



A Postura Locomotora de *Protolipterna ellipsodontoides* Cifelli, 1983 (Mammalia: Litopterna: Protolipternidae) da Bacia de São José de Itaboraí, Rio de Janeiro (Paleoceno superior)
The foot posture of *Protolipterna ellipsodontoides* Cifelli, 1983 (Mammalia: Litopterna: Protolipternidae) of
São José de Itaboraí Basin, Rio de Janeiro (Late Paleocene)

Ana Carolina Fortes Bastos & Lílian Paglarelli Bergqvist

Laboratório de Macrofósseis, Departamento de Geologia/Instituto de Geociências/UFRJ. Avenida Athos da Silveira Ramos, 274.
Centro de Ciências Matemáticas e da Natureza, bloco G, Cidade Universitária. Rio de Janeiro/RJ, Brasil. 21941-916
e-mail: carolfbastos@gmail.com; bergqvist@geologia.ufrj.br

Recebido em: 30/03/2007 Aprovado em: 27/07/2007

Resumo

Os Litopterna são ungulados primitivos, endêmicos do Cenozóico Sul-Americano. Surgiram no Paleoceno superior (Itaboraiense) e se extinguíram no Pleistoceno superior (Lujanense). A ordem Litopterna é dividida em dois grandes grupos com base nas suas características dentárias: os Bunolipterna, nos quais está inserida a família Protolipternidae, é composto por táxons com dentes primitivos, bunodontes; e os Lopholipterna, que abriga os táxons com dentes derivados, lofodontes. Ambos possuem morfologia esquelética derivada e uniforme desde as primeiras formas. A Bacia de Itaboraí está situada no distrito de São José, município de Itaboraí, estado do Rio de Janeiro. Está preenchida por diferentes tipos de calcários cortados por canais de dissolução, onde a maior parte dos fósseis foi coletada. *Protolipterna ellipsodontoides* foi descrita em 1983 com base exclusivamente em características dentárias, e posteriormente a ela foram associados elementos esqueléticos. Este trabalho objetiva reconhecer, através de análises multivariadas, a postura locomotora de *P. ellipsodontoides*. O material analisado compreendeu 165 ossos, incluindo fêmures, astrágalos, calcâneos e metatarsos III pertencentes à Coleção de Mamíferos Fósseis do Departamento Nacional da Produção Mineral, no estado do Rio de Janeiro, Brasil. A metodologia empregada utilizou medidas lineares e curvilíneas nos ossos supracitados, as quais foram submetidas aos métodos estatísticos Análise de Componentes Principais (ACP) e Análise de Função Discriminante (DFA). O resultado destas análises indicou uma postura digitígrada para *P. ellipsodontoides*. A associação desta postura com outras características morfofuncionais desta espécie é indicativa de um hábito cursorial, mas com possível capacidade saltatorial, como é típico de pequenos mamíferos.

Palavras-chave: Litopterna; Bacia de Itaboraí; Paleoceno; análises estatísticas

Abstract

The Litopterna is a group of endemic South America ungulates that lived from Late Paleocene (Itaboraiense) to Late Pleistocene (Lujanense). The order is divided in two large groups based on dental features: the Bunolipterna, in which the Protolipternidae is placed, is composed by taxa with primitive bunodont teeth; and the Lopholipterna, grouping taxa with derived lophodont teeth. In both the postcranial morphology is derived and uniform since the early forms. The Itaboraí Basin, located at São José district, Itaboraí city, Rio de Janeiro state, is filled with different kinds of limestones, cut vertically by fissure fill deposits, where most of the fossils were collected. *Protolipterna ellipsodontoides* was described in 1983 based on dental features, but later postcranial bones were associated to this species. The main goal of this article is to infer the foot posture of *P. ellipsodontoides*. The material studied consists of femora, astragali, calcanea and metatarsals III, comprising 165 bones. All fossils were deposited in the fossil mammal collection of Departamento Nacional da Produção Mineral, in Rio de Janeiro state, Brasil. The methodology employed consisted of 15 linear and curvilinear measurements, which were submitted to a multivariate analysis (Principal Component Analysis - PCA and Discriminant Function Analysis - DFA). The results suggested a digitigrade posture to *P. ellipsodontoides*. Other morphological features of the skeleton, associated with a digitigrades posture, are suggestive of a cursorial locomotion, but with probable saltatory habits.

Keywords: Litopterna; Itaborai Basin; Paleocene; statistical analysis

1 Introdução

A Bacia São José de Itaboraí, localizada no município de Itaboraí, no Estado do Rio de Janeiro, é uma das menores bacias brasileiras, com cerca de 1.000 metros de comprimento por 500 m de largura. Apesar das reduzidas dimensões, possui uma biota bastante diversificada, com mais de 80 gêneros distribuídos entre vegetais, gastrópodes, anfíbios, répteis, aves e mamíferos. Os fósseis estão muito bem preservados, mas os esqueletos das diversas espécies foram encontrados dissociados e misturados (Bergqvist, 1996; Bergqvist *et al.*, 2006).

