Rectus</i>	Weldon (1883:645)
<i>Cruræus</i>	Haughton (1865a:18); Shufeldt (1886:475)
<i>M. cruræus</i>	Haughton (1865b:53; 1865c:265)
<i>M. vastus internus</i>	Haughton (1868b:492, <i>partim</i> ; 1868c:501, <i>partim</i>)
<i>M. vastus internus 1</i>	Haughton (1868b:492; 1868c:501)
<i>M. femori-tibialis medius</i>	Gadow & Selenka (1891:155); Hudson (1937:20); Hudson <i>et al.</i> (1959:8)
<i>Cruræus</i>	Beddard (1899:396)
<i>M. femori-tibialis medius</i>	Hudson (1937:20); Hudson <i>et al.</i> (1959:9)
<i>M. extensor femoris, cruræus</i>	Miller (1937:10)
<i>M. vastus medialis</i>	Fisher (1946:661); Fisher & Goodman (1955:81)
<i>M. femorotibialis externus et medius, pars media</i>	Raikow (1970:32)
<i>M. femorotibialis, medius portion</i>	Cracraft (1971:216)
<i>M. femorotibialis medius</i>	Berger (1952:535, 1953:68, 1966:395, 1968:606); Raikow (1976:780, 1985a:218, 1993:363); Berge (1979:183); McGowan (1979:47); Schreiweis (1982:17); Zusi & Bentz (1984:34); McKittrick (1991:10); Patak & Baldwin (1998:26)
<i>Vastus medialis</i>	Berger (1966:395)
<i>Femorotibialis, parte medialis</i>	Berge (1981:1720)
<i>Femorotibialis médio</i>	Berge (1981:1720)
<i>M. femorotibialis intermedius [medius]</i>	Berge & Zweers (1993:195)
<i>Femorotibialis, intermedius</i>	Gatesy (1999:134)
M. femorotibialis internus [medialis] (FMTB-int)	
<i>Vastus internus</i>	Owen (1849:37); Haughton (1865a:18); Weldon (1883:645); Shufeldt (1886:478); Beddard (1899:397); Mitchell (1901:647)
<i>M. vastus internus</i>	Haughton (1868b:492, <i>partim</i> ; 1868c:501, <i>partim</i>)
<i>M. vastus internus 2</i>	Haughton (1868b:492; 1868c:501)
<i>Cruræus</i>	Beddard (1884:548)
<i>M. femori-tibialis, der. III. Theil</i>	Gadow & Selenka (1891:154)
<i>M. femori-tibialis internus</i>	Gadow & Selenka (1891:156, <i>partim</i>); Hudson (1937:20); Hudson <i>et al.</i> (1959:10)
<i>M. vastus internus</i>	Miller (1937:13)
<i>M. femorotibialis internus</i>	Fisher (1946:670); Wilcox (1952:526); Fisher & Goodman (1955:89); Hudson <i>et al.</i> (1969:471); Berge (1970:335)
<i>M. femorotibialis internus</i>	Berger (1952:535, 1953:68, 1966:397, 1968:606); Gaunt (1969:43); Raikow (1970:32, 1976:780, 1985a:219, 1993:364); Bentz (1979:13); Berge (1979:183); McGowan (1979:47); Schreiweis (1982:17); Zusi & Bentz (1984:34); McKittrick (1991:10); Patak & Baldwin (1998:27)
<i>M. femorotibialis, internus portion</i>	Cracraft (1971:217)
<i>Femorotibialis, parte interna</i>	Berge (1981:1720)
<i>Femorotibialis interno</i>	Berge (1981:1720)
<i>Femorotibialis internus</i>	Swierczewski & Raikow (1981:470)
<i>M. femorotibialis medialis [internus]</i>	Berge & Zweers (1993:195)
<i>Femorotibialis, medialis</i>	Gatesy (1999:134)
M. femorotibialis internus [medialis], pars proximalis	
<i>Vastus internus, superficial part</i>	Haughton (1865a:18)
<i>M. vastus internus 1</i>	Haughton (1865b:53)
<i>Vastus internus 1</i>	Haughton (1865c:265)
<i>M. femorotibialis internus, proximal belly</i>	Berger (1966:397)
<i>M. femorotibialis internus, proximal</i>	Berger (1968:606); Raikow (1976:780)
<i>M. femorotibialis internus, medial part</i>	Patak & Baldwin (1998:27)
M. femorotibialis internus [medialis], pars distalis	
<i>Vastus internus, deeper part</i>	Haughton (1865a:18)
<i>M. vastus internus 2</i>	Haughton (1865b:53)
<i>Vastus internus 2</i>	Haughton (1865c:265)
<i>M. femorotibialis internus, distal head</i>	Berger (1966:397)
<i>M. femorotibialis internus, distal</i>	Berger (1968:607); Raikow (1976:780)
<i>M. femorotibialis, caudal part</i>	Patak & Baldwin (1998:27)
M. iliotalialis (LTB)	
<i>Ilio-tibialis</i>	Romer (1942:371)
<i>M. iliotalialis muscle complex</i>	Berge (1976:429)
<i>Mm. iliotaliales</i>	Berge (1979:183); Berge & Zweers (1993:195)
M. iliotalialis cranialis (LTB-crn)	
<i>Sartorius</i>	Owen (1849:36); Haughton (1865a:17); Perrin (1875:361); Weldon (1883:644); Beddard (1884:548, 1899:397); Romer (1923b:550)
<i>M. sartorius</i>	Haughton (1865b:53, 1865c:266, 1868b:491, 1868c:500); Shufeldt (1886:472); Hudson (1937:16); Miller (1937:8); Berger (1952:533, 1953:67, 1966:380, 1968:603); Wilcox (1952:520); Hudson <i>et al.</i> (1959:8, 1969:471); Gaunt (1969:41); Berge (1970:333); Raikow (1970:22); Cracraft (1971:215); McGowan (1979:39)
<i>M. ilio-tibialis internus s. sartorius</i>	Gadow & Selenka (1891:149)
<i>Ilio-tibialis internus seu sartorius</i>	Mitchell (1901:645)
<i>Ilio-tibialis internus</i>	Romer (1923b:550)
<i>Sartorius*</i>	Romer (1927a:371)
<i>Ilio-tibialis internus or 'Sartorius'</i>	Romer (1927a:378)
<i>Triceps femoris, 'sartorius'</i>	Romer (1942:296)
<i>M. extensor ilio-tibialis anterior</i>	Fisher (1946:658); Fisher & Goodman (1955:77)
<i>M. iliotalialis cranialis</i>	Raikow (1976:775, 1985a:217, 1993:357); Berge (1979:183, <i>partim</i>); Schreiweis (1982:16); Zusi & Bentz (1984:33); McKittrick (1991:5); Berge & Zweers (1993:195, <i>partim</i>); Patak & Baldwin (1998:24)
<i>Extensor iliotalialis anterior</i>	Berger (1966:380)
<i>Iliotalialis cranial</i>	Berge (1981:1715)
<i>Sartório</i>	Berge (1981:1715)
<i>Iliotalialis cranialis</i>	Swierczewski & Raikow (1981:470); Gatesy (1999:129)
M. iliotalialis cranialateralis	

<i>M. iliobtibialis anterior</i>	Berge (1976:430)
<i>Sartorius</i>	Berge (1976:430)
M. iliobtibialis craniomedialis	
<i>M. iliobtibialis medialis</i>	Berge (1976:430, 1979:183); McKittrick (1991:6); Berge & Zweers (1993:195)
M. iliobtibialis lateralis (ILTB-lat)	
<i>Tensor vaginæ and Rectus femoris</i>	Owen (1849:35)
<i>Combined tensor vaginæ femoris, glutæus maximus and agillator caudæ</i>	Haughton (1865b:51, 1865c:263)
<i>M. agillator caudæ et tensor vaginæ femoris</i>	Haughton (1868b:488, 1868c:498)
<i>Tensor fasciæ</i>	Garrod (1873:628); Beddard (1884:549, 1890:429); Weldon (1883:644)
<i>Sartorius</i>	Weldon (1883, <i>partim</i>)
<i>Gluteus primus</i>	Shufeldt (1886:473)
<i>M. ilio-tibialis</i>	Gadow & Selenka (1891:151); Hudson (1937:17)
<i>M. ilio-tibialis medius</i>	Gadow & Selenka (1891:151)
<i>Gluteus primus</i>	Beddard (1899:395)
<i>Ilio-tibialis</i>	Mitchell (1901:645); Romer (1923b:550)
<i>Ilio-tibialis proper</i>	Romer (1927a:371)
<i>M. gluteus primus</i>	Miller (1937:8)
<i>Triceps femoris, ilio-tibialis</i>	Romer (1942:296)
<i>M. extensor ilio-tibialis lateralis</i>	Fisher (1946:657); Fisher & Goodman (1955:76)
<i>M. iliobtibialis</i>	Berger (1952:533, 1953:67, 1955:137, 1966:384, 1968:603); Wilcox (1952:520); Hudson <i>et al.</i> (1959:8, 1969:471); Gaunt (1969:42); Berge (1970:334); Raikow (1970:22); Cracraft (1971:215); McGowan (1979:39); Schreiweis (1982:16)
<i>Extensor iliobtibialis lateralis</i>	Berger (1966:384)
<i>M. iliobtibialis lateralis</i>	Berge (1976:430, 1979:183); Raikow (1976:775, 1985a:217, 1993:358); Bentz (1979:13); Raikow <i>et al.</i> (1980:135); Zusi & Bentz (1984:33); McKittrick (1991:6); Berge & Zweers (1993:195); Patak & Baldwin (1998:24)
<i>Iliobtibial lateral</i>	Berge (1981:1715)
<i>Iliobtibialis lateralis</i>	Swierczewski & Raikow (1981:470); Maurer & Raikow (1981:424); Gatesy (1999:131)
M. iliobtibialis lateralis intermedius (ILTB-itm)	
<i>Tensor vaginæ femoris</i>	Haughton (1865a:17)
<i>Combined tensor vaginæ femoris, glutæus maximus and agillator caudæ, tensor vaginæ portion</i>	Haughton (1865b:51, 1865c:263)
<i>M. agillator caudæ et tensor vaginæ femoris, tensor vaginæ femoris</i>	Haughton (1868b:489)
<i>Rectus femoris</i>	Perrin (1875:361)
<i>M. ilio-tibialis anterior</i>	Gadow & Selenka (1891:151)
<i>M. ilio-tibialis, anterior</i>	Hudson (1937:17)
<i>M. iliobtibialis, preacetabular</i>	Berge (1970:335)
<i>M. iliobtibialis lateralis, preacetabular part</i>	Berge (1976:430)
<i>M. iliobtibialis lateralis, preacetabular portion</i>	Bentz (1979:13)
<i>M. iliobtibialis lateralis, pars preacetabularis</i>	McKittrick (1991:6); Berge & Zweers (1993:195)
M. iliobtibialis lateralis caudalis (ILTB-cd)	
<i>Glutæus maximus</i>	Haughton (1865a:17)
<i>Depressor caudæ</i>	Haughton (1865a:17)
<i>Combined tensor vaginæ femoris, glutæus maximus and agillator caudæ, gluteal portion</i>	Haughton (1865b:51, 1865c:263)
<i>Combined tensor vaginæ femoris, glutæus maximus and agillator caudæ, caudal portion</i>	Haughton (1865b:51, 1865c:263)
<i>M. agillator caudæ et tensor vaginæ femoris, agillator caudæ</i>	Haughton (1868b:489)
<i>Tensor fasciæ femoris</i>	Perrin (1875:361)
<i>Gluteus externus</i>	Perrin (1875:361)
<i>M. ilio-tibialis posterior</i>	Gadow & Selenka (1891:151)
<i>M. ilio-tibialis, posterior</i>	Hudson (1937:17)
<i>M. iliobtibialis, postacetabular</i>	Berge (1970:335)
<i>M. iliobtibialis lateralis, postacetabular part</i>	Berge (1976:430)
<i>M. iliobtibialis lateralis, postacetabular portion</i>	Bentz (1979:13)
<i>Iliobtibialis lateralis, postacetabular part</i>	Raikow <i>et al.</i> (1980:135); Swierczewski & Raikow (1981:470); Maurer & Raikow (1981:424)
<i>M. iliobtibialis lateralis, pars postacetabularis</i>	McKittrick (1991:6); Berge & Zweers (1993:195)
M. pubotibioflexorius (PITB)	
<i>M. puboischiotibialis (PITB)</i>	AUSENTE
<i>M. tibioflexorius (TBFL)</i>	AUSENTE
M. pubotibialis (PBTB)	AUSENTE
M. femorobturatorius (FMOB)	
M. femoroadductorius (FMAD)	
<i>Adductor magnus</i>	Owen (1849:35); Haughton (1865a:20)
<i>M. adductor magnus</i>	Haughton (1865b:54, 1865c:266)
<i>M. adductor longus</i>	Haughton (1868b:488, 1868c:498)
<i>Adductors</i>	Perrin (1875:363); Shufeldt (1886:478)
<i>Adductor</i>	Beddard (1884:549, 1890:430, 1899:396)
<i>M. pub-ischio-femoralis</i>	Gadow & Selenka (1891:174)
<i>Pub-ischio-femoralis</i>	Mitchell (1901:652)
<i>Adductors</i>	Mitchell (1901:652)
<i>Pubo-ischio-femoralis</i>	Romer (1923b:550, 1927a:371, 1942:296)
<i>M. adductor longus et M. adductor magnus</i>	Miller (1937:12)
<i>M. adductor longus et brevis</i>	Hudson (1937:28); Berger (1952:541, 1953:70, 1966:412); Wilcox (1952:524); Hudson <i>et al.</i> (1959:16, 1969:472); Gaunt (1969:44); Berge (1970:341); Raikow (1970:33); McGowan (1979:53)
<i>M. pubo-ischio-femoralis</i>	Berge (1979:184); Raikow (1982:440, 1985a:220, 1993:372); Schreiweis (1982:19); Zusi & Bentz (1984:35); McKittrick (1991:18); Berge & Zweers (1993:195)
<i>M. puboischiofemoralis</i>	Raikow (1976:782); Bentz (1979:13); Patak & Baldwin (1998:28)
<i>Pubisquiofemoral</i>	Berge (1981:1719)
<i>Adutor femoral</i>	Berge (1981:1719)
<i>Pubo-ischio-femoralis</i>	Swierczewski & Raikow (1981:470); Maurer & Raikow (1981:425); Gatesy (1999:135)
M. femoroadductorius lateralis (FMAD-lat)	
<i>Adductor magnus</i>	Weldon (1883:645)
<i>Adductor longus</i>	Shufeldt (1886:478)
<i>M. pub-ischio-femoralis, äussere Schicht</i>	Gadow & Selenka (1891:175)
<i>M. adductor longus et brevis, pars anterior</i>	Hudson (1937:28); Berger (1966:413)
<i>M. adductor longus et brevis, pars externa</i>	Hudson <i>et al.</i> (1959:16, 1969:472); Berger (1952:541, 1953:70, 1966:412); Berge (1970:341); Raikow (1970:33); McGowan (1979:53)
<i>M. adductor superficialis</i>	Fisher (1946:667); Fisher & Goodman (1955:86); Cracraft (1971:221); Helmi & Cracraft (1977:617)
<i>M. adductor brevis</i>	Wilcox (1952:524)
<i>M. puboischiofemoralis, pars cranialis</i>	Raikow (1976:782)
<i>M. pubo-ischio-femoralis, pars lateralis [cranialis]</i>	Berge (1979:184); Berge & Zweers (1993:195)
<i>Pubisquiofemoral, parte externa</i>	Berge (1981:1719)
<i>Adutor femoral, parte externa</i>	Berge (1981:1719)
<i>M. pubo-ischio-femoralis, lateral part</i>	Schreiweis (1982:19)
<i>M. pubo-ischio-femoralis, pars cranialis</i>	Raikow (1985a:220, 1993:372); McKittrick (1991:19)
<i>M. pubo-ischio-femoralis, pars superficialis</i>	McKittrick (1991:19)
<i>M. puboischiofemoralis, pars lateralis</i>	Patak & Baldwin (1998:28)
<i>Pubo-ischio-femoralis, lateral head</i>	Gatesy (1999:135)
M. femoroadductorius medialis (FMAD-med)	

<i>Adductor longus</i>	Weldon (1883:645)
<i>Adductor magnus</i>	Shufeldt (1886:478)
<i>M. pub-ischio-femoralis, innere Schicht</i>	Gadow & Selenka (1891:175)
<i>M. adductor longus et brevis, pars posterior</i>	Hudson (1937:28); Berger (1966:414)
<i>M. adductor longus et brevis, pars interna</i>	Hudson et al. (1959:16, 1969:472); Berger (1952:541, 1953:71, 1966:412); Berge (1970:341); Raikow (1970:33); McGowan (1979:53)
<i>M. adductor profundus</i>	Fisher (1946:668); Fisher & Goodman (1955:88); Cracraft (1971:222); Helmi & Cracraft (1977:617)
<i>M. adductor longus</i>	Wilcox (1952:524)
<i>M. pubischiomemoralis, pars caudalis</i>	Raikow (1976:782)
<i>M. pubo-ischio-femoralis, pars medialis [caudalis]</i>	Berge (1979:184); Berge & Zweers (1993:195)
<i>Pubisquifemoral, parte interna</i>	Berge (1981:1719)
<i>Adutor femoral, parte interna</i>	Berge (1981:1719)
<i>Pubo-ischio-femoralis, pars medialis</i>	Maurer & Raikow (1981:425)
<i>M. pubo-ischio-femoralis, pars caudalis</i>	Raikow (1985a:220, 1993:372); McKittrick (1991:19)
<i>M. pubo-ischio-femoralis, pars profundus</i>	McKittrick (1991:19)
<i>M. puboischiomemoralis, pars medialis</i>	Patak & Baldwin (1998:28)
<i>Pubo-ischio-femoralis, medial head</i>	Gatesy (1999:135)
M. obturatorius (OBTR)	
<i>Mm. obturator externus and internus</i>	Fisher & Goodman (1955:90)
<i>Mm. obturator internus and externus</i>	Berge (1970:340)
<i>M. obturator</i>	Cracraft (1971:222)
<i>Obturator</i>	Berge (1981:1722)
<i>Obturatorius</i>	Gatesy (1999:135)
M. obturatorius pubicus (OBTR-pub)	
<i>Obturator</i>	Perrin (1875:363)
M. obturatorius pubicus lateralis (OBTR-lpb)	
<i>Obturator internus</i>	Owen (1849:35); Weldon (1883:645); Beddard (1884:549, 1899:395); Shufeldt (1886:478); Mitchell (1901:652)
<i>Obturator</i>	Haughton (1865a:19); Mitchell (1901:652); Romer (1923b:550, 1927a:378)
<i>M. obturator</i>	Haughton (1865b:55, 1865c:267); Gadow & Selenka (1891:171)
<i>Obturator proper</i>	Romer (1927a:371)
<i>Obturator externus</i>	Romer (1942:296)
<i>M. obturator internus</i>	Haughton (1868b:488, 1868c:498); Hudson (1937:26); Miller (1937:12); Fisher (1946:671); Berger (1952:540, 1953:70, 1955:138, 1966:416); Wilcox (1952:524); Fisher & Goodman (1955:90); Hudson et al. (1959:13, 1969:472); Gaunt (1969:45); Berge (1970:340); Raikow (1970:33); McGowan (1979:57)
<i>M. obturator, internus</i>	Cracraft (1971:222)
<i>M. obturatorius medialis</i>	Bentz (1979:13); Berge (1979:184); Raikow et al. (1980:137, 1985a:220); Maurer & Raikow (1981:425); Schreiweis (1982:19); Zusi & Bentz (1984:35); McKittrick (1991:20); Berge & Zweers (1993:195); Raikow (1993:371); Patak & Baldwin (1998:29)
<i>Obturatorius medialis</i>	Swierczewski & Raikow (1981:470)
<i>Obturatorius, medialis head</i>	Gatesy (1999:135)
M. obturatorius pubicus lateralis, pars adacetabularis	
<i>M. obturator, der zweite Theil [?]</i>	Gadow & Selenka (1891:172)
M. obturatorius pubicus lateralis, pars abacetabularis	
<i>M. obturator, der erste Theil [?]</i>	Gadow & Selenka (1891:172)
M. obturatorius pubicus medialis (OBTR-mpb)	
<i>Quadratus</i>	Owen (1849:35)
<i>Gemellus superior</i>	Haughton (1865a:19)
<i>Mm. gemelli</i>	Haughton (1865b:55, partim, 1865c:267, partim)
<i>M. gemellus anterior</i>	Haughton (1868b:488, 1868c:498)
<i>Mm. accessorii m. obturatoris</i>	Gadow & Selenka (1891:173, partim)
<i>Mm. accessorii m. obturatoris</i>	Gadow & Selenka (1891:174)
<i>Mm. iliaci externi</i>	Gadow & Selenka (1891:174)
<i>Gemelli</i>	Beddard (1884:549, partim, 1899:395, partim); Mitchell (1901:652)
<i>Accessorii obturatoris</i>	Mitchell (1901:652)
<i>Accessory obturators</i>	Romer (1923b:550, partim, 1927a:378, partim)
<i>M. obturator externus</i>	Hudson (1937:27, partim); Fisher (1946:671, partim); Berger (1952:541, partim, 1953:70, partim, 1955:138, partim, 1966:415, partim); Wilcox (1952:525); Fisher & Goodman (1955:90); Hudson et al. (1959:15); Gaunt (1969:45); Berge (1970:340, partim); Raikow (1970:33)
<i>M. obturator externus, larger</i>	Hudson (1937:27); Berge (1970:340)
<i>M. gemellus</i>	Miller (1937:13)
<i>M. obturator externus, lower part</i>	Fisher (1946:671)
<i>M. obturator externus, ventral belly</i>	Berge (1966:415)
<i>M. obturator, externus</i>	Cracraft (1971:222)
<i>M. obturatorius lateralis</i>	Raikow (1976:783, partim, 1985a:220, partim, 1993:371, partim); Bentz (1979:15, partim); Berge (1979:184, partim); Schreiweis (1982:19); Zusi & Bentz (1984:35); McKittrick (1991:20, partim); Berge & Zweers (1993:195, partim)
<i>M. obturatorius lateralis, ventral</i>	Raikow (1976:783)
<i>M. obturatorius lateralis, pars ventralis</i>	Bentz (1979:15); Berge (1979:184); Raikow (1985a:220, 1993:371); Berge & Zweers (1993:195)
<i>M. obturatorius lateralis, ventral head</i>	McKittrick (1991:20)
<i>Obturatorius, lateralis head</i>	Gatesy (1999:135, partim)
M. obturatorius pubicus medialis, pars adacetabularis	
M. obturatorius pubicus medialis, pars abacetabularis	
M. obturatorius ischiadicus (OBTR-isc)	
<i>Gemellus</i>	Owen (1849:35)
<i>Gemellus interior</i>	Haughton (1865a:19)
<i>Mm. gemelli</i>	Haughton (1865b:55, partim, 1865c:267, partim)
<i>Gluteus quartus</i>	Perrin (1875:363)
<i>M. gemellus posterior</i>	Haughton (1868b:488)
<i>Obturator externus</i>	Weldon (1883:645); Mitchell (1901:652)
<i>Gemelli</i>	Beddard (1884:549, partim, 1899:395, partim)
<i>Gemellus</i>	Shufeldt (1886:478)
<i>Mm. accessorii m. obturatoris</i>	Gadow & Selenka (1891:173, partim)
<i>Ischio-femoralis</i>	Mitchell (1901:652)
<i>Accessory obturators</i>	Romer (1923b:550, partim, 1927a:378, partim)
<i>M. obturator externus</i>	Hudson (1937:27, partim); Miller (1937:12); Fisher (1946:671, partim); Berger (1952:541, partim, 1953:70, partim, 1955:138, partim, 1966:415, partim); Hudson et al. (1969:472); Berge (1970:340, partim); McGowan (1979:56)
<i>M. obturator externus, smaller</i>	Hudson (1937:27); Berge (1970:340)
<i>M. obturator externus, upper part</i>	Fisher (1946:671)
<i>M. obturator externus, dorsal belly</i>	Berge (1966:415)
<i>M. obturator, anticus</i>	Cracraft (1971:222)
<i>M. obturatorius lateralis</i>	Raikow (1976:783, partim, 1985a:220, partim, 1993:371, partim); Bentz (1979:15, partim); Berge (1979:184, partim); Raikow et al. (1980:137, partim); Maurer & Raikow (1981:425); McKittrick (1991:20, partim); Berge & Zweers (1993:195, partim); Patak & Baldwin (1998:28)
<i>M. obturatorius lateralis, dorsal</i>	Raikow (1976:783)
<i>M. obturatorius lateralis, pars dorsalis</i>	Bentz (1979:15); Berge (1979:184); Raikow et al. (1980:137, partim); Maurer & Raikow (1981:425, partim); Raikow (1985a:220, 1993:371); Berge & Zweers (1993:195)
<i>Obturatorius lateralis</i>	Swierczewski & Raikow (1981:470, partim)
<i>Obturatorius lateralis, pars dorsalis</i>	Swierczewski & Raikow (1981:470)
<i>M. obturatorius lateralis, dorsal head</i>	McKittrick (1991:20)
<i>Obturatorius, lateralis head</i>	Gatesy (1999:135, partim)
M. cruroflexorius (CRFL)	
M. cruroflexorius lateralis (CRFL-lat)	
<i>Semitendinosus</i>	Owen (1849:37); A77Perrin (1875:362); Beddard (1899:396, partim)

