



**PROGRAMA DE  
PÓS-GRADUAÇÃO  
EM GEOCIÊNCIAS  
E MEIO AMBIENTE**

---

---

Instituto de Geociências e Ciências Exatas  
**Campus de Rio Claro**

Rio Claro – SP

2020



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

“Júlio de Mesquita Filho”

Instituto de Geociências e Ciências Exatas

*Campus* Rio Claro

LUIZ ANTONIO LETIZIO

**REVISÃO DE EUMANIRAPTORIFORMES E ORIGEM DO VÔO  
EM AMNIOTAS AVIANOS**

Dissertação de Mestrado apresentada ao Instituto de  
Geociências e Ciências Exatas do *Campus* Rio  
Claro, da Universidade Estadual Paulista “Júlio de  
Mesquita Filho”, como parte dos requisitos para  
obtenção do título de Mestre em

Orientador: Reinaldo J. Bertini

Rio Claro - SP

2020

L648r      Letizio, Luiz Antonio  
Revisão de eumaniraptoriformes e evolução do voo em amniotas  
avianos / Luiz Antonio Letizio. -- Rio Claro, 2020  
124 p.  
  
Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp),  
Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Rio Claro  
Orientador: Reinaldo José Bertini  
  
1. Paleobiologia. 2. Classificação zoológica. 3. Ornitologia. I.  
Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de  
Geociências e Ciências Exatas, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

LUIZ ANTONIO LETIZIO

REVISÃO DE EUMANIRAPTORIFORMES E ORIGEM  
DO VÔO EM AMNIOTAS AVIANOS

Dissertação de Mestrado apresentada ao  
Instituto de Geociências e Ciências Exatas do  
Câmpus de Rio Claro, da Universidade  
Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”,  
como parte dos requisitos para obtenção do  
título de Mestre em Geociências e Meio  
Ambiente

Comissão Examinadora

Prof. Dr. Reinaldo José Bertini

Prof. Dr. Sergio Roberto Posso

Prof. Dr. Thiago Vernaschi Vieira da Costa

Conceito: Aprovado.

Rio Claro/SP, 31 de Agosto de 2020

## **AGRADECIMENTOS**

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001

## RESUMO

A presente investigação aborda o Clado Eumaniraptoriformes, com o objetivo de levantar novas propostas a respeito de suas evolução e diversificação, desde sua origem até os representantes modernos, sob uma perspectiva de parâmetros biomecânicos correlacionáveis com evolução e perda de características de voo avançado. Também se discute a respeito de interpretações mais plausíveis para comportamento e morfologia geral de morfótipos fósseis. Para isto foram compiladas informações da literatura, realizada uma análise cladística geral a respeito das características relacionadas ao voo e adaptações consequentes, e foi realizada uma análise de questões físicas e aerodinâmicas, através de *softwares* especializados em representantes das principais linhagens, para entender como eram suas características e desempenho em voo. Alguns clados estudados apresentam indícios de perda de voo ou planeio secundário, e adaptação para hábitos continentais terrestres. Clados como Scansoriopterygidae e Oviraptorosauria podem talvez ser incluídos no âmbito dos Eumaniraptoriformes, sendo originados a partir de especializações de um plano corporal eumaniraptoriforme típico. O trabalho também propõe quais características dos amniotas avianos favoreceram a sobrevivência em relação a pterossauros durante o final do Cretáceo, e investiga a hipótese de hábito arborícola no morfótipo ancestral, do qual descendem as linhagens modernas de Neognathes e Palaeognathes.

**Palavras-chave:** Paleobiologia, Classificação zoológica, Ornitologia.

## **ABSTRACT**

The present investigation on the Clade Eumaniraptoriformes, with the objective of raising new proposals regarding its evolution and diversification, from its origin to modern representatives, under a perspective of biomechanical parameters correlated with evolution and loss of advanced flight characteristics. It also discusses a respect for more plausible interpretations for the behavior and general morphology of fossil morphotypes. For this purpose, information from the literature was compiled, a general cladistic analysis was performed, regarding the characteristics related to the flight and consequent adaptations, and an analysis of the physical and aerodynamic issues was carried out through specialized software, in representatives of the main lineages, to understand how their characteristics were and flight performance. Some studied clades like Late Cretaceous Dromaeosauridae, Unenlagiidae and Oviraptorosauria, show signs of flight loss or secondary glide and adaptation to land-based continental habits. Clades such as Scansoriopterygidae and Oviraptorosauria can be included in the scope of Eumaniraptoriformes, being derivated from specializations of a typical Eumaniraptoriformes body plan. This work also purposed the characteristics of avian amniotics that favor its survival in relation to pterosaurs during the Late Cretaceous, and investigates the hypothesis of arboreal habit in the ancestral morphotype from which the modern Neognathes and Palaeognathes lineages descend.

**Keywords:** Paleobiology, Zoological classification, Ornithology.

## SUMÁRIO

|                                                |     |
|------------------------------------------------|-----|
| INTRODUÇÃO .....                               | 10  |
| MATERIAIS E MÉTODOS .....                      | 13  |
| RESULTADOS E DISCUSSÕES .....                  | 20  |
| EVOLUÇÃO EM EUMANIRAPTORIFORMES .....          | 26  |
| O FIM DO CRETÁCEO .....                        | 64  |
| PTEROSSAUROS E AMNIOTAS AVIANOS .....          | 64  |
| PENAS .....                                    | 70  |
| RETORNO AO SOLO .....                          | 80  |
| COMO VIVIAM ALGUNS EUMANIRAPTORIFORMES ? ..... | 92  |
| CONCLUSÕES .....                               | 104 |
| REFERÊNCIAS.....                               | 106 |
| ANEXO .....                                    | 117 |

\

## ÍNDICE DE ILUSTRAÇÕES

|                                                                                                                                                                     |    |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Figura 1. Cladograma representativo da evolução dos Eumaniraptoriformes.....                                                                                        | 10 |
| (PADIAN, 1998; PADIAN <i>et al.</i> , 1999). .....                                                                                                                  | 10 |
| Figura 2. Explicação gráfica das medidas “A” e “B”, utilizadas na investigação. ....                                                                                | 14 |
| Figura 3. Caractere “dentição” .....                                                                                                                                | 21 |
| Figura 4. Caractere “crânio” .....                                                                                                                                  | 25 |
| Figura 5. Esquema do plano corporal básico de um terópodo. ....                                                                                                     | 27 |
| Figura 6. Sistema respiratório de <i>Gallus</i> , retirado de FEDDE (1980) .....                                                                                    | 30 |
| Figura 7. Cladograma interpretativo .....                                                                                                                           | 34 |
| Figura 8. Suporte de Bootstrap .....                                                                                                                                | 35 |
| Figura 9. Suporte de Bremer .....                                                                                                                                   | 36 |
| Figura 10. Sinapomorfias e passos evolutivos .....                                                                                                                  | 37 |
| Figura 11. Diversificação primária em Eumaniraptoriformes.....                                                                                                      | 38 |
| Figura 12. Plano corporal ancestral em Eumaniraptoriformes.....                                                                                                     | 39 |
| Figura 13. Excepcional preservação do revestimento externo de plumas em <i>Serikornis</i> .....                                                                     | 40 |
| Figura 14. Esquema didático de Microraptorinae.....                                                                                                                 | 41 |
| Figura 15. Medição da área alar e disposição das asas em <i>Microraptor gui</i> . ....                                                                              | 44 |
| Figura 16. Parâmetros físicos e aerodinâmicos de <i>Microraptor gui</i> .....                                                                                       | 45 |
| Figura 17. Cladograma de Theropoda. ....                                                                                                                            | 47 |
| Figura 18. <i>Anomalurus</i> em voo .....                                                                                                                           | 49 |
| Figura 19. Morfologia proposta para Scansoriopterygidae.....                                                                                                        | 50 |
| Figura 20. Proposta de extensão do patágio em <i>Yi</i> .....                                                                                                       | 52 |
| Figura 21. Área do patágio proposta para <i>Yi</i> .....                                                                                                            | 53 |
| Figura 22. Área do patágio proposta para <i>Ambopteryx</i> .....                                                                                                    | 54 |
| Figura 23. Comparação morfológica entre <i>Yi</i> (esquerda) e <i>Ambopteryx</i> (direita),<br>representados na mesma escala.....                                   | 55 |
| Figura 24. Estudo das propriedades aerodinâmicas de <i>Archaeopteryx</i> .....                                                                                      | 57 |
| Figura 25. Propriedades aerodinâmicas de <i>Archaeopteryx</i> .....                                                                                                 | 58 |
| Figura 26. Modelos utilizados por Evangelista <i>et al.</i> (2014).....                                                                                             | 60 |
| Figura 27. (A) Filogenia considerada por Evangelista <i>et al.</i> (2014). (B) Filogenia resumida de<br>Zhou & Li (2009), por Evangelista <i>et al.</i> (2014)..... | 61 |
| Figura 28. Modificações morfológicas em Eumaniraptoriformes, orientadas por pressão<br>ambiental. ....                                                              | 63 |
| Figura 29. Esquema representativo das partes que compõem o aerofólio de um pterossauro<br>pterodactylóide, e a provável forma de seu patágio. ....                  | 66 |
| Figura 30. Perfil aerodinâmico da base do aerofólio em dois quirópteros, com maneiras de<br>voo distintas. ....                                                     | 67 |
| Figura 31. Mobilidade de pterossauros no solo.....                                                                                                                  | 69 |
| Figura 32. Proporção da área correspondente a penas de sustentação e empuxo, em<br>Neornithes. ....                                                                 | 73 |
| Figura 33. Formação da bolha de separação (‘stall’) nos diferentes perfis analisados. ....                                                                          | 74 |
| Figura 34. Fluxo aerodinâmico incidente a 0 grau. ....                                                                                                              | 76 |
| Figura 35. Fluxo aerodinâmico entre as penas .....                                                                                                                  | 78 |
| Figura 36. <i>Mystacina tuberculata</i> .....                                                                                                                       | 81 |
| Figura 37. Diversificação em Palaeognathes. ....                                                                                                                    | 76 |
| Figura 38. Vista lateral de <i>Aptenodytes forsteri</i> , evidenciando a postura ereta e o<br>posicionamento das patas sob o centro de gravidade. ....              | 78 |

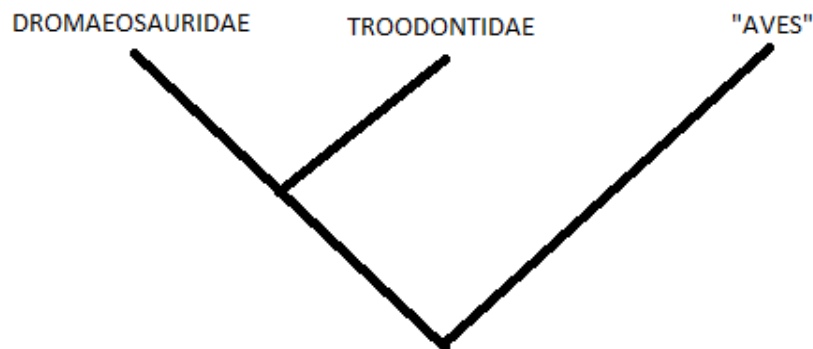
|                                                                                                                                                                                                      |     |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Figura 39. Cladograma por Feduccia & Czerkas (2015), propondo a hipótese da perda de voo secundária em Eumaniraptoriformes.....                                                                      | 80  |
| Figura 40. Propatágio evidenciado em <i>Caudipteryx</i> .....                                                                                                                                        | 81  |
| Figura 41. Cladograma simplificado de Maryanska <i>et al.</i> (2002) .....                                                                                                                           | 81  |
| Figura 42. Comparação do centro de massa em <i>Denonychus</i> e <i>Caudipteryx</i> .....                                                                                                             | 82  |
| Figura 43. Influência das dimensões de tibiotarso, tarsometatarso e falange proximal, na capacidade de empoleiramento em uma ave Neornithes generalizada.....                                        | 83  |
| Figura 45. Emu ( <i>Dromalus novaehollandiae</i> ) “in vivo”. .....                                                                                                                                  | 88  |
| Figura 46. Biomecânica dos membros posteriores de amniotas avianos. ....                                                                                                                             | 89  |
| Figura 47. <i>Tinamus guttatus</i> em repouso sobre a vegetação.....                                                                                                                                 | 90  |
| Figura 48. Esquema representativo da postura apresentada por <i>Tinamus guttatus</i> em repouso. ....                                                                                                | 91  |
| Figura 49. Cladograma representativo da diversificação em Eumaniraptoriformes, composto pela junção de dados levantados na experimentação da presente pesquisa e levantamento bibliográfico. ....    | 95  |
| Figura 50. Inserções de rêmiges, presentes em uma ulna de <i>Velociraptor</i> .....                                                                                                                  | 96  |
| Figura 51. Deinonyssauromorfo generalizado durante deslocamento, utilizando-se de suas superfícies aerodinâmicas, ou seja cauda e membros anteriores, para aumento de estabilidade e agilidade. .... | 97  |
| Figura 52. Evolução dentária em Unenlagiidae.....                                                                                                                                                    | 100 |
| Figura 53. Modo de forrageamento em Unenlagiidae (A, B, C).....                                                                                                                                      | 100 |
| Figura 54. Comparação morfológica de A) <i>Guiraparus guiraparus</i> (recente) e B) proposta de morfologia de <i>Archaeopteryx</i> considerada no estudo.....                                        | 102 |
| Figura 55. Modo de deslocamento em <i>Archaeopteryx</i> , baseado em Elzanowski (2000), e na comparação morfológica com Cuculidae recentes. ....                                                     | 103 |

## INTRODUÇÃO

Os maniraptores, ou Maniraptora, são um grupo de animais proposto por Gauthier (1986), que tem origem em dinossauros de postura bípede, essencialmente carnívoros. Ocasionalmente derivaram-se em grupos onívoros e herbívoros, como muitos oviraptorossauros, terozinossauros e amniotas avianos, como anseriformes, passeriformes e psitacíformes, por exemplo.

Os Eumaniraptoriformes (Figura 1) são o grupo de vertebrados, amniotas diápsidos, que incluem os dinossauros terópodos associáveis com o Clado Deinonychosauria e avianos (PADIAN, 1998; PADIAN *et al.*, 1999), bem como seus morfótipos transicionais.

Figura 1. Cladograma representativo da evolução dos Eumaniraptoriformes.



(PADIAN, 1998; PADIAN *et al.*, 1999).