A Bacia de Itaboraí foi preenchida por diferentes tipos de rochas calcárias, cortadas verticalmente por canais de dissolução, onde a maior parte dos fósseis foi coletada. Ela é a única bacia brasileira a preservar registros da fauna continental que habitou o Brasil no início da era Cenozóica. Com base na sua mastofauna, tem sido datada como de idade neopaleocena (aprox. 58 Ma; Bergqvist *et al.*, 2006).

Os mamíferos constituem o grupo mais abundante e diversificado da bacia, e dentre eles, *Protolipterna ellipsodontoides* (Cifelli, 1983a) é a espécie mais abundante. Diferente das demais espécies presentes na Bacia de Itaboraí, todos os fósseis atribuídos a esta espécie apresentam coloração marrom e foram coletados em um único canal de dissolução, no ano de 1968 (Bergqvist, 1996).

Protolipterna ellipsodontoides é a espécie mais recentemente reconhecida para a fauna de mamíferos de Itaboraí (Figura 1). Como as demais espécies (exceto *Carodnia vieirai* Paula Couto, 1952), *P. ellipsodontoides* foi proposta com base exclusivamente na sua morfologia dentária (Cifelli, 1983a). Estudando o padrão morfológico dos diversos astrágalos e calcâneos de mamíferos recuperados da Bacia de Itaboraí, Cifelli (1983b) atribuiu um determinado padrão a uma forma inominada de Litopterna, posteriormente associado a *P. ellipsodontoides* (Cifelli, 1993). Bergqvist (1996) ampliou o conhecimento do esqueleto pós-craniano dos ungulados de Itaboraí, associando diversos outros ossos às espécies. Por sua restrição a uma única fenda, e pela coloração escura dos ossos, a associação proposta para *P. ellipsodontoides* foi a



Figura 1 Ossos associados a *Protolipterna ellipsodontoides*. Em evidência os ossos utilizados neste artigo para a realização das medidas: A) úmero; B) ulna; C) fêmur; D) tíbia; E) ossos do tarso (em destaque calcâneo e astrágalo); F) metatarsos (em destaque metatarso III).

(Bergqvist, 2005).

mais segura.

Os Litopterna são ungulados primitivos, endêmicos do Cenozóico Sul-Americano. Surgiram no Paleoceno superior (Itaboraiense) e se extinguíram no Pleistoceno superior (Lujanense). A ordem Litopterna é dividida em dois grandes grupos com base nas suas características dentárias: os Bunolipterna, onde está inserida a família Protolipternidae, é composto por táxons com dentes primitivos, bunodontes; e os Lopholipterna, que abriga os táxons com dentes derivados, lofodontes (Figura 2). Ambos possuem morfologia esquelética mais derivada que a dos primitivos ungulados paleocênicos, e uniforme desde as primeiras formas

Até o momento nenhum estudo funcional foi realizado sobre os restos esqueléticos dos Litopterna de Itaboraí. Sabe-se que a partir do Oligoceno (nenhum esqueleto de Litopterna eocênico é conhecido) as formas de Litopterna tornaram-se tridáctilas (e posteriormente monodáctilas) e digitígradas (Scott, 1910; Loomis, 1914). *Protolipterna ellipsodontoides* possuía morfologia dentária primitiva, era pentadáctilo, mas seu calcâneo e astrágalo já apresentavam o padrão morfológico dos litopternas mais derivados. No entanto, alguns mamíferos paleocênicos, como *Hyopsodus* (ver Gazin, 1968) e *Chriacus* (ver Rose, 1987), apresentavam o padrão