<i>M. semitendinosus</i>	Hudson (1937:22); Miller (1937:10); Berger (1952:537, 1953:69, 1968:607); Wilcox (1952:523); Hudson <i>et al.</i> (1959:12, 1969:472); Berger (1970:337); Raikow (1970:31); Cracraft (1971:219); McGowan (1979:50)
<i>M. caud-ilio-flexorius</i>	Gadow & Selenka (1891:162)
<i>Caud-ilio-flexorius</i>	Mitchell (1901:649); Romer (1923b:550, 1927a:371, 1942:296)
<i>M. flexor cruris lateralis</i>	Fisher (1946:662, ?partim); Fisher & Goodman (1955:83); Raikow (1976:780, 1985a:219, 1993:364); Bentz (1979:13); Berge (1979:183); Maurer & Raikow (1981:425); Schreiwels (1982:18); Zusi & Bentz (1984:34); McKittrick (1991:11); Berge & Zweers (1993:195); Patak & Baldwin (1998:27)
<i>Mm. semitendinosi and accessorius semitendinosi</i>	Berger (1966:400)
<i>Mm. semitendinosi et accessorius semitendinosi</i>	Gaunt (1969:44)
<i>Flexor crural lateralis</i>	Berge (1981:1716, <i>partim</i>)
<i>Semitendinoso</i>	Berge (1981:1716, <i>partim</i>)
<i>Flexor cruris lateralis</i>	Swierczewski & Raikow (1981:470); Gatesy (1999:135)
<i>M. cruroflexorius lateralis, pars pelvica</i> (CRFL-lat-p)	
<i>Semitendinosus</i>	Owen (1849:37); Haughton (1865a:19, 1865c:264); Garrod (1873:628; 1874:111); Weldon (1883:645); Beddard (1884:549, 1890:429, 1899:396, <i>partim</i>); Shufeldt (1886:476); Mitchell (1901:649)
<i>M. semitendinosus</i>	Haughton (1865b:52); Berger (1966:400); Gaunt (1969:44)
<i>M. semimembranosus</i>	Haughton (1868b:490, 1868c:499)
<i>M. flexor cruris lateralis, main head</i>	Fisher (1946:663)
<i>M. flexor cruris lateralis, pars pelvina</i>	Raikow (1976:781)
<i>M. flexor cruris lateralis, pars pelvica</i>	Berge (1979:183); Maurer & Raikow (1981:425); Raikow (1985a:219, 1993:364); Zusi & Bentz (1984:34); McKittrick (1991:11); Berge & Zweers (1993:195); Patak & Baldwin (1998:27)
<i>Flexor crural lateralis</i>	Berge (1981:1716, <i>partim</i>)
<i>Semitendinoso</i>	Berge (1981:1716, <i>partim</i>)
<i>Flexor cruris lateralis, pars pelvica</i>	Gatesy (1999:135)
<i>M. cruroflexorius lateralis, pars femoralis</i> (CRFL-lat-f)	
<i>Accessorius</i>	Owen (1849:37)
<i>Semitendinosus, accessory muscular slip</i>	Haughton (1865a:19)
<i>M. semitendinosus, accessory muscle</i>	Haughton (1865b:52); McGowan (1979:50)
<i>Semitendinosus, accessory muscle</i>	Haughton (1865c:264)
<i>M. semimembranoso-accessorius</i>	Haughton (1868b:490)
<i>M. semimembranoso accessorius</i>	Haughton (1868c:499)
<i>Accessory semitendinosus</i>	Garrod (1873:628, 1874:111); Weldon (1883:645); Beddard (1884:549, 1890:429); Shufeldt (1886:476); Mitchell (1901:649); Hudson <i>et al.</i> (1959:12, 1969:472); Berger (1968:607); Berge (1970:338)
<i>M. accessorius semitendinosi</i>	Gadow & Selenka (1891:163); Hudson (1937:23); Berger (1953:69, 1966:400); Gaunt (1969:44)
<i>Semitendinosus, accessory head</i>	Beddard (1899:396)
<i>Accessorius semitendinosi</i>	Hudson (1937:23); Berger (1952:537)
<i>M. flexor cruris lateralis, proximal accessory head</i>	Fisher (1946:664); Fisher & Goodman (1955:83)
<i>M. accessory semitendinosus</i>	Cracraft (1971:219)
<i>M. flexor cruris lateralis, pars accessorius</i>	Raikow (1976:781)
<i>M. flexor cruris lateralis, pars accessoria</i>	Berge (1979:183); Zusi & Bentz (1984:34); Raikow (1985a:219, 1993:364); McKittrick (1991:12); Berge & Zweers (1993:195); Patak & Baldwin (1998:27)
<i>Flexor crural lateralis, parte accessoria</i>	Berge (1981:1719)
<i>Flexor cruris lateralis, pars accessoria</i>	Swierczewski & Raikow (1981:470); Maurer & Raikow (1981:425); Gatesy (1999:135)
<i>M. cruroflexorius medialis</i> (CRFL-med)	
<i>Semimembranosus</i>	Owen (1849:37); Garrod (1873:629); Weldon (1883:645); Beddard (1884:549, 1890:430, 1899:396); Shufeldt (1886:477)
<i>Gracilis</i>	Haughton (1865a:20, 1865c:266); Perrin (1875:362)
<i>M. gracilis</i>	Haughton (1865b:54)
<i>M. semitendinosus</i>	Haughton (1868b:491, 1868c:500)
<i>M. ischio-flexorius</i>	Gadow & Selenka (1891:166)
<i>Ischio-flexorius</i>	Mitchell (1901:649); Romer (1923b:550, 1927a:371)
<i>Ilio-flexorius</i>	Romer (1942:296)
<i>M. semimembranosus</i>	Hudson (1937:24); Miller (1937:11); Berger (1952:538, 1953:69, 1966:409); Wilcox (1952:524); Hudson <i>et al.</i> (1959:12, 1969:472); Gaunt (1969:44); Berge (1970:339); Raikow (1970:31); Cracraft (1971:220); McGowan (1979:50)
<i>M. flexor cruris medialis</i>	Fisher (1946:665); Fisher & Goodman (1955:84); Raikow (1976:782, 1985a:219, 1993:368); Bentz (1979:13); Berge (1979:183); Schreiwels (1982:18); Zusi & Bentz (1984:35); McKittrick (1991:17); Berge & Zweers (1993:195); Patak & Baldwin (1998:27)
<i>Flexor crural medialis</i>	Berge (1981:1719)
<i>Semimembranosus</i>	Berge (1981:1719)
<i>Flexor cruris medialis</i>	Berger (1966:409); Swierczewski & Raikow (1981:470); Gatesy (1999:135)
<i>M. cruroflexorius medialis, pars cranialis [craniomedialis] (CRFL-med-cr) [CRFL-cdm]</i>	
<i>M. cruroflexorius medialis, pars caudalis [caudomedialis] (CRFL-med-cd) [CRFL-crm]</i>	
<i>M. ischiocaudofemoralis</i> (ICFM)	
<i>M. ischiofemoralis</i> (ISFM)	
<i>Pyramidalis</i>	Owen (1849:35)
<i>M. quadratus femoris</i>	Haughton (1865b:54, 1865c:266)
<i>M. obturator externus</i>	Haughton (1868b:488, 1868c:498)
<i>Quadratus femoris</i>	Perrin (1875:363)
<i>Obturator externus</i>	Shufeldt (1886:477)
<i>M. ischio-femoralis</i>	Gadow & Selenka (1891:170); Hudson (1937:26)
<i>Obturator externus</i>	Beddard (1899:395)
<i>Ischio-femoralis</i>	Romer (1923b:550, 1927a:371, 1942:296)
<i>M. flexor ischiofemoralis</i>	Fisher (1946:666); Fisher & Goodman (1955:86)
<i>M. ischiofemoralis</i>	Berger (1952:539, 1953:70, 1966:408); Wilcox (1952:522); Hudson <i>et al.</i> (1959:13, 1969:472); Gaunt (1969:44); Berge (1970:340, 1979:183); Raikow (1970:33, 1976:782, 1985a:219, 1993:371); Cracraft (1971:221); Bentz (1979:13); Schreiwels (1982:18); Zusi & Bentz (1984:35); McGowan (1979:54); McKittrick (1991:17); Berge & Zweers (1993:195); Patak & Baldwin (1998:27)
<i>Ischiofemoral</i>	Berge (1981:1721)
<i>Ischiofemoralis</i>	Gatesy (1999:135)
<i>M. caudofemoralis</i> (CDFM)	
<i>Semimembranosus</i>	Haughton (1865a:19)
<i>Femoro-caudal</i>	Beddard (1899:395)
<i>M. caud-ilio-femoralis</i>	Gadow & Selenka (1891:158)
<i>Superficial femoro-caudal</i>	Beddard (1899:396)
<i>Caud-ilio-femoralis</i>	Mitchell (1901:647); Romer (1923b:550)
<i>Coccygeo-femoralis</i>	Romer (1927a:371, 1942:296)
<i>Caud-ilio-femoralis or Coccygeo-femoralis</i>	Romer (1927a:378)
<i>M. piriformis</i>	Hudson (1937:21); Berger (1952:536, 1953:68, 1966:404, 1968:607); Wilcox (1952:523); Hudson <i>et al.</i> (1959:11, 1969:471); Gaunt (1969:44); Berge (1970:337); Raikow (1970:32); Cracraft (1971:221); McGowan (1979:52)
<i>M. caudofemoralis</i>	Miller (1937:11); Fisher (1946:665); Fisher & Goodman (1955:85); Raikow (1985a:219); Berge & Zweers (1993:195)
<i>Caudofemoralis</i>	Berger (1966:404); Gatesy (1999:135)
<i>M. caudiliofemoralis</i>	Raikow (1976:782); Patak & Baldwin (1998:27)
<i>M. caudiliofemoralis</i>	Bentz (1979:13)
<i>M. caudo-ilio-femoralis</i>	Berge (1979:183); Schreiwels (1982:17)
<i>Caudiliofemoral</i>	Berge (1981:1721)
<i>Piriforme</i>	Berge (1981:1721)
<i>M. caudo-iliofemoralis</i>	Berge (1982:312)
<i>M. caudofemoralis pelvica</i> (CDFM-plv)	
<i>Adductor longus</i>	Owen (1849:23)
<i>Semimembranosus</i>	Haughton (1865c:264); Perrin (1875:363)
<i>M. adductor magnus</i>	Haughton (1868b:487, 1868c:497)
<i>Accessory femoro-caudal</i>	Garrod (1873:630, 1874:111); Beddard (1884:549, 1890:430); Weldon (1883:650); Shufeldt (1886:477)
<i>M. caud-ilio-femoralis, pars illica</i>	Gadow & Selenka (1891:159)

<i>M. caud-ilio-femoralis, pars ilio-femoralis</i>	Gadow & Selenka (1891:159)
<i>Accessory</i>	Mitchell (1901:647)
<i>M. piriformis, pars ilio-femoralis</i>	Hudson (1937:22)
<i>M. caudofemoralis, iliac head [accessory caudofemoralis]</i>	Miller (1937:11)
<i>M. piriformis, pars iliofemoralis</i>	Berger (1952:536, 1953:68, 1955:137, 1966:404, 1968:607); Wilcox (1952:523); Hudson <i>et al.</i> (1959:11, 1969:471); Berge (1970:337); Raikow (1970:32); McGowan (1979:52)
<i>M. caudofemoralis, pars ilio-femoralis</i>	Fisher & Goodman (1955:85)
<i>M. piriformis, anterior slip</i>	Cracraft (1971:221)
<i>M. caudiliofemoralis, pars iliofemoralis</i>	Raikow (1975:514, 1976:782)
<i>M. iliofemoralis</i>	Berge (1979:183, 1982:312); Schreiweis (1982:17); McKiltrick (1991:15); Patak & Baldwin (1998:27)
<i>Caudiliofemoral, parte iliofemoral</i>	Berge (1981:1721)
<i>Piriforme, parte iliofemoral</i>	Berge (1981:1721)
<i>Iliofofemoralis</i>	Raikow (1982:438)
<i>M. caudofemoralis</i>	Zusi & Bentz (1984:35)
<i>M. caudofemoralis, pars pelvica</i>	Berge & Zweers (1993:195)
<i>Caudofemoralis, pars pelvica</i>	Gatesy (1999:135)
<i>M. caudofemoralis caudalis (CDFM-cdl)</i>	
<i>Adductor brevis femoris</i>	Owen (1849:23)
<i>Additional agitator caudæ</i>	Haughton (1865b:52, 1865c:264)
<i>Femoro-caudal</i>	Garrod (1873:629, 1874:111); Perrin (1875:363); Beddard (1884:549, 1890:430); Shufeldt (1886:477); Mitchell (1901:647)
<i>M. caud-ilio-femoralis, pars caudalis</i>	Gadow & Selenka (1891:159)
<i>M. caud-ilio-femoralis, pars caudi-femoralis</i>	Gadow & Selenka (1891:159)
<i>M. piriformis, pars caudi-femoralis</i>	Hudson (1937:22)
<i>M. caudofemoralis, caudal head</i>	Miller (1937:12)
<i>M. piriformis, pars caudifemoralis</i>	Hudson <i>et al.</i> (1959:11, 1969:471); Berge (1970:337)
<i>M. piriformis, pars caudofemoralis</i>	Berger (1952:536, 1953:68, 1955:137, 1966:404, 1968:607); Wilcox (1952:523); Gaunt (1969:44); Raikow (1970:33); McGowan (1979:52)
<i>M. piriformis, posterior slip</i>	Cracraft (1971:221)
<i>M. caudiliofemoralis, pars caudofemoralis</i>	Raikow (1976:782)
<i>M. caudofemoralis</i>	Berge (1979:183, 1982:312); Schreiweis (1982:17); Raikow (1993:369); McKiltrick (1991:14); Patak & Baldwin (1998:27)
<i>M. caudofemoralis, pars caudi-femoralis</i>	Fisher & Goodman (1955:85)
<i>M. caudiliofemoralis, pars caudofemoralis</i>	Bentz (1979:13)
<i>Caudiliofemoral, parte caudofemoral</i>	Berge (1981:1721)
<i>Piriforme, parte caudofemoral</i>	Berge (1981:1721)
<i>Caudofemoralis</i>	Swierczewski & Raikow (1981:470); Maurer & Raikow (1981:425)
<i>M. caudofemoralis, pars caudalis</i>	Berge & Zweers (1993:195); Gatesy (1999:135)
<i>Caudofemoralis, pars caudalis</i>	Gatesy (1999:135)

Tabela 3. Hipótese miológica plesiomórfica hipotética aviária para a cintura pélvica e fêmur

Músculo		Estado plesiomórfico hipotético	Inervação hipotética
ZFM	CUPD	Único, a ausência é derivada. Origem no bordo ventral do ílio, cranialmente ao acetábulo, bem profunda e medialmente ao ILTR. Inserção na face medial do corpo do fêmur, proximalmente.	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis)</i>
	ILTR	Simplex, a duplicidade é derivada. Origem profunda, craniolateralmente na ala do ílio. Inserção craniolateralmente na crista do trocânter coxal do fêmur.	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis)</i>
	ILFM	Duplo, a singularidade é derivada. Origem cranialmente na ala preacetabular do ílio, por baixo do ILTB (ILFM-cr); mais caudalmente, na crista dorsal do ílio, dorsalmente ao acetábulo e subjacentemente ao ILTB (ILFM-cdl) e ILFB. Inserção lateralmente na crista trocântérica coxal (ILFM-cr); face lateral do fêmur, mais distal- e caudalmente (ILFM-cdl).	ILFM-cr: <i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis)</i> ILFM-cdl: <i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis) + Plexus sacralis</i>
	ILFB	Único e universal. Origem ao longo das cristas dorsal e dorsolateral do ílio. Inserção na extremidade proximal do corpo da fíbula, sobre o trocânter ILFB, após ser defletido pela alça ILFB, e com relações com o músculo gastrocnêmio.	<i>Plexus sacralis</i>
	PIFM	Provavelmente um resíduo morfológico. Origem no no tubérculo preacetabular do púbis. Inserção sobre o FMTB-med.	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis)</i>
FMT	AMBN	Único, a ausência é derivada. Origem variavelmente carnosa e/ou tendinosa, no tubérculo preacetabular do púbis, cranioventralmente ao acetábulo. Inserção na aponeurose proximal dos músculos flexores perfurados digitais II-IV na fossa poplíteal, após perfurar o ligamento patelar do FMTB, este eventualmente ossificado.	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis)</i>
	FMTB	No mínimo triplo (FMTB-lat, FMTB-itm e FMTB-med), com o FMTB-lat e o FMTB-med subdivididos em partes proximal sobrejacente e distal subjacente. Origem envolvendo o corpo do fêmur. Inserção comum na crista patelar da tibia, através do ligamento da patela, exceto o FMTB-lat distal que se insere na crista cnemial lateral da tibia. O FMTB-ext (FMTB-lat+FMTB-itm) com maior massa que o FMTB-int (=FMTB-med).	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis)</i>
	ILTB	Basicamente duplo, as subdivisões do ILTB-cr e a morfologia do ILTB-lat, comumente subdividido em uma porção preacetabular e outra postacetabular, com variações no desenvolvimento, são derivadas (eventualmente o ILTB-lat é duplo plesiomórficamente). Origem cranialmente na crista dorsal do ílio, às vezes estendendo-se sobre as vértebras troncals e sacrais (ILTB-cr); sobre as cristas dorsal e dorsolateral do ílio, sobrejacente ao ILFM e ILFB (ILTB-lat). Inserção através de um ligamento comum, sobre o ligamento patelar do FMTB.	ILTB-cr: <i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis)</i> ILTB-lat: <i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis) + Plexus sacralis</i>
PTFL	PITB	Ausente	
	TBFL	Ausente	
	PBTB	Ausente	
FMOB	FMAD	Duplo (FMAD-lat e FMAD-med), a singularidade é derivada. Origem com coalescência variável, lateralmente no corpo do ísquio, dorsalmente à fenestra isquiopúbica (FMAD-med), sendo o FMAD-lat mais caudalmente extenso. Inserção ao longo da face caudal do corpo do fêmur, distalmente desde a inserção do CDFM até a fossa poplíteal e o côndilo medial.	<i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius)</i>
	OBTR	Duplo (OBTR-lpb e OBTR-isc), a presença do OBTR-mpb é derivada, assim como eventuais complexificações ou ausências. Origem internamente na pelve, sobre a membrana que recobre o forâmen isquiopúbico, com o tendão de inserção passando pelo forâmen obturado (OBTR-lpb); lateralmente no ísquio, dorsocranialmente ao forâmen obturado (OBTR-isc). Inserção única sobre a porção mais proximal do fêmur, lateral- e/ou caudalmente.	<i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius)</i>
	CRFL	Duplo (CRFL-lat e CRFL-med), com o CRFL-med possuindo duas origens, simplificações são derivadas. Origem da porção mais caudal do ílio e algumas vértebras caudais (CRFL-lat); no processo terminal do ísquio, dorsalmente à origem do FMAD, e ligamento ilioisquiático (CRFL-med). Inserção conjunta por um tendão comum, medialmente na extremidade proximal da tibia, com conexões aponeuróticas para as cabeças medial e intermédia do músculo gastrocnêmio; CRFL-lat com um corpo acessório inserindo-se na face caudolateral do fêmur, principalmente sobre parte da metade distal e na área poplíteal.	<i>Plexus sacralis</i>
ICFM	ISFM	Único e universal. Origem na face lateral do ísquio. Inserção na face caudal da extremidade proximal do fêmur.	<i>Plexus sacralis</i>
	CDFM	Duplo (CDFM-plv e CDFM-cdl), com o CDFM-plv possuindo duas origens, simplificações são derivadas. Origem na crista dorsolateral do ílio, estendendo-se sobre a face lateral do ísquio, e caudalmente ao antitrocânter (CDFM-plv); do pigóstilo (CDFM-cdl). Inserção de ambos na face caudolateral do fêmur, separadamente ou fusionados; a inserção do CDFM-plv mais proximal e lateral que a do CDFM-cdl. Tendão ILFB indeterminado.	<i>Plexus sacralis</i>

Tabela 4. *Myologia crocodyliorum*. Proposta de homologias e sinônimos consultados na literatura, reunidos sob a nomenclatura padrão aqui utilizada.

M. zonofemoralis (ZNFM)	
M. cuppedicus (CUPD)	
<i>M. iliacus</i>	Haughton (1865d:330)
<i>Iliacus</i>	Haughton (1868a:284)
<i>M. pubi-ischio-femoralis internus</i>	Hoffmann (1890b:699, <i>partim</i>)
<i>M. pubi-ischio-femoralis internus, III.</i>	Hoffmann (1890b:699)
<i>Pubo-ischio-femoralis internus</i>	Romer (1923b:538, <i>partim</i> , 1942:296, <i>partim</i>); Gatesy (1997:205, <i>partim</i>)
<i>Pubo-ischio-femoralis internus, part I</i>	Romer (1923b:544); Gatesy (1997:205)
<i>M. pub-ischio-femoralis internus</i>	Kriegler (1960:543, <i>partim</i>)
<i>M. quadratus lumborum</i>	Chiasson (1962:33, <i>?partim</i>)
<i>M. pubo-ischio-femoralis internus, pars medialis</i>	Rowe (1986:333)
M. ilioprochantericus (ILTR)	
<i>M. psoas</i>	Haughton (1865d:329)
<i>Psoas magnus</i>	Haughton (1868a:284)
<i>M. quadratus lumborum</i>	Hoffmann (1890b:692); Chiasson (1962:33, <i>?partim</i>)
<i>Pubo-ischio-femoralis internus</i>	Romer (1923b:538, <i>partim</i> , 1942:296, <i>partim</i>); Gatesy (1997:205, <i>partim</i>)
<i>Pubo-ischio-femoralis internus, part II</i>	Romer (1923b:544); Gatesy (1997:205)
<i>M. pubo-ischio-femoralis internus, pars dorsalis</i>	Rowe (1986:333)
M. iliofemoralis (LIFM)	
<i>M. gluteus medius</i>	Haughton (1865d:329)
<i>Gluteus medius</i>	Haughton (1868a:284)
<i>Ilio-femoralis</i>	Romer (1923b:539, 1942:296); Chiasson (1962:32); Gatesy (1997:205)
<i>Ilio-femoralis</i>	Haines (1935a:45)
<i>M. iliofemoralis</i>	Rowe (1986:333)
M. iliofemoralis cranialis (LIFM-cr)	
<i>M. ilio-femoralis</i>	Hoffmann (1890b:696); Kriegler (1960:565)
M. iliofemoralis caudalis (LIFM-cd)	
<i>M. caudali-ilio-femoralis</i>	Hoffmann (1890b:696, ?)
<i>M. caud-ilio-femoralis</i>	Kriegler (1960:565)
M. iliofibularis (ILFB)	
<i>M. biceps femoris</i>	Haughton (1865d:327)
<i>Biceps femoris</i>	Haughton (1868a:285)
<i>M. ilio-fibularis</i>	Hoffmann (1890b:696, <i>partim</i>); Kriegler (1960:564, <i>partim</i>)
<i>M. ilio-fibularis, I.</i>	Hoffmann (1890b:696)
<i>Ilio-fibularis</i>	Romer (1923b:538, 1942:296); Chiasson (1962:32); Gatesy (1997:200)
<i>Ilio-fibularis</i>	Haines (1935a:45)
<i>M. ilio-fibularis, die caudale</i>	Kriegler (1960:564)
M. puboischiofemoralis (PIFM)	
<i>M. sartorius</i>	Haughton (1865d:330)
<i>Tensor vaginae femoris</i>	Haughton (1868a:284)
<i>M. ambiens</i>	Hoffmann (1890b:695, <i>partim</i>); Kriegler (1960:560, <i>partim</i>)
<i>M. ambiens, II. Theil</i>	Hoffmann (1890b:695)
<i>Extensor femoris</i>	Romer (1923b:536, <i>partim</i>)
<i>Extensor femoris, ambiens</i>	Romer (1923b:537, <i>partim</i>)
<i>Ambiens, part II</i>	Romer (1923b:544)
<i>Triceps femoris, ambiens II</i>	Romer (1942:296)
<i>Ambiens</i>	Haines (1934:32, 1935a:45)
<i>Pubo-femoralis</i>	Chiasson (1962:32)
<i>Ambiens, smaller head</i>	Gatesy (1997:200)
M. femorotriceps (FMTR)	
<i>Extensor femoris</i>	Romer (1923b:536, <i>partim</i>)
<i>Triceps femoris</i>	Romer (1942:296)
M. ambiens (AMBN)	
<i>Rectus femoris</i>	Haughton (1865d:327, 1868a:285)
<i>M. ambiens</i>	Hoffmann (1890b:695, <i>partim</i>); Kriegler (1960:560, <i>partim</i>)
<i>Extensor femoris, ambiens</i>	Romer (1923b:537, <i>partim</i>)
<i>Ambiens</i>	Chiasson (1962:32); Gatesy (1997:200, <i>partim</i>)
<i>M. ambiens, I. Theil</i>	Hoffmann (1890b:695)
<i>Ambiens, part I</i>	Romer (1923b:544)
<i>Adductor tibialis</i>	Haines (1934:32, 1935a:44)
<i>Triceps femoris, ambiens I</i>	Romer (1942:296)
<i>Ambiens, larger</i>	Gatesy (1997:200)
M. femorotibialis (FMTB)	
<i>Mm. vastus internus, externus, et cruræus</i>	Haughton (1865d:329)
<i>M. femoro-tibialis</i>	Hoffmann (1890b:696)
<i>Extensor femoris, femoro-tibialis</i>	Romer (1923b:537)
<i>Femorotibialis</i>	Haines (1935a:45)
<i>Triceps femoris, femoro-tibialis</i>	Romer (1942:296)
<i>Femoro-tibialis</i>	Chiasson (1962:32); Gatesy (1997:206)
<i>M. femoro-tibialis</i>	Kriegler (1960:563)
<i>M. femorotibialis</i>	Rowe (1986:333)
M. femorotibialis externus [lateralis] (FMTB-ext)	
<i>M. vastus externus</i>	Haughton (1865d:329)
<i>Vassus externus</i>	Haughton (1868a:285)
<i>Femoro-tibialis externus</i>	Romer (1923b:544)
<i>Femoro-tibialis [posterior]</i>	Chiasson (1962:32)
<i>Femoro-tibialis, external head</i>	Gatesy (1997:206)
M. femorotibialis internus [medialis] (FMTB-med)	
<i>Vastus internus</i>	Haughton (1868a:285)
<i>Cruræus</i>	Haughton (1868a:285)
<i>Femoro-tibialis internus</i>	Romer (1923b:544)
<i>Femoro-tibialis [anterior]</i>	Chiasson (1962:32)
<i>Femoro-tibialis, internal head</i>	Gatesy (1997:206)
M. iliotibialis (ILTB)	
<i>Extensor femoris, ilio-tibialis</i>	Romer (1923b:536)
<i>Triceps femoris, ilio-tibialis</i>	Romer (1942:296)
<i>Ilio-tibialis</i>	Gatesy (1997:200)
M. iliotibialis cranialis (ILTB-cr)	
<i>M. gluteus minimus</i>	Haughton (1865d:329)
<i>Sartorius</i>	Haughton (1868a:283)
<i>M. extensor ilio-tibialis</i>	Hoffmann (1890b:695, <i>partim</i>)
<i>M. extensor ilio-tibialis, II.</i>	Hoffmann (1890b:696)
<i>M. ilio-tibialis, part I</i>	Romer (1923b:544)
<i>Iliotibialis I</i>	Haines (1935a:45)
<i>M. extensor ilio-tibialis</i>	Kriegler (1960:561, <i>partim</i>)