A diversidade morfológica do grupo é admirável, abrangendo tamanhos de até 5 m de comprimento como em *Austroraptor* (NOVAS *et al.*, 2008), massas de até 860 kg em *Vorombe titan* (HANSFORD & TURVEY, 2018), envergaduras de até 7 m como em *Argentavis magnificens* (Campbell & Tonni, 1980), ou mesmo minúsculos beija-flores como *Mellisuga helenae* (Lembeye, 1850), com apenas 1,6 g e menos de 6 cm

de comprimento, e o recém descoberto eumaniraptoriforme do Cenomaniano denominado *Oculudentavis* (XING *et al.*, 2020).

Os Eumaniraptoriformes, durante o Cretáceo, apresentam distribuição cosmopolita, e ocupam grande parte dos ecossistemas continentais do período. Deinonycossauros são interpretados como ocupando nichos ecológicos semelhantes, geralmente predadores de pequeno a médio portes, com fortes evidências para o comportamento gregário, e possível estratégia de caça em grupo. As aves cretácicas vêm principalmente de depósitos costeiros marinhos, ou eventualmente não marinhos (ELZANOWSKI, 1983).

A postura bípede, como caractere basal no Grupo Eumaniraptoriformes, apresenta algumas vantagens evolutivas. A lista seria significativa. Por exemplo auxilia na manutenção de garras afiadas, pois não são desgastadas durante a locomoção. Permite um deslocamento mais eficiente, com passos mais largos e melhor aproveitamento da energia cinética, ao armazenar energia potencial elástica nos tendões, que será utilizada no próximo passo. Recrutamento de menor quantidade de músculos, para o mesmo deslocamento. E principalmente a utilização dos membros anteriores para funções além da locomoção, como por exemplo a manipulação das presas, defesas intraespecífica e interespecífica, e posteriormente o desenvolvimento de um aerofólio capaz de gerar sustentação e possibilitar o voo (FEDUCCIA, 1999; PAUL, 2002; PONTZER *et al.*, 2009; FOWLER *et al.* 2011).

A capacidade de voar distingue-se da equivalente de planar pela possibilidade de sustentar o movimento por quanto tempo for necessário, através da aplicação de energia durante o voo. Difere do planeio, onde a energia é somente consumida, seja ela potencial gravitacional, como em *Draco volans* (Squamata) e *Glaucomys* (Rodentia), ou cinética, como nos morfótipos de peixes-voadores (Exocoetidae, Beloniformes). Planar apresenta algumas vantagens pontuais, e funções bastante específicas, como curtos deslocamentos entre árvores sem a necessidade de descer ao solo, ou evasão de predadores. São presentes características de animais planadores em alguns morfótipos de Maniraptoriformes, como em Microraptorinae (XU *et al.*, 2003) e possivelmente Scansoriopterygidae (XU *et al.*, 2015).

O voo auto impulsionado caracteriza uma vantagem evolutiva marcante. Trata-se da forma mais eficiente de deslocamento para animais terrestres em termos de velocidade, energia consumida em função da distância percorrida e capacidade de vencer barreiras físicas. Possibilita que o animal explore seu ambiente em três

dimensões, alcançando recursos de difícil acesso para os demais organismos, permitindo abrigos mais seguros e ocupação de novos nichos ecológicos.

Poucos grupos animais desenvolveram plenamente tal competência, entre os vertebrados somente amniotas Eumaniraptoriformes avianos (Archosauria, Theropoda), Pterosauria (Archosauria), Chiroptera (Mammalia, Placentalia), e no âmbito dos invertebrados apenas os insetos (Insecta / Hexapoda, Pterygota) (PAUL 2002). Três hipóteses principais podem ser levantadas, a respeito da origem do voo no caso dos dinossaurianos. (A) A partir de um ponto alto, seguido de planeio, de cima pra baixo. (B) A partir de animais cursoriais, aumentando sua estabilidade e capacidade de saltar, de baixo para cima. (C) Uso de asas rudimentares, no auxílio da escalada em superfícies inclinadas (FEDUCCIA, 1999; BUNDLE & DIAL, 2003).

As evidências para todas estas propostas são encontradas no registro fóssil e no comportamento de animais recentes, o que mantém ainda aceso o debate nos dias de hoje, eventualmente com destaque maior para uma ou outra. Devido a isto é pertinente que não se descartem logo de início quaisquer propostas, em uma revisão a respeito do assunto.

O trabalho aqui desenvolvido busca acrescentar parâmetros na discussão sobre as questões que envolvem a transição entre dinossauros não avianos e avianos. Utiliza como base o desenvolvimento do voo pleno, que exigiu profundas modificações anatômicas, e por isto fornece informações a respeito de ancestralidade e diversificação do grupo. Também busca identificar características da ancestralidade comum entre as grandes linhagens recentes de Neornithes, e correlacionar as consequências da evolução dos amniotas avianos em outros grupos de amniotas voadores, contemporâneos a eles.

## MATERIAIS E MÉTODOS

Durante a investigação uma grande variedade de técnicas foi empregada, para obter uma abordagem multidisciplinar do assunto. Levou em consideração (a) fatores anatômicos descritos pela literatura, (b) observação de animais recentes na natureza, (c) estudos a respeito de Biomecânica, (d) medidas em materiais recentes fixados e espécimens fósseis. Para atingir os objetivos propostos utilizamos as abordagens a seguir.

1 - Revisão bibliográfica dos fatores anatômicos envolvidos no voo do grupo de estudo, encontrados na literatura.

2 - Descrição e mensuração de osteologia, dentição e plumagem do grupo, como medida para obtenção de caracteres.

3 - Análise filogenética dos caracteres obtidos.

4 - Abordagens da biomecânica do voo, e observações deste comportamento 'in situ' nas aves e em outros grupos de amniotas voadores.

O levantamento bibliográfico forneceu o primeiro passo a respeito de quais táxons possuem relevância para a filogenia dos Eumaniraptoriformes. Qual nível de detalhamento da abordagem traria a menor dificuldade para a análise filogenética.

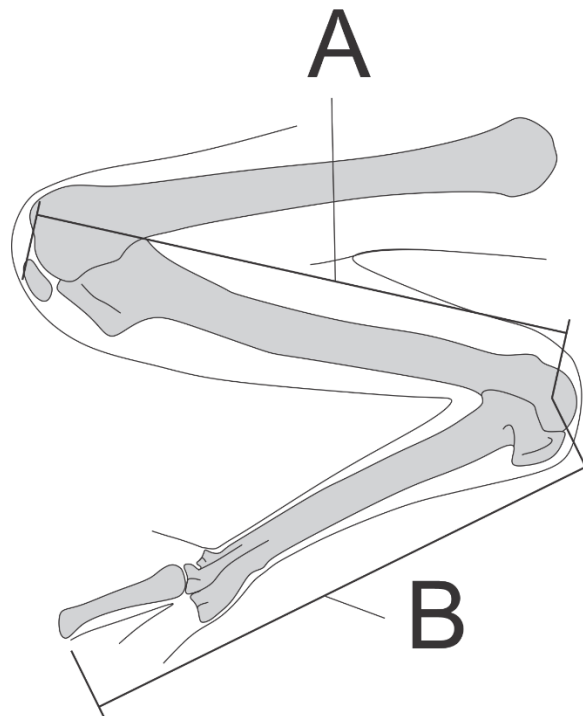
A investigação leva em consideração a observação de características presentes em amniotas avianos modernos, como ponto de partida para a identificação de possíveis passos evolutivos. Para isto foi de grande importância a construção de um arcabouço de conhecimentos a respeito de diversidade, comportamento e morfologia das aves, realizado ao longo de pelo menos seis anos de vidas didática e acadêmica dedicadas, até o presente, na observação dos amniotas avianos recentes em situações de campo e cativeiro, como nas coleções do "Zoo das Aves" em Poços de Caldas-MG, e no "Parque das Aves" em Foz do Iguaçu-PR.

Os caracteres levantados foram observados em descrições de materiais fósseis presentes na literatura, e também em espécimens fósseis e recentes fixados, presentes em coleções. Foram consultadas as descrições da literatura, as coleções de (a) Museu de Paleontologia e Estratigrafia da UNESP Rio Claro, (b) Acervo do Museu de História Natural de Taubaté. Neste último não foram possíveis medições, apenas observação de caracteres em alguns morfótipos.

O experimento a respeito do mecanismo de empoleiramento das aves Neornithes é empregado para testar a hipótese sobre o hábito arborícola do ancestral

neórnite do qual descendem Palaeognathes e Neognathes. A análise leva em consideração duas dimensões de importância biomecânica identificadas, que se traduzem na capacidade do animal de manter a sobreposição de seu centro de massa e ponto de apoio, independente do grau de flexão de seus membros posteriores. A medida “A” compreende o comprimento da primeira porção móvel dos membros posteriores, composta pela distância entre o centro da epífise distal do fêmur, e centro da epífise proximal da fíbula, uma vez que o fêmur em amniotas avianos possui movimentação reduzida (ZEFFER *et al.*, 2003). A medida “B” corresponde ao comprimento resultante entre a extremidade distal da falange proximal do dígito III, e o centro da epífise distal do tibiotarso, influenciada principalmente pelo comprimento do tarsometatarso (Figura 2). As medidas foram realizadas com paquímetro digital nos materiais onde foi possível a manipulação, e através de medição digital por meio dos softwares de imagem “CorelDRAW X7 2019”, e “ImageJ”, em imagens provenientes da literatura e bancos de imagens de estruturas anatômicas “online”.

Figura 2. Explicação gráfica das medidas “A” e “B”, utilizadas na investigação.



A escolha das ordens taxonômicas amostradas leva em consideração disponibilidades de materiais nas coleções acessadas e distribuição dos grandes clados avianos, de acordo com a filogenia de Prum *et al.* (2015), com ênfase nas formas Palaeognathes.

Amniotas avianos Neornithes das ordens abaixo listadas foram analisados nas coleções a) Coleção Didática do Departamento de Zoologia da UNESP (CDZ) em Rio Claro e b) Museu de Paleontologia e História Natural de Taubaté (MPT), e coleções 'online' em alguns casos. Os números de catálogo dos espécimens, quando foram acessíveis, são informados na sequência. Vale destacar que se trata de um caractere qualitativo (presença e ausência) que pode e deve, em caso de necessidade, ser verificado em espécimens distintos dos mesmos gêneros.

- Struthioniformes (*Struthio*, MPT)
- Aepyornithiformes (*Aepyornis*, MPT)
- Rheiformes (*Rhea*, CDZ)
- Casuariformes (*Casuaris*, MPT e *Dromalus*, 'in vivo')
- Tinamiformes (*Tinamus*, CDZ CATA-52 e *Nothura*, CDZ CATA-19)
- Apterygiformes (*Apteryx*, MPT e coleção *online* do 'Museum of New Zealand', catálogo OR.016582, disponível em: <https://collections.tepapa.govt.nz/object/404201> )
- Dinornithiformes (*Megalaapteryx*, coleção *online* do 'Museum of New Zealand', catálogo S.023700, disponível em <https://collections.tepapa.govt.nz/object/92365>)
- Galliformes (*Gallus*, CDZ e *Coturnix*, CDZ CATA-14 e CATA-42)
- Anseriformes (*Amazonetta*, CDZ CATA-48)
- Cuculiformes (*Crotophaga*, CDZ CATC-77; *Guira*, CD; *Coccyzus*, CATC-97)
- Columbiformes (*Patagioenas*, CDZ CATC-66)
- Gruiformes (*Aramides*, CDZ CATC-88 e *Aramus*, CDZ CATA-53)
- Charadriiformes (*Vanellus*, CDZ CATC-41 e *Jacana*, CDZ CATC-46)
- Sphenisciformes (*Spheniscus*, CDZ CATA-38)
- Ciconiiformes (*Mycteria*, CDZ CATA-05)
- Pelecaniformes (*Boturoides*, CDZ CATC-103, *Ardea* MPT)
- Accipitriformes (*Rupornis*, CDZ CATC-49)

- Piciformes (*Ramphastos*, CDZ CATC-57)
- Cariamiformes (*Cariama*, CDZ CATA-06)
- Phorusracoidea\* (*Paraphisornis*, MPT)
- Passeriformes (*Mimus*, CDZ CATC-92)
- Suliformes (*Anhinga*, CDZ CATA-23 e *Sula*, imagem *online* do Museu de Anatomia Veterinária da FMVZ da USP, disponível em [https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/0/0b/Brown\\_Booby\\_at\\_MAV-USP\\_edited.jpg/1024px-Brown\\_Booby\\_at\\_MAV-USP\\_edited.jpg](https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/0/0b/Brown_Booby_at_MAV-USP_edited.jpg/1024px-Brown_Booby_at_MAV-USP_edited.jpg))
- Caprimulgiformes [*Podager* (*Chordeiles*), CDZ CATA-21]
- Apodiformes (*Chetura*, CDZ CATC-96)
- Psittaciformes (*Amazona*, CDZ CATC-53 e CATC-56)
- Coraciiformes (*Momotus*, CDZ CATC-03)

\*Não compreende uma ordem taxonômica, mas apresenta modificações anatômicas profundas (detalhado no capítulo “Retorno ao Solo”, em Resultados e Discussões)

Tal caractere também foi investigado para os demais grupos de Eumaniraptoriformes, abordados durante o trabalho.

Um estudo das funções aerodinâmicas das penas foi realizado extensivamente, através de modelos computadorizados em 3D, elaborados no *software* “Autodesk AutoCAD 2020”. Foram preparados modelos de aerofólios, utilizando-se o perfil em corte das asas de *Columba livia*, disponível em Müller & Patone (1998). Os seguintes perfis foram analisados.

- Perfil côncavo-convexo simples (*undercambered*)
- Perfil “Clark Y”
- Perfil sem coberteiras
- Perfil com coberteiras ventrais estendidas
- Perfil com coberteiras dorsais estendidas
- Perfil com coberteiras dorsais e álula estendidas

A construção dos modelos se inicia com um esquema bidimensional elaborado no *software* “CorelDRAW X7 2019”, que é transformado em objeto 3D pelo comando “extrusão” do “AutoCAD”. O objeto então é salvo com a extensão “.stl”, para que seja analisado no túnel de vento. A análise foi encaminhada pelo *software* “Autodesk Flow Design”. Cada objeto foi submetido a um fluxo bidimensional, ou corte transversal do perfil, de 10 m/s, em ângulos de ataque de 0 e 25 graus, tendo sido analisado sob os parâmetros de velocidade e pressão do ar, e coeficiente de arrasto. Assim foram identificadas as situações de *stall*, e qual perfil apresentava maior eficiência em velocidade de cruzeiro.

As medidas de coeficiente de arrasto, força de arrasto, e as dimensões da bolha de separação em situações de *stall*, são aferidas quando os dados se tornam estáveis e o fluxo consistente. Ou seja, quando o coeficiente de arrasto médio se aproxima do coeficiente de arrasto instantâneo, e permanece estável por alguns segundos.