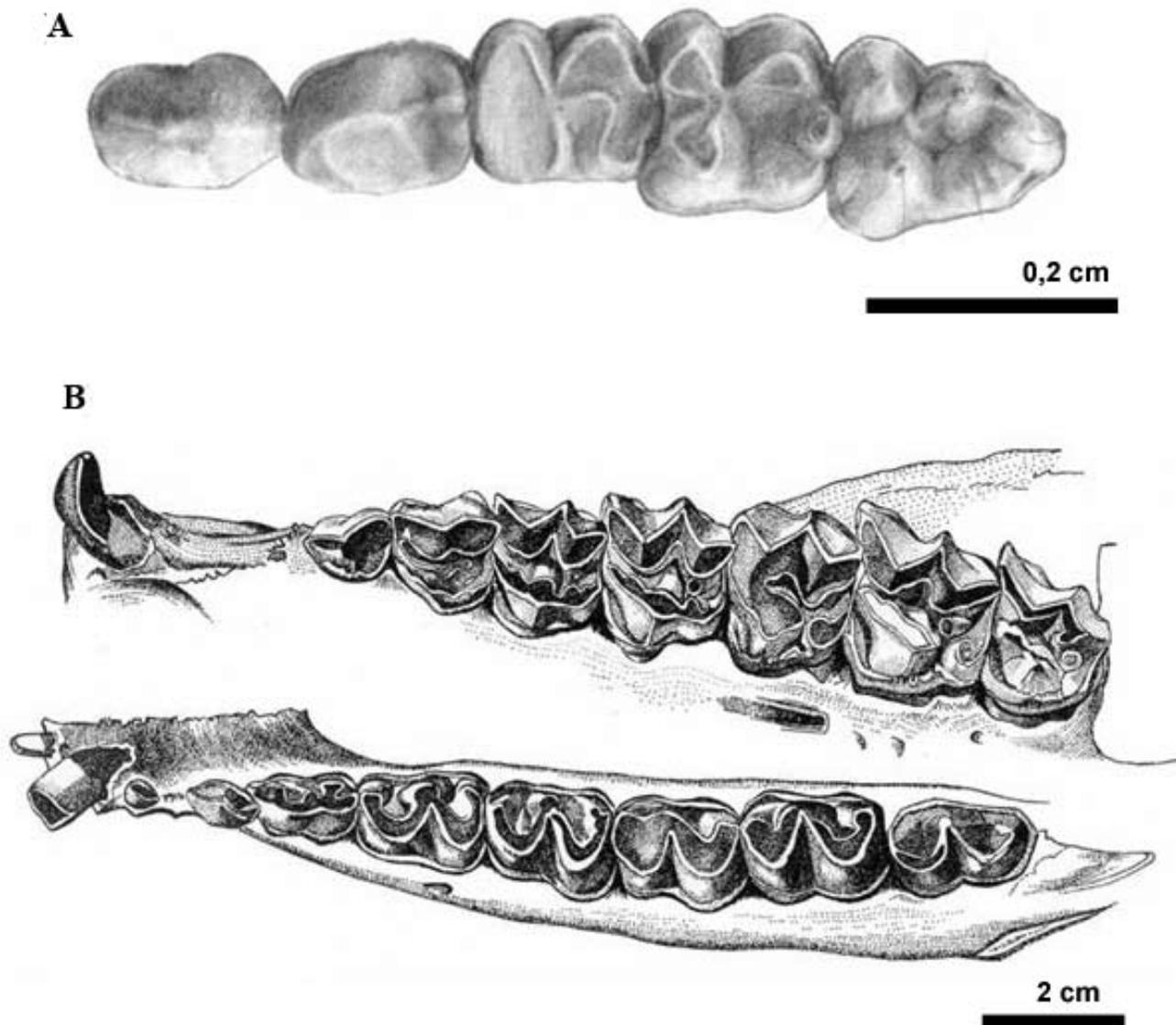


Figura 2 Comparação entre a morfologia dentária dos Bunolipterna (A) e Lopholipterna (B). Retirado de Scott (1910) e Cifelli (1983a).

mais primitivo de postura (plantígrada). Como nem todos os ossos do tarso foram encontrados, não é possível reconhecer sua postura de locomoção através da articulação dos ossos, ainda que algumas inferências possam ser feitas sobre a morfologia destes. Como a postura locomotora colabora para o entendimento do provável nicho ecológico dos mamíferos fósseis, objetiva-se neste trabalho a interpretação do hábito de locomoção de *P. ellipsodontoides*.

2 Metodologia

O material estudado compreende 165 ossos de *Protolipterna ellipsodontoides*, incluindo dezesseis fêmures, dois metatarsos, 71 astrágalos e 76 calcâneos (Figura 3), pertencentes à Coleção de Mamíferos Fósseis do Departamento Nacional da Produção Mineral, Rio de Janeiro, Brasil.

A metodologia utilizada neste trabalho seguiu a proposta de Carrano (1997) que, através da análise multivariada de algumas medidas de ossos do membro posterior de 61 espécies de mamíferos recentes, buscou reconhecer estatisticamente as posturas plantígrada (falanges, metatarsos e tarso apoiados no substrato) e digitígrada (calcanhar e metatarsos proximais afastados do substrato). A metodologia foi testada pelo próprio autor na predição da postura em algumas formas fósseis (*Macrauchenia* e *Smilodon*), que foram incluídas nas análises realizadas neste trabalho, aumentando o número de casos para 63.