<i>Extensor ilio-tibialis, anterior head</i>	Chiasson (1962:32)
<i>Ilio-tibialis, anterior head</i>	Gatesy (1997:200)
M. iliobtibialis lateralis (LTB-lat)	
M. iliobtibialis [lateralis] intermedius (LTB-itm)	
<i>M. gluteus maximus</i>	Haughton (1865d:327)
<i>Gluteus maximus</i>	Haughton (1868a:284)
<i>M. extensor ilio-tibialis</i>	Hoffmann (1890b:695, <i>partim</i>)
<i>M. extensor ilio-tibialis, I.</i>	Hoffmann (1890b:695)
<i>M. ilio-tibialis, part II</i>	Romer (1923b:544)
<i>Iliotibialis II</i>	Haines (1935a:45)
<i>M. extensor ilio-tibialis</i>	Kriegler (1960:561, <i>partim</i>)
<i>Extensor ilio-tibialis, middle head</i>	Chiasson (1962:32)
<i>Ilio-tibialis, middle head</i>	Gatesy (1997:200)
M. iliobtibialis [lateralis] caudalis (LTB-cdl)	
<i>M. agitator caudæ</i>	Haughton (1865d:327)
<i>Agitator caudæ</i>	Haughton (1868a:284)
<i>M. ilio-fibularis</i>	Hoffmann (1890b:696, <i>partim</i>); Kriegler (1960:564, <i>partim</i>)
<i>M. ilio-fibularis, II.</i>	Hoffmann (1890b:696)
<i>M. ilio-tibialis, part III</i>	Romer (1923b:544)
<i>Iliotibialis III</i>	Haines (1935a:45)
<i>M. ilio-fibularis, die mediale</i>	Kriegler (1960:564)
<i>Extensor ilio-tibialis, posterior head</i>	Chiasson (1962:32)
<i>Ilio-tibialis, third head</i>	Gatesy (1997:200)
M. pubotibioflexorius (PTFL)	
M. puboischiotibialis (PITB)	
<i>M. gracilis</i>	Haughton (1865d:330, <i>partim</i>)
<i>Gracilis</i>	Haughton (1868a:285, <i>partim</i>)
<i>Gracilis, b</i>	Haughton (1868a:285)
<i>M. flexor tibialis internus</i>	Hoffmann (1890b:698, <i>partim</i>)
<i>M. flexor tibialis internus, I</i>	Hoffmann (1890b:698, <i>partim</i>)
<i>M. flexor tibialis internus, I., 1</i>	Hoffmann (1890b:698)
<i>Pubo-ischio-tibialis</i>	Romer (1923b:540, 1942:296); Gatesy (1997:205)
<i>Puboischiotibialis</i>	Haines (1934:30, 1935a:45)
<i>M. flexor tibialis internus</i>	Kriegler (1960:555, <i>partim</i>)
<i>M. flexor tibialis internus, Teil 1</i>	Kriegler (1960:555, <i>partim</i>)
<i>Pubo-ischio tibialis</i>	Chiasson (1962:31)
M. tibioflexorius (TBFL)	
<i>M. flexor tibialis internus</i>	Hoffmann (1890b:698, <i>partim</i>)
<i>M. flexor tibialis internus, I</i>	Hoffmann (1890b:698, <i>partim</i>)
<i>Flexor tibialis internus</i>	Romer (1923b:540, <i>partim</i>); Chiasson (1962:31)
<i>M. flexor tibialis internus</i>	Kriegler (1960:555, <i>partim</i>)
<i>Flexor-tibialis internus</i>	Gatesy (1997:206, <i>partim</i>)
M. tibioflexorius dorsalis (TBFL-drs)	
<i>M. semimembranosus</i>	Haughton (1865d:327)
<i>Semimembranosus</i>	Haughton (1868a:285)
<i>M. flexor tibialis internus, I., 2</i>	Hoffmann (1890b:698)
<i>Flexor tibialis internus, part II</i>	Romer (1923b:544)
<i>Flexor tibialis internus II</i>	Romer (1942:296)
<i>Flexor tibialis inferior</i>	Haines (1934:30, 1935a:45)
<i>M. flexor tibialis internus, Teil 2</i>	Kriegler (1961:555)
<i>Flexor tibialis internus, B</i>	Chiasson (1962:31)
<i>Flexor-tibialis internus 2</i>	Gatesy (1997:206)
M. tibioflexorius ventralis (TBFL-vnt)	
<i>M. gracilis</i>	Haughton (1865d:330, <i>partim</i>)
<i>Gracilis</i>	Haughton (1868a:285, <i>partim</i>)
<i>Gracilis, a</i>	Haughton (1868a:285, <i>partim</i>)
<i>M. flexor tibialis internus, I., 3</i>	Hoffmann (1890b:698)
<i>Flexor tibialis internus, part I</i>	Romer (1923b:544)
<i>Flexor tibialis internus I</i>	Romer (1942:296)
<i>Flexor tibialis genicularis</i>	Haines (1934:30, 1935a:44)
<i>M. flexor tibialis internus, Teil 1</i>	Kriegler (1960:555, <i>partim</i>)
<i>Flexor tibialis internus, A</i>	Chiasson (1962:31)
<i>Flexor-tibialis internus 1</i>	Gatesy (1997:206)
M. pubotibialis (PBTB)	
<i>M. pubi-tibialis</i>	Kriegler (1960:559)
M. femorobturarius (FMOB)	
M. femoroadductorius (FMAD)	
<i>Mm. adductores</i>	Haughton (1865d:330, <i>partim</i>)
<i>Adductor femoris</i>	Romer (1923b:542; 1942:296); Haines (1934:47); Chiasson (1962:33); Gatesy (1997:206)
M. femoroadductorius lateralis (FMAD-lat)	
<i>Mm. adductores, 2nd adductor</i>	Haughton (1865d:330)
<i>Adductor magnus</i>	Haughton (1868a:284)
<i>M. pubi-ischio-femoralis posterior</i>	Hoffmann (1890:700)
<i>Adductor femoris, part II</i>	Romer (1923b:544)
<i>Adductor II</i>	Haines (1935a:45)
<i>M. ischio-femoralis posterior</i>	Kriegler (1960:551, <i>partim</i>)
<i>M. ischio-femoralis posterior, schmalen Teil</i>	Kriegler (1960:551)
<i>Adductor femoris 2</i>	Gatesy (1997:206)
M. femoroadductorius medialis (FMAD-med)	
<i>Mm. adductores, 1st adductor</i>	Haughton (1865d:330)
<i>Adductor brevis</i>	Haughton (1868a:284)
<i>M. ischio-femoralis</i>	Hoffmann (1890b:698)
<i>Adductor femoris, part I</i>	Romer (1923b:544)
<i>Adductor I</i>	Haines (1935a:45)
<i>M. ischio-femoralis</i>	Kriegler (1960:557)
M. obturatorius (OBTR)	
<i>Pubo-ischio-femoralis externus</i>	Romer (1923b:542, 1942:296); Gatesy (1997:206)
<i>Puboischiofemoralis externus</i>	Haines (1935b:360)
<i>Adductor femoris 1</i>	Gatesy (1997:206)
M. obturatorius pubicus (OBTR-pub)	
M. obturatorius pubicus lateralis (OBTR-lpb)	
<i>M. marsupialis externus</i>	Haughton (1865d:330)
<i>Marsupialis externus</i>	Haughton (1868a:286)
<i>M. pubi-ischio-femoralis externus</i>	Hoffmann (1890b:699, <i>partim</i>)
<i>M. pubi-ischio-femoralis externus, I.</i>	Hoffmann (1890b:699)
<i>Pubi-ischio-femoralis externus, part II</i>	Romer (1923b:544)
<i>Puboischiofemoralis externus, second part</i>	Haines (1935b:360)
<i>M. pub-ischio-femoralis internus</i>	Kriegler (1960:543, <i>partim</i>)
<i>Pubo-ischio-femoralis, internus</i>	Chiasson (1962:33)

	<i>Pubo-ischio-femoralis externus 2</i>	Gatesy (1997:206)
	M. obturatorius pubicus lateralis, pars adacetabularis	
	M. obturatorius pubicus lateralis, pars abacetabularis	
	M. obturatorius pubicus medialis(OBTR-mpb)	
	<i>M. marsupialis internus</i>	Haughton (1865d:330)
	<i>Marsupialis internus</i>	Haughton (1868a:287)
	<i>M. pubi-ischio-femoralis internus</i>	Hoffmann (1890b:699, <i>partim</i>)
	<i>Pubi-ischio-femoralis externus, part I</i>	Romer (1923b:544)
	<i>Puboischiofemoralis externus, first part</i>	Haines (1935b:360)
	<i>M. pub-ischio-femoralis externus</i>	Kriegler (1960:549, <i>partim</i>)
	<i>M. pub-ischio-femoralis externus, Teil 1</i>	Kriegler (1960:549)
	<i>Pubo-ischio femoralis externus</i>	Chiasson (1962:31, <i>partim</i>)
	<i>Pubo-ischio femoralis externus, A</i>	Chiasson (1962:31)
	<i>Pubo-ischio-femoralis externus 1</i>	Gatesy (1997:206)
	M. obturatorius pubicus medialis, pars adacetabularis	
	<i>M. pubi-ischio-femoralis internus, II</i>	Hoffmann (1890b:699)
	M. obturatorius pubicus medialis, pars abacetabularis	
	<i>M. pubi-ischio-femoralis internus, I</i>	Hoffmann (1890b:699)
	M. obturatorius ischiadicus(OBTR-isc)	
	<i>M. pectinæus</i>	Haughton (1865d:330)
	<i>Pectineus</i>	Haughton (1868a:284)
	<i>M. pubi-ischio-femoralis externus</i>	Hoffmann (1890b:699, <i>partim</i>)
	<i>M. pubi-ischio-femoralis externus, II</i>	Hoffmann (1890b:699)
	<i>Pubi-ischio-femoralis externus, part III</i>	Romer (1923b:544)
	<i>Puboischiofemoralis externus, third part</i>	Haines (1935b:360)
	<i>M. pub-ischio-femoralis externus</i>	Kriegler (1960:549, <i>partim</i>)
	<i>M. pub-ischio-femoralis externus, Teil 2</i>	Kriegler (1960:549)
	<i>Coccygeo-femoralis brevis</i>	Chiasson (1962:33, <i>partim</i>)
	<i>Coccygeo-femoralis brevis, anterior head</i>	Chiasson (1962:33)
	<i>Pubo-ischio-femoralis externus 3</i>	Gatesy (1997:206)
	M. cruroflexorius (CRFL)	
	M. cruroflexorius lateralis (CRFL-lat)	
	<i>M. semitendinosus</i>	Haughton (1865d:327)
	<i>Semitendinosus</i>	Haughton (1868a:285)
	<i>M. flexor tibialis externus</i>	Hoffmann (1890b:697); Kriegler (1960:555)
	<i>Flexor tibialis externus</i>	Romer (1923b:540, 1942:296); Haines (1934:31, 1935a:45); Chiasson (1962:31)
	<i>Flexor-tibialis externus</i>	Gatesy (1997:206)
	M. cruroflexorius medialis (CRFL-med)	
	<i>M. flexor tibialis internus</i>	Hoffmann (1890b:698, <i>partim</i>)
	<i>Flexor tibialis internus</i>	Romer (1923b:544, <i>partim</i>)
	<i>Flexor tibialis internus III & IV</i>	Romer (1942:296)
	<i>M. flexor tibialis internus</i>	Kriegler (1960:555, <i>partim</i>)
	<i>Pubo-ischio femoralis posterior</i>	Chiasson (1962:31)
	<i>Flexor-tibialis internus</i>	Gatesy (1997:206, <i>partim</i>)
	M. cruroflexorius medialis cranialis [craniomedialis](CRFL-med-cr) [CRFL-crm]	
	<i>Mm. adductores</i>	Haughton (1865d:330, <i>partim</i>)
	<i>Mm. adductores, 3rd adductor</i>	Haughton (1865d:330)
	<i>Adductor longus</i>	Haughton (1868a:284)
	<i>M. flexor tibialis internus, III</i>	Hoffmann (1890b:698)
	<i>Flexor tibialis internus, part III</i>	Romer (1923b:544)
	<i>Flexor intercapitalis anterior</i>	Haines (1934:32, 1935a:44)
	<i>M. flexor tibialis internus, Teil 3</i>	Kriegler (1960:555)
	<i>Flexor-tibialis internus 3</i>	Gatesy (1997:206)
	M. cruroflexorius medialis caudalis [caudomedialis](CRFL-med-cd) [CRFL-cdm]	
	<i>M. extensor femoris caudalis accessorius</i>	Haughton (1865d:329)
	<i>M. flexor tibialis internus, II</i>	Hoffmann (1890b:698)
	<i>Flexor tibialis internus, part IV</i>	Romer (1923b:544)
	<i>Flexor intercapitalis posterior</i>	Haines (1934:33, 1935a:45)
	<i>M. flexor tibialis internus, Teil 1</i>	Kriegler (1960:555, <i>?partim</i>)
	<i>Flexor-tibialis internus 4</i>	Gatesy (1997:206)
	M. ischio-caudofemoralis (ICFM)	
	M. ischiofemoralis (ISFM)	
	<i>M. quadratus femoris</i>	Haughton (1865d:329)
	<i>Obturator externus</i>	Haughton (1868a:284)
	<i>M. caudi-femoralis</i>	Hoffmann (1890:697, <i>partim</i>)
	<i>M. caudi-femoralis, II</i>	Hoffmann (1890:697, <i>partim</i>)
	<i>Ischio-trochantericus</i>	Romer (1923b:539, 1942:296); Gatesy (1997:205)
	<i>Ischiotrochantericus</i>	Haines (1935b:360+H59)
	<i>M. ischio-femoralis posterior</i>	Kriegler (1960:551, <i>partim</i>)
	<i>M. ischio-femoralis posterior, tieferen Teil</i>	Kriegler (1960:551)
	<i>Pubo-ischio femoralis externus</i>	Chiasson (1962:31, <i>partim</i>)
	<i>Pubo-ischio femoralis externus, B</i>	Chiasson (1962:31)
	M. caudofemoralis (CDFM)	
	<i>M. caudi-femoralis</i>	Hoffmann (1890:697, <i>partim</i>); Kriegler (1960:567)
	<i>Caudofemoralis</i>	Gatesy (1997:206)
	M. caudofemoralis pelvicus (CDFM-plv)	
	<i>M. obturator externus?</i>	Haughton (1865d:330)
	<i>Quadratus femoris</i>	Haughton (1868a:284)
	<i>M. caudi-femoralis, I</i>	Hoffmann (1890:697)
	<i>Coccygeo-femoralis brevis</i>	Romer (1923b:543); Chiasson (1962:33, <i>partim</i>)
	<i>Caudolofemoralis</i>	Haines (1935a:45)
	<i>Caudofemoralis brevis</i>	Haines (1935b:381)
	<i>Caudi-femoralis brevis</i>	Romer (1942:296)
	<i>M. caudi-femoralis, der vordere</i>	Kriegler (1960:567)
	<i>Coccygeo-femoralis brevis, posterior head</i>	Chiasson (1962:33)
	<i>Caudofemoralis brevis</i>	Gatesy (1997:206)
	M. caudofemoralis caudalis (CDFM-cdl)	
	<i>M. extensor femoris caudalis</i>	Haughton (1865d:328)
	<i>Extensor femoris caudalis</i>	Haughton (1868a:286)
	<i>M. caudi-femoralis, II</i>	Hoffmann (1890:697, <i>partim</i>)
	<i>Coccygeo-femoralis longus</i>	Romer (1923b:543)
	<i>Caudofemoralis</i>	Haines (1935a:45, 1935b:381)
	<i>Caudi-femoralis longus</i>	Romer (1942:296)
	<i>M. caudi-femoralis, der caudal</i>	Kriegler (1960:567)
	<i>Caudofemoralis longus</i>	Chiasson (1962:31)
	<i>Caudofemoralis longus</i>	Gatesy (1997:206)

Tabela 5. Hipótese miológica plesiomórfica hipotética crocodiliana para a cintura pélvica e fêmur

Músculo		Estado plesiomórfico hipotético	Inervação hipotética
ZNFM	CUPD	Único e universal. Origem da face medial do ílio, estendendo-se pelo ísquio, dorsalmente, e das costelas sacrais ventralmente. Inserção carnosa, na face caudomedial do corpo do fêmur, proximalmente.	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis)</i>
	ILTR	Único e universal. Origem dos corpos e faces ventrais das diapófises das vértebras truncais XI-XVI (vértebras XX-XXV). Inserção laterocranialmente na extremidade proximal do fêmur, em duas áreas distintas (uma medial e outra lateral) com o ILFM e FMTB-int interpostos.	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis)</i>
	ILFM	Duplo na origem, mas este estado deve ser reinvestigado. Origem lateralmente na ala do ílio, dorsalmente ao acetábulo e estendendo-se caudodorsalmente. Inserção lateralmente no fêmur, em uma alongada área proximodistal.	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis) + Plexus sacralis</i>
	ILFB	Universalmente presente. Origem na ala do ílio, caudodorsalmente ao ILFM e ventralmente ao ILTB-itm e ILTB-cdl. Inserção lateral na extremidade proximal da fíbula e com relações com o músculo gastrocnêmio. Alça ILFB ausente.	<i>Plexus sacralis</i>
	PIFM	Único, universal e atrofiado. Origem adacetabularmente no escapó do púbis, medialmente. Inserção sobre o FMTB-int.	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis)</i>
FMTR	AMBN	Único e universal. Origem na extremidade adacetabular do púbis, na sincondrose puboisquiática medialmente e na sincondrose com a cartilagem preacetabular, lateralmente. Inserção parcialmente tanto no tendão patelar quanto por outro que o perfura, cruzando o joelho até a face lateral da perna, onde junta-se com o tendão do ILTB-cdl, ancorando músculos da panturrilha.	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis)</i>
	FMTB	Duplo (FMTB-ext e FMTB-int) com o FMTB-ext inconspicuamente dividido. Origem do corpo do fêmur, lateralmente à inserção do ILFM (FMTB-ext) e medialmente a esta (FMTB-int). Inserção na crista cnemial da tíbia. O FMTB-int possui maior massa que o FMTB-ext.	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis)</i>
	ILTB	Tripla e universal. Origem do bordo dorsal da ala do ílio; cranialmente, próximo da espinha cranial da ala do ílio (ILTB-crn); dorsalmente da face lateral da ala do ílio (ILTB-itm); também da ala do ílio, caudalmente, dorsalmente à origem do ILFB (ILTB-cdl). Inserção: sobre o FMTB-int (ILTB-crn); no tendão patelar (ILTB-itm); o ILTB-cdl com inserção dupla, em comum com o ILTB-itm no tendão patelar e sobre a tendão do AMBN após a perfuração da patela.	ILTB-crn: <i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis)</i> ILTB-itm: <i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis) + Plexus sacralis</i> ILTB-cdl: <i>Plexus sacralis</i>
PTFL	PITB	Único e universal. Origem no bordo cranial adacetabular do ísquio. Inserção na face medial da tíbia, após unir-se com o tendão do TBFL.	<i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius)</i>
	TBFL	Duplo (TBFL-drs e TBFL-vnt) e universal. Origem da espinha caudal da ala do ílio, caudal ao CRFL-lat, ILFB e ILTB-cdl (TBFL-drs); da extremidade abacetabular do ísquio, caudomedialmente (TBFL-vnt). Inserção comum após anastomose, por sua vez unindo-se ao PITB e inserindo-se na face medial da tíbia.	TBFL-drs: <i>Plexus sacralis</i> TBFL-vnt: <i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius)</i>
	PBTB	Ausente, resíduo morfológico. Origem da face lateral do púbis. Inserção sobre o FMAD-med.	<i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius)</i>
FMOB	FMAD	Duplo (FMAD-lat e FMAD-med) e universal. Origem lateralmente no corpo do ísquio, do bordo caudal (FMAD-lat); e do bordo cranial (FMAD-med); o OBTR-isc encontra-se interposto. Inserções adjacentes ao longo da face caudal do corpo do fêmur, obliquamente, distalmente à inserção do CDFM até a fossa poplíteia e próximo do côndilo lateral do fêmur.	FMAD-lat: <i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius) + Plexus sacralis</i> FMAD-med: <i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius)</i>
	OBTR	Tripla (OBTR-mpb, OBTR-lpb e OBTR-isc) com o OBTR-mpb e OBTR-lpb podendo mostrar origens duplas. Origem lateralmente no púbis, com a porção abacetabular bem mais desenvolvida (OBTR-lpb); da face medial do púbis, também com a porção abacetabular bem desenvolvida (OBTR-mpb); da face lateral do ísquio, entre ambos os FMAD's (OBTR-isc). Inserção comum, proximalmente no fêmur, caudolateralmente.	<i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius)</i>
	CRFL	Tripla (CRFL-lat, CRFL-crm e CRFL-cdm) e universal. Origem da porção mais caudal do ílio, entre o ILTB cdl e TBFL-drs (CRFL-lat); do ísquio, caudalmente à origem do FMAD (CRFL-crm); da fásia do bordo cranial do músculo ilioisquiocaudal ou do ligamento ilioisquiático (CRFL-cdm). Inserção em comum por um tendão duplo; inserido medialmente na tíbia, entre as duas cabeças do músculo gastrocnêmio, e, percorrendo a cabeça externa deste, unindo-se perto do pé.	<i>Plexus sacralis</i>
ICFM	ISFM	Único e universal. Origem da face medial do ísquio. Inserção na face lateral da extremidade proximal do fêmur.	<i>Plexus sacralis</i>
	CDFM	Duplo (CDFM-plv e CDFM-cdl) com o CDFM-plv possuindo origem dupla; simplificações são derivadas. Origem das vértebras sacral II e caudal I e do bordo caudal do ílio, onde pode formar uma depressão (CDFM-plv); dos corpos e faces ventrais das diapófises das vértebras caudais III-XV aproximadamente (CDFM-cdl). Inserções adjacentes na face caudolateral do fêmur, a inserção do CDFM-plv mais lateral que a do CDFM-cdl, esta sobre um trocânter globuloso e emitindo o tendão FMFB que se insere ventralmente na fíbula.	<i>Plexus sacralis</i>

Tabela 6. *Myologia squamatum* . Proposta de homologias e sinônimos consultados na literatura, reunidos sob a nomenclatura padrão aqui utilizada.

M. zonofemoralis (ZNFM)	
<i>Gluteus medius</i>	Mivart (1867:791); Sanders (1870:423, 1872:175, 1874:86)
<i>Gluteus primus</i>	Mivart (1870:877)
<i>M. ileo-femoralis major</i>	Hoffmann (1890b:666)
<i>M. ileo-trochantericus minor</i>	Hoffmann (1890b:666)
<i>M. ileo-femoralis minor</i>	Hoffmann (1890b:667)
<i>Pectineus</i>	Shufeldt (1890:185)
<i>M. ileo-femoralis</i>	Hoffmann (1890b:642)
<i>Muskel 18</i>	Rabl (1916:740)
<i>M. ilio-femoralis</i>	Kriegler (1961:565); Rowe (1986:332)
<i>Ilio-femoralis</i>	Romer (1922:596, 1923b:550, 1927a:378, 1942:277)
<i>Iliofemoralis</i>	Haines (1935b:356)
<i>M. iliofemoralis</i>	Snyder (1954:18)
M. iliofibularis (ILFB)	
<i>Biceps femoris</i>	Sanders (1870:422, 1872:171, 1874:86); Shufeldt (1890:185)
<i>Ilio-peroneal</i>	Mivart (1867:789, 1870:875)
<i>M. ileo-fibularis</i>	Hoffmann (1890b:644)
<i>M. ileo-peronealis</i>	Hoffmann (1890b:666)
<i>Muskel 15</i>	Rabl (1916:744)
<i>M. ilio-fibularis</i>	Kriegler (1961:564)
<i>Ilio-fibularis</i>	Romer (1922:596, 1923b:550, 1927a:378, 1942:277)
<i>Iliofibularis</i>	Haines (1934:27, 1935a:44, 1935b:358)
<i>M. iliofibularis</i>	Snyder (1954:25)
M. puboischiofemoralis (PIFM)	
<i>Psoas and Iliacus</i>	Mivart (1867:787)
<i>Iliacus</i>	Mivart (1870:875)
<i>Adductor magnus</i>	Sanders (1870:423)
<i>M. ischio-pubo-femoralis</i>	Hoffmann (1890b:641, <i>partim</i>)
<i>M. ischio-femoralis</i>	Hoffmann (1890b:644, <i>partim</i>)
<i>M. ileo-ischio-pubo-femoralis</i>	Hoffmann (1890b:666)
<i>Pubo-ischio-femoralis internus</i>	Romer (1922:596, 1923b:550, 1927a:378, 1942:277)
<i>M. puboischiofemoralis internus</i>	Snyder (1954:18)
<i>M. pub-ischio-femoralis internus</i>	Kriegler (1961:545)
<i>M. pubo-ischio-femoralis internus</i>	Rowe (1986:332)
<i>Puboischiofemoralis internus</i>	Russel (1988:550)
M. puboischiofemoralis cranialis (PIFM-crn)	
<i>Flexor femoris</i>	Sanders (1874:84)
<i>Iliacus</i>	Shufeldt (1890:183)
M. puboischiofemoralis cranialis ventralis (PIFM-vnt)	
<i>Psoas and Iliacus, first</i>	Mivart (1867:787)
<i>Psoas and Iliacus, second</i>	Mivart (1867:787)
<i>Iliacus, third part</i>	Mivart (1870:875)
<i>Adductor magnus, second part</i>	Sanders (1870:423)
<i>Flexor profundus femoris</i>	Sanders (1872:175)
<i>Flexor femoris, second part</i>	Sanders (1874:84)
<i>Muskel 1</i>	Rabl (1916:731)
<i>Pubo-ischio-femoralis internus III</i>	Romer (1942:267)
<i>M. pub-ischio-femoralis internus, Teil I</i>	Kriegler (1961:545)
<i>M. pubo-ischio-femoralis internus, pars ventralis</i>	Rowe (1986:332)
M. puboischiofemoralis cranialis intermedius (PIFM-int)	
<i>Psoas and Iliacus, fourth</i>	Mivart (1867:787)
<i>Iliacus, first part</i>	Mivart (1870:875)
<i>Adductor magnus, third part</i>	Sanders (1870:423)
<i>Flexor femoris</i>	Sanders (1872:175)
<i>Flexor femoris, first part</i>	Sanders (1874:84)
<i>Muskel 16</i>	Rabl (1916:741)
<i>Pubo-ischio-femoralis internus II</i>	Romer (1942:267)
<i>M. pub-ischio-femoralis internus, Teil II</i>	Kriegler (1961:545)
<i>M. pubo-ischio-femoralis internus, pars medialis</i>	Rowe (1986:332)
M. puboischiofemoralis caudalis (PIFM-cdl)	
<i>Psoas and Iliacus, third</i>	Mivart (1867:787)
<i>Psoas and Iliacus, fifth</i>	Mivart (1867:787)
<i>Iliacus, second part</i>	Mivart (1870:875)
<i>Adductor magnus, first part</i>	Sanders (1870:423)
<i>Obturator internus</i>	Sanders (1872:175, 1874:84)
<i>Adductor brevis</i>	Shufeldt (1890:185)
<i>Muskel 17</i>	Rabl (1916:741)
<i>Pubo-ischio-femoralis internus I</i>	Romer (1942:267)
<i>M. pub-ischio-femoralis internus, Teil III</i>	Kriegler (1961:545+H56)
<i>M. pubo-ischio-femoralis internus, pars dorsalis</i>	Rowe (1986:332)
M. femorotriceps (FMTR)	
<i>M. pubo-ileo-bifemoro-tibialis s. Quadriceps femoris</i>	Hoffmann (1890b:646)
<i>Triceps femoris</i>	Romer (1942:296)
M. ambiens (AMBN)	
<i>Rectus femoris</i>	Mivart (1867:791, 1870:879, <i>partim</i>); Sanders (1870:422, <i>partim</i> , 1872:171, <i>partim</i> , 1874:84); Shufeldt (1890:185, <i>partim</i>)
<i>Rectus femoris, first part</i>	Mivart (1870:879); Sanders (1870:422, 1872:171); Shufeldt (1890:185)
<i>M. pubo-tibialis s. rectus femoris internus</i>	Hoffmann (1890b:646)
<i>Muskel 5a (Caput acetabulare)</i>	Rabl (1916:736)
<i>Ambiens</i>	Romer (1922:596, 1923b:550, 1927a:378, 1942:277); Haines (1934:47, 1935a:43); Secoy (1971:9)
<i>Triceps femoris, ambiens</i>	Romer (1942:296)
<i>M. ambiens</i>	Snyder (1954:23); Kriegler (1961:560)
<i>M. ileo-tibialis</i>	Hoffmann (1890b:667, <i>partim</i>)
M. femorotibialis (FMTB)	
<i>Vastus and crureus</i>	Sanders (1870:424)
<i>Femoro-tibialis</i>	Romer (1922:596, 1923b:550, 1927a:378, 1942:277)
<i>Triceps femoris, femoro-tibialis</i>	Romer (1942:296)
<i>M. femoro-tibialis</i>	Kriegler (1961:562)
<i>Vastus externus</i>	Mivart (1867:791, 1870:879); Sanders (1872:175, 1874:84); Shufeldt (1890:186)
<i>M. femoro-tibialis externus s. vastus externus</i>	Hoffmann (1890b:646)
<i>M. femoro-tibialis externus</i>	Hoffmann (1890b:667)
<i>M. cruraeus</i>	Mivart (1867:791, 1870:880); Sanders (1874:85)
<i>M. femoro-tibialis medius</i>	Hoffmann (1890b:667)
<i>Vastus internus</i>	Mivart (1867:791, 1870:880); Shufeldt (1890:186)
<i>M. femoro-tibialis internus s. vastus internus</i>	Hoffmann (1890b:646)
<i>M. femoro-tibialis internus</i>	Hoffmann (1890b:667)