O estudo do centro de massa envolveu duas abordagens, a seguir.

1. A construção de um modelo em argila, em tamanho natural, de *Archaeopteryx*, com base no espécimen de Berlim. Foi elaborada a partir de uma réplica altamente fiel, disponível no acervo do Museu de Paleontologia e Estratigrafia da UNESP Rio Claro. Por se tratar de um modelo construído em material de densidade constante, onde foram desconsideradas as penas de revestimento, que possuem pequena massa e distribuição razoavelmente uniforme, o centro de massa do modelo deve representar, de forma satisfatória, o centro de massa do animal. As penas foram desconsideradas, pois são a fonte de sustentação do animal em voo, portanto apresentam força peso resultante negativa, em relação a sustentação aerodinâmica que causam.

2. Construção de modelos virtuais de *Archaeopteryx*, *Microraptor*, *Ambopteryx* e *Yi*, onde se simulam conformação e posição dos aerofólios dos animais em voo, e como resultado onde se situaria o provável centro de massa do animal, para permitir a atividade voadora, com tal morfologia. O modelo virtual de *Microraptor* foi elaborado a partir da proposta anatômica de Xu *et al.* (2003). Foram utilizados os *softwares* de processamento de imagem (a) “Corel DRAW X7”, para obtenção da silhueta dos aerofólios e aproximação com figuras poligonais para melhor processamento, e (b) “ImageJ”, para cálculo da área e medições necessárias para cálculos de centro de gravidade, ponto neutro e corda média aerodinâmica (MAC), realizados através da

calculadora cgCalc, da plataforma online “eCalc”, disponível em <https://www.ecalc.ch/cgcalc.php>.

Uma matriz de caracteres (anexo), para fins filogenéticos, foi elaborada no *software* “Mesquite”, e analisada no *software* “TNT” (GOLOBOFF *et al.*, 2004), a partir da conjunção de novas abordagens, bem como alguns elementos previamente considerados como importantes para a literatura. Foram utilizadas as análises de consenso estrito, mapeamento de sinapomorfias, suporte de Bootstrap com 5000 réplicas e suporte de Bremer com até 15 passos adicionais. O nível de aprofundamento, no interior dos grupos, variou de acordo com o grau de modificação no plano corporal dos grupos estudados, uma vez que o foco do presente trabalho é na evolução da biomecânica. O objetivo de tal procedimento foi reduzir problemas, e o número de dados faltantes da matriz, para táxons em grupos que anteriormente possuem suas relações filogenéticas bem consolidadas. Como grupo externo se considerou os Coelurosauria não Maniraptoriformes, e o clado escolhido para análise de caracteres foi Tyrannosauroida.

Os táxons analisados foram os seguintes, com seus caracteres amostrados da literatura indicada, com destaque para Senter (2006), que possui grande quantidade de caracteres descritos para muitos gêneros de Eumaniraptoriformes..

- Coelurosauria (PAUL, 2002; SENTER, 2006; WEISHAMPEL *et al.*, 2007; BRETT-SURMAN *et al.*, 2012).
- Dromaeosauridae\* (PAUL, 2002; SENTER, 2006; TURNER *et al.*, 2007; WEISHAMPEL *et al.*, 2007; BRETT-SURMAN *et al.*, 2012; TURNER *et al.*, 2012).
- Unenlagiidae (NOVAS & PUERTAT, 1997; NOVAS *et al.* 2008, 2018; GIANECHINI *et al.*, 2011).
- *Rahonavis* (FORSTER *et al.*, 1998; ZHOU, 2004).
- *Archaeopteryx* (PAUL, 2002; SENTER, 2006; BRETT-SURMAN *et al.*, 2012).
- *Epidendrosaurus* (ZHANG *et al.*, 2002).
- *Ambopteryx* (WANG *et al.*, 2019).
- *Confuciosornis* (PAUL, 2002; SENTER, 2006; BRETT-SURMAN *et al.*, 2012).
- *Eoalulavis* (SANZ *et al.*, 1996; SENTER, 2006).

- Oviraptoridae (PAUL, 2002; SENTER, 2006; WEISHAMPEL *et al.*, 2007; FEDUCCIA & CZERKAS, 2015; JONES *et al.*, 2000).
- Ichthyornitidae (PAUL, 2002, BRETT-SURMAN *et al.*, 2012).
- Hesperornitidae (PAUL, 2002; BRETT-SURMAN *et al.*, 2012).
- Palaeognathes (SETER, 2006; BRETT-SURMAN *et al.*, 2012).
- Neognathes (SETER, 2006; BRETT-SURMAN *et al.*, 2012).

\* Como Dromaeosauridae se consideram os caracteres presentes em Dromaeosaurinae e Velociraptorinae.

Foram realizadas as análises de consenso estrito, análise de suporte de Bremer com 15 passos adicionais e 1134 arvores e suporte de 'bootstrap', com 5000 réplicas, considerando suporte somente para ramos com mais de 50 %.

Os esquemas didáticos foram confeccionados através do *software* "Corel DRAW X7 2019", com base nas descrições dos morfótipos, informações discutidas pela literatura e novos parâmetros levantados pelas análises aqui presentes. O mesmo *software* constitui uma importante ferramenta na obtenção de informações que levam em consideração área e distribuição de um morfótipo, muito exigidas para análises a respeito de características aerodinâmicas e físicas de corpos.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001

## RESULTADOS E DISCUSSÕES

Os caracteres considerados foram somente aqueles amplamente estudados no trabalho. Ao todo 29 macrocaracteres funcionais, o que indica passos evolutivos representativos de alguma aplicação funcional direta no comportamento e / ou Biologia do animal, portanto passíveis de ação nos processos evolutivos, e não apenas mera ação do acaso, como alguns microcaracteres. A escolha de apenas macrocaracteres reduz o detalhamento da análise, bem como diminui problemas em análises que envolvem grupos altamente diversos, e com profundas modificações em seu plano corporal, ao longo de uma longa história evolutiva.

1. Asa: (a) ausente, (b) duas asas, (c) quatro asas

Diz respeito à quantidade de membros que apresentam rêmiges, evidências das mesmas ou outras estruturas de efeito aerodinâmico preservadas nos membros do animal.

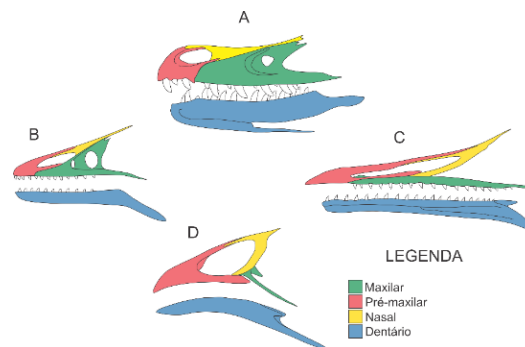
2. Hipotarso: (a) ausente, (b) presente

Protuberância encontrada na porção proximal do tibiotarso dos amniotas avianos. Está envolvido no mecanismo de empoleiramento, e fornece evidências a respeito da presença do mecanismo completo.

3. Dentição: (a) completa, (b) reduzida, (c) parcial, (d) ausente

Diz respeito à presença de dentes, suas dimensões e sua ocorrência em função do espaço disponível. “Completa” corresponde ao estado basal de um terópodo, “Reduzida” diz respeito à dentes com visível redução em suas dimensões em relação ao estado basal, “Parcial” menciona a presença de dentes em apenas um dos ossos da porção superior das maxilas (pré-maxilar ou maxilar), “Ausente” implica ausência de qualquer tipo de estrutura dentária verdadeira, exemplificado na Figura 3.

Figura 3. Caractere "Dentição".



Distribuição e dimensões dos dentes em rostos de (A) deinonyssau típico (*Velociraptor*), (B) *Archaeopteryx*, (C) *Ichthyornis* (D) *Gallus* (B, C e D modificados de Field et al., 2018).

4. Serrilhas nos dentes: (a) presentes, (b) avançadas, (c) ausentes, (d) não se aplica

Caracteriza presença e tipo de ornamentações nos dentes, quando existem.

5. Bico: (a) ausente, (b) presente

Entende-se por bico qualquer evidência de um revestimento córneo, seja com dentição ausente ou reduzida.

6. Fêmur: (a) vertical, (b) horizontal

A posição relativa do fêmur caracteriza o grau de adaptação ao centro de massa, na cintura escapular, que o animal possui. É evidência também da rotação da cintura pélvica. A posição é atribuída observando-se a articulação do acetábulo com a cabeça do fêmur.

7. Vértex torácicas: (a) livres, (b) fundidas

Caracterizam um aumento de rigidez da região torácica do animal, para resistir aos esforços inferidos pelos músculos de voo.

8. Cauda: (a) maior que em *Archaeopteryx*, (b) como em *Archaeopteryx*, (c) pigóstilo

Diz respeito à redução esquelética da cauda em substituição por retrizes, que apresentam menor massa, com o propósito de trazer o centro de massa para frente. O estado de caractere “como em *Archeopteryx*” corresponde a cauda óssea, compreendendo próximo de 50 % do comprimento do esqueleto axial.

9. Tarsais: (a) livres, (b) fundidos, (c) parcialmente fundidos

Diz respeito ao processo de redução da complexidade e consequente redução de peso, com aumento de robustez, ao fundir ossos que não apresentam mobilidade entre si, na formação de um tibiotarso.

10. Fíbula: (a) funcional, (b) vestigial, (c) fundida

Mesmo processo citado acima, porém resultando em elemento vestigial em alguns grupos, e fundido em outros.

11. Carpais: (a) livres, (b) fundidos

Mesmo processo aplicado aos membros anteriores.

12. Comprimento do tibiotarso mais primeira falange: (a) menor que a tíbia, (b) igual à tíbia

Indica a capacidade de manter o apoio do corpo sob o centro de massa, com os membros posteriores flexionados ou estendidos.

13. Projeções das costelas: (a) ausentes, (b) presentes

Projeções laterais entre as costelas, que as unem, distribuindo as forças exercidas sobre elas por toda a região torácica. O objetivo é aumentar a robustez aos esforços provenientes dos músculos de voo, com pouco aumento de massa.

14. Gastrália: (a) ausente, (b) presente

Diz respeito à fusão dos elementos que compõem a gastrália em um esterno, para melhor inserção dos músculos peitorais.

15. Quilha: (a) ausente, (b) presente, (c) perdida

Projeção óssea do esterno, para inserção de musculatura responsável pela capacidade voadora. Indica a capacidade de manter o voo auto impulsionado por longos períodos. Mas pode ser perdida quando o nicho ocupado pelo animal não a requisita, por se tratar de uma adaptação com alto custo metabólico.

16. Dobra de asas: (a) ausente, (b) presente

Capacidade de articular a mão com o antebraço em ângulos próximos a 180°, para evitar que as extremidades das asas se danifiquem em contato com o substrato ou a superfície.

17. Centro de massa do corpo: (a) cintura pélvica, (b) intermediário, (c) cintura escapular

Macrocaracter que leva em consideração toda a constituição física do animal, na qual se observa um processo de migração de uma posição traseira para uma equivalente mais anterior, de acordo com o surgimento de novas pressões seletivas. O estado de caractere “Cintura Pélvica” corresponde à posição ancestral de dinossaurianos bípedes, o estado “Cintura Escapular” corresponde ao posicionamento similar a avianos Neornithes, “Intermediário” seria qualquer situação anatômica entre as anteriores.

18. Porção distal de púbis e ísquios fundidos: (a) presente, (b) ausente

Adaptação presente em amniotas avianos cursoriais mais ativos, de forma a melhorar a inserção dos músculos utilizados para o hábito cursorial.

19. Garra raptorial: (a) presente, (b) ausente

Principal instrumento de retaliação dos Eumaniraptoriformes mesozoicos cursoriais. Também presente em morfótipos voadores, revelando relações de proximidade filogenética.

20. Dígito principal da asa: (a) dígito 2, (b) dígito 3, (c) ausente

Diz respeito ao dígito mais desenvolvido dos membros anteriores, com funções de sustentação do aerofólio, seja membranoso ou composto por rêmiges.

21. Dígitos: (a) livres, (b) fundidos

Consideram-se livres os dígitos plenamente funcionais, que podem se movimentar de forma independente, sem a fusão de suas falanges entre si.

22. Elemento estiliforme: (a) ausente, (b) presente

Estrutura ossificada de sustentação do pós-patágio.

23. Articulação do ombro, como em amniotas avianos recentes: (a) ausente, (b) presente

Conformação de escápula, coracóide e úmero, de forma a permitir a movimentação preferencial transversal em relação ao solo.

24. Álula: (a) ausente, (b) presente

Estrutura derivada, com funções de hiper-sustentação em altos ângulos de ataque, situada nos dígitos I dos membros anteriores.

25. Coberteiras: (a) como em *Archaeopteryx*, (b) como em amniotas avianos modernos

Penas que recobrem a inserção das rêmiges dorsal e ventralmente, podendo ser apenas repetições menores das rêmiges. Ou estruturas modificadas, como nos amniotas avianos modernos.

26. Ráquis: (a) média, (b) distal, (c) proximal, (d) ausente

Implica em simetria ou assimetria das rêmiges, quando presentes (FEO *et al.*, 2015).

27. Fosseta de dobra das penas secundárias: (a) ausente, (b) presente

Evidência óssea do mecanismo que estende e retrai as penas rêmiges secundárias.

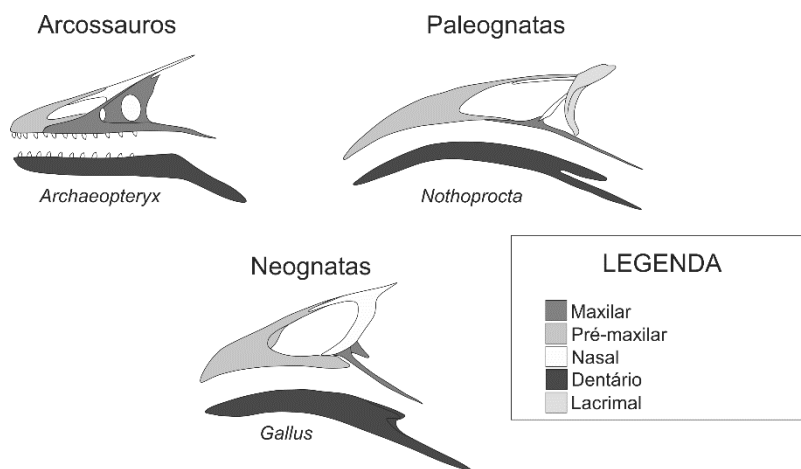
28. Constituição da asa: (a) penas, (b) membranosa, (c) ausente

Caracterização do tipo de estrutura que compõe a maior parte da área do aerofólio principal.