Neste trabalho foram realizadas quinze medidas nos ossos de *P. ellipsodontoides*: três no fêmur (CFM - circunferência do fêmur na região média; LTF - largura da tróclea do fêmur; PTF - profundidade da tróclea do fêmur no ponto mais profundo); oito no astrágalo (DCT1 e DCT2 - distância de cada crista até o ponto mais profundo da tróclea do astrágalo; PTA - profundidade da tróclea do astrágalo; DCT - distância entre as cristas da tróclea (DCT = DCT1 + DCT2); DCA1 - distância do ângulo dorso-lateral da cabeça do astrágalo a uma linha imaginária paralela à tróclea, passando pelo ângulo planto-medial da cabeça; DCA2 - distância do ângulo planto-medial da cabeça do astrágalo a uma linha imaginária perpendicular à tróclea passando pelo ângulo dorso-lateral da cabeça; CTA - curvatura da tróclea do astrágalo; CTAs - comprimento da tróclea do astrágalo); duas no calcâneo (LTC - largura da tuberosidade do calcâneo na região média; CTC -



Figura 3 Ossos de *Protolipterna ellipsodontoides* utilizados para a realização de medidas: (A) fêmur; (B) metatarso III; (C) calcâneo; (D) astrágalo.

comprimento da tuberosidade do calcâneo) e duas no metatarso (LM3 - largura do metatarso III na região média; CM3 - comprimento do metatarso III) (Figura 4).

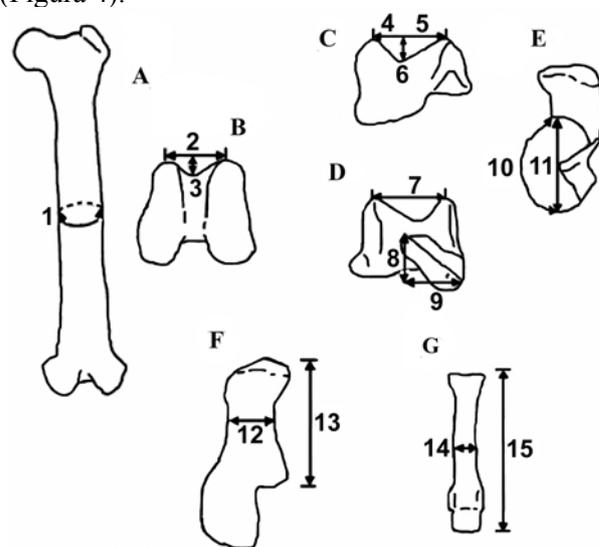
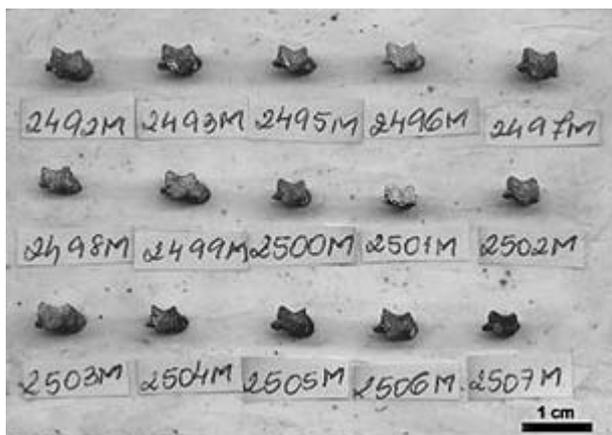


Figura 4 Medidas utilizadas neste artigo. (A) fêmur esquerdo em vista anterior; (B) fêmur esquerdo em vista distal; (C) astrágalo direito em vista proximal; (D) astrágalo direito em vista distal; (E) astrágalo direito em vista lateral; (F) calcâneo esquerdo em vista lateral; (G) metatarso em vista dorsal. 1 - CFM; 2 - LTF; 3 - PTF; 4 - DCT1; 5 - DCT2; 6 - PTA; 7 - DCT; 8 - DCA1; 9 - DCA2; 10 - CTA; 11 - CTAs; 12 - LTC; 13 - CTC; 14 - LM3;

15 – CM3. Retirado de Carrano (1997).

As medidas lineares 12, 13, 14 e 15 foram realizadas diretamente no fóssil com o auxílio de um paquímetro digital Mitutoyo, com precisão de 0,05mm, e as medidas curvilíneas realizadas com o auxílio de fios de cobre.

Devido ao pequeno tamanho dos ossos, algumas medidas foram obtidas sobre imagens digitais. Para obtenção destas imagens os ossos foram primeiramente posicionados lado a lado em uma “cama de massa de modelar” (Figura 5) e escaneados ou fotografados nas vistas necessárias para a realização das medidas. Para as medidas 10 e 11, as imagens foram impressas e então realizadas com o auxílio de fio de cobre sobre a imagem. Por outro lado, as medidas lineares 2 a 9 foram obtidas através das imagens virtuais com o auxílio do



programa CorelDraw 12.

Figura 5 Cama de massa de modelar com os astrágalos posicionados para serem escaneados.

A média de cada medida obtida para *Protolipterna ellipsodontoides*, juntamente com as medidas das 63 espécies de mamíferos realizadas por Carrano (1997), foram analisadas estatisticamente com o auxílio do programa Statistica 6.0. Visando reduzir o efeito do tamanho na variabilidade (Gingerich, 1974), as análises foram realizadas com as medidas convertidas em logaritmo natural.