<i>Muskel 5b (Caput femorale)</i>	Rabl (1916:736)
<i>Femorotibialis</i>	Haines (1935a:43); Secoy (1971:9); Russel (1988:550)
<i>M. femorotibialis</i>	Snyder (1954:23)
M. iliotalialis (LTB)	
<i>Gluteus maximus (?)</i>	Mivart (1867:791)
<i>Rectus femoris</i>	Mivart (1870:879, <i>partim</i>); Sanders (1870:422, <i>partim</i>)
<i>Rectus femoris, second part</i>	Sanders (1870:422)
<i>Gluteus maximus</i>	Sanders (1874:86)
<i>M. ileo-tibialis s. rectus femoris externus</i>	Hoffmann (1890b:646)
<i>M. ileo-tibialis</i>	Hoffmann (1890b:667, <i>partim</i>)
<i>Muskel 5c (Caput iliaceum)</i>	Rabl (1916:736)
<i>Extensor ilio-tibialis</i>	Romer (1922:596, 1927a:378)
<i>Ilio-tibialis</i>	Romer (1923b:550, 1942:277)
<i>Iliotibialis</i>	Haines (1935a:43, 1935b:358)
<i>Triceps femoris, ilio-tibialis</i>	Romer (1942:296)
<i>M. iliotalialis</i>	Snyder (1954:23)
<i>M. extensor ilio-tibialis</i>	Kriegler (1961:5)
M. iliotalialis cranialis (LTB-crn)	
<i>Rectus femoris</i>	Mivart (1870:879, <i>partim</i>); Sanders (1872:171, <i>partim</i>); Shufeldt (1890:185, <i>partim</i>)
<i>Rectus femoris, second part</i>	Mivart (1870:879); Sanders (1872:171); Shufeldt (1890:185)
M. iliotalialis lateralis (LTB-lat)	
<i>Rectus femoris</i>	Mivart (1870:879, <i>partim</i>)
<i>Rectus femoris, third part</i>	Mivart (1870:879)
<i>Gluteus maximus</i>	Sanders (1872:171); Shufeldt (1890:185)
M. puboibioflexorius (PTFL)	
M. puboischiotibialis (PITB)	
<i>Gracilis</i>	Sanders (1874:80); Shufeldt (1890:184)
<i>Pubo-ischio-tibialis</i>	Romer (1922:596, 1923b:550, 1927a:378, 1942:277); Secoy (1971:9)
<i>Flexor cruris</i>	Romer (1942:296, <i>partim</i>)
<i>M. puboischiotibialis</i>	Russel (1988:551)
M. puboischiotibialis superficialis (PITB-sup)	
<i>Gracilis</i>	Mivart (1867:788, 1870:873)
<i>Sartorius</i>	Sanders (1870:421, 1872:170)
<i>M. pubo-ischio-tibialis s. gracilis</i>	Hoffmann (1890b:645)
<i>M. pubo-ischio-tibialis</i>	Hoffmann (1890b:665)
<i>Muskel 4</i>	Rabl (1916:725)
<i>Puboischiotibialis</i>	Haines (1935a:44)
<i>M. pubo-ischio-tibialis</i>	Kriegler (1961:552)
<i>Pubo-ischio-tibialis</i>	Secoy (1971:9)
<i>M. puboischiotibialis</i>	Snyder (1954:25);
M. puboischiotibialis superficialis, pars cranialis (PITB-crn)	
<i>Adductor tibialis</i>	Haines (1934:25)
<i>Flexor cruris, pubo-ischio-tibialis I</i>	Romer (1942:296)
<i>M. puboischiotibialis 1 plus 2</i>	Russel (1988:551)
M. puboischiotibialis superficialis, pars intermedia (PITB-itm)	
<i>Puboischiotibialis</i>	Haines (1934:25)
<i>Flexor cruris, pubo-ischio-tibialis II</i>	Romer (1942:296)
<i>M. puboischiotibialis 3</i>	Russel (1988:551)
M. puboischiotibialis profundus [caudalis] (PITB-prf)	
<i>Semimembranosus</i>	Mivart (1867:789, <i>partim</i>)
<i>Semimembranosus, first part</i>	Mivart (1867:789)
<i>Tibial adductor</i>	Mivart (1870:873, <i>partim</i>)
<i>Tibial adductor, first part</i>	Mivart (1870:873)
<i>Gracilis</i>	Sanders (1870:421, 1872:170)
<i>M. pubo-ischio-tibialis lateralis</i>	Hoffmann (1890b:644)
<i>M. pelvo-tibialis</i>	Hoffmann (1890b:665, <i>partim</i>)
<i>Muskel 8</i>	Rabl (1916:726)
<i>Flexor cruris, pubo-ischio-tibialis III</i>	Romer (1942:296)
<i>Flexor tibialis genicularis</i>	Haines (1934:26, 1935a:44)
<i>M. flexor tibialis internus et externus</i>	Kriegler (1961, <i>partim</i>)
<i>M. flexor tibialis internus</i>	Snyder (1954:25, <i>partim</i>); Kriegler (1961:554, <i>partim</i>); Russel (1988:553, <i>partim</i>); Secoy (1971:10, <i>partim</i>)
<i>M. flexor tibialis internus, Portion 8</i>	Kriegler (1961:555)
<i>M. flexor tibialis internus, anterior component</i>	Russel (1988:553, <i>partim</i>)
<i>M. flexor tibialis internus, anterior component, superficialis portio</i>	Russel (1988:553)
M. tibioflexorius (TBFL)	
<i>Semitendinosus</i>	Mivart (1867:789, 1870:874)
<i>Semimembranosus</i>	Sanders (1870:421, <i>partim</i>)
<i>Semimembranosus, first part</i>	Sanders (1870:421)
<i>Semimembranosus</i>	Sanders (1872:171)
<i>Adductor magnus</i>	Sanders (1874:81)
<i>M. ischio-femorals</i>	Hoffmann (1890b:644, <i>partim</i>)
<i>M. ileo-ischiadico-tibialis</i>	Hoffmann (1890b:666)
<i>Sartorius</i>	Shufeldt (1890:184)
<i>Muskel 9</i>	Rabl (1916:726)
<i>Flexor tibialis internus</i>	Romer (1922:596, <i>partim</i> , 1923b:550, <i>partim</i> , 1927a:378, <i>partim</i> , 1942:277, <i>partim</i>); Secoy (1971:10, <i>partim</i>); Russel (1988:551, <i>partim</i>)
<i>Flexor tibialis inferior</i>	Haines (1934:26, 1935a:44)
<i>Flexor cruris</i>	Romer (1942:296, <i>partim</i>)
<i>Flexor cruris, flexor tibialis internus I</i>	Romer (1942:296)
<i>M. flexor tibialis internus</i>	Snyder (1954:25, <i>partim</i>); Kriegler (1961:554, <i>partim</i>); Russel (1988:553, <i>partim</i>)
<i>M. flexor tibialis internus, Portion 9</i>	Kriegler (1961:555)
<i>M. flexor tibialis internus, posterior component</i>	Russel (1988:551)
M. pubotibialis (PBTB)	
<i>Tibial adductor</i>	Mivart (1867:788, 1870:873, <i>partim</i>)
<i>Tibial adductor, second part</i>	Mivart, 1870:873)
<i>Pelvo-tibialis</i>	Sanders (1870:422, 1872:171, <i>partim</i> , 1874:81); Shufeldt (1890:184)
<i>Pelvo-tibialis, first part</i>	Sanders (1872:171)
<i>M. pubo-ischio-tibialis profundus</i>	Hoffmann (1890b:645)
<i>M. pelvo-tibialis</i>	Hoffmann (1890b:665, <i>partim</i>)
<i>Muskel 3</i>	Rabl (1916:730)
<i>Pubo-tibialis</i>	Romer (1922:596, 1923b:550, 1927a:378, 1942:277)
<i>Flexor intercapitalis anterior</i>	Haines (1934:27, 1935a:44)
<i>M. pubi-tibialis</i>	Kriegler (1961:558)
<i>Pubotibialis</i>	Russel (1988:550)
<i>M. pubotibialis</i>	Snyder (1954:25)
M. femoroburtorius (FMOB)	
M. femoroadductorius (FMAD)	
<i>Adductor magnus</i>	Mivart (1867:791)
<i>Adductor</i>	Mivart (1870:878); Beddard (1899:396); Romer (1922:597)
<i>Pectineus</i>	Sanders (1870:422, 1872:171, 1874:81)

<i>Adductor longus</i>	Shufeldt (1890:186)
<i>M. pubo-femoralis longus</i>	Hoffmann (1890b:643, <i>partim</i>)
<i>M. ischio-femoralis</i>	Hoffmann (1890b:644, <i>partim</i> , 1890b:667, [1]); Kriegler (1961:557)
Muskel 12	Rabl (1916:732)
<i>Adductor femoris</i>	Romer (1923b:550, 1927a:378, 1942:277); Haines (1934:27, 1935a:44, 1935b:357); Russel (1988:550)
<i>M. adductor femoris</i>	Snyder (1954:18)
M. obturatorius (OBTR)	
<i>Obturator internus</i>	Shufeldt (1890:187)
<i>Pubo-ischio-femoralis externus</i>	Romer (1922:596, 1923b:550, 1927a:378, 1942:277)
<i>Puboischiofemoralis externus</i>	Haines (1935b:357); Snyder (1954:18); Russel (1988:550)
<i>M. pub-ischio-femoralis externus</i>	Kriegler (1961:548)
M. obturatorius lateralis (OBTR-lat)	
Muskel 2a (<i>Portio pubica</i>)	Rabl (1916:732)
<i>M. pub-ischio-femoralis externus, Teil IV</i>	Kriegler (1961:548)
<i>Puboischiofemoralis externus, anterior</i>	Haines (1935b:357)
M. obturatorius medialis (OBTR-med)	
Muskel 2b (<i>Portio ischiadica</i>)	Rabl (1916:732)
Muskel 2c	Rabl (1916:732)
<i>Puboischiofemoralis externus, posterior</i>	Haines (1935b:357)
<i>Pectineus?</i>	Mivart (1867:790)
<i>Pectineus?, first part</i>	Mivart (1867:790)
<i>Pectineus?, second part</i>	Mivart (1867:791)
<i>Pectineus?, third part</i>	Mivart (1867:791)
<i>Obturator internus</i>	Mivart (1870:879)
<i>Iliacus</i>	Sanders (1870:423, 1872:174, 1874:83)
<i>Iliacus externus</i>	Sanders (1872:174, 1874:84)
<i>M. ischio-pubo-femoralis</i>	Hoffmann (1890b:641, <i>partim</i>)
<i>M. pubo-femoralis longus</i>	Hoffmann (1890b:643, <i>partim</i>)
<i>M. pubo-femoralis</i>	Hoffmann (1890b:667)
<i>Obturator externus</i>	Mivart (1867:793, 1870:879); Sanders (1872:173)
<i>Adductor brevis</i>	Sanders (1870:423)
<i>M. ischio-trochantericus brevis</i>	Hoffmann (1890b:644)
<i>M. ischio-trochantericus</i>	Hoffmann (1890b:667)
<i>M. pub-ischio-femoralis externus, Teil I</i>	Kriegler (1961:548)
<i>M. pub-ischio-femoralis externus, Teil II</i>	Kriegler (1961:548)
<i>M. pub-ischio-femoralis externus, Teil III</i>	Kriegler (1961:548)
M. cruroflexorius (CRFL)	
<i>Flexor cruris</i>	Romer (1942:296, <i>partim</i>)
<i>M. flexor tibialis internus et externus, partim</i>	Kriegler (1961)
M. cruroflexorius lateralis (CRFL-lat)	
<i>Semitendinosus</i>	Sanders (1874:86); Shufeldt (1890:184)
<i>Biceps</i>	Mivart (1867:789, 1870:874)
<i>Semimembranosus</i>	Sanders (1870:421, <i>partim</i>)
<i>Semimembranosus, second part</i>	Sanders (1870:422)
<i>Pelvo-tibialis</i>	Sanders (1872:171, <i>partim</i>)
<i>Pelvo-tibialis, second part</i>	Sanders (1872:171)
<i>M. ileo-ischiadico-tibialis proprius</i>	Hoffmann (1890b:645)
<i>M. ileo-ischiadico-tarsalis</i>	Hoffmann (1890b:666)
Muskel 10	Rabl (1916:728)
<i>Flexor tibialis externus</i>	Romer (1922:596, 1923b:550, 1927a:378, 1942:277); Haines (1934:27, 1935a:44); Secoy (1971:10); Russel (1988:550)
<i>Flexor cruris, flexor tibialis externus</i>	Romer (1942:296)
<i>M. flexor tibialis externus</i>	Snyder (1954:25); Kriegler (1961:555)
M. cruroflexorius medialis (CRFL-med)	
<i>Semimembranosus</i>	Mivart (1867:789, <i>partim</i> , 1870:873); Sanders (1874:86); Shufeldt (1890:184)
<i>Semimembranosus, second part</i>	Mivart (1867:789)
<i>Semitendinosus</i>	Sanders (1870:422; 1872:171)
<i>M. ischio-tibialis sublimis posterior</i>	Hoffmann (1890b:645)
<i>M. ischio tibialis</i>	Hoffmann (1890b:665)
Muskel 11	Rabl (1916:728)
<i>Flexor tibialis internus</i>	Romer (1922:596, <i>partim</i> , 1923b:550, <i>partim</i> , 1927a:378, <i>partim</i> , 1942:277, <i>partim</i>); Secoy (1971:10, <i>partim</i>)
<i>Flexor cruris, flexor tibialis internus II</i>	Romer (1942:296)
<i>Flexor intercapedalis posterior</i>	Haines (1934:27, 1935a:44)
<i>M. flexor tibialis internus</i>	Snyder (1954:25, <i>partim</i>); Kriegler (1961:554, <i>partim</i>); Russel (1988:553, <i>partim</i>)
<i>M. flexor tibialis internus, Portion 11</i>	Kriegler (1961:555)
<i>M. flexor tibialis internus, anterior component</i>	Russel (1988:553, <i>partim</i>)
<i>M. flexor tibialis internus, anterior component, profundus portion</i>	Russel (1988:555)
M. ischiocaudofemoralis (ICFM)	
M. ischiofemoralis (ISFM)	
<i>Obturator internus</i>	Mivart (1867:793)
<i>Obturator externus</i>	Shufeldt (1890:187)
<i>Quadratus femoris</i>	Mivart (1870:879)
<i>Capsularis</i>	Sanders (1870:423, 1872:173)
<i>Obturator externus</i>	Sanders (1874:84)
<i>M. ischio-trochantericus longus</i>	Hoffmann (1890b:644)
<i>M. ischio-femoralis</i>	Hoffmann (1890b:667)
Muskel 19	Rabl (1916:743)
<i>Ischio-trochantericus</i>	Romer (1922:596, 1923b:550, 1927a:378, 1942:277)
<i>Ischiotrochantericus</i>	Haines (1935b:356)
<i>M. ischiotrochantericus</i>	Snyder (1954:18)
<i>M. ischio-femoralis posterior</i>	Kriegler (1961:550)
M. caudofemoralis (CDFM)	
M. caudofemoralis pelvicus (CDFM-plv)	
<i>Pyriformis</i>	Mivart (1867:793); Shufeldt (1890:186)
<i>Quadratus femoris</i>	Sanders (1870:423, 1872:175, 1874:86)
<i>Gluteus secundus</i>	Mivart (1870:877)
<i>Pectineus?</i>	Mivart (1870:878)
<i>Gluteus tertius</i>	Mivart (1870:878)
<i>M. coccygo-femoralis brevis</i>	Hoffmann (1890b:642)
<i>M. ileo-trochantericus major</i>	Hoffmann (1890b:666)
Muskel 14	Rabl (1916:735)
<i>Coccygeo-femoralis brevis</i>	Romer (1922:596, 1923b:550, 1927a:378)
<i>Caudi-ilio-femoralis</i>	Romer (1922:596)
<i>Caudoliofemoralis</i>	Haines (1935a:44, 1935b:358)
<i>Caudofemoralis brevis</i>	Haines (1935b:358)
<i>Caudi-femoralis brevis</i>	Romer (1942:277)
<i>M. caudifemoralis brevis</i>	Snyder (1954:18)
<i>M. caud-ilio-femoralis</i>	Kriegler (1961:568)
M. caudofemoralis caudalis (CDFM-cdl)	

<i>Femoro-caudal</i>	Mivart (1867:794, 1870:877); Shufeldt (1890:180)
<i>Pyramiformis</i>	Sanders (1870:423; 1872:173; 1874:82)
<i>M. coccygeo-femoralis longus s. Pyramiformis</i>	Hoffmann (1890b:642)
<i>M. femoro-caudalis</i>	Hoffmann (1890b:666)
<i>Muskel 13</i>	Rabl (1916:734)
<i>Coccygeo-femoralis longus</i>	Romer (1922:596, 1923b:550, 1927a:378)
<i>Caudi-femoralis</i>	Romer (1922:596)
<i>Caudofemoralis</i>	Haines (1935a:44, 1935b:358)
<i>Caudi-femoralis longus</i>	Romer (1942:277)
<i>M. caudifemoralis longus</i>	Snyder (1954:18)
<i>M. caudi-femoralis</i>	Kriegler (1961:567)
<i>Caudofemoralis longus</i>	Russel (1988:550)

Tabela 7. Hipótese miológica plesiomórfica hipotética escamadiana para a cintura pélvica e fêmur

Músculo	Estado plesiomórfico hipotético	Inervação hipotética	
ZNFM	Único e universal. Origem da face lateral da ala do ílio, ventralmente ao ILTB e cranialmente ao ILFB. Inserção proximalmente à origem do FMAD e caudalmente às duas inserções do PIFM, na metade proximal do corpo do fêmur, caudalmente.	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis) + Plexus sacralis</i>	
ILFB	Único e universal. Origem na face lateral da ala do ílio, ventralmente ao ILTB e caudalmente ao ZNFM. Inserção na face lateral da extremidade proximal da fíbula, sem alça ILFB.	<i>Plexus sacralis</i>	
PIFM	Tripla e universal, outras subdivisões são derivadas. Origem do bordo ventrocranial do processo lateral do púbis (PIFM-vnt); sobre este bordo e da face dorsal da sínfise interpúbica, caudalmente ao PIFM-vnt (PIFM-itm); faces mediais do púbis e do ísquio, e caudalmente ao forâmen obturatório e ao PIFM-itm (PIFM-cdl). O PIFM-vnt possui uma porção com curso ventral ao AMBN. Fora a eventual inserção do PIFM-vnt no ligamento pubicoquiático, existem duas áreas na face cranial do fêmur, a primeira, ventral à origem do FMTB, e a segunda, dorsal a esta origem; o PIFM-vnt e PIFM-itm inserem-se na primeira área, o PIFM-cdl em ambas.	<i>Plexus lumbaris (Nervi presacrales II et III)</i>	
FMTR	AMBN	Único e universal. Origem do tubérculo preacetabular e da base do processo lateral do púbis ou ligamento puboquiático. Inserção no ligamento patelar do FMTB e, por sua vez, proximalmente na tibia.	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis)</i>
	FMTB	No que concerne ao padrão arcossauriano é único e universal, a trimeria relatada necessita de um estudo complementar dentro do escamados. A porção mais desenvolvida é a ventral. Origem envolvendo todo o corpo do fêmur, onde os limites musculares encontram-se caudalmente; proximalmente interpõe-se entre ambas as inserções do PIFM. Inserção na extremidade proximal da tibia, através do tendão patelar.	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis)</i>
	ILTB	Duplo, a singularidade é aqui interpretada como derivada. Origem da espinha cranial do ílio (ILTB-cr); e pela quase totalidade da ala do ílio, dorsalmente ao ZNFM e ILFB (ILTB-lat). Inserção comum sobre o ligamento patelar do FMTB.	ILTB-cr: <i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis)</i> ILTB-lat: <i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis) + Plexus sacralis</i>
PTFL	PITB	Tripla e universal. Origem do ligamento puboquiático, da sínfise interisquiática e do ligamento ilioisquiático (PITB-sup); do ligamento ilioquiático (PITB-prf). Inserção na face medial da tibia, proximalmente (PITB-sup); e mais profundamente, caudalmente ao ligamento colateral tibial na tibia (PITB-prf).	PITB-sup: <i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius) + Plexus sacralis</i> PITB-prf: <i>Plexus sacralis</i>
	TBFL	Único e universal. Origem do ligamento ilioisquiático e do bordo caudal do ísquio. Inserção medial na extremidade proximal da tibia.	<i>Plexus sacralis</i>
PBTB	Único, subdivisões são derivadas. Origem do processo lateral e do bordo ventral do púbis e da aponeurose do PIFM-vnt. Inserção na face caudal da tibia, lateralmente.	<i>Plexus lumbaris (Nervi obturatorius)</i>	
FMOB	FMAD	Único, a duplicidade é derivada. Origem da sínfise interisquiática, ligamento puboquiático e bordo caudal do ísquio. Inserção ao longo da face caudal do fêmur.	<i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius) + Plexus sacralis</i>
	OBTR	Tetrâmero, provavelmente derivado de um padrão duplo básico, mas necessita-se de maiores estudos. O padrão de diferenciação parece não ser o mesmo do encontrado em arcossáurios. Origem da aponeurose do PIFM-vnt e face interna do púbis (OBTR-lat), bordo ventrocaudal, caudal e sínfise interisquiática (OBTR-med). Inserção no trocânter medial do fêmur (OBTR-lat); e circundando-o caudalmente, logo distalmente à cabeça do fêmur (OBTR-med).	<i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius)</i>
CRFL	Duplo e universal. Origem do ligamento ilioisquiático, o CRFL-lat mais dorsalmente que o CRFL-med. Inserção na face caudal da tibia, lateralmente (CRFL-med), e através de um tendão duplo proximalmente no músculo gastrocnêmio e na tibia lateral- e proximalmente (CRFL-lat).	<i>Plexus sacralis</i>	
ICFM	ISFM	Único e universal. Origem da face medial do ísquio, abacetabularmente. Inserção bem proximalmente, dorsalmente no fêmur.	<i>Plexus sacralis</i>
	CDFM	Duplo e universal. Origem de diversas vértebras caudais, do ílio e do ligamento ilioisquiático (CDFM-plv); das vértebras sacral II e caudais (CDFM-cdl). Inserção proximalmente no fêmur, o CDFM-cdl continua por um delgado tendão (tendão FMFB) que por sua vez se insere caudalmente na área poplíteia (fêmur, tibia, fíbula ou músculo gastrocnêmio).	<i>Plexus sacralis</i>

Tabela 8. *Myologia sphenodonum* . Proposta de homologias e sinônimos consultados na literatura, reunidos sob a nomenclatura padrão aqui utilizada.