29. Crânio: (a) arcossauriano, (b) paleognatiano, (c) neognatiano

Caracteriza de forma simplificada as modificações osteológicas do crânio dos amniotas avianos, classificando-os em 3 grupos principais, exemplificado na Figura 4.

Figura 4. Caractere “Crânio”.



As três configurações de crânio consideradas no presente estudo. Destacam-se as dimensões do osso maxilar e sua posição relativa (modificado de Field *et al.*, 2018)

## Evolução em Eumaniraptoriformes

As características necessárias para que um animal ou qualquer objeto mais pesado que o ar possa voar, por meio de sustentação aerodinâmica, seja planador ou verdadeiramente voador, são as seguintes.

A. Presença de um aerofólio com área suficiente para permitir sustentação, igual ou superior à força peso do animal. Seja ele somente uma superfície plana, que deflete o ar para baixo, ou um aerofólio verdadeiro, capaz de criar diferenças de pressão atmosférica entre suas superfícies.

B. Presença de superfícies móveis estrategicamente posicionadas, para permitir o controle tridimensional do deslocamento em voo. Muitas vezes se manifesta pela deformação pontual de parte do aerofólio, bem como a utilização de superfícies acessórias como cristas cefálicas, cauda, penas especializadas nos membros posteriores. Mesmo as interdigitações membranosas, presentes em Anseriformes, com função indiscutivelmente voltada para a impulsão em ambiente aquático, possuem também funções aerodinâmicas durante aproximação e pouso, até certo ponto fornecendo sustentação e principalmente arrasto, para reduzir a velocidade.

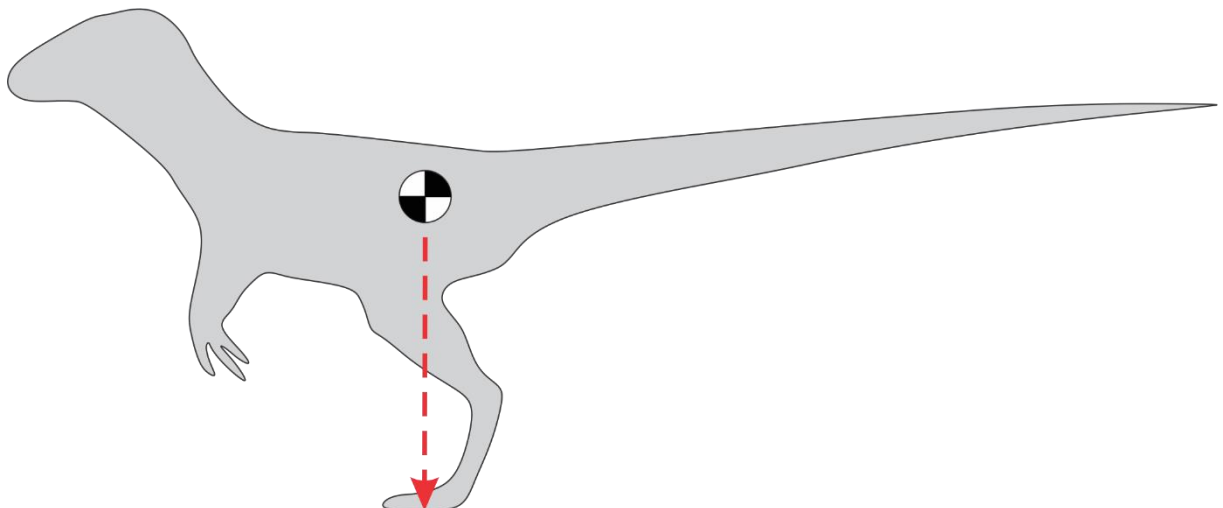
C. Centro de gravidade corporal compatível com a posição do aerofólio principal do animal, ou seja, pouco à frente do ponto de máxima sustentação deste aerofólio, geralmente entre  $1/4$  e  $1/3$  da largura total do aerofólio, ou corda, a partir do bordo de ataque. É um fator crucial para qualquer animal voador, o que implica profundas modificações anatômicas, não somente nos membros que suportam o aerofólio, mas todo o corpo precisa se adequar. Como se trata de uma adaptação multifatorial não aparece plenamente consolidada nos primeiros Eumaniraptoriformes, que apresentam as chamadas características de voo, abordadas pela literatura. Como por exemplo ossos pneumáticos, penas assimétricas nos membros anteriores, prolongamento dos ossos apendiculares dos membros anteriores.

As adaptações morfológicas para adequação gravitacional da massa corpórea são associadas com modificações anatômicas, para permitir o equilíbrio do animal sobre os membros posteriores quando não está em voo. Como exemplo a rotação vertical da cintura pélvica, trazendo a parte posterior levemente para frente, permitindo assim uma horizontalização dos fêmures, buscando o eixo de apoio no solo para frente. Isto associa-se com a postura tipicamente inclinada dos amniotas avianos, permitindo a

sobreposição do centro de gravidade na base das asas com os membros posteriores. Tal fato é facilmente observável em amniotas avianos empoleirados.

A morfologia tradicional de um dinossauro terópodo mostra duas características importantes. Um animal com coluna vertebral paralela ao solo, e uma longa cauda musculosa, para deslocar o centro de gravidade o mais próximo possível do seu eixo de apoio, com o objetivo de maximizar agilidade e permitir maior eficiência durante o deslocamento (Figura 5). Jones *et al.* (2000) destacavam que alguns animais cursoriais apresentavam grande diferença no que diz respeito a posição de seu centro de massa, e que isto pode estar relacionado com sua ancestralidade.

Figura 5. Esquema do plano corporal básico de um terópodo.



Baseado em Carroll (1988).

O equilíbrio perfeito nos membros posteriores é uma exigência para todo animal bípede. Evita quedas e gasto de energia desnecessário, com ação muscular para manter o animal em repouso, fator notavelmente importante em se tratando de animais de grande porte.

Nos terópodos que vieram a desenvolver o voo o centro de gravidade, alinhado com a cintura escapular, passou a ser uma obrigatoriedade. Mas não poderia deixar de se equilibrar nos membros posteriores quando pousado, ocasionando

modificações posturais, de modo a sobrepor o centro de gravidade do animal, agora em posição anterior, com as patas traseiras.

Elzanowski (2000) discute sobre as capacidades de decolagem a partir do solo de *Archaeopteryx*, afirmando que o animal não conseguiria realizar tal tarefa, devido à baixa aptidão muscular para o batimento das asas, e que mesmo correndo pelo solo, sua velocidade não seria suficiente para que suas asas gerassem sustentação suficiente para capacidade voadora, uma vez que estruturas necessárias para voo em baixa velocidade não existiriam ainda. Recorriam a escalada de objetos dos quais pudessem se lançar ao ar, atingindo a velocidade mínima de voo, e eventualmente sustentando-o, ou ganhando altitude. No entanto isto não seria suficiente para inferir que o animal fosse incapaz de manter, mesmo que por pouco tempo, um voo auto sustentado, pois a mesma limitação ocorre em grande parte dos quirópteros recentes, que são indiscutivelmente voadores.

É notável atualmente que nenhum representante amniota aviano moderno apresenta dentição. A grande diversidade de nichos ecológicos que aves ocupam fez com que as adaptações anatômicas nos bicos fossem extremas levando, em alguns casos, ao aparecimento de estruturas com morfologia semelhante a dentes, ou bico serrilhado, mas com origem anatômica distinta. A ausência de dentes verdadeiros em todas as Neornithes é relevante, pois reforça a ideia de um gargalo evolutivo em algum momento de sua história, pois outros grupos de avianos do Cretáceo possuíam dentição, mesmo que significativamente reduzida em relação a outros grupos de Eumaniraptoriformes mesozóicos.

Parte-se do princípio de que um caractere foi perdido ao longo da história evolutiva do grupo, indo de uma dentição altamente complexa, com bordos serrilhados, que possuem inclusive valor taxonômico, para uma ausência completa de qualquer estrutura da antiga dentição. Portanto é plausível utilizar os graus da perda de complexidade dos dentes, e sua distribuição nas maxilas do animal, como parâmetro evolutivo.

Deinonycossauros apresentam dentição completa, altamente especializada, com grandes dentes proporcionalmente, e com presença de ornamentações complexas para aumentar a eficiência no corte da carne de suas presas. Em alguns morfótipos, como Unenlagiidae, são encontrados dentes espaçados e com ausência completa de ornamentações. Parte dos Scansoriopterygidae apresentam dentes

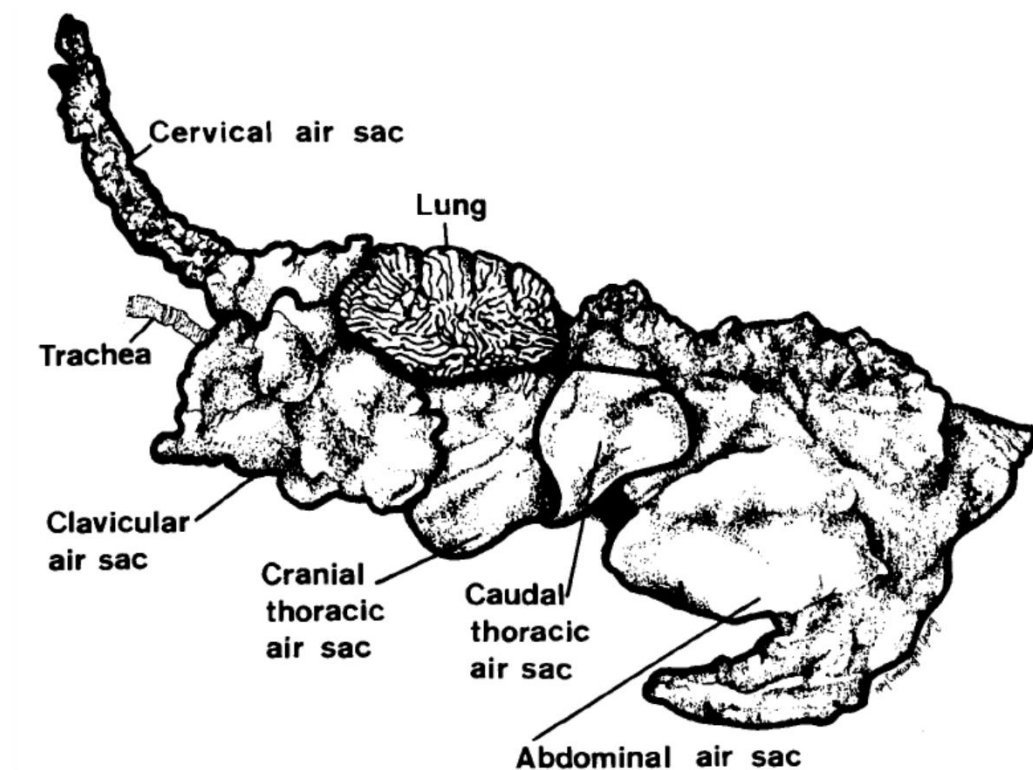
somente em parte de sua mandíbula, e os dentes não apresentam ornamentações. Aves basais apresentam dentes reduzidos, sem serrilhas e somente em parte da mandíbula também (ZHANG *et al.*, 2008; ZHOU *et al.*, 2009; XU *et al.*, 2015; FIELD *et al.*, 2018).

Vale destacar que a perda de dentes pode estar relacionada também com hábito e nicho dos grupos. Algumas linhagens citadas acima não necessariamente estão na ancestralidade direta dos amniotas avianos Neornithes. Como por exemplo Oviraptorosauria, grupo de Maniraptoriformes que não representaria ancestralidade direta na evolução das aves. Constituem um grupo que, como Feduccia & Czerkas (2015) indicam, poderia ter se originado a partir de uma perda de voo secundária de algum grupo de Maniraptoriformes.

O desenvolvimento do voo autopropulsionado exige um metabolismo eficiente, para manter um nível de atividade muscular de forma constante por determinados períodos. Bem como uma musculatura aceitável, para gerar o empuxo necessário para vencer a resistência do ar, a uma velocidade relativa suficiente para que a sustentação das asas iguale, ou supere, a força peso exercida pela massa do animal. O voo em aves muito provavelmente se encontra no estado que vemos hoje devido a uma ancestralidade de animais com altas taxas metabólicas e endotérmicos. PONTZER *et al.* (2009) propõem que endotermia em dinossauros apresenta origem concomitante com o desenvolvimento do bipedalismo, fator que também é essencial na evolução das aves.

O sistema respiratório das aves (Figura 7) também apresenta importantes adaptações para aumento de eficiência, permitindo que o fluxo de gases seja contínuo e não intervalado em momentos de fluxo inverso, como ocorre em outros vertebrados. A capacidade aeróbica de uma ave recente em voo é 2.5 a 3 vezes maior que um mamífero de mesma massa, correndo a velocidade máxima em solo. A própria natureza da atmosfera em ficar rarefeita, com o aumento da altitude, exige que para alguns animais simplesmente conseguirem respirar em grandes altitudes é necessária uma otimização de sua capacidade aeróbica. Há registros de colisões entre aves (*Gyps rueppellii*) e aeronaves pressurizadas a até 11,3 km (37000 ft) de altitude, onde a pressão atmosférica é apenas 24 % ao nível do mar, e a temperatura média - 60°C. (THOMAS, 1987; LAYBOURNE, 1974; MAINA, 2006).

Figura 6. Sistema respiratório de *Gallus*.



Fedde (1980).

A manutenção da massa do corpo sustentada pelos membros anteriores, bem como a movimentação ativa de grandes superfícies aerodinâmicas, exigem uma força muscular considerável para a massa do indivíduo. Com isto é observável um aumento de massa muscular associada com a cintura escapular, e por consequência um maior desenvolvimento de estruturas ósseas onde os músculos são inseridos. Destaca-se aqui o aumento de robustez do esterno, o desenvolvimento da quilha, as fusões de vértebras torácicas, o aparecimento de protuberâncias unindo as costelas, de forma a compor uma estrutura mais reforçada, capaz de resistir às forças exercidas pelos músculos durante o voo. Compõem uma adaptação em vários passos, com origens possíveis de observar em diferentes animais, ao longo da história evolutiva do grupo.