A primeira análise realizada foi a Análise de Componente Principal (ACP). Segundo Manly (2000), a ACP objetiva reduzir o número de variáveis que necessitam ser consideradas, a um pequeno número de índices (componentes principais), que

são combinações lineares das variáveis originais. Geralmente, o CP1 está relacionado a diferença de tamanho entre as espécies envolvidas na análise, e os demais componentes representam a diferença na forma das espécies (Manly, 2000).

O segundo método utilizado foi a Análise de Função Discriminante (ADF). Esta análise busca descobrir se é possível separar dois ou mais grupos com base nas medidas disponíveis (Manly, 2000). Neste trabalho, foram consideradas duas categorias posturais – digitigrado e plantigrado – e a ADF realizada sobre a média de cada uma das quinze medidas citadas anteriormente.

3 Resultados

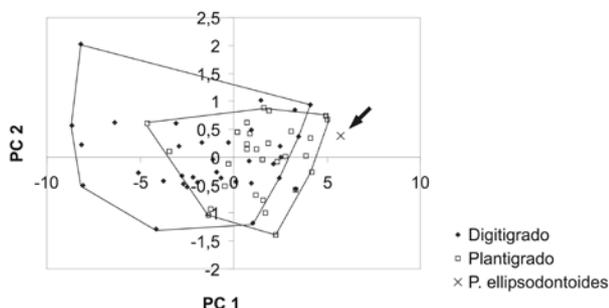
A Análise de Componentes Principais aqui realizada foi baseada em menor número de medidas que em Carrano (1997), pois somente o metatarsal III de *Protolipterna ellipsodontoides* é conhecido. Para a realização desta análise, utilizamos não quinze, mas sim quatorze medidas, pois a medida sete (DCT) é o somatório das medidas quatro e cinco (DCT1 e DCT2, respectivamente). Dos quatorze componentes principais resultantes, os dois primeiros explicaram mais de 90% das variações dos dados (CP1 = 89,92% e CP2 = 2,82%). Diferentemente de Carrano (1997) todas as variáveis correlacionaram negativamente com CP1 (Tabela 1). As medidas com maior peso nesta análise foram o DCA2, LTC, CTAs e LM3, que em Carrano (1997) também apresentaram um peso relativamente alto. No entanto, as variáveis que não puderam ser medidas em *P. ellipsodontoides* (abertura proximal e distal de todos os metatarsais articulados) foram as que apresentaram o maior peso naquele trabalho.

| | PC1 | | PC2 |
|------|-----------|------|----------|
| DCA1 | -0,066316 | PTA | 0,91100 |
| PTA | -0,069825 | PTF | 0,60082 |
| CM3 | -0,071701 | DCT1 | 0,13993 |
| PTF | -0,072243 | LM3 | 0,10480 |
| CTA | -0,076105 | CTC | 0,03999 |
| LTF | -0,076698 | CFM | 0,01628 |
| DCT1 | -0,077017 | DCT2 | 0,00469 |
| CTC | -0,077069 | DCA2 | -0,02879 |
| DCT2 | -0,077086 | LTF | -0,10257 |
| CFM | -0,077749 | CM3 | -0,12637 |
| LM3 | -0,077798 | CTAs | -0,14193 |
| CTAs | -0,077849 | LTC | -0,15818 |
| LTC | -0,077970 | CTAs | -0,20699 |
| DCA2 | -0,077976 | DCA1 | -1,09094 |

Tabela 1 Peso das variáveis nos componentes principais CP1 e

CP2, distribuídas em ordem decrescente.

O gráfico resultante de CP1 x CP2 não demonstrou uma distinção clara entre as duas posturas locomotoras (plantígrada e digitígrada), uma vez que houve uma sobreposição entre estas (Figura 6). Este resultado pode ser consequência da exclusão, nesta análise, das variáveis supra-citadas. Observa-se também neste gráfico que *Protolipterna ellipsodontoides* não foi posicionado no alcance da variação de uma ou outra postura. No entanto, talvez devido à forte influência do CP1 nesta análise, explicando quase 90% das variações, *P. ellipsodontoides* se aproximou das formas de menor tamanho, que casualmente apresentam postura plantígrada (com uma exceção - vide Carrano, 1997,



Apêndice 1).

Figura 6 Gráficos da relação de alguns componentes principais. Notar a inexistência de um padrão de separação entre os dois grupos.