M. zonofemoralis (ZNFM)	
<i>M. iliacus internus</i>	Günther (1867:616)
<i>M. ilio-femoralis</i>	Hoffmann (1890b:704); Kriegler (1960:565); Rowe (1986:332)
<i>Déducteur du fémur</i>	Perrin (1895:93)
<i>Ilio-femoralis</i>	Byerly (1925:34); Romer (1942:296)
M. iliofibularis (ILFB)	
<i>M. agitator caudæ</i>	Günther (1867:617)
<i>M. ilio-fibularis</i>	Hoffmann (1890b:704); Kriegler (1960:563)
<i>Déducteur de la jambe</i>	Perrin (1895:85)
<i>Ilio-fibularis</i>	Byerly (1925:35); Romer (1942:296)
M. puoischiofemoralis (PIFM)	
<i>M. pectineus</i>	Günther (1867:616)
<i>M. pubi-ischio-femoralis internus</i>	Hoffmann (1890b:705)
<i>Extenseur du fémur</i>	Perrin (1895:94)
<i>Pubo-ischio-femoralis internus</i>	Byerly (1925:33); Romer (1942:296)
<i>M. pub-ischio-femoralis internus</i>	Kriegler (1960:543)
<i>M. puo-ischio-femoralis internus</i>	Rowe (1986:332)
M. puoischiofemoralis cranialis (PIFM-crm)	
<i>M. puo-ischio-femoralis internus, cranial division</i>	Rowe (1986:332)
M. puoischiofemoralis cranialis ventralis (PIFM-vnt)	
<i>M. pubi-ischio-femoralis internus, Theil I.</i>	Hoffmann (1890b:705)
<i>M. pub-ischio-femoralis internus, Teil I</i>	Kriegler (1960:543)
M. puoischiofemoralis cranialis intermedius (PIFM-itm)	
<i>M. pubi-ischio-femoralis internus, Theil II.</i>	Hoffmann (1890b:705)
<i>M. pub-ischio-femoralis internus, Teil II</i>	Kriegler (1960:544)
M. puoischiofemoralis caudalis (PIFM-cdl)	
<i>M. pubi-ischio-femoralis internus, Theil III.</i>	Hoffmann (1890b:705)
<i>M. pub-ischio-femoralis internus, Teil III</i>	Kriegler (1960:544)
<i>M. puo-ischio-femoralis internus, caudal division</i>	Rowe (1986:332)
M. femoro triceps (FMTR)	
<i>Extensor cruris quadriceps</i>	Günther (1867:615)
<i>Triceps femoris</i>	Romer (1942:296)
M. ambiens (AMBN)	
<i>Extensor cruris quadriceps, second head</i>	Günther (1867:616)
<i>Ambiens</i>	Byerly (1925:35); Haines (1934:47)
<i>M. ambiens</i>	Hoffmann (1890b:703); Kriegler (1960:559)
<i>Extenseur superficiel de la jambe</i>	Perrin (1895:78, <i>partim</i>)
<i>Extenseur superficiel de la jambe, tête interne</i>	Perrin (1895:79)
<i>Triceps femoris, ambiens</i>	Romer (1942:296)
M. femorotibialis (FMTB)	
<i>Extensor cruris quadriceps, third head</i>	Günther (1867:616)
<i>M. femoro-tibialis</i>	Hoffmann (1890b:704); Kriegler (1960:562)
<i>Extenseur superficiel de la jambe</i>	Perrin (1895:78, <i>partim</i>)
<i>Extenseur superficiel de la jambe, tête profonde</i>	Perrin (1895:79)
<i>Femoro-tibialis</i>	Byerly (1925:36)
<i>Triceps femoris, femoro-tibialis</i>	Romer (1942:296)
M. iliotibialis (ILTB)	
<i>Extensor cruris quadriceps, first head</i>	Günther (1867:616)
<i>M. extensor ilio-tibialis</i>	Hoffmann (1890b:703); Kriegler (1960:560)
<i>Extenseur superficiel de la jambe</i>	Perrin (1895:78, <i>partim</i>)
<i>Extenseur superficiel de la jambe, tête externe</i>	Perrin (1895:78)
<i>Extensor ilio-tibialis</i>	Byerly (1925:35)
<i>Triceps femoris, ilio-tibialis</i>	Romer (1942:296)
M. iliotibialis cranialis (ILTB-crm)	
M. iliotibialis lateralis (ILTB-lat)	
M. puotibioflexorius (PTFL)	
M. puoischiotibialis (PITB)	
<i>M. obliquus abdominis externus, hindmost part</i>	Günther (1867:616)
<i>M. pubi-ischio-tibialis</i>	Hoffmann (1890b:705)
<i>Adductor de la jambe</i>	Perrin (1895:80)
<i>Pubo-ischio-tibialis</i>	Romer (1942:296)
<i>M. puoischiotibialis</i>	Russel (1988:551)
M. puoischiotibialis superficialis (PITB-sup)	
<i>Pubo-ischio-tibialis</i>	Byerly (1925:36)
<i>M. pub-ischio-tibialis</i>	Kriegler (1960:551)
<i>M. puoischiotibialis, anterior portion</i>	Russel (1988:551)
M. puoischiotibialis superficialis, pars cranialis (PITB-crm)	
M. puoischiotibialis superficialis, pars intermedia (PITB-itm)	
M. puoischiotibialis profundus [caudalis] (PITB-prf)	
<i>Ischio-tibialis posticus [sic]</i>	Byerly (1925:36)
<i>M. flexor tibialis internus et externus</i>	Kriegler (1960:553, <i>partim</i>)
<i>M. flexor tibialis internus</i>	Kriegler (1960:553, <i>partim</i>)
<i>M. flexor tibialis internus, Portion 11</i>	Kriegler (1960:554)
<i>M. puoischiotibialis, posteriormost component</i>	Russel (1988:551)
M. tibioflexorius (TBFL)	
<i>MM. semimembranosus, semitendinosus</i>	Günther (1867:616)
<i>M. flexor tibialis internus</i>	Hoffmann (1890b:705)
<i>Fléchisseur interne de la jambe</i>	Perrin (1895:81)
<i>Caudi-ischio-tibialis</i>	Byerly (1925:33)
<i>Flexor tibialis internus</i>	Romer (1942:296)
<i>M. flexor tibialis internus et externus</i>	Kriegler (1960:553, <i>partim</i>)
<i>M. flexor tibialis internus</i>	Kriegler (1960:553, <i>partim</i>); Russel (1988:553, <i>partim</i>)
<i>M. flexor tibialis internus, Portion 9</i>	Kriegler (1960:554)
<i>M. flexor tibialis internus, part 1</i>	Russel (1988:553)
M. puotibialis (PBTB)	
<i>M. gracilis</i>	Günther (1867:616)
<i>Rotateur inverse de la cuisse</i>	Perrin (1895:90)
<i>Pubo-tibialis</i>	Byerly (1925:36); Romer (1942:296)
<i>M. pubi-tibialis</i>	Hoffmann (1890b:703); Kriegler (1960:558)
M. femoroburtorarius (FMOB)	
M. femoroadductorius (FMAD)	

Adductor femoris	Günther (1867:616); Romer (1942:296)
M. ischio-femoralis	Hoffmann (1890b:705)
Long fléchisseur du fémur	Perrin (1895:91)
Pubo-femoralis	Byerly (1925:34)
M. ischio-femoralis	Kriegler (1960:557)
M. obturatorius (OBTR)	
"broad muscle"	Günther (1867:617)
M. pubi-ischio-femoralis externus	Hoffmann (1890b:706)
Fléchisseur du fémur	Perrin (1895:92)
Pubo-ischio-trochantericus	Byerly (1925:34)
Puboischiofemoralis externus	Haines (1935b:381)
Pubo-ischio-femoralis externus	Romer (1942:296)
M. pub-ischio-femoralis externus	Kriegler (1960:547)
M. obturatorius lateralis (OBTR-lat)	
M. obturatorius medialis (OBTR-med)	
M. cruroflexorius (CRFL)	
M. biceps	Günther (1867:616)
M. flexor tibialis externus	Hoffmann (1890b:705)
Fléchisseur externe de la jambe	Perrin (1895:86)
Ischio-femoralis	Byerly (1925:35)
Flexor tibialis externus	Romer (1942:296)
M. flexor tibialis internus, part 2	Russel (1988:553)
M. cruroflexorius lateralis (CRFL-lat)	
Fléchisseur externe de la jambe, a	Perrin (1895:86)
M. flexor tibialis externus, der dorsale	Hoffmann (1890b:705)
M. flexor tibialis internus et externus	Kriegler (1960:553, partim)
M. flexor tibialis externus	Kriegler (1960:554)
M. flexor tibialis internus, part 2, superficialis belly	Russel (1988:553)
M. cruroflexorius medialis (CRFL-med)	
M. flexor tibialis externus, der zweite	Hoffmann (1890b:705)
Fléchisseur externe de la jambe, b	Perrin (1895:87)
M. flexor tibialis internus et externus	Kriegler (1960:553, partim)
M. flexor tibialis internus	Kriegler (1960:553, partim)
M. flexor tibialis internus, Portion 8	Kriegler (1960:554)
M. flexor tibialis internus, part 2, profundus belly	Russel (1988:553)
M. ischio-caudofemoralis (ICFM)	
M. ischiofemoralis (ISFM)	
M. quadratus femoris	Günther (1867:617)
M. pubi-ischio-femoralis posterior	Hoffmann (1890b:706)
Rotateur inverse du fémur	Perrin (1895:96)
Ischio-trochantericus	Byerly (1925:34); Romer (1942:296)
Ischiotrochantericus	Haines (1935b:381)
M. ischio-femoralis posterior	Kriegler (1960:549)
M. caudofemoralis (CDFM)	
M. extensor femoris caudalis	Günther (1867:617)
Caudi-femoralis	Byerly (1925:033)
M. caudofemoralis pelvici (CDFM-pel)	
M. caudali-ilio-femoralis	Hoffmann (1890b:704)
Déducteur caudal supérieur de la cuisse	Perrin (1895:89)
Caudofemoralis brevis	Haines (1935b:381)
M. caud-ilio-femoralis	Kriegler (1960:568)
Caudi-femoralis brevis	Romer (1942:296)
M. caudofemoralis caudalis (CDFM-cdl)	
M. caudi-femoralis	Hoffmann (1890b:704); Kriegler (1960:566)
Déducteur caudal inférieur de la cuisse	Perrin (1895:84)
Caudofemoralis	Haines (1935b:381)
Caudi-femoralis longus	Romer (1942:296)

Tabela 9. Miologia esfenodonciana para a cintura pélvica e fêmur

Músculo	Estado plesiomórfico hipotético	Inervação hipotética	
ZNFM	Único e universal. Origem da face lateral do ílio, caudalmente ao ILTB e ventrocaudalmente ao ILFB. Inserção dorsal, proximalmente no fêmur.	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis) + Plexus sacralis</i>	
ILFB	Único e universal. Origem da face lateral do ílio, dorsocaudalmente ao ZNFM. Inserção lateralmente na fibula.	<i>Plexus sacralis</i>	
PIFM	Triplo, a dimeria e singularidade são interpretadas como derivações. Origem dorsalmente na sínfise interpúbica, com curso dorsal ao processo lateral do púbis (sem porção ventral ao AMBN), sendo pouco desenvolvido (PIFM-vnt); face dorsal (medial) do púbis e da membrana puboisquiática e do bordo cranial do ísquio, passando sobre o acetábulo e unido ao PIFM-cdl (PIFM-itm); da parte mais cranial do ísquio, juntamente com o PIFM-itm (PIFM-cdl). Inserção sobre o ligamento puboisquiático (PIFM-vnt); proximalmente no fêmur, ventralmente à inserção do FMTB (PIFM-itm); nesta área e em outra mais dorsal (PIFM-cdl).	<i>Plexus lumbaris (Nervus presacralis III)</i>	
FMTR	AMBN	Único e universal. Origem da base do processo lateral do púbis, aponeurose do PIFM-vnt e articulação coxal. Inserção sobre o FMTB no ligamento patelar.	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis)</i>
	FMTB	No que concerne ao padrão arcossauriano é simples, as subdivisões relatadas necessitam de um estudo complementar juntamente com escamados, sendo a porção dorsal pouco desenvolvida. Origem envolvendo o corpo do fêmur. Inserção na crista cnemial do tíbia, através do tendão patelar.	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis)</i>
	ILTB	Duplo, embora possa, aparentemente, apresentar-se simples. Origem da lâmina do ílio, adacetabularmente, cranialmente ao ZNFM. Inserção sobre o ligamento patelar do FMTB.	ILTB-crn: <i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis)</i> ILTB-lat: <i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis) + Plexus sacralis</i>
PTFL	PITB	Triplo e bem desenvolvido, mas simplificações são relatadas. Origem amplamente do ligamento puboisquiático (PITB-sup) e do ligamento ilioisquiático (PITB-prf). Inserção medialmente (superficialmente) na extremidade proximal da tíbia, junto com o TBFL (PITB-sup) e amplamente na face caudal da extremidade proximal da tíbia (PITB-prf).	<i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius) + Plexus sacralis</i>
	TBFL	Único e universal. Origem do ligamento ilioisquiático, sob o PITB. Inserção amplamente na face caudal da tíbia.	<i>Plexus sacralis</i>
PBTB	Único e universal. Origem no processo lateral do púbis. Inserção lateralmente na extremidade proximal da tíbia.	<i>Plexus lumbaris (Nervi femoralis et obturatorius)</i>	
FMOB	FMAD	Único e universal. Origem do ligamento puboisquiático. Inserção no meio do corpo do fêmur, caudalmente.	<i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius) + Plexus sacralis</i>
	OBTR	Duplo e universal. Origem do processo lateral do púbis (OBTR-lat); face ventral do púbis, membrana puboisquiática e ísquio (OBTR-med). Inserção ao redor do fêmur, proximalmente, e no trocânter medial.	<i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius)</i>
CRFL	Duplo mas só na origem. Origem da diapófise da vértebra sacral II, corpos e diapófises das vértebras caudais I-V, hemapófises das vértebras caudais III-V e ligamento ilioisquiático (CRFL-lat); face lateral do ísquio, ventralmente ao túber do ísquio (CRFL-med). Inserção após anastomose distal, alcança a póplite e bifurca-se em dois tendões, o primeiro fixa-se proximocaudalmente na tíbia, profundamente à inserção do PITB; o segundo, insere-se sobre o músculo gastrocnêmio.	<i>Plexus sacralis</i>	
ICFM	ISFM	Único e universal. Origem do bordo dorsal e face medial do túber do ísquio. Inserção bem proximal no fêmur, dorsalmente.	<i>Plexus sacralis</i>
	CDFM	Duplo, mas existem dados controversos sobre a identidade do CDFM-plv. Origem da face ventral das diapófises das vértebras sacral II e caudais I-IV (CDFM-plv); da face ventral das diapófises e hemapófises das vértebras caudais I-VIII (CDFM-cdl). Inserção proximalmente no fêmur, emitindo o tendão FMFB à póplite, na origem do músculo gastrocnêmio lateral.	<i>Plexus sacralis</i>

Tabela 10. *Myologia cheloniorum* . Proposta de homologias e sinônimos consultados na literatura, reunidos sob a nomenclatura padrão aqui utilizada.

M. zonofemoralis (ZNFM)	
<i>M. ileo-festo-femoralis</i>	Hoffmann (1890a:117)
<i>Ilio-femoralis</i>	Burne (1905:309, <i>partim</i>)
<i>Gluteus</i>	Ashley (1955:17)
<i>Iliofemoralis</i>	Zug (1971:91)
<i>Iliofemoralis, medial head</i>	Zug (1971:91)
<i>Iliofemoralis, lateral head</i>	Zug (1971:91)
<i>M. iliofemoralis</i>	Walker (1973:63); Rowe (1986:331)
M. iliofibularis (LFB)	
<i>M. ileo-fibularis</i>	Hoffmann (1890a:117)
<i>Ilio-fibularis</i>	Burne (1905:309)
<i>Semitendinosus</i>	Ashley (1955:17)
<i>Iliofibularis</i>	Zug (1971:92)
<i>M. iliofibularis</i>	Walker (1973:64)
M. puboischiofemoralis (PIFM)	
<i>Puboischiofemoralis internus</i>	Zug (1971:91)
<i>M. puboischiofemoralis internus</i>	Walker (1973:63); Rowe (1986:331)
M. puboischiofemoralis cranialis (PIFM-crm)	
<i>M. pubo-femoralis internus</i>	Hoffmann (1890a:116)
<i>Pubi-ischio-femoralis internus</i>	Burne (1905:310)
<i>Internal iliac</i>	Ashley (1955:17)
<i>Puboischiofemoralis internus, ventral head</i>	Zug (1971:91)
<i>M. puboischiofemoralis internus, pars anteroventralis</i>	Walker (1973:63)
<i>M. puboischiofemoralis, anteroventral division</i>	Rowe (1986:331)
M. puboischiofemoralis caudalis (PIFM-cdl)	
<i>M. dorso-femoralis</i>	Hoffmann (1890a:118)
<i>Ilio-femoralis</i>	Burne (1905:309, <i>partim</i>)
<i>Psoas</i>	Ashley (1955:17)
<i>Puboischiofemoralis internus, dorsal head</i>	Zug (1971:91)
<i>M. puboischiofemoralis internus, pars posterodorsalis</i>	Walker (1973:63)
<i>M. puboischiofemoralis, posterodorsal division</i>	Rowe (1986:331)
M. femorotriceps (FMTR)	
M. ambiens (AMBN)	
<i>Ambiens</i>	Burne (1905:308); Zug (1971:92)
<i>Sartorius</i>	Ashley (1955:17)
<i>M. pubo-tibialis</i>	Hoffmann (1890a:114)
<i>M. triceps femoris, pars ambiens</i>	Walker (1973:64)
M. femorotibialis (FMTB)	
<i>M. extensor cruris triceps</i>	Hoffmann (1890a:115)
<i>M. extensor cruris triceps, vastus externus</i>	Hoffmann (1890a:115)
<i>M. extensor cruris triceps, vastus internus</i>	Hoffmann (1890a:115)
<i>M. extensor cruris triceps, cruraeus</i>	Hoffmann (1890a:115)
<i>Extensor cruris</i>	Burne (1905:309)
<i>Vastus internus</i>	Ashley (1955:17)
<i>Crureus</i>	Ashley (1955:17)
<i>Femorotibialis</i>	Zug (1971:92)
<i>Femorotibialis, ischial head</i>	Zug (1971:92)
<i>Femorotibialis, femoral head</i>	Zug (1971:92)
<i>M. triceps femoris, caput ischiadicum</i>	Walker (1973:65)
<i>M. triceps femoris, pars femorotibialis</i>	Walker (1973:64)
<i>M. vastus externus</i>	Walker (1973:67)
<i>M. vastus internus</i>	Walker (1973:67)
<i>M. vastus medialis</i>	Walker (1973:67)
M. iliotibialis (LITB)	
<i>M. ileo-femoralis</i>	Hoffmann (1890a:115)
<i>Extensor ilio-tibialis</i>	Burne (1905:309)
<i>Rectus femoris</i>	Ashley (1955:17)
<i>Iliotibialis</i>	Zug (1971:92)
<i>M. triceps femoris, pars iliotibialis</i>	Walker (1973:64)
M. pubotibioflexorius (PTFL)	
<i>Semimembranosus, 1</i>	Ashley (1955:17)
M. puboischiotibialis (PITB)	
<i>M. ischio-caudal-tibialis</i>	Hoffmann (1890a:113, <i>partim</i>)
<i>Pubi-tibialis</i>	Burne (1905:309, <i>partim</i>)
<i>Semimembranosus, 1</i>	Ashley (1955:17, <i>partim?</i>)
<i>M. flexor cruris, pars puboischiotibialis</i>	Walker (1973:70)
M. tibioflexorius (TBFL)	
<i>M. ischio-caudal-tibialis</i>	Hoffmann (1890a:113, <i>partim</i>)
<i>Semimembranosus, 1</i>	Ashley (1955:17, <i>partim?</i>)
<i>Flexor tibialis internus</i>	Zug (1971:93)
M. tibioflexorius dorsalis (TBFL-drs)	
<i>Semimembranosus</i>	Haughton (1868a:285)
<i>Flexor tibialis internus</i>	Burne (1905:309)
<i>Flexor tibialis internus, dorsal head</i>	Zug (1971:93)
M. tibioflexorius ventralis (TBFL-vnt)	
<i>Ischio-femoralis</i>	Burne (1905:309, <i>partim</i>)
<i>Flexor tibialis internus, ventral head</i>	Zug (1971:93)
M. pubotibialis (PBTB)	
<i>M. ischio-tibialis</i>	Hoffmann (1890a:114)
<i>Pubi-tibialis</i>	Burne (1905:309, <i>partim</i>)
<i>Gracilis</i>	Ashley (1955:17)
<i>Pubotibialis</i>	Zug (1971:94)
<i>M. flexor cruris, pars pubotibialis</i>	Walker (1973:70)
M. femorobturatorius (FMOB)	
M. femoroadductorius (FMAD)	
<i>M. ischio-femoralis</i>	Hoffmann (1890a:115)
<i>Ischio-femoralis</i>	Burne (1905:309, <i>partim</i>)
<i>Adductor femoris</i>	Zug (1971:93)
<i>M. adductor femoris</i>	Walker (1973:69)
M. obturatorius (OBTR)	
<i>M. pubo-femoralis externus</i>	Hoffmann (1890a:114)

<i>Pubi-ischio-femoralis externus</i>	Burne (1905:312, <i>partim</i>)
<i>Triceps femoris adductor</i>	Ashley (1955:17)
<i>Puboischiofemoralis externus</i>	Haines (1935b:381); Zug (1971:92)
<i>M. puboischiofemoralis externus</i>	Walker (1973:68)
M. obturatorius lateralis (OBTR-lat)	
M. obturatorius medialis (OBTR-med)	
M. cruroflexorius (CRFL)	
<i>M. ileo-ischio tibialis</i>	Hoffmann (1890a:114)
<i>M. flexor tibialis externus</i>	Burne (1905:309)
<i>Semimembranosus, 2</i>	Ashley (1955:17)
<i>Flexor tibialis externus</i>	Zug (1971:93)
<i>M. flexor cruris, pars flexor tibialis externus</i>	Walker (1973:69)
M. cruroflexorius externus (CRFL-ext)	
<i>Flexor tibialis externus, dorsal head</i>	Zug (1971:93)
M. cruroflexorius internus (CRFL-int)	
<i>Flexor tibialis externus, [ventral head]</i>	Zug (1971:93)
M. ischiocaudofemoralis (ICFM)	
M. ischiofemoralis (ISFM)	
<i>M. ischio-femoralis profundus</i>	Hoffmann (1890a:116)
<i>M. ischio-pubo-femoralis</i>	Hoffmann (1890a:116)
<i>Pubi-ischio-femoralis externus</i>	Burne (1905:312, <i>partim</i>)
<i>M. ischiotrochantericus</i>	Walker (1973:69)
<i>Ischiotrochantericus</i>	Zug (1971:93); Haines (1935b:381)
M. caudofemoralis (CDFM)	
<i>M. sacro-femoris</i>	Hoffmann (1890a:116)
<i>M. caudi-iliofemoralis</i>	Walker (1973:69)
M. caudofemoralis pelvici (CDFM-pel)	
<i>Caudi-iliofemoralis</i>	Zug (1971:92)
M. caudofemoralis caudalis (CDFM-cdl)	
<i>Caudifibularis</i>	Zug (1971:94)

Tabela 11. Hipótese miológica plesiomórfica hipotética queloniana para a cintura pélvica e fêmur.

Músculo	Estado plesiomórfico hipotético	Inervação hipotética	
ZNFM	Único, a duplicidade é derivada. Origem amplamente da face lateral e bordo cranial da lâmina e do ílio, estendendo-se sobre as vértebras truncais mais caudais e ossos pleurais adjacentes. Inserção sobre o tubérculo caudodorsal do fêmur, craniodorsalmente.	<i>Plexus sacralis</i>	
ILFB	Único e universal. Origem caudodorsalmente da lâmina do ílio. Inserção no terço ou quarto proximal da fíbula, lateralmente.	<i>Plexus sacralis</i>	
PIFM	Duplo, variações são interpretadas como derivações. Origem das faces dorsal do púbis e cartilagem epipúbica (PIFM-crn); face medial do ílio, faces ventrais das costelas e vértebras sacrais, assim como das vértebras truncais e ossos pleurais mais caudais (PIFM-cdl). Inserção comum, na face cranial do fêmur, proximoventralmente, distal ao tubérculo cranioventral.	<i>Plexus lumbaris</i> (<i>Nervus presacralis II-III</i>)	
FMTR	AMBN	Único e universal. Origem caudalmente na base do processo lateral do púbis e partes adjacentes do ligamento puboisquiático. Inserção no tendão patelar do FMTB.	<i>Plexus lumbaris</i> (<i>Nervus femoralis</i>)
	FMTB	No que concerne ao padrão arcossauriano é simples, as subdivisões relatadas necessitam de um estudo complementar juntamente com escamados. A porção lateral parece ser a menos desenvolvida. Origem envolvendo todo o corpo do fêmur. Inserção na crista cnemial, sobre o tendão patelar.	<i>Plexus lumbaris</i> (<i>Nervus femoralis</i>)
	ILTB	Único, a dimeria e trimeria na origem é interpretada como derivada. Origem caudodorsalmente da lâmina do ílio. Inserção no tendão patelar do FMTB.	<i>Plexus lumbaris</i> (<i>Nervus femoralis</i>)
PTFL	PITB	Ausente, resíduo morfológico. Origem do ligamento puboisquiático. Inserção na extremidade proximal da tíbia, proximalmente à inserção do TBFL.	<i>Plexus lumbaris</i> (<i>Nervus obturatorius</i>)
	TBFL	Duplo, mas apenas na origem, as variações são interpretadas como derivadas. Origem da vértebra sacral II e caudais I-II (TBFL-drs); ligamento puboisquiático e partes adjacentes do processo lateral do ísquio (TBFL-vnt). Inserção comum, no terço proximal da face medial da tíbia, emarginando o músculo gastrocnêmio medial, distalmente ao PITB.	<i>Plexus lumbaris</i> (<i>Nervus obturatorius</i>) + <i>Plexus sacralis</i>
PBTB	Único e pouco desenvolvido. Origem no ligamento puboisquiático. Inserção na face caudal da extremidade proximal da tíbia e/ou na fásia articular.	<i>Plexus lumbaris</i> (<i>Nervus obturatorius</i>)	
FMOB	FMAD	Único, a ausência é interpretada como derivada. Origem do processo lateral do ísquio e partes adjacentes do ísquio e ligamento puboisquiático. Inserção ao longo da face caudal do fêmur.	<i>Plexus lumbaris</i> (<i>Nervus obturatorius</i>)
	OBTR	Trímero, mas possuindo um padrão duplo básico semelhante ao de escamados e Sphenodon. Origem do púbis e cartilagem epipúbica, ventralmente (OBTR-lat); ísquio e membrana puboisquiática (OBTR-med). Inserção comum, após anastomose, cursando, dorsalmente, o ligamento puboisquiático, e inserindo-se, proximalmente, no tubérculo cranioventral do fêmur.	<i>Plexus lumbaris</i> (<i>Nervus obturatorius</i>)
CRFL	Duplo, mas só na origem, variações são interpretadas como derivadas. Origem do bordo caudal da lâmina do ílio (CRFL-lat); da face e bordo dorsocaudal do ísquio, sínfise interisquiática e base do processo lateral do ísquio (CRFL-med). Inserção após anastomose, formando um tendão que se bifurca, uma parte insere-se na face caudal da tíbia, distalmente ao PBTB, e a outra une-se ao músculo gastrocnêmio medial.	<i>Plexus lumbaris</i> (<i>Nervus femoralis</i>) + <i>Plexus sacralis</i>	
ICFM	ISFM	Único e universal. Origem da face dorsal da membrana puboisquiática e partes adjacentes do púbis e maioria da face dorsal do ísquio e base do ílio. Inserção no tubérculo caudodorsal do fêmur, junto com o CDFM, e fossa intertrocantérica.	<i>Plexus sacralis</i>
	CDFM	Duplo, a singularidade é derivada. Origem da face ventral das vértebras e costelas sacrais e partes adjacentes da lâmina do ílio e da vértebras caudais mais basais (CDFM-plv); da carapaça.(CDFM-cdl). Inserção caudalmente no tubérculo caudodorsal do fêmur.	<i>Plexus sacralis</i>

Tabela 12. *Myologia mammaliorum*. Proposta de homologias e sinônimos consultados na literatura, reunidos sob a nomenclatura padrão aqui utilizada.