A quilha, que constitui uma protuberância de orientação sagital, presente no esterno, aparentemente está intimamente relacionada com capacidades avançadas de voo, uma vez que também se origina em grupos filogeneticamente distintos, como por exemplo os pterossauros. Isto implica ser caractere que deve ser usado com cautela, pois sendo uma adaptação selecionada pelo hábito, sua presença ou

ausência pode levar a conclusões inacuradas, devido a possíveis convergências morfológicas. Ausência de quilha pode se desenvolver também de forma independente, em grupos de amniotas avianos com perda secundária da capacidade voadora. Como por exemplo *Apteribis* e *Cnemiornis*, ambas aves Neognathes, respectivamente pelecaniforme e anseriforme, que apresentam o esterno sem quilha, mas que obviamente descendem de animais plenamente voadores, com perda secundária de voo (FEDUCCIA, 1999).

No entanto, alguns animais que perderam sua capacidade voadora há muito tempo, como os Phorusrhacoidea, ainda preservam evidências de uma quilha em seu esterno, o que pode estar relacionado com fatores ontogenéticos. Feduccia (1999) demonstra, com o exemplo de duas espécies recentes, com desenvolvimento conhecido, *Rallus longirostris* (Gruiformes) e *Crax rubra* (Galliformes), que o aparato peitoral de voo se desenvolve em situações diferentes em distintas ordens. Enquanto *R. longirostris* nasce sem quilha no esterno, e esta estrutura se desenvolve ao longo da fase juvenil do animal, *C. rubra* apresenta previamente todo o aparato plenamente formado ao sair do ovo (FEDUCCIA, 1999). Importante ressaltar que o momento cronológico da presença de quilha não está intimamente relacionada com aptidão ao voo das espécies mencionadas, pois nenhum dos amniotas avianos citados é bom voador. Tal parâmetro merece mais aprofundamento, em especial análises com diferentes ordens de aves, pois poderia indicar um forte caráter para finalidades filogenéticas.

Algumas estruturas, presentes nos amniotas avianos modernos, não são possíveis de observar em morfótipos fósseis, por serem compostas de tecidos não resistentes que dificilmente se preservam. Por exemplo o desenvolvimento do papo das aves, que realiza a função de estocar alimento por determinado período de tempo. Poderia ter se originado na necessidade dos animais em ingerir alimentos sem comprometer o centro de gravidade, o que prejudicaria a performance de voo, uma vez que o estômago se encontra em posição abdominal, e o papo se situa logo abaixo da cintura escapular. Mas devido à ausência de evidência osteológica é difícil confirmar tal hipótese somente com o registro fóssil.

O pró-patágio é uma estrutura tecidual, que se encontra no bordo de ataque das asas dos amniotas avianos. Esta estrutura aumenta a área alar, formando uma superfície que une a porção distal de rádio e ulna com a parte proximal do úmero. Há evidências da presença de pró-patágio em *Confuciusornis* e *Microraptor*, e

razoavelmente sólidas em *Caudipteryx* (FEDUCCIA & CZERKAS, 2015). Pró-patágio apenas se justifica quando existe a necessidade do aumento de sustentação das asas, pois limita a mobilidade dos membros anteriores do animal. Portanto é uma estrutura que denuncia o animal possuir, pelo menos em sua ancestralidade, formas voadoras ou planadoras, ou estágios onde tal característica é relevante o suficiente a ponto de ser selecionada pelo meio. *Caudipteryx* não apresenta nenhuma aptidão para voo, portanto seria um caso de perda secundária de capacidade voadora. O mesmo ocorreu nas Ratitae e amniotas avianos Neognathae, que habitam ilhas oceânicas.

A capacidade voadora poderia, e teria sido perdida com facilidade, por animais que encontram disponibilidade de nichos onde a capacidade de voar não é necessária. Este fato traz controvérsias para a questão filogenética da origem do voo. Levanta-se portanto a interpretação a seguir.

## INTERPRETAÇÃO

Neornithes compõem um grupo monofilético, com origem em comum com o restante das aves mesozóicas avançadas. Capacidade voadora surge de forma basal em Maniraptoriformes, com desenvolvimento de características avançadas mais de uma vez. A origem de características de voo seria muito mais antiga em clados de Maniraptoriformes. Animais arborícolas planadores seriam a origem das características voadoras, como a presença de aerofólios e penas assimétricas. Este fato indica que muitos táxons tipicamente cursoriais, como Dromaeosauridae, Troodontidae, Caudipterygidae, Scansoriopterygidae e Oviraptoridae, descendam de organismos com características primitivas de voo. Deram origem a animais com características avançadas mais de uma vez, em grupos independentes, por estarem sujeitos à pressão seletiva semelhante.

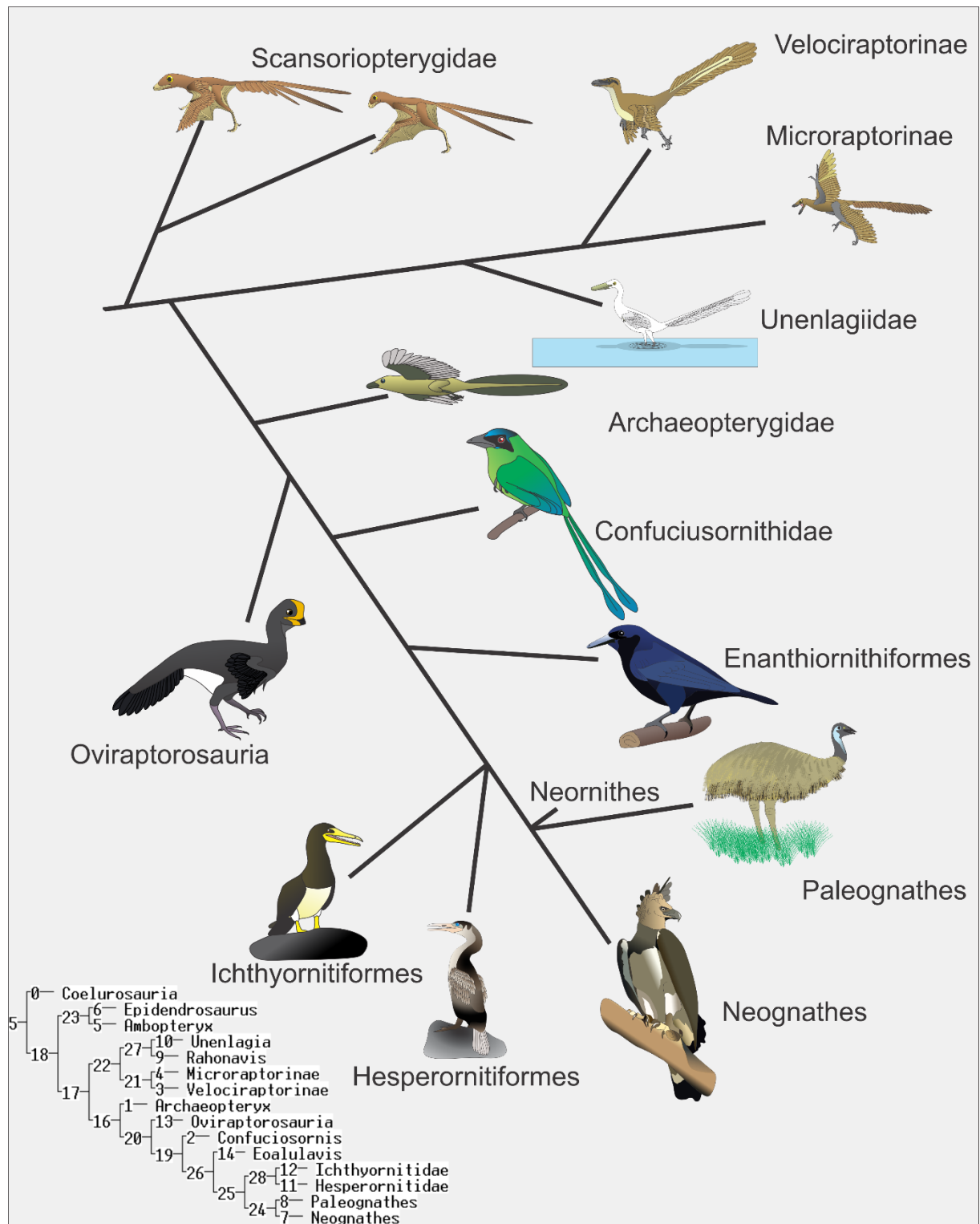
Evidências.

- A. Presença de ossos pneumáticos em animais de pequeno e médio portes, de hábitos cursoriais (WEISHAMPEL *et al.*, 2007).
- B. Presença de inserções de penas na parte posterior dos membros anteriores de animais cursoriais, em configuração semelhante à uma asa rudimentar (TURNER *et al.*, 2007).

- C. Mecanismos de batimento de asas em animais cursoriais, como *Unenlagiidae* (NOVAS & PUERTAT, 1997).
- D. Presença de pró-patágio em animais cursoriais, como *Caudipteryx*, que reduzem a mobilidade dos membros anteriores, e evidenciam ancestralidade capaz de voar (FEDUCCIA & CZERKAS, 2015).
- E. Presença de caracteres avançados e primitivos no mesmo morfótipo, como quilha, dentes e anatomia craniana em *Ichthyornis*. Ou presença de bico praticamente sem dentes, gastrália e dígitos livres, nos membros anteriores em *Confuciusornis* (PAUL, 2002).
- F. Evolução do hipotarso, e mecanismo de empoleiramento, no âmbito de amniotas avianos *Palaeognathae*, caracteres presentes na maioria das aves *Neognathae*.
- G. Sobreposição evolutiva de características avançadas de voo, como pigóstilo e redução dentária, em clados independentes (FEDUCCIA, 1999; PAUL, 2002).

No entanto, através da análise presente, não seria possível definir com robustez a posição relativa de *Troodontidae* até o momento, pois para os caracteres estudados este grupo possui a mesma resposta que *Velociraptorinae*, uma vez que a grande maioria dos caracteres se baseia em adaptações de voo. Portanto a posição de *Troodontidae* pode ser tanto basal em relação a *Microraptorinae*, como incluída no âmbito dos *Eumaniraptoriformes*, com perda de capacidade voadora secundária. Portanto na ausência de dados próprios, a posição dos mesmos se baseia naquilo que é tradicionalmente trazido pela literatura (SETER, 2007).

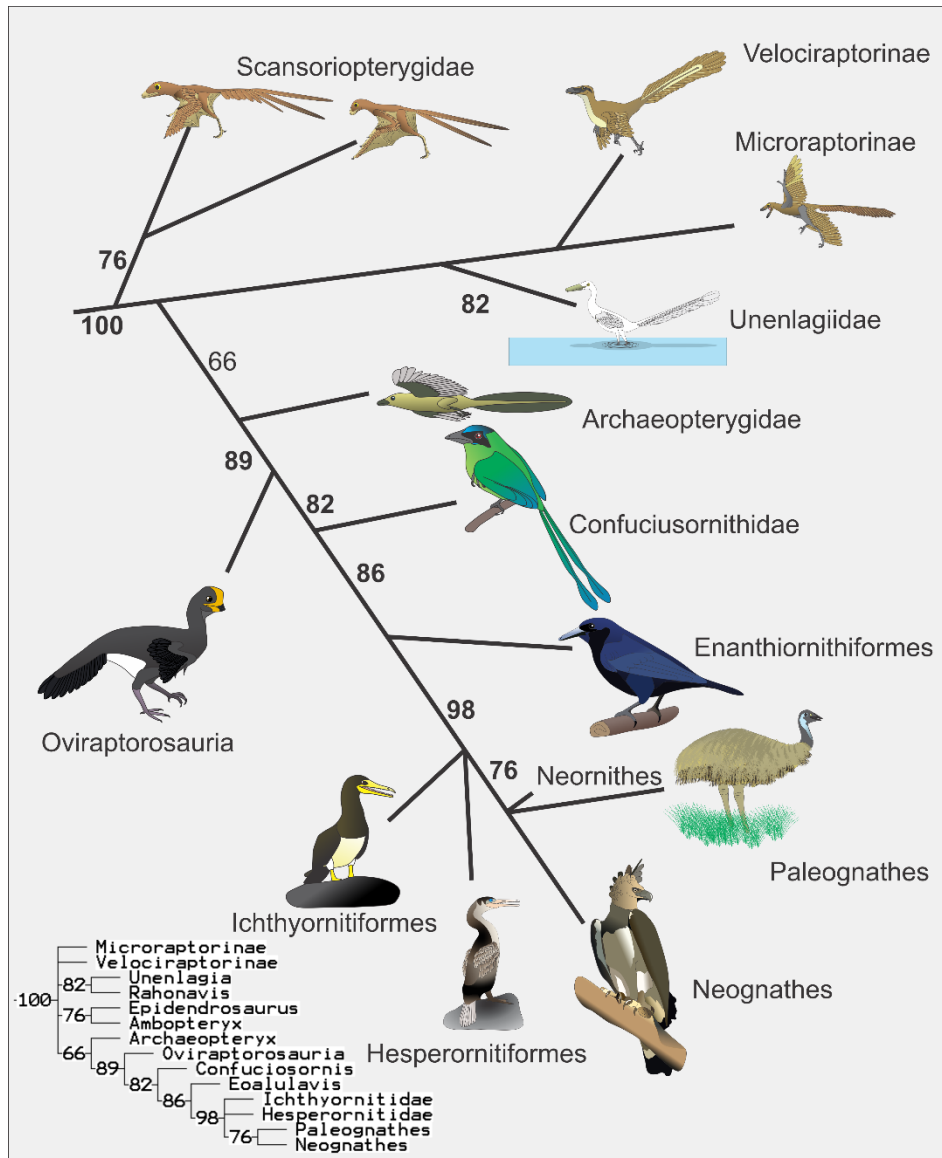
Figura 7. Cladograma interpretativo.



Proveniente das interpretações conjuntas do consenso estrito obtido no presente trabalho (canto inferior esquerdo) e revisão bibliográfica. Índice de Consistência 0.840 e Índice de Retenção 0.902.