A Análise de Função Discriminante (AFD), diferentemente da Análise de Componentes Principais, demonstrou uma significativa habilidade de prever a postura dos dois grupos (λ de Wilkson = 0,2565; $F_{14,48} = 9,9375$; $p < 0,00001$), ou seja, que os dois grupos apresentam diferenças morfológicas relevantes no esqueleto apendicular. De acordo com esta análise, as variáveis com maior peso na separação das duas posturas e na predição da postura de *Protolipterna ellipsodontoides* como digitígrada foram LTC, LM3 DCA2 e CM3 (Tabela 2). As três primeiras variáveis foram as mesmas que obtiveram o maior peso na APC, ressaltando a importância do metatarso e do calcâneo na diferenciação das duas posturas.

| Medidas | Raiz 1 |
|-----------|----------|
| CFM | 0,27081 |
| LTF | 0,19561 |
| PTF | -0,38180 |
| PTA | 0,44472 |
| DCT1 | -0,22565 |
| DCT2 | 0,40702 |
| CTA | 1,48850 |
| CTAs | 0,81932 |
| DCA1 | 0,40122 |
| DCA2 | -2,26103 |
| CTC | 0,17318 |
| LTC | -4,36464 |
| CM3 | 1,19330 |
| LM3 | 2,39169 |
| Autovalor | 2,89845 |

Tabela 2 Coeficiente canônico das variáveis na Análise de Função Discriminante.

A AFD foi eficiente na predição da postura em 96,9% dos casos (táxons) incluídos na análise. Com relação a *P. ellipsodontoides*, a probabilidade deste possuir postura locomotora digitígrada é superior a 99%.

Os valores canônicos (fatores da função discriminante) gerados pela AFD, para as medidas dos animais plantígrados e digitígrados, foram plotados num diagrama tipo *box plot* para as duas medidas. Neste observa-se que o valor canônico de *P. ellipsodontoides* encontra-se dentro do intervalo relacionado à postura digitígrada (Figura 7).

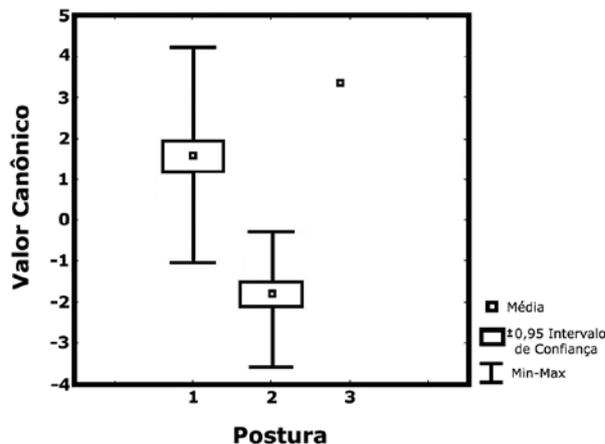


Figura 7 Box-Plot dos valores canônicos para as posturas (1) digitígrada, (2) plantígrada e (3) de *Protolipterna*

ellipsodontoides. Notar a localização de *P. ellipsodontoides* dentro do intervalo correspondente aos mamíferos digitígrados.

4 Discussão

Apesar de na primeira análise estatística (ACP) *Protolipterna ellipsodontoides* ter se aproximado mais de formas com postura plantígradas, a ADF mostrou que existe uma probabilidade superior a 99% de esta espécie apresentar postura digitígrada. Como será discutido abaixo, *P. ellipsodontoides* apresenta uma série de feições morfológicas relacionadas ao hábito cursorial. Assim, assume-se aqui esta postura para esta espécie.

As extremidades anteriores e posteriores são reconhecidas por refletirem a diversidade da locomoção, uma vez que os hábitos locomotores são expressos diferentemente na morfologia da mão e do pé (Weisbecker & Schimid, 2007).

Uma postura digitígrada da pata posterior foi associada por Hildebrand (1995) a capacidade de corrida (cursorialidade) em dinossauros, aves, mamíferos carnívoros e nos ancestrais dos ungulados, mas vale ressaltar que alguns mamíferos digitígrados (e.g. *Viverra*, *Orycteropus*; Nowak, 1991) não são cursoriais.

Segundo Carrano (1997), os metatarsais dos animais digitígrados são relativamente mais longos que os dos plantígrados e, por isso, possuem uma passada maior, o que leva a um deslocamento mais veloz com menor uso de força. Acrescenta também que diversas feições morfológicas (e.g. metatarsais longos, tróclea do astrágalo e fêmur profundas, tróclea do astrágalo simétrica) e as proporções dos membros dos animais digitígrados revelam que eles foram construídos para exercer velocidade, não força. Janis & Willhem (1993), com base na observação de roedores, discordam da associação do hábito digitígrado com maior velocidade ou eficiência na corrida, sugerindo que nestes animais a postura digitígrada estaria mais relacionada com sua habilidade de dispersão (*ranging ability*).