M. zonofemoralis [glutaeus] (ZNFM) [GLUT]	
<i>Glutei</i>	Romer (1922:596, 1927:378)
<i>Cruro-coccygeus</i>	Romer (1922:597, 1927:378)
<i>Gluteals</i>	Pearson (1926:155)
<i>Gluteal Group</i>	Rinker (1954:88); Klingener (1964:50)
<i>Gluteal muscles</i>	Low (1929:260)
M. glutaeus superficialis	
<i>Gluteals, a</i>	Pearson (1926:155)
<i>M. glutaeus superficialis</i>	Low (1929:261)
<i>M. glúteo superficial</i>	Sisson (1981a:406, 1981b:1184); Saint-Clair (1981:1436)
<i>M. gluteobiceps</i>	Getty (1981:794, ? <i>partim</i>)
<i>M. gluteobiceps [gluteobiceps]</i>	Schaller (1999:124, <i>partim</i>)
M. glutaeus femorococcygeus	
<i>Femorococcygeus</i>	Jones (1979:277)
<i>M. femorococcygeus</i>	Rinker (1954:89); Klingener (1964:51)
<i>Caudofemoral</i>	Saint-Clair (1981:1444)
<i>M. gluteofemoralis [gluteofemoralis]</i>	Schaller (1999:124)
M. glutaeus maximus	
<i>Gluteus maximus</i>	Jones (1979:277)
<i>M. glutaeus maximus</i>	Rinker (1954:88); Klingener (1964:51); Becker (1977:47)
<i>M. glúteo superficial</i>	Saint-Clair (1981:1444)
<i>M. glutaeus [glutaeus] superficialis</i>	Schaller (1999:124)
M. glutaeus profundus	
<i>Mm. glutei profundi</i>	Low (1929:262)
M. glutaeus cranialis	
<i>Gluteals, b</i>	Pearson (1926:155)
M. glutaeus medius	
<i>M. glutaeus profundus A</i>	Low (1929:262)
<i>M. glutaeus medius</i>	Rinker (1954:90); Klingener (1964:52)
<i>Gluteus medius</i>	Becker (1977:47); Jones (1979:277)
<i>M. glúteo médio</i>	Sisson (1981a:406, 1981b:1184); Getty (1981:792); Saint-Clair (1981:1436)
<i>M. glutaeus [glutaeus] medius</i>	Schaller (1999:124)
M. glutaeus pyriformis	
<i>M. glutaeus profundus B</i>	Low (1929:262)
<i>M. pyriformis</i>	Rinker (1954:90); Klingener (1964:54)
<i>Pyriformis</i>	Romer (1922:597, 1927:378); Jones (1979:277)
<i>M. piriformis</i>	Becker (1977:47)
<i>M. glúteo acessório</i>	Sisson (1981a:407); Getty (1981:793)
<i>Glúteo acessório</i>	Sisson (1981b:1184)
<i>M. piriforme</i>	Saint-Clair (1981:1436)
<i>M. glutaeus [glutaeus] accessorius</i>	Schaller (1999:124)
<i>M. piriformis</i>	Schaller (1999:124)
M. glutaeus caudalis	
<i>M. glutaeus profundus C</i>	Low (1929:262)
M. glutaeus minimus	
<i>M. glutaeus minimus</i>	Rinker (1954:91); Klingener (1964:54)
<i>Gluteus minimus</i>	Becker (1977:47); Jones (1979:277)
<i>M. glúteo profundo</i>	Sisson (1981a:407, 1981b:1184); Getty (1981:793); Saint-Clair (1981:1436)
<i>M. glutaeus [glutaeus] profundus</i>	Schaller (1999:124)
M. glutaeus tensor fasciae lata	
<i>Tensor fasciae latae</i>	Romer (1922:596, 1927:378)
<i>M. tensor fasciae latae</i>	Rinker (1954:88); Klingener (1964:51); Becker (1977:47)
<i>Tensor fascia lata</i>	Jones (1979:277)
<i>M. tensor da fâscia lata</i>	Sisson (1981a:406, 1981b:1184); Getty (1981:792); Saint-Clair (1981:1436)
<i>M. tensor fasciae latae</i>	Schaller (1999:124)
M. iliofibularis [tenuissimus] (ILFB)	
<i>M. tenuissimus</i>	Rinker (1954:89); Klingener (1964:52)
<i>Tenuissimus</i>	Jones (1979:277)
<i>M. abductor caudal da perna</i>	Saint-Clair (1981:1438)
<i>M. abductor cruris caudalis</i>	Schaller (1999:126)
M. puboischiofemoralis (PIFM)	
<i>Iliacus Group</i>	Rinker (1954:87, <i>partim</i>); Klingener (1964:50, <i>partim</i>); Ellsworth (1974:5, <i>partim</i>)
<i>Ilio-psyas</i>	Romer (1922:596); Pearson (1926:159)
<i>M. ilio-psyas</i>	Low (1929:263)
<i>M. iliopsoas</i>	Ellsworth (1974:5)
<i>Iliopsoas</i>	Jones (1979:277)
<i>M. iliopsoas</i>	Becker (1977:47); Saint-Clair (1981:1436); Schaller (1999:122)
M. puboischiofemoralis medialis (PIFM-med)	
<i>M. iliacus</i>	Rinker (1954:87); Klingener (1964:50); Becker (1977:47); Schaller (1999:122)
<i>Iliacus</i>	Jones (1979:277)
<i>M. iliaco</i>	Sisson (1981a:405); Getty (1981:792)
<i>Iliaco</i>	Saint-Clair (1981:1436)
M. puboischiofemoralis lateralis (PIFM-lat)	
<i>M. psyas major</i>	Rinker (1954:87); Klingener (1964:50); Becker (1977:47); Sisson (1981b:1184); Getty (1981:792); Saint-Clair (1981:1436)
<i>Psoas major</i>	Jones (1979:277)
M. puboischiofemoralis iliacus	
<i>M. psyas maior</i>	Sisson (1981a:404); Schaller (1999:124)
M. puboischiofemoralis articularis	
<i>M. articular do quadril</i>	Sisson (1981a:414, 1981b:1184); Saint-Clair (1981:1439)
<i>M. articularis coxae</i>	Schaller (1999:124)
M. femorotriceps (FMTR)	
<i>Quadriceps femoris Group</i>	Rinker (1954:91); Klingener (1964:54)
<i>M. quadriceps femoris</i>	Becker (1977:47)
<i>M. quadriceps da coxa</i>	Sisson (1981a:413, 1981b:1185); Getty (1981:797); Saint-Clair (1981:1439)
<i>M. quadriceps femoris</i>	Schaller (1999:124)
M. ambiens (AMBN)	
<i>Sartorius</i>	Romer (1922:596, 1927:378); Pearson (1926:156); Jones (1979:277)
<i>M. sartorius</i>	Low (1929:263); Becker (1977:47); Schaller (1999:124)
<i>M. sartório</i>	Sisson (1981a:409, 1981b:1184); Getty (1981:798); Saint-Clair (1981:1439)
<i>M. sartorius</i>	Schaller (1999:122)
M. ambiens, pars cranialis	

<i>M. sartório, porção cranial</i>	Saint-Clair (1981:1439)
<i>M. sartorius, pars cranialis</i>	Schaller (1999:124)
M. ambiens, pars caudalis	
<i>M. sartório, porção caudal</i>	Saint-Clair (1981:1439)
<i>M. sartorius, pars caudalis</i>	Schaller (1999:124)
M. femorotibialis [vastus] (FMTB) [VSTS]	
<i>Vasti</i>	Romer (1922:596, 1927:378); Jones (1979:277)
<i>Vastus</i>	Pearson (1926:156)
<i>M. vastus</i>	Low (1929:263)
<i>M. articularis genus</i>	Becker (1977:47); Schaller (1999:126)
<i>M. articular do joelho</i>	Saint-Clair (1981:1439)
M. vastus externus [lateralis] (VSTS-lat)	
<i>M. vastus lateralis</i>	Rinker (1954:92); Klingener (1964:54); Becker (1977:47); Schaller (1999:124)
<i>M. vasto lateral</i>	Sisson (1981a:413); Saint-Clair (1981:1439)
<i>Vasto lateral</i>	Getty (1981:797)
M. vastus internus (VSTS-int)	
M. vastus intermedius (VSTS-itm)	
<i>M. vastus intermedius</i>	Rinker (1954:92); Klingener (1964:55); Becker (1977:47); Schaller (1999:124)
<i>M. vasto intermédio</i>	Sisson (1981a:413); Getty (1981:798); Saint-Clair (1981:1439)
M. vastus medialis (VSTS-med)	
<i>M. vastus medialis</i>	Rinker (1954:92); Klingener (1964:55); Becker (1977:47); Schaller (1999:124)
<i>M. vasto medial</i>	Sisson (1981a:413); Getty (1981:797); Saint-Clair (1981:1439)
M. iliotibialis (ILT)	
<i>Rectus femoris</i>	Romer (1922:596, 1927:378)
<i>Rectus</i>	Pearson (1926:155); Jones (1979:277)
<i>M. rectus femoris</i>	Low (1929:263); Rinker (1954:92); Klingener (1964:54); Becker (1977:47); Schaller (1999:124)
<i>M. reto da coxa</i>	Sisson (1981a:413); Getty (1981:797); Saint-Clair (1981:1439)
M. pubotibioflexorius (PTFL)	
M. puboischiotibialis (PITB)	
<i>Adductor Group</i>	Rinker (1954:96, <i>partim</i>); Klingener (1964:57, <i>partim</i>)
<i>Gracilis</i>	Romer (1922:596, 1927:378); Pearson (1926:156); Jones (1979:277)
<i>M. gracilis</i>	Low (1929:256); Klingener (1964:58); Becker (1977:47); Schaller (1999:126)
<i>M. grácil</i>	Sisson (1981a:409, 1981b:1184); Getty (1981:798); Saint-Clair (1981:1439)
M. puboischiotibialis superficialis (PITB-sup)	
<i>Gracilis, pars anterior</i>	Rinker (1954:96); Jones (1979:277)
M. puboischiotibialis profundus (PITB-prf)	
<i>Gracilis, pars posterior</i>	Rinker (1954:97); Jones (1979:277)
M. tibioflexorius (TBFL)	
<i>Semimembranosus</i>	Romer (1922:596, 1927:378); Jones (1979:277)
<i>Semitendinosus and semimembranosus</i>	Pearson (1926:156)
<i>Mm. semitendinosus and semimembranosus</i>	Low (1929:260)
<i>Hamstring Group</i>	Rinker (1954:100, <i>partim</i>); Klingener (1964:62, <i>partim</i>)
<i>M. semimembranosus</i>	Becker (1977:47); Schaller (1999:126)
<i>M. semimembranáceo</i>	Sisson (1981a:409, 1981b:1184)
<i>M. semimembranoso</i>	Getty (1981:796); Saint-Clair (1981:1438)
M. tibioflexorius cranialis (TBFL-crn)	
<i>M. caudofemoralis</i>	Rinker (1954:100); Klingener (1964:62)
<i>M. semimembranáceo, porção longa</i>	Sisson (1981a:409)
<i>M. semimembranoso, porção cranial</i>	Saint-Clair (1981:1438)
M. tibioflexorius caudalis (TBFL-cdl)	
<i>M. semimembranosus</i>	Rinker (1954:105); Klingener (1964:64)
<i>M. semimembranáceo, porção curta</i>	Sisson (1981a:409)
<i>M. semimembranoso, porção caudal</i>	Saint-Clair (1981:1439)
M. pubotibialis [pectineus] (PBTB) [PCTN]	
<i>Pectineus</i>	Romer (1922:596, 1927:378); Pearson (1926:158); Jones (1979:277)
<i>M. pectineus</i>	Low (1929:259); Rinker (1954:87); Klingener (1964:50); Becker (1977:47); Schaller (1999:126)
<i>Iliacus Group</i>	Rinker (1954:87, <i>partim</i>); Klingener (1964:50, <i>partim</i>)
<i>M. pectineo</i>	Sisson (1981a:410, 1981b:1185); Getty (1981:798); Saint-Clair (1981:1439)
M. femorobturatorius (FMOB)	
M. femoroadductorius (FMAD)	
<i>Adductores</i>	Romer (1922:597, 1927:378)
<i>M. adductores femoris</i>	Low (1929:257)
<i>Adductor Group</i>	Rinker (1954:96, <i>partim</i>); Klingener (1964:57, <i>partim</i>)
<i>M. adutor</i>	Sisson (1981a:411, 1981b:1185); Getty (1981:798); Saint-Clair (1981:1439)
<i>M. adductor</i>	Schaller (1999:126)
M. femoroadductor medialis	
<i>The most anterior adductor</i>	Pearson (1926:158)
<i>M. adductor anterior</i>	Low (1929:257)
<i>M. adductor longus</i>	Rinker (1954:97); Klingener (1964:60); Becker (1977:47); Schaller (1999:126)
<i>Adductor longus</i>	Jones (1979:277)
<i>M. adutor, adutor breve</i>	Sisson (1981a:412)
<i>M. adutor, adutor longo</i>	Saint-Clair (1981:1439)
M. femoroadductor lateralis	
<i>M. adutor, adutor magno e curto</i>	Saint-Clair (1981:1439)
M. femoroadductor intermedius	
<i>The median adductor</i>	Pearson (1926:158)
<i>M. adductor medius</i>	Low (1929:257)
<i>M. adductor brevis</i>	Rinker (1954:97); Klingener (1964:60); Becker (1977:47); Schaller (1999:126)
<i>Adductor brevis</i>	Jones (1979:277)
<i>Adductor brevis, pars genicularis</i>	Jones (1979:277)
<i>M. adductor brevis, genicular part</i>	Klingener (1964:60)
<i>Adductor brevis, pars femoris</i>	Jones (1979:277)
<i>M. adductor brevis, femoral part</i>	Klingener (1964:60)
M. femoroadductor lateralis	
<i>The posterior adductor</i>	Pearson (1926:158)
<i>M. adductor maximus</i>	Low (1929:258)
<i>M. adductor magnus</i>	Rinker (1954:98); Klingener (1964:61); Becker (1977:47); Schaller (1999:126)
<i>Adductor magnus</i>	Jones (1979:277)
<i>M. adutor, adutor magno</i>	Sisson (1981a:412)
M. obturatorius (OBTR)	
<i>Obturator externus</i>	Romer (1922:597, 1927:378); Jones (1979:277)
<i>Obturator</i>	Pearson (1926:159, <i>partim</i>)
<i>Obturator, A</i>	Pearson (1926:159)
<i>Adductor Group</i>	Rinker (1954:96, <i>partim</i>); Klingener (1964:57, <i>partim</i>)
<i>M. obturator externus</i>	Rinker (1954:98); Klingener (1964:61)

<i>M. obturatorius externus</i>	Becker (1977:47); Schaller (1999:126)
<i>M. obturator externo</i>	Sisson (1981a:412, 1981b:1185); Getty (1981:799); Saint-Clair (1981:1439)
<i>M. obturator externo, parte intrapélvica</i>	Getty (1981:799)
<i>M. obturator interno</i>	Sisson (1981b:1185)
<i>M. obturatorius externus, pars intrapelvina</i>	Schaller (1999:126)
M. obturatorius pubicus	
<i>Obturator, A, the most anterior obturator muscle</i>	Pearson (1926:159)
<i>M. obturator intermedius</i>	Low (1929:259)
M. obturatorius ischiadicus	
<i>Obturator, A, the median obturator muscle</i>	Pearson (1926:159)
<i>M. obturator externus</i>	Low (1929:259)
M. cruroflexorius (CRFL)	
M. cruroflexorius lateralis (CRFL-lat)	
<i>Semitendinosus</i>	Romer (1922:596, 1927:378)
<i>"Cruro-coccygeous"</i>	Pearson (1926:153)
<i>M. flexor cruris</i>	Low (1929:255)
<i>Hamstring Group</i>	Rinker (1954:100, <i>partim</i>); Klingener (1964:62, <i>partim</i>)
<i>M. semitendinosus</i>	Rinker (1954:104); Klingener (1964:64); Becker (1977:47); Schaller (1999:126)
<i>Semitendinosus, dorsal</i>	Jones (1979:277)
<i>Caudofemoralis</i>	Jones (1979:277)
<i>M. semitendineo</i>	Sisson (1981a:408, 1981b:1184)
<i>M. semitendineo, porção longa</i>	Sisson (1981a:409)
<i>M. semitendineo, porção curta</i>	Sisson (1981a:409)
<i>M. semitendinoso</i>	Getty (1981:792); Saint-Clair (1981:1438)
M. cruroflexorius medialis (CRFL-med)	
<i>Biceps</i>	Romer (1922:596, 1927:378); Pearson (1926:153)
<i>M. biceps</i>	Low (1929:260)
<i>Hamstring Group</i>	Rinker (1954:100, <i>partim</i>); Klingener (1964:62, <i>partim</i>)
<i>M. biceps femoris</i>	Rinker (1954:105); Klingener (1964:64); Becker (1977:47, <i>?partim</i>); Schaller (1999:126, <i>partim</i>)
<i>M. biceps femoris, caput longum</i>	Becker (1977:47)
<i>Biceps femoris</i>	Jones (1979:277)
<i>Semitendinosus, ventral</i>	Jones (1979:277)
<i>M. biceps da coxa</i>	Sisson (1981a:407 [?], 1981b:1184 [?]); Saint-Clair (1981:1438 [?])
<i>M. gluteobiceps</i>	Getty (1981:794, <i>?partim</i>)
<i>M. gluteobiceps [glutaeobiceps]</i>	Schaller (1999:124, <i>partim</i>)
M. ischiocaudofemoralis (ICFM)	
M. ischiotrochantericus (ISFM)	
<i>Quadratus femoris</i>	Romer (1922:597, 1927:378)
<i>Obturator</i>	Pearson (1926:159, <i>partim</i>)
<i>Obturator, B</i>	Pearson (1926:159)
<i>Mm. obturatores</i>	Low (1929:259, <i>partim</i>)
<i>M. ischiotrochantericus</i>	Low (1929:260)
<i>Ischiotrochanteric group</i>	Rinker (1954:98); Klingener (1964:62)
<i>M. quadratus femoris</i>	Rinker (1954:99); Klingener (1964:62); Becker (1977:47); Schaller (1999:124)
<i>Quadratus</i>	Jones (1979:277)
<i>M. quadrado da coxa</i>	Sisson (1981a:412, 1981b:1185); Getty (1981:799); Saint-Clair (1981:1438)
M. caudofemoralis (CDFM)	
<i>M. caudo-femoralis</i>	Low (1929:256)
<i>Pyriiformis</i>	Pearson (1926:155)
<i>Ischiotrochanteric group</i>	Rinker (1954:98); Klingener (1964:62)
<i>Mm. gêmeos</i>	Getty (1981:799)
<i>M. gêmeo</i>	Sisson (1981b:1185)
<i>M. biceps femoris</i>	Becker (1977:47, <i>?partim</i>)
<i>M. biceps femoris, caput breve</i>	Becker (1977:47)
<i>M. gluteobiceps [glutaeobiceps]</i>	Schaller (1999:122, <i>partim</i>)
<i>M. biceps femoris</i>	Schaller (1999:124, <i>partim</i>)
M. caudofemoralis pelvius (CDFM-plv)	
<i>Gemelli</i>	Romer (1922:596); Jones (1979:277)
<i>M. gêmeo</i>	Sisson (1981a:412)
<i>Mm. gêmeos</i>	Saint-Clair (1981:1438)
<i>Mm. gemelli</i>	Schaller (1999:124)
M. caudofemoralis pelvius dorsalis	
<i>M. gemellus superior</i>	Rinker (1954:99); Klingener (1964:62); Becker (1977:47)
M. caudofemoralis pelvius ventralis	
<i>M. gemellus inferior</i>	Rinker (1954:99); Klingener (1964:62); Becker (1977:47)
M. caudofemoralis caudalis (CDFM-cdl)	
<i>Obturator internus</i>	Romer (1922:596, 1927:378); Jones (1979:277)
<i>M. obturator internus</i>	Rinker (1954:98); Klingener (1964:62)
<i>M. obturatorius internus</i>	Becker (1977:47)
<i>M. obturator interno</i>	Sisson (1981a:412); Saint-Clair (1981:1438)
<i>M. obturator interno, porção isquiopúbica</i>	Sisson (1981a:412)
<i>M. obturator interno, porção ilíaca</i>	Sisson (1981a:412)
<i>M. obturatorius internus</i>	Schaller (1999:124)

Tabela 13. Hipótese miológica plesiomórfica hipotética mamaliana para a cintura pélvica e fêmur.

Músculo	Estado plesiomórfico hipotético	Inervação hipotética	
ZNFM	Trímero, a polimeria é aqui interpretada como derivada, em um padrão distinto do encontrado em arcossáurios. Origem da lâmina do ílio e vértebras sacrais, podendo se estender pela fáscia sacroilíaca. Inserção no fêmur proximalmente, caudolateralmente à origem do FMTB, mas pode se estender distalmente pelo corpo.	<i>Plexus lumbaris</i> (<i>Nervus femoralis</i>) + <i>Plexus sacralis</i>	
ILFB	Ausente, resíduo morfológico. Origem da diapófise da vértebra caudal II. Inserção na face lateral da fibula, medialmente ao CRFL.	<i>Plexus sacralis</i>	
PIFM	Duplo e universal, com porções lateral (PIFM-lat) e medial (PIFM-med). Origem na face ventral das vértebras dorsais sacralizadas (PIFM-med) e lâmina do ílio (PIFM-lat). Inserção na face cranial e bordo medial do fêmur, proximalmente.	<i>Plexus lumbaris</i> (<i>Nervi presacrales</i>)	
FMTR	AMBN	Único, a duplicidade é interpretada como derivada. Origem cranialmente ao acetábulo. Inserção no ligamento patelar e extremidade proximal da tibia, medialmente.	<i>Plexus lumbaris</i> (<i>Nervus femoralis</i>)
	FMTB	Único, as subdivisões relatadas são derivadas e mostram um padrão distinto do encontrado em arcossáurios. Origem do corpo do fêmur cranialmente e medialmente. Inserção na crista cnemial da tibia.	<i>Plexus lumbaris</i> (<i>Nervus femoralis</i>)
	ILTB	Único e universal. Origem da lâmina do ílio, dorsalmente ao acetábulo. Inserção no tendão patelar.	<i>Plexus lumbaris</i> (<i>Nervus femoralis</i>)
PTFL	PITB	Único e universal, a duplicidade é derivada. Origem da face lateral do púbis e ísquio, superficialmente (ventralmente). Inserção na extremidade proximal da tibia e ligamento patelar, medialmente.	<i>Plexus lumbaris</i> (<i>Nervus obturatorius</i>)
	TBFL	Duplo e universal, as simplificações são derivadas. Origem da tuberosidade do ísquio, caudalmente, ventralmente ao CRFL-med e dorsalmente ao PITB. Inserção na face medial da tibia, proximalmente.	<i>Plexus lumbaris</i> (<i>Nervus obturatorius</i>) + <i>Plexus sacralis</i>
PBTB	Único, a dimeria deve ser investigada quanto a miogênese. Origem da base da eminência iliopúbica e bordo cranial do púbis. Inserção na face medial do fêmur.	<i>Plexus lumbaris</i> (<i>Nervus obturatorius</i>)	
FMOB	FMAD	Triplo e universal. Origem dos corpos do púbis e ísquio, lateralmente. Inserção ao longo da face caudal do fêmur.	<i>Plexus lumbaris</i> (<i>Nervus obturatorius</i>)
	OBTR	Triplo, simplificações são interpretadas como derivações. Origem cranialmente e caudalmente ao forâmen obturatório. Inserção proximalmente na face caudal do fêmur.	<i>Plexus lumbaris</i> (<i>Nervus obturatorius</i>)
CRFL	Duplo, a polimeria é interpretada como derivada. Origem bastante extensa, da lâmina do ílio, sacro e vértebras caudais basais (CRFL-lat); e túber do ísquio (CRFL-med). Inserção por um tendão duplo, passando pelo calcânhar e se inserindo na face plantar do pé, medialmente à origem do músculo gastrocnêmio, e na tibia, lateralmente ao PITB e distal à inserção do TBFL (CRFL-lat); na fáscia que recobre os músculos da perna, nas faces cranial e lateral (CRFL-med).	<i>Plexus sacralis</i>	
ICFM	ISFM	Único e universal. Origem da face lateral do bordo caudal do ísquio, cranialmente ao TBFL e CRFL-med. Inserção proximalmente na face caudal do fêmur, lateralmente.	<i>Plexus sacralis</i>
	CDFM	Assumido como duplo, simplificações e duplicidade do CDFM-plv são interpretadas como derivações. Origem do bordo lateral do ísquio (CDFM-plv) e da face medial do púbis e ísquio, ao redor do forâmen obturador (CDFM-cdl). Inserção na face caudal [ventral] do fêmur, proximalmente.	<i>Plexus sacralis</i>

Tabela 14. *Myologia lissamphibiorum* . Proposta de homologias e sinônimos consultados na literatura, reunidos sob a nomenclatura padrão aqui utilizada.

M. zonofemoralis (ZNFM)	
<i>Gluteus medius</i> (?)	Mivart (1869a:270, 1869b:465)
<i>Gluteus minimus</i> (?)	Mivart (1869a:270, 1869b:465)
<i>Ileo-femoralis</i>	Hoffmann (1873-8:154)
<i>Iliacus</i>	Hoffmann (1873-8:154)
<i>Ilio-femoralis</i>	Romer (1922:596)
<i>M. ilio-femoralis</i>	Low (1926:925, 1927:875)
<i>M. ilio-femoralis anterior</i>	Low (1926:925, 1927:875)
<i>M. ilio-femoralis posterior</i>	Low (1926:925, 1927:875)
<i>M. ilio-femoralis</i>	Duellman & Trueb (1986:342)
M. iliofibularis (ILFB)	
<i>Ilio-peroneal</i>	Mivart (1869a:270, 1869b:465)
<i>Ileo-femoro-fibularis</i>	Hoffmann (1873-8:154, <i>partim</i>)
<i>Biceps</i>	Hoffmann (1873-8:154, <i>partim</i>)
<i>Ilio-fibularis</i>	Romer (1922:596)
<i>M. ilio-femoro-fibularis</i>	Low (1926:925, <i>partim</i> , 1927:875, <i>partim</i>)
<i>M. iliofibularis</i>	Duellman & Trueb (1986:342)
M. puboischiofemoralis (PIFM)	
<i>Iliacus</i>	Mivart (1869a:269, 1869b:464)
<i>Pubo-ischio-femoralis internus</i>	Hoffmann (1873-8:152, <i>?partim</i>)
<i>Adductor</i>	Hoffmann (1873-8:152, <i>?partim</i>)
<i>Pubo-ischio-femoralis internus</i>	Romer (1922:596)
<i>M. pubo-ischio-femoralis internus</i>	Low (1926:924, 1927:873)
<i>M. puboischiofemoralis</i>	Duellman & Trueb (1986:344, <i>partim</i>)
<i>M. puboischiofemoralis internus</i>	Duellman & Trueb (1986:344)
M. femorotriceps (FMTR)	
M. femorotriceps cranialis (FMTR-crn)	
<i>Gluteus maximus</i>	Mivart (1869a:270, 1869b:462)
<i>Pubo-ischio-femoralis internus</i>	Hoffmann (1873-8:152, <i>?partim</i>)
<i>Adductor</i>	Hoffmann (1873-8:152, <i>?partim</i>)
<i>Ilio-tibialis</i>	Romer (1922:596)
<i>M. pubo-extensorius</i>	Low (1926:925, 1927:874)
<i>M. iliotibialis</i>	Duellman & Trueb (1986:342)
M. femorotibialis caudalis (FMTR-cdl)	
<i>Rectus femoris</i>	Mivart (1869a:270, 1869b:464)
<i>Ileo-extensorius</i>	Hoffmann (1873-8:153)
<i>Extensor cruris</i>	Hoffmann (1873-8:153)
<i>Ilio-extensorius</i>	Romer (1922:596)
<i>M. ilio-extensorius</i>	Low (1926:925, 1927:874)
<i>M. ilioextensorius</i>	Duellman & Trueb (1986:342)
M. pubotibioflexorius (PTFL)	
M. puboischiotibialis (PITB)	
<i>Gracilis</i>	Mivart (1869a:268, 1869b:463)
<i>Pubo-ischio-tibialis</i>	Hoffmann (1873-8:149)
<i>Semitendinosus</i>	Hoffmann (1873-8:149)
<i>Pubo-ischio-tibialis</i>	Romer (1922:596)
<i>M. pubo-ischio-tibialis</i>	Low (1926:922, 1927:872)
<i>M. puboischiotibialis</i>	Duellman & Trueb (1986:344)
M. tibioflexorius (TBFL)	
<i>Semimembranosus</i>	Mivart (1869a:267, 1869b:462)
<i>Caudali-pubo-ischio-tibialis</i>	Hoffmann (1873-8:150); Romer (1922:597)
<i>M. caudali-pubo-ischio-tibialis</i>	Low (1926:922, 1927:872)
<i>M. caudalipuboischiotibialis</i>	Duellman & Trueb (1986:344)
M. pubotibialis (PBTB)	
<i>Sartorius</i>	Mivart (1869b:464)
<i>Pubo-tibialis</i>	Hoffmann (1873-8:151); Romer (1922:596)
<i>M. pubo-tibialis</i>	Low (1927:873)
<i>M. pubotibialis</i>	Duellman & Trueb (1986:344)
M. femoroburturarius (FMOB)	
<i>Adductor</i>	Mivart (1869a:269, 1869b:463)
M. femoroadductorius (FMAD)	
<i>"Adductor du femur"</i>	Romer (1922:597)
<i>M. pubo-ischio-femoralis externus</i>	Low (1926:923, <i>partim</i> , 1927:873, <i>partim</i>)
<i>M. pubifemoralis</i>	Duellman & Trueb (1986:343)
M. obturatorius (OBTR)	
<i>Pubo-ischio-femoralis externus</i>	Hoffmann (1873-8:151)
<i>Pectineus</i>	Hoffmann (1873-8:151)
<i>Pubo-ischio-femoralis externus</i>	Romer (1922:597)
<i>M. pubo-ischio-femoralis externus</i>	Low (1926:923, <i>partim</i> , 1927:873, <i>partim</i>)
<i>M. puboischiofemoralis</i>	Duellman & Trueb (1986:344, <i>partim</i>)
<i>M. puboischiofemoralis externus</i>	Duellman & Trueb (1986:344)
M. cruroflexorius (CRFL)	
<i>Semitendinosus</i>	Mivart (1869a:269+G33, 1869b:463)
<i>Ischio-flexorius</i>	Hoffmann (1873-8:150); Romer (1922:596)
<i>Semimembranosus</i>	Hoffmann (1873-8:150); Romer (1922:596)
<i>Ischio-flexorius</i>	Romer (1922:596)
<i>M. ischio-flexorius</i>	Low (1926:923, 1927:873)
<i>M. ischioflexoris</i>	Duellman & Trueb (1986:344)
M. ischiocaudofemoralis (ICFM)	
M. ischiofemoralis (ISFM)	
<i>Ischio-femoral</i>	Mivart (1869b:465)
<i>Ischio-femoralis</i>	Hoffmann (1873-8:152)
<i>Quadratus femoris</i>	Hoffmann (1873-8:152)
<i>"Ischio-femoralis"</i>	Romer (1922:596)
<i>M. ischio-femoralis</i>	Low (1926:924, 1927:873)
<i>M. ischiofemoralis</i>	Duellman & Trueb (1986:342)
M. caudofemoralis (CDFM)	
<i>Femoro-caudal</i>	Mivart (1869a:268, 1869b:462)
<i>Ileo-femoro-fibularis</i>	Hoffmann (1873-8:154, <i>partim</i>)
<i>Biceps</i>	Hoffmann (1873-8:154, <i>partim</i>)
<i>M. ilio-femoro-fibularis</i>	Low (1926:925, <i>partim</i> , 1927:875, <i>partim</i>)

<i>Caudali-femoralis</i>	Hoffmann (1873-8:153)
<i>Pyramiformis</i>	Hoffmann (1873-8:153)
<i>Caudali-femoralis</i>	Romer (1922:597)
<i>M. caudo-femoralis</i>	Low (1926:922, 1927:872)
<i>M. caudalifemoralis</i>	Duellman & Trueb (1986:344)
M. femorofibularis (FMFB)	
<i>Biceps (?)</i>	Mivart (1869a:271, 1869b:465)
<i>Ileo-femoro-fibularis</i>	Hoffmann (1873-8:154, <i>partim</i>)
<i>Biceps</i>	Hoffmann (1873-8:154, <i>partim</i>)
<i>Femoro-fibularis</i>	Romer (1922:596)
<i>M. ilio-femoro-fibularis</i>	Low (1926:925, <i>partim</i> , 1927:875, <i>partim</i>)

Tabela 15. Hipótese miológica plesiomórfica hipotética lissanfibiana para a cintura pélvica e fêmur.