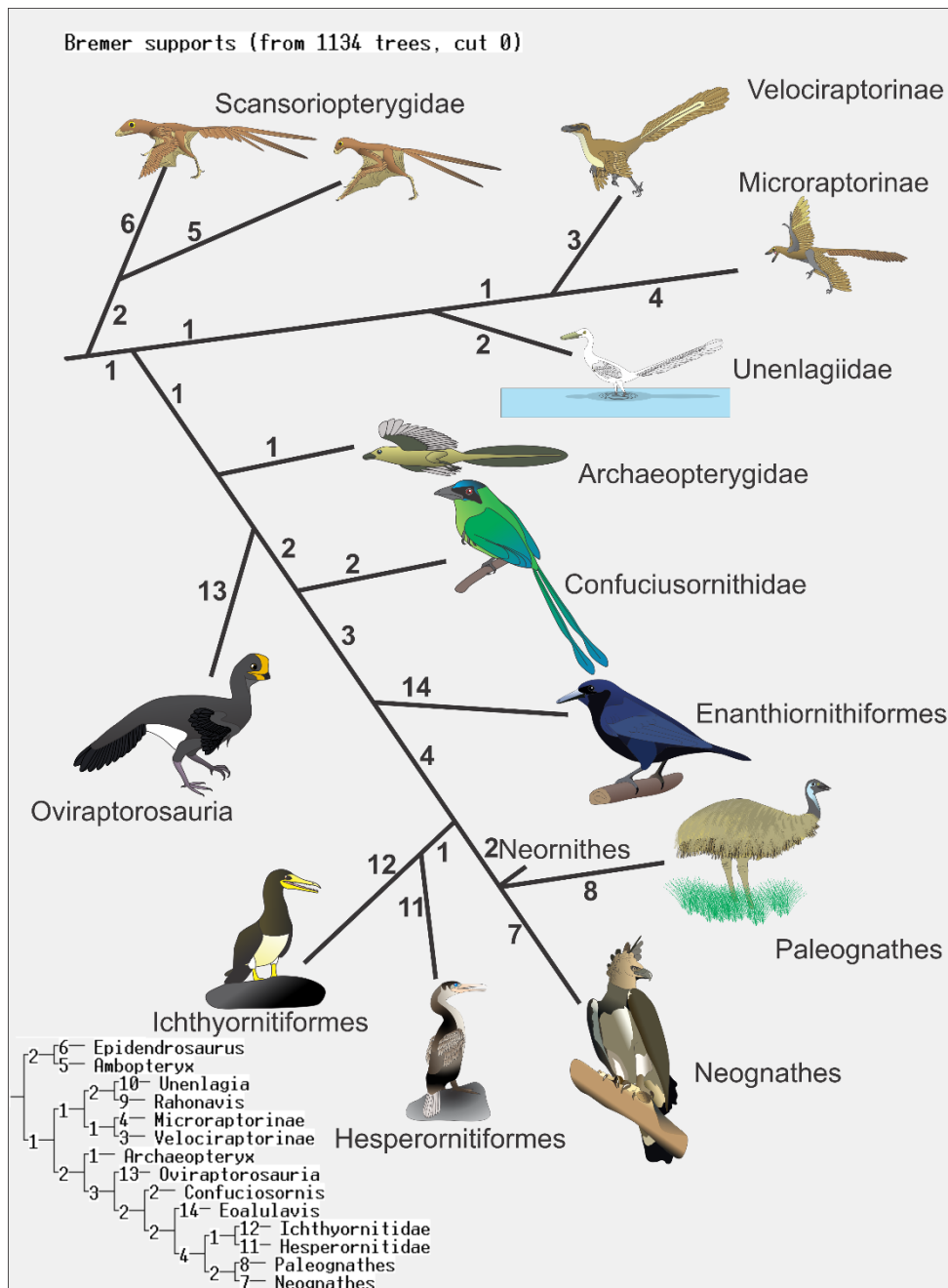
As figuras representam os dados obtidos pelos parâmetros de suporte bootstrap e suporte de Bremer. Somente são indicados ramos com valores de bootstrap acima de 50 %.

Figura 8. Suporte de Bootstrap.



Suporte de Bootstrap obtido (canto inferior esquerdo) sobre a filogenia proposta.

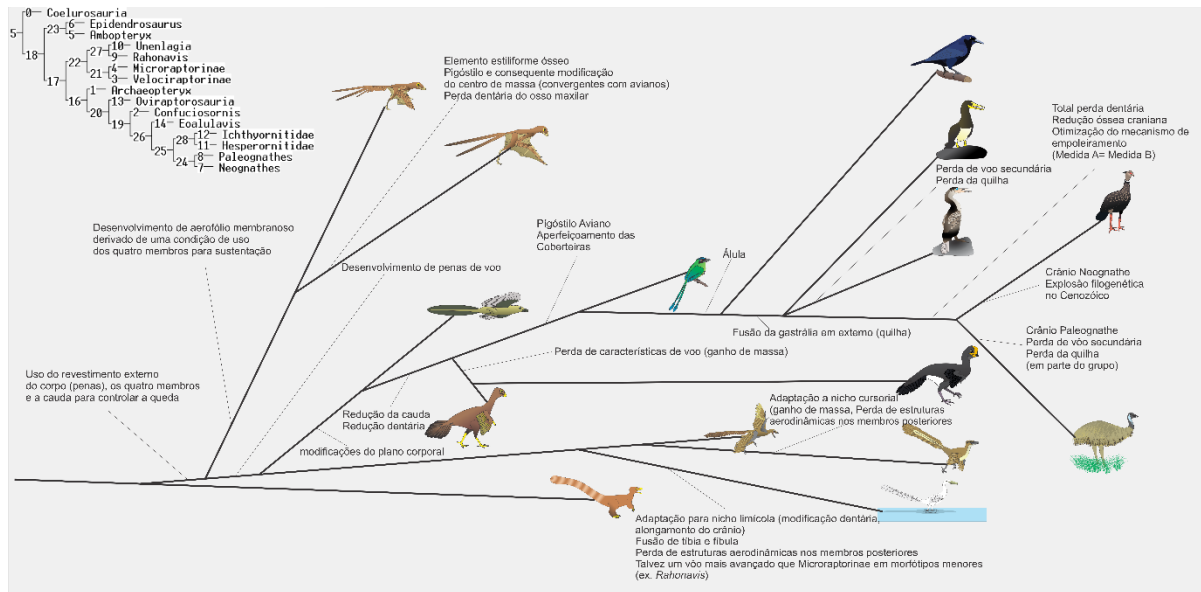
Figura 9. Suporte de Bremer.



Suporte de Bremer obtido (canto inferior esquerdo) sobre a filogenia proposta.

A investigação da história evolutiva do grupo, sob perspectiva biomecânica e evolução de macrocaracteres funcionais, permite a seguinte interpretação.

Figura 10. Sinapomorfias e passos evolutivos.

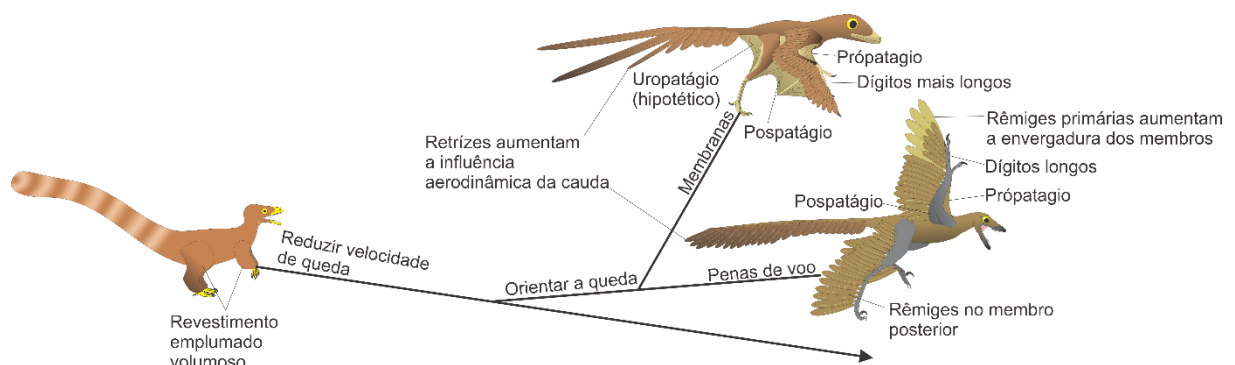


A filogenia obtida, em conjunto com o levantamento bibliográfico e estudos biomecânicos, indica que animais celurossauros ancestrais desenvolveram hábito arborícola, em algum momento da história evolutiva. Em seguida houve acréscimo do volume de seu revestimento de penas. Desta maneira retardando uma eventual queda, através do aumento de resistência aerodinâmica em relação ao peso (FEDUCCIA, 1999). Ocorreria então evolução no sentido de maneiras para direcionar a queda para locais mais favoráveis. Bem como estratégias para aumento de eficiência da escalada, como a hipótese da utilização de asas como assistência aerodinâmica para o aumento de tração nos membros posteriores, em superfícies inclinadas, de Bundle & Dial (2003), que permitiriam retornar à uma posição de segurança nas árvores mais rapidamente. E por fim o refinamento de estruturas de sustentação, permitindo que o animal raramente tocasse o solo durante o seu deslocamento, somente quando fosse necessário coletar algum recurso.

É notável que em um período de experimentação evolutiva, duas formas distintas de geração de sustentação foram selecionadas em Eumaniraptoriformes, que serão abordadas posteriormente.

A Figura 11 representa a diferenciação do animal arborícola típico em duas formas planadoras. Nota-se que apesar indicado anteriormente pela filogenia que Scansoriopterygidae seria uma divergência anterior a Eumaniraptoriformes (composto por definição por Deinonychosauria e avianos), a biomecânica plano corporal de Scansoriopterygidae, com aerofólio derivado de patágio sustentado pelos quatro membros, e centro de massa corporal intermediário nas formas basais, indica que se trata de uma forma derivada de algum animal morfologicamente semelhante a Microraptorinae. Justifica-se assim a inclusão da família no contexto Eumaniraptoriformes, como será abordado com mais detalhes posteriormente.

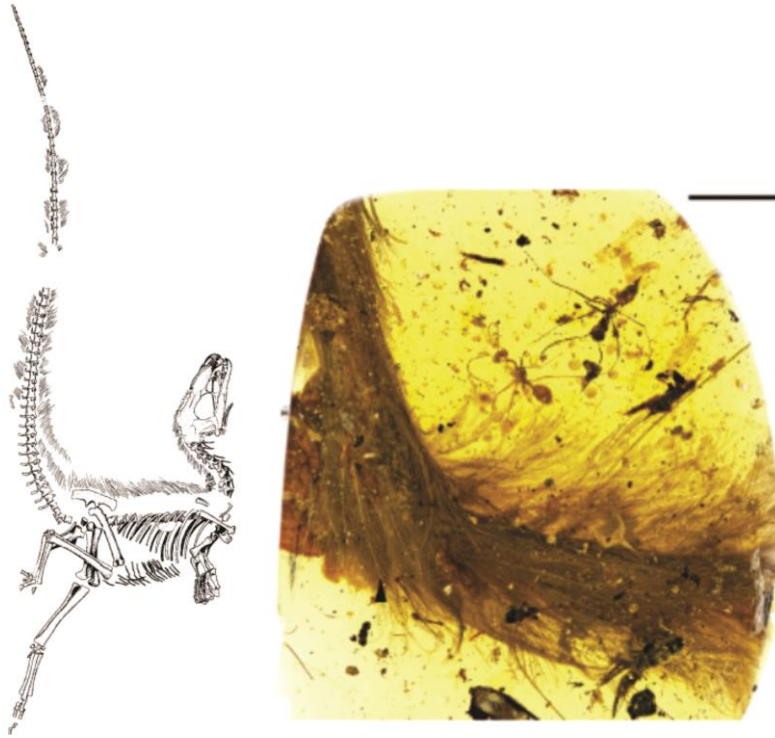
Figura 11. Diversificação primária em Eumaniraptoriformes.



Partindo de uma condição de paraquedismo “passivo” (sem controle direcional) para o planeio ativo (com capacidade direcional e razão de planeio considerável).

*Sinosauropteryx* (JI & JI, 1996; CURRIE & CHEN, 2001) representa bastante bem o estágio pré-planador. Um animal de diminutas proporções, pequena massa, com um revestimento externo de plumas considerável, indicando que o organismo muito provavelmente sobreviveria sem maiores danos a uma eventual queda, devido à baixa velocidade terminal atingida. O segmento de cauda de algum maniraptoriforme indeterminado preservado em âmbar, descrito por Xing *et al.* (2016), fornece um excelente vislumbre de morfologia externa e organização da plumagem encontrada nos animais, durante este momento evolutivo (Figura 12).

Figura 12. Plano corporal ancestral em Eumaniraptoriformes.



Esquerda = Esquema de *Sinosauropteryx* de Currie & Chen (2001). Direita = cauda preservada em âmbar, de Xing *et al.* (2016).

Outro morfótipo em que a preservação excepcional também permite visualizar este estágio evolutivo é *Serikornis* (Figura 13) (LEFÈVRE *et al.*, 2017). A hipótese do animal com revestimento volumoso de plumas ou pelos, para redução de velocidade de queda, é presente no trabalho de Feduccia (1999), sob o termo “paraquedismo”, sendo mencionada pelo autor como uma forma ancestral de planeio. Ocorre convergentemente em diversos grupos de vertebrados, até mesmo em alguns primatas, como *Pithecia monachus*, e os lêmures ‘sifaka’ *Propithecus verreauxi* e *P. diadema*.

Figura 13. Excepcional preservação do revestimento externo de plumas em *Serikornis*.



(LEFÈVRE *et al.*, 2017).

Um animal semelhante a Microraptorinae, com aerofólios em ambos os membros, ou pelo menos superfícies com área significativa para realizar o “paraquedismo”, representaria o estágio evolutivo de um animal com ancestralidade cursorial próxima, e recém adaptado para o hábito arborícola planador. Eumaniraptoriformes ainda em estágio inicial de evolução das características de voo não possuiriam o centro de gravidade adequado para capacidade voadora sustentada pelos membros anteriores, necessitando de superfícies auxiliares para gerar sustentação atrás do centro de gravidade do animal (Figura 14). Microraptorinae apresentam centro de gravidade no meio do corpo, logo após o bordo de fuga das asas anteriores, segundo Dike *et al.* (2013), e por isto exige a presença de penas de voo em ambos os membros, possuindo assim quatro asas.

Figura 14. Esquema didático de Microraptorinae.



O trabalho de Alexander *et al.* (2010) conta com experimentação prática, a partir da construção de um modelo planador baseado em *Microraptor gui*. Dike *et al.* (2013) também construíram um modelo, mas o analisaram principalmente através de um túnel de vento físico.

No entanto, a questão a respeito do trabalho de Dike *et al.* (2013) é que o centro de massa, considerado para o animal, é muito avançado em relação ao que se espera para um animal recém evoluído de formas cursoriais, e basal quando comparado a outros morfótipos cursoriais com longas caudas, como os demais Deinonychosauria. A posição dos aerofólios foi modificada, de forma a permitir capacidade voadora estável, fazendo com que os resultados indicassem melhor performance aerodinâmica, com os membros posteriores dispostos verticalmente. Koehl *et al.* (2011) consideram as asas posteriores ao centro de massa, em *Microraptor gui*, com funções puramente de controle da capacidade voadora, e investigam seus efeitos no direcionamento do voo do animal.