Com base no estudo de roedores Caviomorpha, que apresentam uma grande variabilidade anatômica e ecológica, mas com um padrão esquelético bastante generalizado (Elissamburu & Vizcaíno, 2004). Weisbecker & Schmid (2007) concluíram que os autopódios das espécies cursoriais apresentam falanges curtas e metapodiais alongados. Mais ainda, formas cursoriais possuem extremidades

posteriores mais longas que as anteriores, devido ao grande alongamento dos metatarsos. Os metapodias de *Protolipterna ellipsodontoides* foram associados por Bergqvist (1996) a esta espécie, com base no tamanho relativo, abundância e morfologia, e não se pode definir se (e quais) pertençam ao mesmo indivíduo. No entanto, o comprimento médio dos metatarsais é 20% maior que o dos metacarpais.

Elissamburu (2004) e Elissamburu & Vizcaíno (2004) observaram, através de uma série de índices, que os membros posteriores estão claramente relacionados com o hábito de vida. Concluíram que o fêmur das formas cursoriais é mais delgado e o trocânter maior se estende acima do nível da cabeça. Ambas as características estão presentes no fêmur de *P. ellipsodontoides* (vide Figura 3).

Cifelli (1983b) observou que algumas especializações do calcâneo e do astrágalo dos litopternas de Itaboraí resultavam num movimento estritamente ortal das articulações do pé e numa rápida flexão cruro-tarsal. Tais especializações estariam associadas tanto ao hábito cursorial como saltador, mas que devido ao pequeno tamanho das formas de Itaboraí, Cifelli (1983b) sugeriu que os primitivos litopternas de Itaboraí tenham tido um modo de locomoção mais saltatorial (não ricocheteador) que cursorial. Segundo Rose (1982), entre pequenos mamíferos não existe uma distinção clara entre o hábito cursorial e o saltatorial, e muitas espécies possuem uma combinação de ambos, como os pequenos tragulídeos modernos. Zack *et al.* (2005) listaram uma série de especializações nos ossos apendiculares (e.g. crista supinatória do úmero fraca, fossa olecraneana perfurada, trocânter maior do fêmur acima do nível da cabeça, colo do fêmur pequeno e distinto, crista cnemial da tibia curta e marcada, tróclea do astrágalo sem forâmen astragalar, tuberosidade do calcâneo alongada e delgada) que estão presentes tanto em mamíferos com hábitos saltatoriais como cursoriais. Estas especializações são observadas em *Protolipterna ellipsodontoides* (Figura 1; Bergqvist, 1996), com exceção da fusão da tibia e fibula no terço inferior.

Apresença de fósseis de Ulmaceae Bombacaceae na Bacia de Itaboraí (Bergqvist *et al.*, 2006) sugere um ambiente de florestas tropicais e subtropicais para a região, como ocorre no mesmo período de tempo no Noroeste Argentino (Quattrocchio, 2006), um ambiente não propício a uma cursorialidade estrita,

como a observada em perissodáctilos.

A proposta de Cifelli (1983b) de que a postura digitígrada de *P. ellipsodontoides* esteja relacionada a um hábito mais saltatorial que cursorial necessita de mais estudos morfo-funcionais e estatísticos, envolvendo mamíferos recentes com capacidade saltatorial, para ser corroborada ou refutada. No entanto, com base na afirmação de Rose (1982), é possível que *P. ellipsodontoides* possuísse também habilidades saltatoriais.

Assim, considera-se aqui, que a postura digitígrada de *P. ellipsodontoides* estaria associada a um hábito cursorial, com possíveis habilidades saltatoriais, uma vez que outros ossos do esqueleto de *P. ellipsodontoides* sugerem que esta era a espécie que apresenta habilidades cursoriais mais desenvolvidas dentre as espécies de mamíferos da Bacia de Itaboraí (Bergqvist, 1996).

5 Conclusão

Dentre as análises estatísticas realizadas, baseadas na proposta de Carrano (1997), a Análise de Função Discriminante foi a mais eficiente na predição da postura de *Protolipterna ellipsodontoides* como digitígrada. A associação desta postura com outras feições anatômicas presentes no esqueleto desta espécie sugeriram um hábito cursorial, com possível capacidade saltatorial, associado ao ambiente florestal denso que existia na época.

Este resultado contribui para a interpretação do nicho ecológico dos litopternas da Bacia de Itaboraí, e também fornece informações fundamentais para uma correta reconstrução e montagem do esqueleto desta espécie (em desenvolvimento).

6 Agradecimentos

As autoras agradecem ao Dr. Ronaldo Fernandes (Departamento de Vertebrados, Museu Nacional - UFRJ), Dr. Luis Paulo V. Braga, Dr^a Sonia B. Cunha e Dr. João Ismael D. Pinheiro (Departamento de Estatística, UFRJ), pela ajuda nas análises estatísticas. A Marcello Pojucan (Ciências Materiais, UFRJ), pelas explicações físicas que envolvem a biomecânica dos diferentes tipos de postura, e a todos os colegas do Laboratório de Macrofósseis (Departamento de Geologia, UFRJ),

pelos críticas e sugestões. Agradecemos também aos revisores, Dr. Oscar Rocha Barbosa e Mariana Loguercio (Departamento de Zoologia, UERJ), pelas sugestões e críticas para melhoria do manuscrito.