Músculo	Estado plesiomórfico hipotético	Inervação hipotética	
ZNFM	Duplo. Origem da face lateral supracetabular da lâmina do ílio (ZNFM-crn); face medial da lâmina do ílio (ZNFM-cdl). Inserção comum proximalmente ao longo da metade da face caudal do fêmur.	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis) + Plexus sacralis</i>	
ILFB	Único e universal. Origem da face lateral da lâmina do ílio, ventralmente e juntamente ao FMTR-cdl. Inserção na metade da face lateral da fíbula.	<i>Plexus sacralis</i>	
PIFM	Único, sendo muito desenvolvido. Origem da face dorsal do púbis. Inserção na face dorsal do fêmur, nos dois terços distais.	<i>Plexus lumbaris (Nervi presacrales et femoralis)</i>	
FMTR	Duplo, a interpretação aqui seguida reconhece dois FMTR's (FMTR-crn e FMTR-cdl). Origem da face lateral da lâmina do ílio, cranialmente, no bordo cranial (FMTR-crn), e caudalmente, juntamente com o ILFB (FMTR-cdl). Inserção no tendão patelar.	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis) + Plexus sacralis</i>	
PTFL	PITB	Único e universal. Origem da aponeurose da articulação interpúbica e interisquiática, nos dois terços mais caudais. Inserção na face medial da tíbia.	<i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius) + Plexus sacralis</i>
	TBFL	Único e universal. Origem juntamente com o CRFL e o CDFM dos arcos das vértebras caudais IV e V. Inserção no PITB.	<i>Plexus sacralis</i>
PBTB	Único, a ausência é interpretada como derivada. Origem da base do processo lateral do púbis. Inserção na tíbia.	<i>Plexus sacralis</i>	
FMOB	FMAD	Único universal. Origem da face lateral do púbis, ventralmente à origem do PBTB. Inserção no fêmur, mais proximal que a do PBTB e distalmente à origem do FMFB.	<i>Plexus sacralis</i>
	OBTR	Único e universal. Origem ao longo de toda a face ventral do púbis e ísquio, medialmente e subjacente à origem do PITB. Inserção na crista do fêmur, ventralmente à inserção do CDFM.	<i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius) + Plexus sacralis</i>
CRFL	Único e universal. Origem do tubérculo do ísquio. Inserção no músculo flexor comum dos dedos na face plantar do pé.	<i>Plexus sacralis</i>	
ICFM	ISFM	Único, a duplicidade é interpretada como derivada. Origem do bordo lateral do ísquio, cranialmente à origem do CRFL. Inserção na cabeça do fêmur.	<i>Plexus sacralis</i>
	CDFM	Único e universal. Origem das hemapófises das vértebras caudais IV e V. Inserção no fêmur, distalmente à crista e dorsalmente à inserção do OBTR.	<i>Plexus sacralis</i>
	FMFB	Único. Origem distalmente à inserção do CDFM. Inserção na face lateral da fíbula, associada ao ILFB.	<i>Plexus sacralis</i>

Tabela 16. Hipótese miológica plesiomórfica hipotética arcossauriana para a cintura pélvica e fêmur

Músculo		Estado plesiomórfico hipotético	Inervação hipotética
ZNFM	CUPD	Único. Origem da face medial do ílio, estendendo-se pelo ísquio, dorsalmente, e das costelas sacrais ventralmente. Inserção carnosa, na face medial do corpo do fêmur, proximalmente.	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis)</i>
	ILTR	Único. Origem dos corpos e faces ventrais das diapófises das vértebras troncals caudais. Inserção caudolateralmente no fêmur, cursando sob o ILFM.	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis)</i>
	ILFM	Eventualmente duplo (ILFM-crn e ILFM-cdl). Origem lateralmente na ala do ílio, ventralmente ao ILTB, dorsalmente ao acetábulo e ventralmente ILTB e ILFB, estendendo-se caudodorsalmente. Inserção lateralmente na extremidade proximal do fêmur, cursando dorsalmente o ILTR.	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis) + Plexus sacralis</i>
	ILFB	Único. Origem na ala do ílio, caudodorsalmente ao ILFM e ventralmente ao ILTB-itm e ILTB-cdl. Inserção lateral na extremidade proximal da fíbula sobre o trocânter ILFM, com relações com o músculo gastrocnêmio; alça ILFB ausente.	<i>Plexus sacralis</i>
	PIFM	Único e atrofiado. Origem adacetabularmente no escapo do púbis, medialmente. Inserção sobre o FMTB-int.	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis)</i>
FMTR	AMBN	Único. Origem na extremidade adacetabular do púbis. Inserção parcialmente tanto no tendão patelar como também em músculos da paturilha, após perfurá-lo, cruzando o joelho até a face lateral da perna, onde junta-se com o tendão do ILTB-cdl.	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis)</i>
	FMTB	Triplo (FMTB-lat, FMTB-itm e FMTB-med). Origem do corpo do fêmur, lateralmente à inserção do ILFM (FMTB-ext) e medialmente a esta (FMTB-int). Inserção na crista cnemial da tíbia. O FMTB-int com maior massa que o FMTB-ext.	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis)</i>
	ILTB	Triplo (ILTB-crn, ILTB-itm e ILTB-cdl). Origem do bordo dorsal da ala do ílio; cranialmente, próximo da espinha cranial da ala do ílio (ILTB-crn); dorsalmente da face lateral da ala do ílio (ILTB-itm); também da ala do ílio, caudalmente, dorsalmente à origem do ILFB (ILTB-cdl). Inserção do ILTB-crn e ILTB-itm conjunta no tendão patelar; o ILTB-cdl com inserção dupla, em comum com os demais no tendão patelar e sobre a tendão do AMBN (após sua perfuração patelar).	ILTB-crn: <i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis)</i> ILTB-itm: <i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis) + Plexus sacralis</i> ILTB-cdl: <i>Plexus sacralis</i>
PTFL	PITB	Único. Origem no bordo cranial adacetabular do ísquio. Inserção na face medial da tíbia, após unir-se com o tendão do TBFL.	<i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius)</i>
	TBFL	Duplo (TBFL-drs e TBFL-vnt). Origem da espinha caudal da ala do ílio, caudal ao CRFL-lat, ILFB e ILTB-cdl (TBFL-drs); da extremidade abacetabular do ísquio, caudomedialmente (TBFL-vnt). Inserção comum após anastomose, por sua vez unindo-se ao PITB e inserindo-se na face medial da tíbia.	TBFL-drs: <i>Plexus sacralis</i>
			TBFL-vnt: <i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius)</i>
	PBTB	Ausente, resíduo morfológico. Origem da face lateral do púbis. Inserção sobre o FMAD-med.	<i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius)</i>
FMOB	FMAD	Duplo (FMAD-lat e FMAD-med). Origem lateralmente no corpo do ísquio, do bordo caudal (FMAD-lat); e do bordo cranial (FMAD-med), com o OBTR-isc encontrando-se interposto. Inserção ao longo da face caudal do corpo do fêmur, distalmente à inserção do CDFM.	<i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius)</i>
	OBTR	Duplo (OBTR-lpb e OBTR-isc). Origem lateralmente no púbis (OBTR-lpb); da face lateral do ísquio, entre ambos os FMAD's (OBTR-isc). Inserção comum, proximalmente no fêmur, caudolateralmente.	<i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius)</i>
	CRFL	Triplo e universal. Origem da porção mais caudal do ílio, entre o ILTB-cdl e TBFL-drs (CRFL-lat); do ísquio, caudalmente à origem do FMAD (CRFL-crm); da fásia do bordo cranial do músculo ilioisquiocaudal ou do ligamento ilioisquiático (CRFL-cdm). Inserção em comum por um tendão duplo; inserido medialmente na tíbia, entre as duas cabeças do músculo gastrocnêmio, e, percorrendo a cabeça externa deste, unindo-se perto do pé. Ausência do corpo acessório do CRFL-lat.	<i>Plexus sacralis</i>
ICFM	ISFM	Único. Origem da face medial do ísquio. Inserção na face lateral da extremidade proximal do fêmur.	<i>Plexus sacralis</i>
	CDFM	Duplo (CDFM-plv e CDFM-cdl), com o CDFM-plv possuindo duas origens. Origem das vértebras sacral II e caudal I e do bordo caudal do ílio, onde pode formar uma depressão (CDFM-plv); dos corpos e faces ventrais das diapófises das vértebras caudais craniais e intermédias (CDFM-cdl). Inserções Conjuntas, o CDFM-plv lateralmente ao CDFM-cdl, e este sobre um trocânter globuloso e emitindo o tendão FMFB que se insere ventralmente na fíbula.	<i>Plexus sacralis</i>

Tabela 17. Hipótese miológica plesiomórfica hipotética lepidossauriana para a cintura pélvica e fêmur

Músculo	Estado plesiomórfico hipotético	Inervação hipotética	
ZNFM	Único. Origem da face lateral da ala do ílio, ventralmente ao ILTB e cranialmente ao ILFB. Inserção proximalmente à origem do FMAD e caudalmente às duas inserções do PIFM, na metade proximal do corpo do fêmur, caudalmente.	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis) + Plexus sacralis</i>	
ILFB	Único. Origem na face lateral da ala do ílio, ventralmente ao ILTB e caudalmente ao ZNFM. Inserção na face lateral da extremidade proximal da fíbula, sem alça ILFB.	<i>Plexus sacralis</i>	
PIFM	Tripla. Origem dorsalmente na sínfise interpúbica, com curso dorsal ao processo lateral do púbis (sem porção com curso ventral ao AMBN), sendo pouco desenvolvido (PIFM-vnt); face dorsal (medial) do púbis e da membrana puboisquiática e do bordo cranial do ísquio, passando sobre o acetábulo e unido ao PIFM-cdl (PIFM-itm); da parte mais cranial do ísquio, juntamente com o PIFM-itm (PIFM-cdl). Fora a eventual inserção do PIFM-vnt no ligamento pubicoisquiático, em duas áreas na face cranial do fêmur, a primeira, ventral à origem do FMTB, e a segunda, dorsal a esta origem; o PIFM-vnt e PIFM-itm inserem-se na primeira área, o PIFM-cdl em ambas.	<i>Plexus lumbaris (Nervi presacrales II et III)</i>	
FMTR	AMBN	Único. Origem da base do processo lateral do púbis e aponeurose do PIFM-vnt. Inserção no ligamento patelar do FMTB e, por sua vez, proximalmente na tíbia (sem transposição patelar).	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis)</i>
	FMTB	No que concerne ao padrão arcossauriano seria simples+C16, a trimeria relatada para escamados e <i>Sphenodon</i> é bastante provável, com a porção ventral mais desenvolvida. Origem envolvendo todo o corpo do fêmur; proximalmente interpõe-se entre ambas as inserções do PIFM. Inserção na extremidade proximal da tíbia, através do tendão patelar.	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis)</i>
	ILTB	Duplo. Origem da espinha cranial do ílio (ILTB-crn); e ao longo da ala do ílio, craniodorsalmente ao ZNFM e ILFB (ILTB-lat). Inserção comum sobre o ligamento patelar do FMTB.	ILTB-crn: <i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis)</i> ILTB-lat: <i>Plexus sacralis</i>
PTFL	PITB	Duplo. Origem do ligamento puboisquiático, da sínfise interisquiática e do ligamento ilioisquiático (PITB-sup); do ligamento iliosquiático (PITB-prf). Inserção na face medial da tíbia, proximalmente, junto com o TBFL (PITB-sup); e mais profundamente, caudalmente ao ligamento colateral tibial na tíbia (PITB-prf).	<i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius) + Plexus sacralis</i>
	TBFL	Único. Origem do ligamento ilioisquiático e do bordo caudal do ísquio, sob o PITB. Inserção medial na extremidade proximal da tíbia.	<i>Plexus sacralis</i>
PBTB	Único. Origem do processo lateral e do bordo ventral do púbis. Inserção na face caudal da tíbia, lateralmente.	<i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius)</i>	
FMOB	FMAD	Único. Origem da sínfise interisquiática, ligamento puboisquiático e bordo caudal do ísquio. Inserção ao longo da face caudal do fêmur.	<i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius) + Plexus sacralis</i>
	OBTR	Assumido como duplo e o padrão de diferenciação parece não ser o mesmo do encontrado em arcossáurios. Origem do processo lateral do púbis (OBTR-lat); face ventral do púbis, membrana puboisquiática e ísquio (OBTR-med). Inserção ao redor do fêmur, proximalmente, e no trocânter medial; a coalescência entre as áreas de inserção necessita ser investigada.	<i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius)</i>
CRFL	Duplo, mas somente na origem. Origem da diapófise da vértebra sacral II, corpos, diapófises e hamapófises das vértebras caudais craniais e ligamento ilioisquiático (CRFL-lat); face lateral do ísquio, ventralmente ao túber do ísquio (CRFL-med). Inserção após anastomose distal, alcança a pólite e bifurca-se em dois tendões, o primeiro fixa-se proximocaudalmente na tíbia, profundamente à inserção do PITB; o segundo com relações com o músculo gastrocnêmio.	<i>Plexus sacralis</i>	
ICFM	ISFM	Único. Origem do bordo dorsal e face medial do túber do ísquio. Inserção bem proximalmente, dorsalmente no fêmur.	<i>Plexus sacralis</i>
	CDFM	Duplo. Origem de diversas vértebras caudais, do ílio e do ligamento ilioisquiático (CDFM-plv); das vértebras sacral II e caudais (CDFM-cdl). Inserção proximalmente no fêmur, o CDFM-cdl continua por um delgado tendão (tendão FMFB) que por sua vez se insere caudalmente na área poplíteia na origem do músculo gastrocnêmio lateral.	<i>Plexus sacralis</i>

Tabela 18. Hipótese miológica plesiomórfica hipotética sauriana para a cintura pélvica e fêmur

Músculo	Estado plesiomórfico hipotético	Inervação hipotética	
ZNFM	Único. Origem da face lateral da ala do ílio, ventralmente ao ILTB e cranialmente ao ILFB. Inserção proximalmente à origem do FMAD e caudalmente à origem do FMTB e PIFM, na metade proximal do corpo do fêmur, caudalmente.	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis) + Plexus sacralis</i>	
ILFB	Único. Origem na ala do ílio, caudodorsalmente ao ZNFM e ventrocaudalmente ao ILTB-lat. Inserção lateral na extremidade proximal da fíbula; alça ILFB ausente.	<i>Plexus sacralis</i>	
PIFM	A condição queloniana dupla parece ser a plesiomórfica. Origem dorsalmente na sínfise interpúbica, face dorsal do púbis, da membrana puboisciática e do bordo cranial do ísquio, Inserção em somente uma área na face cranial do fêmur, ventral à origem do FMTB.	<i>Plexus lumbaris (Nervi presacrales II et III)</i>	
FMTR	AMBN	Único. Origem da base do processo lateral do púbis, adacetabularmente. Inserção no ligamento patelar do FMTB e, por sua vez, proximalmente na tíbia.	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis)</i>
	FMTB	A trimeria relatada para lepidossáurios e quelônios parece ser plesiomórfica, mas necessita-se de um estudo comparativo. Origem do corpo do fêmur, dorsalmente à inserção do PIFM. Inserção na extremidade proximal da tíbia, através do tendão patelar. A porção provavelmente mais desenvolvida seria a ventral.	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis)</i>
	ILTB	Duplo. Origem da espinha cranial do ílio (ILTB-crn); e ao longo da ala do ílio, craniodorsalmente ao ZNFM e ILFB (ILTB-lat). Inserção comum sobre o ligamento patelar do FMTB.	ILTB-crn: <i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis)</i> ILTB-lat: <i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis) + Plexus sacralis</i>
PTFL	PITB	Único, a condição crocodiliana assemelha-se à queloniana. Origem do ligamento puboisciático. Inserção na extremidade proximal da tíbia, proximalmente à inserção do TBFL.	<i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius)</i>
	TBFL	Duplo, provavelmente apenas na origem. Origem da espinha caudal da ala do ílio, caudal ao CRFL-lat, ILFB e ILTB-lat, eventualmente sobre o ligamento ilioisciático (TBFL-drs); da extremidade abacetabular do ísquio, caudomedialmente (TBFL-vnt). Inserção comum após anastomose, por sua vez unindo-se ao PITB e inserindo-se na face medial da tíbia.	<i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius) + Plexus sacralis</i>
PBTB	Único. Origem do processo lateral e do bordo ventral do púbis. Inserção na face caudal da tíbia, lateralmente.	<i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius)</i>	
FMOB	FMAD	Único. Origem da sínfise interisquiática, ligamento puboisciático e bordo caudal do ísquio. Inserção ao longo da face caudal do fêmur.	<i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius)</i>
	OBTR	Assumido como duplo e o padrão de diferenciação parece não ser o mesmo do encontrado em arcossáurios, assemelhando-se ao encontrado em quelônios. Origem do processo lateral do púbis (OBTR-lat); face ventral do púbis, membrana puboisciática e ísquio (OBTR-med). Inserção no trocânter interno e adjacências.	<i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius)</i>
CRFL	Duplo, mas somente na origem. Origem da diapófise da vértebra sacral II, corpos, diapófises e hamapófises das vértebras caudais craniais e ligamento ilioisciático (CRFL-lat); face lateral do ísquio, ventralmente ao túber do ísquio (CRFL-med). Inserção após anastomose distal, alcança a póplite e bifurca-se em dois tendões, o primeiro fixa-se proximocaudalmente na tíbia, profundamente à inserção do PITB; o segundo, com relações com o músculo gastrocnêmio.	<i>Plexus sacralis</i>	
ICFM	ISFM	Único. Origem da face medial do túber do ísquio. Inserção bem proximalmente, dorsalmente no fêmur.	<i>Plexus sacralis</i>
	CDFM	Duplo. Origem de diversas vértebras caudais, do ílio e do ligamento ilioisciático (CDFM-plv); das vértebras sacral II e caudais (CDFM-cdl). Inserção proximalmente no fêmur, o CDFM-cdl continua por um delgado tendão (tendão FMFB) que por sua vez se insere caudalmente na área poplíteia na origem do músculo gastrocnêmio lateral.	<i>Plexus sacralis</i>

Tabela 19. Hipótese miológica plesiomórfica hipotética reptiliana para a cintura pélvica e fêmur

Músculo	Estado plesiomórfico hipotético	Inervação hipotética	
ZNFM	Único. Origem da face lateral da ala do ílio. Inserção sobre o tubérculo caudodorsal do fêmur, caudalmente à origem do FMTB e PIFM.	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis) + Plexus sacralis</i>	
ILFB	Único. Origem na ala do ílio, caudodorsalmente ao ZNFM e ventrocaudalmente ao ILTB-lat. Inserção lateral na extremidade proximal da fíbula; alça ILFB ausente.	<i>Plexus sacralis</i>	
PIFM	Duplo, o PIFM-crn mais desenvolvido que o PIFM-cdl. Origem dorsalmente na sínfise interpúbica, face dorsal do púbis, da membrana puboisquiática e cartilagem epipúbica e curso dorsolateral ao AMBN (PIFM-crn); do bordo cranial e medial do ílio, eventualmente das faces ventrais das costelas e vértebras troncals e sacrais (PIFM-cdl). Inserção em somente uma área na face cranial do fêmur, ventral à origem do FMTB, distal ao tubérculo cranioventral.	<i>Plexus lumbaris (Nervi presacrales II et III)</i>	
FMTR	AMBN	Único. Origem da base do processo lateral do púbis, adacetabularmente. Inserção no ligamento patelar do FMTB e, por sua vez, proximalmente na tibia.	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis)</i>
	FMTB	A trimeria inconspícua relatada para lepidossáurios e quelônios é plesiomórfica. Origem do corpo do fêmur, dorsalmente à inserção do PIFM. Inserção na extremidade proximal da tibia, através do tendão patelar. A porção provavelmente mais desenvolvida seria a ventral.	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis)</i>
	ILTB	Único. Origem caudodorsalmente da lâmina do ílio. Inserção no tendão patelar do FMTB.	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis)</i>
PTFL	PITB	Único. Origem do ligamento puboisquiático. Inserção na extremidade proximal da tibia, proximalmente à inserção do TBFL.	<i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius)</i>
	TBFL	Duplo na origem. Origem da espinha caudal da ala do ílio, caudal ao CRFL-lat, ILFB e ILTB, eventualmente se estendendo pelo ligamento ilioisquiático, vértebras sacral II e caudais I-II (TBFL-drs); da extremidade abacetabular do ísquio, caudomedialmente (TBFL-vnt). Inserção comum após anastomose, na face medial da tibia, distalmente ao PITB.	<i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius) + Plexus sacralis</i>
PBTB	Único. Origem do processo lateral e do bordo ventral do púbis. Inserção na face caudal da tibia, lateralmente.	<i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius)</i>	
FMOB	FMAD	Único. Origem do processo lateral do ísquio e partes adjacentes do ísquio e ligamento puboisquiático. Inserção ao longo da face caudal do fêmur.	<i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius)</i>
	OBTR	O padrão duplo básico é interpretado como plesiomórfico. Origem do processo lateral do púbis (OBTR-lat); face ventral do púbis, cartilagem epipúbica, membrana puboisquiática e ísquio (OBTR-med). Inserção comum no tubérculo cranioventral, com curso dorsal ao ligamento puboisquiático.	<i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius)</i>
CRFL	Duplo, mas só na origem. Origem do bordo caudal da lâmina do ílio (CRFL-lat); da face e bordo dorsocaudal do ísquio, sínfise interisquiática e base do processo lateral do ísquio (CRFL-med). Inserção após anastomose, formando um tendão que se bifurca, uma parte insere-se na face caudal da tibia, distalmente ao PBTB, e a outra com relações com o músculo gastrocnêmio.	<i>Plexus sacralis</i>	
ICFM	ISFM	Único. Origem da face medial do túber do ísquio. Inserção bem proximalmente, dorsalmente no fêmur.	<i>Plexus sacralis</i>
	CDFM	Duplo. Origem do ligamento ilioisquiático e de algumas vértebras caudais (CDFM-plv); das vértebras sacral II e caudais (CDFM-cdl). Inserção proximalmente no fêmur, a presença do FMFB é possível, mas os dados quelonianos imprecisos impedem uma maior probabilidade.	<i>Plexus sacralis</i>

Tabela 20. Hipótese miológica plesiomórfica hipotética amniotiana para a cintura pélvica e fêmur