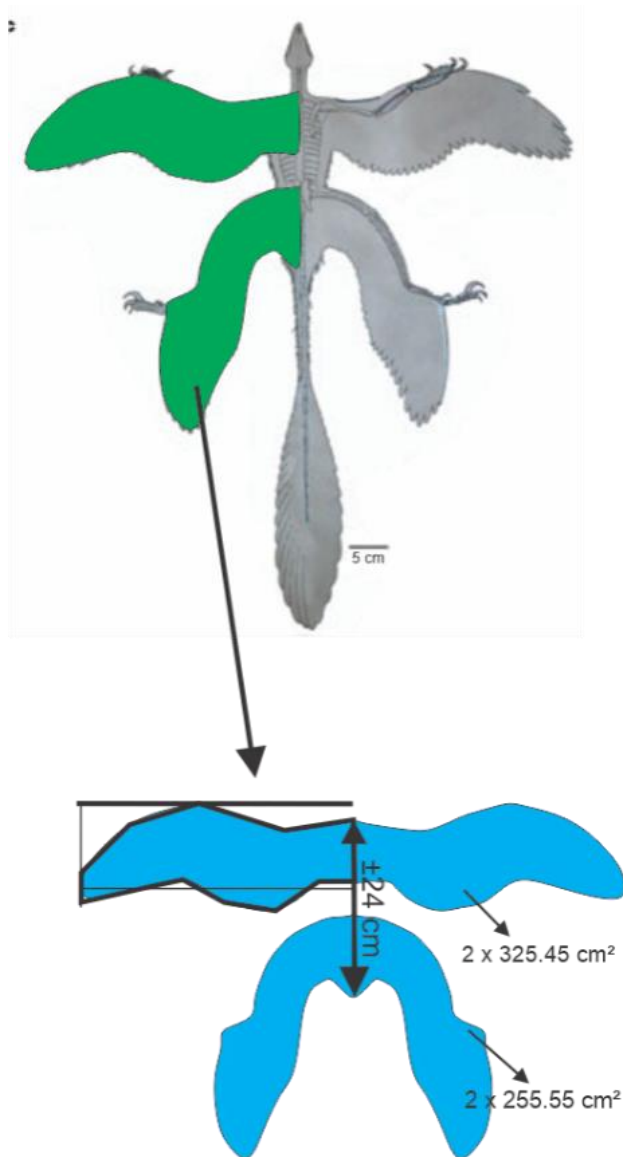
Funções de controle da capacidade voadora devem ser consideradas. Mas não se deve descartar a função como aerofólio gerador de sustentação das asas posteriores, bem como as funções de direcionamento da cauda, cujo comprimento é considerável em *Microraptorinae*. A cauda, por estar mais distante do ponto neutro, possui maior eficiência e modulação, o que permite manobras mais precisas em voo.

A proposta de sobreposição das asas, na configuração semelhante a um avião biplano, de Chatterjee & Templin (2007), não se sustenta, e foi descartada por Alexander *et al.* (2010), pela exigência de um centro de massa avançado, em uma posição esperada para um amniota aviano moderno. A morfologia de *Microraptor gui* exigiria que cerca de 1 / 3 da massa total do animal se concentrasse na região cefálica, o que é impraticável.

O centro de massa provável para um determinado animal voador é facilmente observado, pelo menos em relação ao seu eixo horizontal, ao se investigar qual seria o centro de massa ideal para um determinado aerofólio ou conjunto de aerofólios. Para animais como *Microraptor gui*, o ponto ideal para o centro de massa situa-se entre os pontos neutros de cada aerofólio, sendo deslocado na direção de cada um em função da proporção entre suas respectivas áreas. Baseando-se na reconstrução de Xu *et al.* (2003) foram obtidos os dados presentes nas figuras 15 e 16.

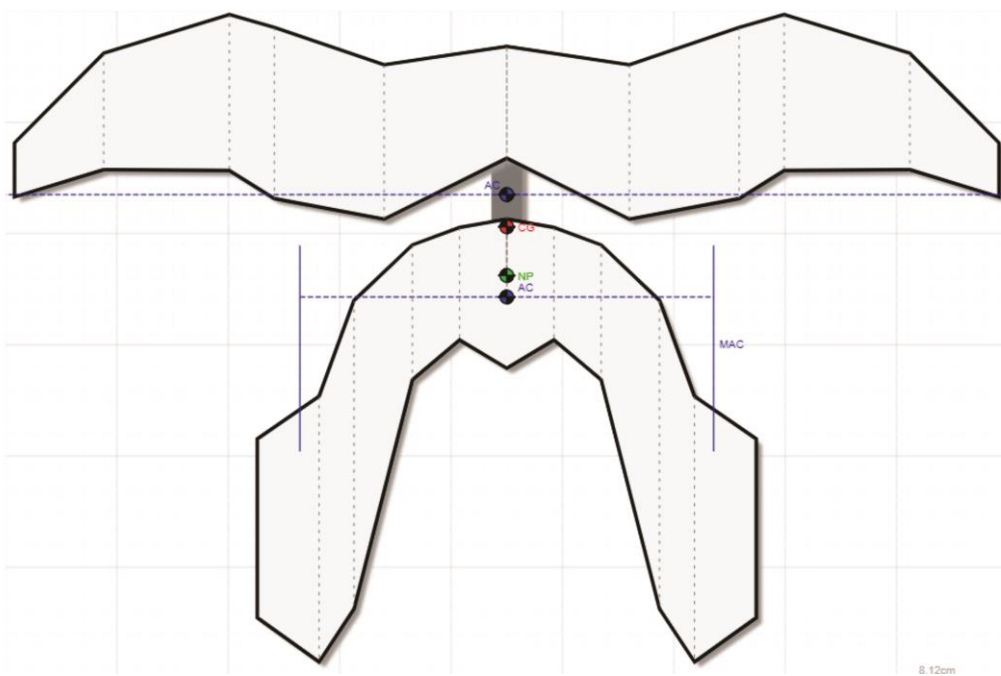
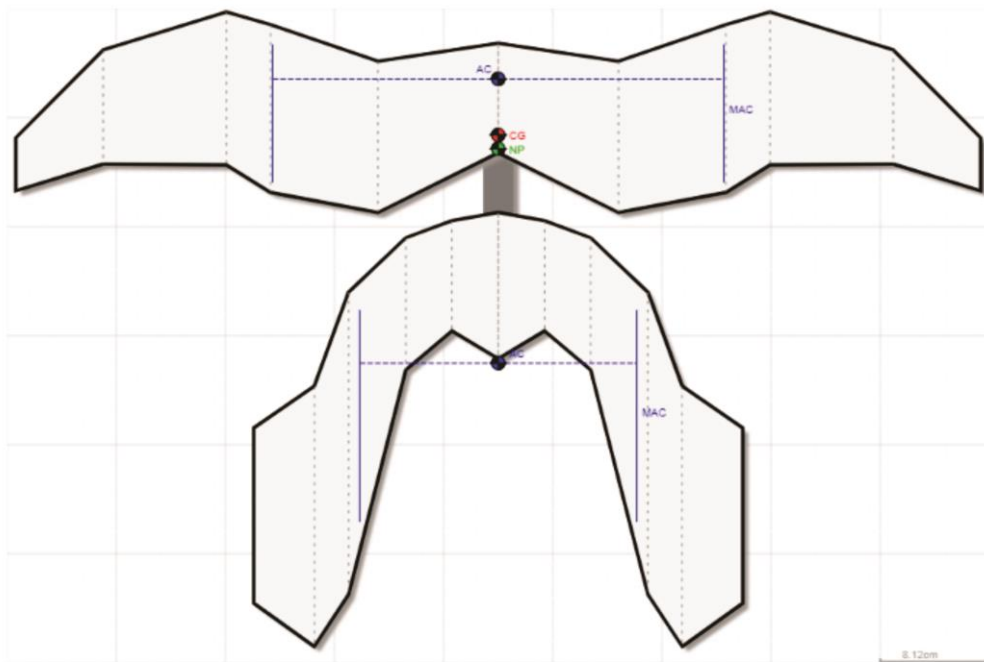
Quando considerado o aerofólio posterior como mero estabilizador, sem capacidade de gerar sustentação, o algoritmo “cgCalc” retornou um centro de gravidade exatamente como proposto por Dike *et al.* (2013), ou seja, na margem terminal da asa anterior. No entanto, quando ambos os aerofólios são considerados portadores de perfil, e geradores de sustentação, o que seria muito mais aceitável, considerando a cauda responsável por orientação e estabilização, o resultado é como o esperado. O centro de gravidade se situa logo no início do bordo de ataque da asa posterior, acima da inserção do fêmur na cintura pélvica, como ocorre nos demais terópodos cursoriais não Eumaniraptoriformes. Assim evidencia a condição basal de *Microraptorinae* em relação a outras formas voadoras de Eumaniraptoriformes, e proximidade com formas não voadoras.

Figura 15. Medição da área alar e disposição das asas em *Microraptor gui*.



Baseadas na proposta de Xu *et al.* (2003).

Figura 16. Parâmetros físicos e aerodinâmicos de *Microraptor gui*.

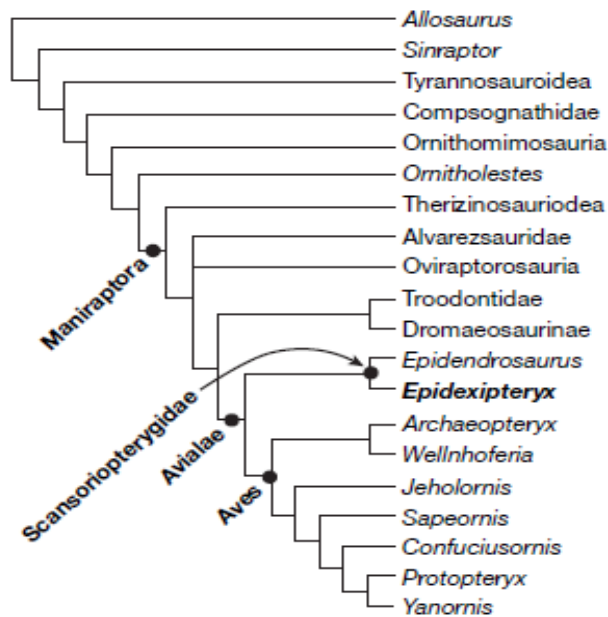


Asa posterior como estabilizador, sem gerar sustentação, mostrada acima. Asa posterior como aerofólio capaz de sustentação, exibida abaixo.

Portanto o próximo passo evolutivo seria aquele de animais com um deslocamento inicial de seu centro de gravidade para frente, de forma que seja sustentado plenamente pelo aerofólio presente nos membros anteriores, ou um aerofólio que se projetasse até os membros posteriores. Mas por conta disto apresentaria dificuldades em manter a postura bípede, pois não estaria mais equilibrado sobre a cintura pélvica, recorrendo eventualmente a uma postura quadrúpede, apoiando suavemente parte do peso sobre os membros anteriores, que seriam mais alongados. Importante considerar que, para isto, ainda é necessário que tal animal ainda possua os dígitos livres, e provavelmente apresentaria hábitos arborícolas.

Como modo de deslocar parte do centro de massa para frente, tal animal hipotético previamente apresentaria uma redução primária no comprimento total da cauda, que mostraria a função de equilibrar a massa do restante do corpo sobre o eixo da cintura pélvica em terópodos típicos. A descrição morfológica do animal hipotético é compatível com a morfologia dos Scansoriopterygidae (Figura 10), que tradicionalmente são incluídos no âmbito de Maniraptoriformes, porém não diretamente relacionados com Eumaniraptoriformes. Categoriza um clado que apresenta um experimento evolutivo que não se perdurou aos dias atuais. No entanto algumas novas abordagens (ZHANG *et al.*, 2008) poderiam trazer o grupo para um posicionamento de destaque na linhagem evolutiva dos Eumaniraptoriformes, transicionais entre avianos e não-avianos (Figura 17).

Figura 17. Cladograma de Theropoda.



Zhang *et al.*, 2008.

É interessante ressaltar que morfótipos de Scansoriopterygidae possuem proporcionalmente regiões cefálicas maiores em relação ao corpo, do que Microraptorinae, bem como caixas torácicas mais compactas e robustas (PAUL, 2002; XU *et al.*, 2003; XU *et al.*, 2015; ZHANG *et al.*, 2008). Na presente abordagem, Scansoriopterygidae ainda se mantém como uma família, sendo em parte sustentada pelo maior comprimento do dígito III das patas anteriores, o que se distingue do restante dos Eumaniraptoriformes. A presença de táxons, com evidências de asas membranosas, lança dúvidas a respeito de em qual ponto da história evolutiva do táxon esta estrutura teria se originado.

O maior comprimento dos dígitos que os Scansoriopterygidae apresentam pode refletir que uma adaptação para sustentar a membrana existisse previamente mesmo em táxons com morfologia mais convencional, como *Epidendrosaurus*.

A ausência de elementos ósseos terminais, nos membros anteriores de *Epidexipteryx* (ZHANG *et al.*, 2008.), faz com que esta característica não seja tradicionalmente interpretada com a morfologia de asas de animais como *Yi* e

*Ambopteryx* (XU *et al.*, 2015; WANG *et al.*, 2019). Não há nenhuma evidência fóssil de um elemento estiliforme em *Epidexipteryx*, apesar de que plano corporal, presença de pigóstilo, morfologia geral do crânio, e mesmo forma e número das retrizes preservadas, revela grande similaridade morfológica entre os mesmos. Indica que, apesar de não preservado, o elemento estiliforme, e a consequente asa membranosa, pudessem ser presentes.

O morfótipo *Yi qi*, e mais recentemente *Ambopteryx longibrachium*, são incluídos por seus respectivos autores (XU *et al.*, 2015; WANG *et al.*, 2019) no âmbito dos Scansoriopterygidae, apesar da presença de novas estruturas, que não aparecem nos demais terópodos, como o elemento estiliforme. Esta estrutura óssea alongada, em posição equivalente a um quarto dígito, teria função, segundo Xu *et al.* (2015) e WANG *et al.* (2019), de sustentar um aerofólio membranoso, semelhante anatomicamente ao patágio dos quirópteros.

A ausência de elemento estiliforme, nos Scansoriopterygidae menos derivados, pode ter relação com a origem de tal elemento ósseo. Se considerarmos a origem embrionária, de ossos longos em vertebrados, observa-se que existe o processo de ossificação endocondral, onde cartilagem se modifica em osso (MACKIE *et al.*, 2008). Portanto é plausível supor que, em um primeiro estágio, o patágio, sustentado apenas pelo terceiro dígito, apresentasse certa flacidez, e não pudesse se estender por uma área muito grande, limitando assim a capacidade de planeio ou voo do animal. Em um segundo momento existiria um reforço de tecido conjuntivo, em uma distância intermédia entre o terceiro dígito e a face externa da ulna, modificando-se em um elemento estiliforme cartilaginoso. Em um terceiro momento enfim se tornaria um novo elemento ósseo, capaz de sustentar um patágio mais amplo.