Este estudo contou com o apoio do CNPq e Instituto Virtual de Paleontologia/FAPERJ através de bolsas de pesquisa concedida às autoras.

6 Referências

- Bergqvist, L.P. 1996. *Reassociação do Pós-Crânio às Espécies de Ungulados da Bacia de S. J. de Itaboraí (Paleoceno), Estado de Rio de Janeiro, e Filogenia dos "Condylarthra" e Ungulados Sul-Americanos com Base no Pós-Crânio*. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Tese de Doutorado, 406p.
- Bergqvist, L.P. 2005. Postcranial Synapomorphies Supporting the Monophyly of the Order Litopterna. In: CONGRESSO LATINO AMERICANO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 2, Rio de Janeiro, 2005. *Boletim de Resumo*, Rio de Janeiro, Museu Nacional, p. 48-19.
- Bergqvist, L.P.; Moreira, A.L. & Pinto, D.R. 2006. *Bacia de São José de Itaboraí – 75 anos de história e ciência*. Rio de Janeiro, CPRM / SBG. 83p.
- Carrano, M.T. 1997. Morphological Indicators of Foot in Mammals: a Statistical and Biomechanical Analysis. *Zoological Journal of Linnean Society*, 121 (1): 77-104.
- Cifelli, R.L. 1983a. The Origin and Affinities of South American Condylarthra and Early Tertiary Litopterna (Mammalia). *American Museum Novitates*, 2772: 1-49.
- Cifelli, R.L. 1983b. Eutherian tarsals from the late Paleocene of Brazil. *American Museum Novitates*, 2761: 1-31.
- Cifelli, R.L. 1993. The phylogeny of the native South American Ungulates. In: SZALAY, F. S.; NOVACEK, M.J. & MCKENNA, M.C. (eds.). *Mammal Phylogeny - Placentals*. New York, Springer-Verlag, p. 195-216.
- Elissamburu, A. 2004. Análisis morfométrico y morfofuncional del esqueleto apendicular de *Paedotherium* (Mammalia, Nototungulata). *Ameghiniana*, 41(3): 363-380.
- Elissamburu, A. & Vizcaino, S.F. 2004. Limb

- proportions and adaptations in caviomorph rodents (Rodentia: Caviomorpha). *Journal of Zoology*, 262: 145-159.
- Gazin, C.L. 1968. A study of the Eocene condylarthran mammal *Hyopsodus*. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 153 (4): 1-90.
- Gingerich, P.D. 1974. Size variability of the teeth in living mammals and diagnosis of closely related sympatric fossil species. *Journal of Paleontology*, 48 (5): 895-903.
- Hildebrand, M. 1995. *Analysis of vertebrate structure*. New York, John Wiley & Sons. 657p.
- Janis, C.M. & Wilhelm P.B. 1993. Were there mammalian pursuit predators in the Tertiary? Dances with wolf avatars. *Journal of Mammalian Evolution*, 1: 103-125.
- Loomis, F. B. 1914. *The Deseado Formation of Patagonia*. Concord N. H., The Runford, 232p.
- Manly, B.F.J. 2000. *Multivariate Statistical Methods - a primer*. 2^a ed. New York, Chapman & Hall, 215p.
- Mckenna, M. & Bell, S.K. 1997. *Classification of Mammals Above The Species level*. New York, Columbia University Press, 632 p.
- Paula-Couto, C. 1979. *Tratado de Paleomastozoologia*. Rio de Janeiro, Academia Brasileira de Ciências, 590p.
- Quattrocchio, M. 2006. Palynology and paleocommunities of the Paleogene of Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 9(1): 101-108.
- Rose, K.D. 1982. The skeleton of *Diacodexis*, oldest known artiodactyl. *Science*, 216: 621-623.
- Rose, K.D. 1987. Climbing adaptations in the early Eocene mammal *Chriachus* and the origin of Artiodactyla. *Science*, 236: 314-316.
- Scott, W. B. 1910. *Litopterna of the Santa Cruz beds*. Princeton, The University of Princeton. 156p (Reports of the Princeton University Expedition to Patagonia, 1896-1899, v. 7, parte 1).
- Weisbecker, V. & Schmid, S. 2007. Autopodial skeletal diversity in hystricognath rodents: functional and phylogenetic aspects. *Mammalian Biology*, 72(1): 27-44.
- Zach, S.P.; Penkrot, T.A.; Bloch, J.I. & Rose, K.D. 2005. Affinities of 'hyposodontids' to elephant shrews and a Holarctic origin of Afrotheria. *Nature*, 434: 497-501.