Músculo	Estado plesiomórfico hipotético	Inervação hipotética	
ZNFM	Provavelmente não seria único, a presença de ZNFM dímero em lissanfíbios e polímero em mamíferos enfraquece qualquer hipótese de unicidade. Origem da face lateral da ala do ílio. Inserção sobre o tubérculo caudodorsal do fêmur, caudalmente à origem do FMTB e PIFM.	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis) + Plexus sacralis</i>	
ILFB	Único. Origem na ala do ílio, caudodorsalmente ao ZNFM e ventrocaudalmente ao ILTB-lat. Inserção lateral na extremidade proximal da fíbula; alça ILFB ausente.	<i>Plexus sacralis</i>	
PIFM	Indeterminado quanto a clivagem, mas é possível que fosse de origem dupla (os estados mamaliano e reptiliano parecem ser, ambos, derivados). Origem da face dorsal do púbis. Inserção na face dorsal do fêmur, eventualmente no segundo terço distal.	<i>Plexus lumbaris (Nervi presacralis)</i>	
FMTR	AMBN	Único. Origem do tubérculo preacetabular do púbis, adacetabularmente. Inserção no ligamento patelar do FMTB e, por sua vez, proximalmente na tibia.	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis)</i>
	FMTB	Provavelmente com a trimeria inconspícua reptiliana. Origem do corpo do fêmur, dorsalmente à inserção do PIFM. Inserção na extremidade proximal da tibia, através do tendão patelar. A porção provavelmente mais desenvolvida seria a ventral.	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis)</i>
	ILTB	Único. Origem caudodorsalmente da lâmina do ílio. Inserção no tendão patelar do FMTB.	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis)</i>
PTFL	PITB	Único. Origem da face lateral do púbis, superficialmente (ventralmente). Inserção na extremidade proximal da tibia, juntamente com, e medialmente ao, TBFL.	<i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius)</i>
	TBFL	Duplo na origem. Origem da espinha caudal da ala do ílio, caudal ao CRFL-lat, ILFB e ILTB, eventualmente se estendendo pelo ligamento ilioisquiático e eventualmente sobre algumas vértebras (TBFL-drs); da extremidade abacetabular do ísquio, caudomedialmente (TBFL-vnt). Inserção comum após anastomose, na face medial da tibia.	<i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius) + Plexus sacralis</i>
PBTB	Único. Origem do bordo ventral do púbis. Inserção na face caudal da tibia, lateralmente.	indeterminado	
FMOB	FMAD	Único. Origem da face lateral do púbis. Inserção ao longo da face caudal do fêmur.	<i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius)</i>
	OBTR	Pode-se partir de um suposto padrão duplo reptiliano básico. Origem do processo lateral do púbis (OBTR-lat); face ventral do púbis (OBTR-med). Inserção comum no tubérculo cranioventral.	<i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius)</i>
CRFL	Duplo, mas só na origem. Origem do bordo caudal da lâmina do ílio (CRFL-lat); da face e bordo dorsocaudal do ísquio, sínfise interisquiática e base do processo lateral do ísquio (CRFL-med). Inserção após anastomose, formando um tendão que se bifurca, uma parte insere-se na face caudal da tibia, distalmente ao PBTB, e a outra com relações com o músculo gastrocnêmio.	<i>Plexus sacralis</i>	
ICFM	ISFM	Único. Origem da face medial do túber do ísquio. Inserção bem proximalmente, dorsalmente no fêmur.	<i>Plexus sacralis</i>
	CDFM	Duplo. Origem do ligamento ilioisquiático e de algumas vértebras caudais (CDFM-plv); das vértebras sacral II e caudais (CDFM-cd). Inserção proximalmente no fêmur, a presença do FMFB é possível, mas os dados quelonianos imprecisos, e a homologia mamaliana, impedem uma maior acuracidade.	<i>Plexus sacralis</i>

Tabela 21. Hipótese miológica plesiomórfica hipotética tetrapodiana para a cintura pélvica e fêmur

Músculo	Estado plesiomórfico hipotético	Inervação hipotética	
ZNFM	Provavelmente não seria único, a presença de ZNFM dímero em lissanfíbios e polímero em mamíferos enfraquece qualquer hipótese de unicidade. Origem da face lateral da ala do ílio. Inserção sobre o tubérculo caudodorsal do fêmur, caudalmente à origem do FMTB e PIFM.	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis) + Plexus sacralis</i>	
ILFB	Único. Origem na ala do ílio, caudodorsalmente ao ZNFM e ventrocaudalmente ao ILTB-lat. Inserção lateral na extremidade proximal da fíbula; alça ILFB ausente.	<i>Plexus sacralis</i>	
PIFM	Indeterminado quanto a clivagem. Origem da face dorsal do púbis. Inserção na face dorsal do fêmur, eventualmente no segundo terço distal.	<i>Plexus lumbaris (Nervi presacrale)</i>	
FMTR	Indeterminado quanto a eventuais subdivisões. Origem, pelo menos, da lâmina do ílio. Inserção no ligamento patelar e, por sua vez, proximalmente na tibia.	<i>Plexus lumbaris (Nervus femoralis)</i>	
PTFL	Duplo apenas na origem. Origem da face lateral do puboísquio, superficialmente (ventralmente) (PTFL-crn), da espinha caudal da ala do ílio, eventualmente se estendendo pelo ligamento ilioisquiático e sobre algumas vértebras (PTFL-cdl). Inserção conjunta na extremidade proximal da tibia, medialmente.	<i>Plexus lumbaris (Nervus obturatorius) + Plexus sacralis</i>	
PBTB	Único. Origem do bordo ventral do púbis. Inserção na face caudal da tibia, lateralmente.	indeterminada	
FMOB	Duplo. Origens, provavelmente, da face lateral do puboísquio. Inserção ao longo da face caudal do fêmur, proximodistalmente.	indeterminada	
CRFL	Único. Origem na ala do ílio. Inserção no músculo flexor comum dos dedos na face plantar do pé.	<i>Plexus sacralis</i>	
ICFM	ISFM	Único. Origem da face medial do túber do ísquio. Inserção bem proximalmente, dorsalmente no fêmur.	<i>Plexus sacralis</i>
	CDFM	Provavelmente único. Origem das vértebras caudais. Inserção no fêmur, distalmente a um crista e dorsalmente a inserção do OBTR.	<i>Plexus sacralis</i>
	FMFB	Único. Origem distalmente à inserção do CDFM. Inserção na face lateral da fíbula, associada ao ILFB.	<i>Plexus sacralis</i>

Tabela 22. Matriz comportando os estados dos caracteres morfológicos inativos (0-6, não polarizados) e dos caracteres operacionais ativos (0-1, polarizados) (A): 0&1; (B): 0&2; (C): 0&3; (D): 1&2; (E): 1&3; (F): 2&3; (G): 2&4; (H): 4&6; (I): 0&1&2; (J): 0&1&3; (L): não aplicável; (?) desconhecido.

Táxons	Caracteres morfológicos inativos										Caracteres operacionais ativos									
	5	10	15	20	25	30	35	40	42	5	10	15	20	25	30	35	38			
Tetrápode ancestral	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????			
Caudata	0A00	0000	0000	0000	00A0	0000	0000	0000	00	0000	0000	0000	0000	0000	0000	0000	000			
Amniota ancestral	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	??	1000	0000	0000	0000	0000	0000	0000	000			
Homo	1100	0111	21130	00100	1103	22101	00022	10212	12	11010	00000	00000	00000	00000	00000	00000	000			
Didelphys	1100	0A11	21110	00100	11201	21101	00022	10112	12	11010	00000	00000	00000	00000	00000	00000	000			
Ornithorhynchus	B0100	0111	11110	00100	11202	D1211	00022	1010-	-2	11100	00000	00000	00000	00000	00000	00000	000			
Tachyglossus	10100	0111	11110	00100	11101	D2211	00022	1010-	-2	11100	00000	00000	00000	00000	00000	00000	000			
Mamífero ancestral	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	??	11000	00000	00000	00000	00000	00000	00000	000			
Reptílio ancestral	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	??	10001	00000	00000	00000	00000	00000	00000	000			
Cryptodira	31100	00B11	111D0	00D0E	11102	01301	00D0D	1010A	02	10001	10000	00000	00000	00000	00000	00000	000			
Pleurodira	3?100	0021?	11110	00101	?1?0?	0?B0?	00011	10111	12	10001	10000	00000	00000	00000	00000	00000	000			
Queleônio ancestral	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	??	10001	10000	00000	00000	00000	00000	00000	000			
Sáurio ancestral	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	??	10001	01000	00000	00000	00000	00000	00000	000			
Autarchoglossa	30000	00310	11120	00202	00006	AD31A	00022	10111	11	10001	01111	00000	00000	00000	00000	00000	000			
Iguania	E0000	00310	11120	00202	00006	AD31D	00022	10111	11	10001	01111	00000	00000	00000	00000	00000	000			
Sphenodon	30000	00F10	11120	0020B	00003	02311	00011	101A4	11	10001	01110	00000	00000	00000	00000	00000	000			
Lepidossaurio ancestral	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	??	10001	01110	00000	00000	00000	00000	00000	000			
Lepidossauromorfo basal	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	??	10001	01100	00000	00000	00000	00000	00000	000			
Acossauromorfo basal	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	??	10001	01000	10000	00000	00000	00000	00000	000			
Acossaurio ancestral	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	??	10001	01000	11000	00000	00000	00000	00000	000			
Alligator	20211	20A10	11241	11311	1111?	11401	11111	10211	11	10001	01000	11111	00000	00000	00000	00000	000			
Crocodylus	10211	10A10	112?1	?1311	111B2	12401	1?111	10211	11	10001	01000	11111	00000	00000	00000	00000	000			
Gavialis	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	??	10001	01000	11110	00000	00000	00000	00000	000			
Crocodilo ancestral	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	??	10001	01000	11110	00000	00000	00000	00000	000			
Crocodilatório basal	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	??	10001	01000	11110	00000	00000	00000	00000	000			
Avemetatarsálio basal	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	??	10001	01000	11100	00000	00000	00000	00000	000			
Ave ancestral	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	??	10001	01000	11000	00000	00000	00000	00000	000			
Struthio	1?22?	1261?	10152	12413	-2-1-	1?4??	1D011	11?12	12	10001	01000	11000	11110	11000	00000	00000	000			
Rhea	1?22D	12H1?	AAASD	12413	-2-1-	1?4??	AD111	21202	02	10001	01000	11000	11110	11000	00000	00000	000			
Casuarus	1?222	1261?	1135D	1D413	-2-1-	A?40?	A2122	21212	12	10001	01000	11000	11110	10000	00000	00000	000			
Dromaius	1?222	1251?	11352	22413	-2-1-	A?40?	D2111	11212	12	10001	01000	11000	11111	00000	00000	00000	000			
Apteryx	1?221	1261?	11E5D	D2413	-2-1-	1?4??	1D411	11202	02	10001	01000	11000	11111	00000	00000	00000	000			
Nothoprocta	1?222	12?1?	11351	22413	-2-1-	0?40?	02111	11?12	12	10001	01000	11000	11100	00110	00000	00000	000			
Eudromia	1?222	12?1?	11351	22413	-2-1-	1?40?	02111	11?02	02	10001	01000	11000	11100	00110	00000	00000	000			
Crypturellus	1?212	12?1?	11351	22?13	-2-1-	1?40?	02111	11?12	12	10001	01000	11000	11100	00110	00000	00000	000			
Gallus	10221	12610	11352	12413	-2-1-	11401	01111	11113	12	10001	01000	11000	11000	00001	11000	11110	000			
Pavo	1?221	1261?	11352	12413	-2-1-	1?40?	01111	11113	12	10001	01000	11000	11000	00001	11000	11110	000			
Alectoris	1?221	1261?	11352	12413	?2?1?	1?40?	01111	11113	12	10001	01000	11000	11000	00001	11000	11100	000			
Numida	1?221	1261?	11352	12413	-2-1-	1?40?	01111	11113	12	10001	01000	11000	11000	00001	11000	11000	000			
Ocotophorus	1?221	1261?	11352	12413	-2-1-	1?40?	01111	11113	12	10001	01000	11000	11000	00001	11000	11000	000			
Fajale	1?221	1261?	11352	12413	-2-1-	1?40?	01111	11113	12	10001	01000	11000	11000	00001	11101	00000	000			
Penelope	1?221	1261?	11352	12413	-2-1-	1?40?	01111	11113	12	10001	01000	11000	11000	00001	11101	00000	000			
Crax	1?221	1261?	11352	12413	-2-1-	1?40?	01111	11113	12	10001	01000	11000	11000	00001	11110	00000	000			
Ortalis	1?221	1261?	11352	12413	-2-1-	1?40?	01111	11113	12	10001	01000	11000	11000	00001	11110	00000	000			
Chauna	1?2?2	???1?	?????	?????	?????	?????	?????	20???	??	10001	01000	11000	11000	00001	10000	00001	100			
Anhima	?????	???1?	1????	?????	?????	?????	?????	?1???	??	10001	01000	11000	11000	00001	10000	00001	100			
Oxyura	1?2D2	1261?	32351	11413	-2-1-	1?41?	02111	10113	12	10001	01000	11000	11000	00001	10000	00001	010			
Anas	1?212	1261?	32351	11413	-2-1-	1?41?	02111	10113	12	10001	01000	11000	11000	00001	10000	00001	010			
Turnix	?????	???1?	?????	?????	?????	?????	?????	?????	??	10001	01000	11000	11000	00001	10000	00000	001			
Neoves	DOBDD	DDH10	J1J5D	1D4A3	-2-1-	A14A1	AD4AB	IA1AC	A2	10001	01000	11000	11000	00001	00000	00000	001			

Tabela 23. Morfometria do fêmur da localidade de Faixa Nova (MCN-FZB 1864) (cm)	
comprimento	8,75
extensão longitudinal da cabeça	1,61
extensão transversal da cabeça (incluindo o tubérculo do ligamento da cabeça)	0,85
largura da extremidade distal (transcondilar)	1,52
extensão craniocaudal da extremidade distal	1,34
comprimento do trocânter CDFM	1,23
distância do trocânter CDFM até a extremidade proximal	2,22
profundidade do sulco intercondilar caudal	0,39

Tabela 24. Morfometria do material da localidade de Botucaraí (cm)		
vértebra sacral II (UFPel 014)	comprimento ventral do copo	4,44
	altura da face articular cranial do corpo	4,05
	largura da face articular cranial do corpo	4,86
	altura da face articular caudal do corpo	3,88
	largura da face articular caudal do corpo	4,34
	largura transversal nas faces articulares ilíacas das costelas sacrais	9,76
	largura transversal nas extremidades dos processos transversos	10,61
	extensão craniocaudal da base da neurapófise	2,92
	altura (como preservada)	7,87
vértebra caudal I (MCN-FZB 1868)	comprimento ventral do copo	4,20
	altura da face articular cranial do corpo	4,12
	largura da face articular cranial do corpo (preservada)	3,41
	altura da face articular caudal do corpo	4,27
	largura da face articular caudal do corpo preservada	3,28
	largura transversal nas extremidades preservadas dos processos transversos	3,85
	extensão craniocaudal da base da neurapófise	>3,80
altura (como preservada)	>7,30	
púbis esquerdo (UFRGS 0761)	comprimento preservado	11,06
	extensão vertical da extremidade adacetabular preservada	6,73
	extensão transversal da extremidade abacetabular preservada	3,10
	extensão transversal da extremidade abacetabular preservada	>2,30
	extensão vertical da extremidade abacetabular preservada	1,32
extensão longitudinal do tubérculo AMBN	3,45	
ísquio esquerdo (UFRGS 0761)	comprimento preservado	15,60
	extensão vertical da extremidade adacetabular preservada	4,86
	extensão transversal da extremidade abacetabular preservada	2,29
	extensão transversal da extremidade abacetabular preservada	1,66
	extensão vertical da extremidade abacetabular preservada	2,29

		E		D	
fêmur parátipo (UFRGS 0152)	comprimento	>25,50	34,94		
	extensão longitudinal da cabeça	-	9,21		
	extensão transversal da cabeça (incluindo o tubérculo do ligamento da cabeça)	-	3,67		
	largura da extremidade distal (transcondilar)	8,90	7,99		
	extensão craniocaudal da extremidade distal	5,97	5,92		
fêmur parátipo (UFRGS 0472)	comprimento	53,18	-		
	extensão longitudinal da cabeça	12,30	-		
	extensão transversal da cabeça (incluindo o tubérculo do ligamento da cabeça)	7,93	-		
	largura da extremidade distal (transcondilar)	13,21	-		
	extensão craniocaudal da extremidade distal	8,37	-		
fêmur referido (UFRGS 0467)	comprimento	>41,2	-		
	extensão longitudinal da cabeça	18,84	-		
	extensão transversal da cabeça (incluindo o tubérculo do ligamento da cabeça)	10,87	-		
pele parátipo (UFRGS 0152)	comprimento da lâmina do ílio (da espinha cranial à espinha caudal)	22,6	21,6		
	extensão craniocaudal a face medial do ílio (da incisura ILTR à	12,7	13,5		
	comprimento do ísquio	23,2	22,4		
	comprimento do púbis	26,6	26,5		
	comprimento do acetábulo esquerdo	10,2	11,0		

Tabela 26. Caracteres utilizados por Parrish (1993).

Caracteres		Estados
©1	Calcaneal tuber	(0) projects laterally (1) with some posterior deviation
©2	Calcaneal facets for fibula and distal tarsal IV	(0) separate (1) contiguous
©3	Hemicylindrical facet on calcaneum for articulation with the astragalus	(0) absent (1) present
©4	Calcaneal tuber	(0) broader than tall [i.e., taller than broad] (1) taller than broad [i.e., broader than tall]
©5	Dermal armor	(0) absent (1) present
©6	Pineal presence on skull table	(0) foramen (1) fossa (2) neither
©7	Foramina for the internal carotid enter the body of the basisphenoid	(0) ventral to the basiptyergoid processes (1) lateral to the basiptyergoid processes
©8	Vertebral intercentra	(0) present (1) absent
©9	Calcaneal tuber	(0) projects posteriorly at an acute angle to the long axis of articulation between tibia/fibula and astragalus/calcaneum (1) extends perpendicular to the long axis of articulation between tibia/fibula and astragalus/calcaneum
©10	Calcaneal tuber	(0) convex on both sides (1) flares such that the lateral side is concave and the medial side convex [i.e., flares such that the medial side is concave and the lateral side convex] (2) flares such that both sides are concave
©11	Palatal teeth	(0) present (1) absent
©12	A rotary, crurotarsal proximal ankle joint	(0) absent (1) present
©13	Crocodile-normal tarsus, with a ball on the astragalus and a socket on the calcaneum	(0) absent (1) present
©14	Scapulocoracoid notch	(0) absent (1) developed at anterior junction of the scapula and coracoid
©15	Teeth	(0) isodont (1) heterodont, with caniniform anterior teeth and mediolaterally compressed and recurved posterior teeth
©16	Sculptured osteoderms	(0) absent (1) present
©17	Posterior process of premaxilla	(0) loosely attached to the maxilla (1) firmly attached to the maxilla
©18	Calcaneum	(0) without a distinct socket ventral on the anterior part of the bone medial and ventral to the fibular facet (1) with a distinct socket ventral on the anterior part of the bone medial and ventral to the fibular facet
©19	Anterior parts of lateral sides of dorsal centra	(0) smoothly convex (1) constricted
©20	Quadratojugal	(0) makes up less than 50% of the ventral margin of the lateral temporal fenestra (1) 50% or more of the ventral margin of the lateral temporal fenestra
©21	Tuber calcis	(0) without a dorsoventrally aligned median depression on its distal end (1) with a dorsoventrally aligned median depression on its distal end
©22	Paramedian plates	(0) without an anterior articular processes (1) with anterior articular processes (2) NÃO ESPECIFICADO
©23	Subnarial fenestra	(0) absent (1) developed as part of joint between premaxilla and maxilla
©24	Posterior border of lateral temporal fenestra is made up by the ascending process of the quadratojugal	(0) partial (1) entire
©25	Quadratojugal/postorbital contact	(0) absent (1) present
©26	Tibial facet of astragalus	(0) simply concave (1) with a prominent posteromedial excavation (2) a posterolateral excavation
©27	Laterally projecting flange on squamosal	(0) absent (1) present
©28	Parasphenoid rostrum	(0) rod-like (1) a dorsoventrally expanded wedge
©29	Posteroventrally open trough in basisphenoid by elongated and conjoined basiptyergoid processes	(0) absent (1) present
©30	Anterolaterally projecting flange on the proximal portion of the dorsal ribs	(0) absent (1) present
©31	Phalanges on digit V	(0) three or more (1) fewer than three
©32	Rounded swelling of the ilium just dorsal to the midpoint of the acetabulum	(0) absent (1) present
©33	Prominent rim encircling the distal end of the calcaneal tuber	(0) absent (1) present
©34	Two prominent ridges on the anterior face of the distal end of the fibula	(0) absent (1) present
©35	Fifth metatarsal	(0) unreduced (1) reduced to a splint
©36	Pronounced median groove spanning the dorsoventral length of the distal face of the calcaneal tuber	(0) absent (1) present
©37	Foramen at basioccipital/basisphenoid junction	(0) absent (1) present
©38	Elongate radiale and ulnare	(0) absent (1) present
©39	Descending process of squamosal	(0) absent [i.e., present] (1) present [i.e., absent]
©40	Secondary palate formed by maxilla and vomer	(0) absent (1) present
©41	Phalanges on pedal digit IV	(0) five (1) four or fewer
©42	"Crocodylomorph femoral head", consisting of a medial deviation of the proximal part of the femur with parallel "medial" and "lateral" sides	(0) absent (1) present

Tabela 28. Origem das correções da matriz de Parrish (1993) e alguns comentários sobre estas.

	Origem das correções	Comentários
<i>Proterosuchus fergusi</i>	Cruickshank (1972:41).	Os 16, 22 são dependentes do 05, que está ausente.
<i>Erythrosuchus africanus</i>	Huene (1911:11, 20, 38); Cruickshank (1978:331); Juul (1994:5, 23); Gower (1996:12); Gower & Sennikov (1996:28).	Os 16, 22 são dependentes do 05, que possui morfologia indeterminada; Gower (1996:370) discute as inconsistências dos 12, 31.
<i>Euparkeria capensis</i>	Cruickshank (1981:3, 4); Ewer (1965:38); Gower (1996:2); Gower & Sennikov (1996:28); Gower & Weber (1998:7, 28).	Gower (1996:368-9) discute as inconsistências dos 01, 3 (juntamente com a possível sinonimização com o 012) e 4; Gower & Sennikov (1996:896) discutem as inconsistências do 07.
<i>Chanaresuchus bonapartensis</i>	Cruickshank (1981:2, 4, 9, 36, 39); Romer (1972a:22, 31, 35); Sereno (1991b:26).	Gower (1996:369) discute as inconsistências do 04; o 022 é inaplicável já que os osteodermas são apenas sagiais.
<i>Marasuchus lilloensis</i>	Bonaparte (1975:38); Sereno & Arcucci (1994:3, 7, 12, 17, 19, 20, 21, 31, 34, 36, 41).	Os 16, 22 são dependentes do 05, que está ausente.
<i>Plateosaurus engelhardti</i>	Huene (1926:1, 4, 9, 10, 12, 31, 35); Gallon (1984:6, 7, 11).	Os 16, 22 são dependentes do 05, que está ausente.
<i>Riojasuchus tenuiceps</i>	Bonaparte (1971b:31, 41); Sereno (1991b:6, 13, 38).	Bonaparte (1997:158) poderia sustentar a dúvida na tabulação dos 06, 28.
<i>Smilosuchus gregorii</i>	Camp (1930:7, 20, 28).	Chatterjee (1978:107); Parrish (1986b:36); Sereno (1991b:7) e Long & Murry (1995:50, 61) figuram calcâneos de belodôncios não atribuíveis ao táxon utilizado, mas mostrando constância nos estados corrigidos (09-10, 18); Gower & Sennikov (1996:898) confirmam o 028.
<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	O lectótipo (BSPHG 1933L/1-3, 5, 6, 8, 12, 28-35) proporciona acesso aos 02, 10; mas não aos 05, 7, 15-16, 19, 20, 22, 23, 26-27, 32, 37, 39.	
<i>Karamuru vorax, n. tax.</i>	O holótipo UFRGS 0154 e o parátipo UFRGS 0152 proporcionam acesso aos 01, 3, 4, 8, 10, 13, 15-16, 18-23, 32-33, 35-37, 39-40, 42; por outro lado ambos não proporcionam acesso aos 011, 38, 41. O parátipo UFRGS 0152 e o espécimen referido UFRGS 0473 fornecem evidências no que se refere à caixa craniana (07, 28-29). Veja também Azevedo (1991).	A esculturação dos osteodermas (016) é distinta da encontrada em <i>Smilosuchus</i> e <i>Alligator</i> , assumidos como representativos.
<i>Tichinosuchus ferox</i>	Krebs (1965:2, 4, 10, 14, 16, 21, 30, 31, 33, 36, 39).	A preservação do holótipo descrito por Krebs (1965) põe dúvidas na tabulação dos 07, 17, 20, 23, 25, 28, 39; a esculturação dos osteodermas (016) é distinta da encontrada em <i>Smilosuchus</i> e <i>Alligator</i> , assumidos como representativos.
<i>Saurosuchus gallei</i>	Sill (1974:21, 32, 41); Alcober (2000:6, 7, 8, 15, 20, 24, 27, 28, 37, 39).	Sill (1974:345) descreve a face caudal da tuberosidade do calcâneo como "rugose, indicating ligament attachment", contrariando a tabulação do autor para o 021.
<i>Lewisuchus admixtus</i>	Romer (1972c:11, 14-15, 22, 31, 42); Parrish (1993:25).	A preservação do holótipo descrito por Romer (1972c) e Arcucci (1989) põe dúvidas na tabulação dos 02, 9, 13, 21.
<i>Turfanosuchus dabanensis</i>	Wu & Russel (2001:4, 5, 7, 9, 12, 20, 22, 25, 26, 40).	
<i>Desmatosuchus haplocerus</i>	Case (1922:7, 10, 14, 16, 19, 27-28, 30); Parrish (1993:17, 20, 24); Long & Murry (1995:21-22).	Case (1922:47) e Long & Murry (1995:93) põem dúvidas na tabulação do 014.
<i>Lotosaurus adentus</i>	Parrish (1993:23, 27, 39).	O sumário em inglês fornecido por Zhang (1975), assim como seu texto em chinês, é por demais restrito para considerações.
<i>Batrachotomus kupferzellensis</i>	Gower (1999:11, 14-15, 18, 20, 22, 25, 27, 39).	A consulta ao holótipo (SMNS 52970) proporciona acesso aos 014, 16, 19, 32; por outro lado Gower (1999:47-8) não relaciona qualquer material referente ao pé (09, 12, 21, 31, 33, 41).
<i>Fasolasuchus tenax</i>	Bonaparte (1981:4, 7, 8, 10-12, 14-16, 20, 22, 24, 31, 33, 35-36, 41-42).	A preservação do holótipo descrito por Bonaparte (1981) põe dúvidas na tabulação dos 07, 11, 14, 20, 31, 35, 41.
<i>Rauisuchus tiradentes</i>	O holótipo (BSPHG 1933L/61-121) proporciona acesso aos 08, 11, 16, 25, 27, 32, 39; mas não aos 01, 3-4, 6, 7, 9-10, 15, 18, 20, 23, 28, 33, 35-37, 40-42.	
<i>Gracilisuchus sfpanicicorum</i>	Romer (1972b:11, 15-16); Binkman (1981b:36); Arcucci (1989:31, 41); Parrish (1993:20, 25); Clark <i>et al.</i> (2000:17, 22, 24, 28, 39-40).	Preferiu-se ser cauteloso em aceitar o estado tabulado (07) por Parrish (1993).
<i>Postosuchus kirpatricki</i>	Long & Murry (1995:4, 10, 11, 14-15, 20, 23, 35, 38); Gower & Sennikov (1996:07); Clark <i>et al.</i> (2000:39).	Os 16, 22 são dependentes do 05, que possui morfologia indeterminada.
<i>Pseudhesperosuchus jachaleri</i>	Bonaparte (1971b:1, 4, 9-10, 12-13, 15-16, 21, 26, 31, 35; 1997:07, 28); Clark <i>et al.</i> (2000:05, 11, 14, 17, 22, 24-25, 40-41).	Os 16, 22 são dependentes do 05, que possui morfologia indeterminada.
<i>Alligator mississippiensis</i>	Parrish (1987:4, 9-10, 33); Frey (1988a:16, 19, 22); Brochu (1999:07, 11, 14-15, 20, 24, 29, 37).	Embora os dentes posteriores não sejam recurvados, eles são transversalmente comprimidos (015).