Caso semelhante é observável nos roedores recentes da Família Anomaluridae, como por exemplo *Anomalurus* (Figura 18), de hábitos arborícolas, mas que também possui adaptações para voo planado. Em seus membros anteriores existe uma estrutura cartilaginosa de forma semelhante ao elemento estiliforme de Scansoriopterygidae, com função de sustentar a membrana, mas se encontra em posição relativa distinta, se fixando na porção proximal do antebraço, e não na porção distal, como em *Yi* e *Ambopteryx*.

Figura 18. *Anomalurus* em voo.

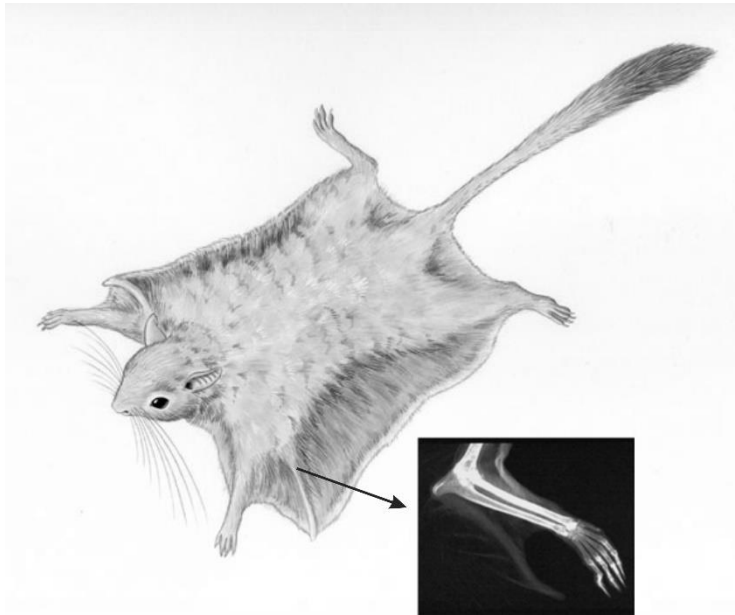


Imagem de raio-X do antebraço, revelando o elemento estiliforme cartilagenoso em detalhe; adaptado de Endries (2007) e Coster *et al.* (2015).

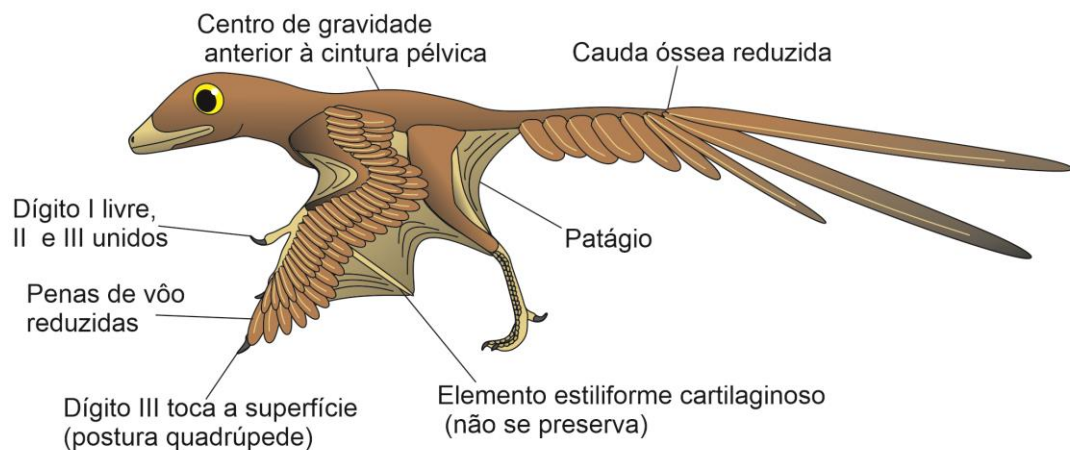
*Amblopteryx* e *Epidexipteryx* também compartilham estruturas entre si. O pigóstilo terminal da cauda, presente em ambos os morfótipos, e proposto para *Yi*, apesar da cauda não se encontrar preservada no holótipo (XU *et al.*, 2015). Outro grupo de terópodos, que apresenta pigóstilo, é aquele dos amniotas avianos modernos. Levanta-se então a hipótese de que tal estrutura surge independentemente em duas ou mais linhagens distintas, com a mesma morfologia por conta da convergência. Evidência de que o voo, em Scansoriopterygidae, se desenvolve através de uma morfologia totalmente distinta da observada nos demais Eumaniraptoriformes. Mostra que a presença de pigóstilo, e a redução da cauda óssea, estão sujeitas a aparecer quase sempre que houver pressão seletiva para desenvolvimento de voo. O mesmo processo também ocorreu nos demais grupos de tetrápodos voadores, pterossauros e quirópteros.

A Figura 15 exemplifica como pode ter ocorrido a evolução das características de voo em Scansoriopterygidae basais e derivados. Através da redução da cauda óssea, aumento na área de superfície do patágio, aumento do comprimento dos

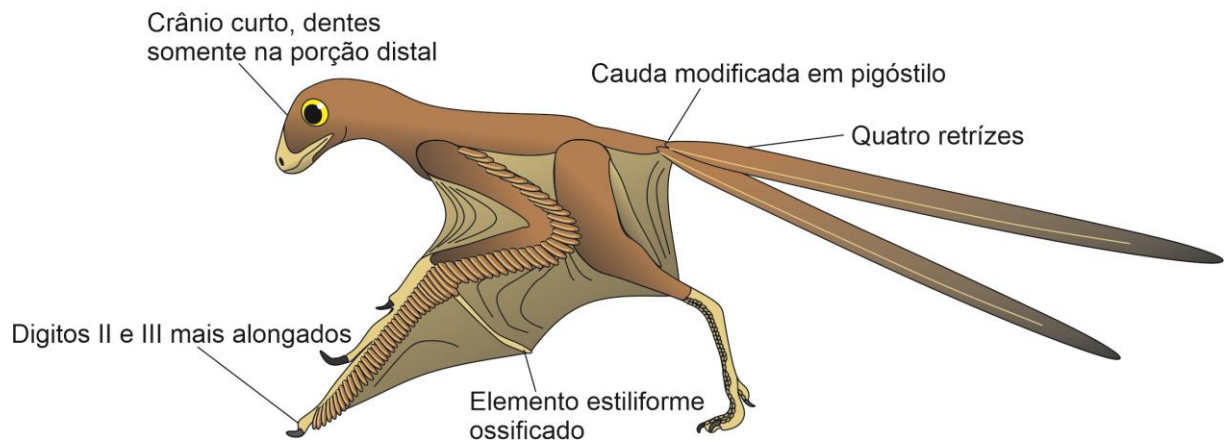
dígitos (principalmente II e III), desenvolvimento do elemento estiliforme e migração do centro de massa para uma posição mais avançada no corpo

Figura 19. Morfologia proposta para Scansoriopterygidae.

## Scansoriopterygidae basal



## Scansoriopterygidae derivado

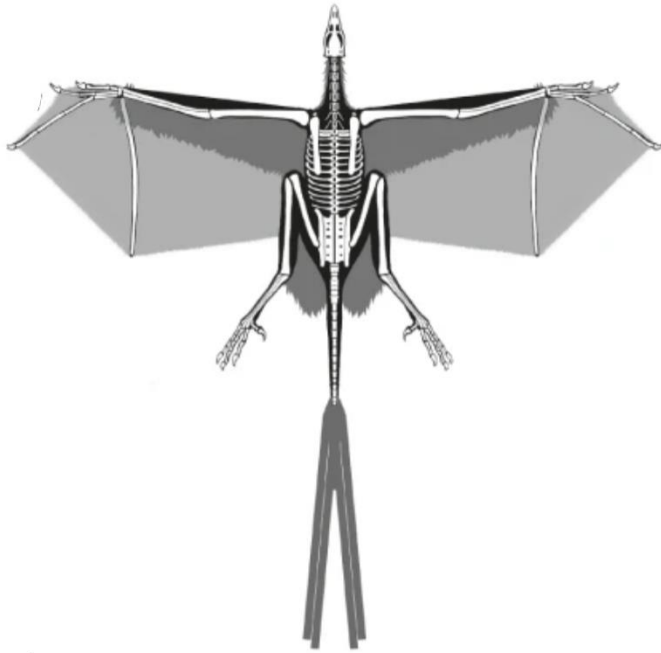


Devemos destacar o fato de que um aerofólio membranoso, que abrange os quatro membros, possui uma corda média aerodinâmica que se estende muito mais posteriormente do que em um aerofólio sustentado somente pelo membro anterior,

permitindo voo com o centro de massa em uma posição mais atrasada. Situa a provável origem de Scansoriopterygidae entre os animais com quatro asas, e aqueles que possuem duas asas funcionais, como *Archaeopteryx*. A evolução da capacidade voadora no grupo caracteriza uma das origens de voo independentes na história evolutiva dos Eumaniraptoriformes avianos, sugerindo que caso não fossem extintos teríamos atualmente ao menos duas linhagens distintas de Eumaniraptoriformes voadores.

Uma análise a respeito das características aerodinâmicas de *Yi* e *Ambopteryx* foi realizada no presente trabalho, bem como uma nova proposta para a extensão do patágio para maior performance aerodinâmica. A tradicional proposta de Xu *et al.* (2015), onde o patágio apenas se limita aos membros anteriores, em uma conformação semelhante às asas de amniotas avianos modernos (Figura 20), foi questionada devido ao plano corporal primitivo dos Scansoriopterygidae. Para planar somente com os membros anteriores, sem estruturas geradoras de sustentação na porção posterior do corpo, as regiões cefálica e cervical precisariam apresentar massa igual ou semelhante ao restante do corpo. Em uma condição com patágio completo, a Corda Média Aerodinâmica ('MAC') do aerofólio é maior, cobrindo grande parte da distribuição de massa corporal do animal, e o centro de massa ideal se situa deslocado mais posteriormente. Durante os experimentos realizados se considerou o patágio sustentado por ambos os membros, e para os morfótipos avançados *Yi* e *Ambopteryx*, o centro de massa resultou em uma posição torácica (cintura escapular), semelhante a Eumaniraptoriformes com asas baseadas em penas de voo mais avançadas, reforçando a ideia de um desenvolvimento de características de voo sofisticadas em mais de um grupo paralelamente.

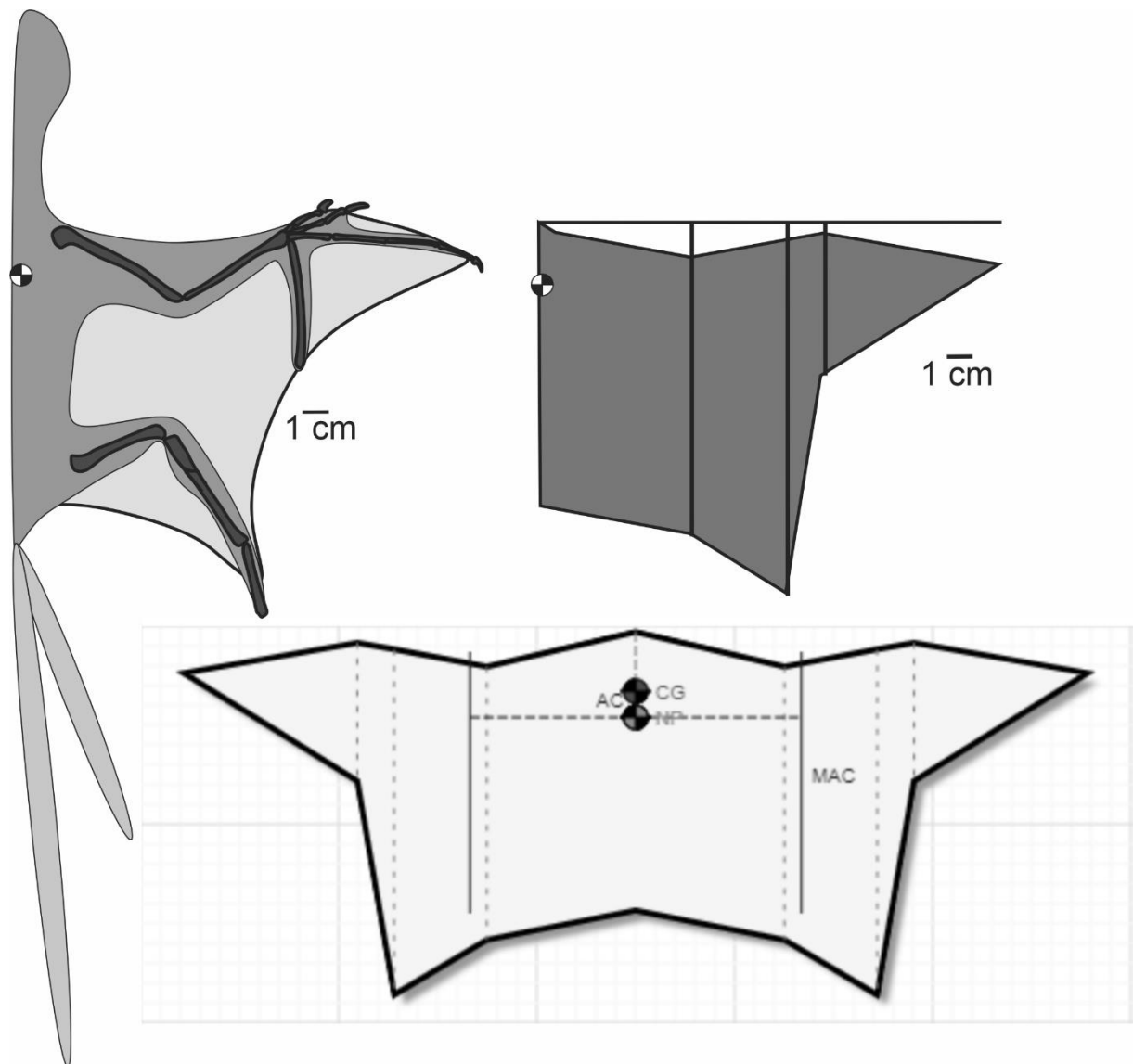
Figura 20. Proposta de extensão do patágio em *Yi*.



Xu *et al.* (2015).

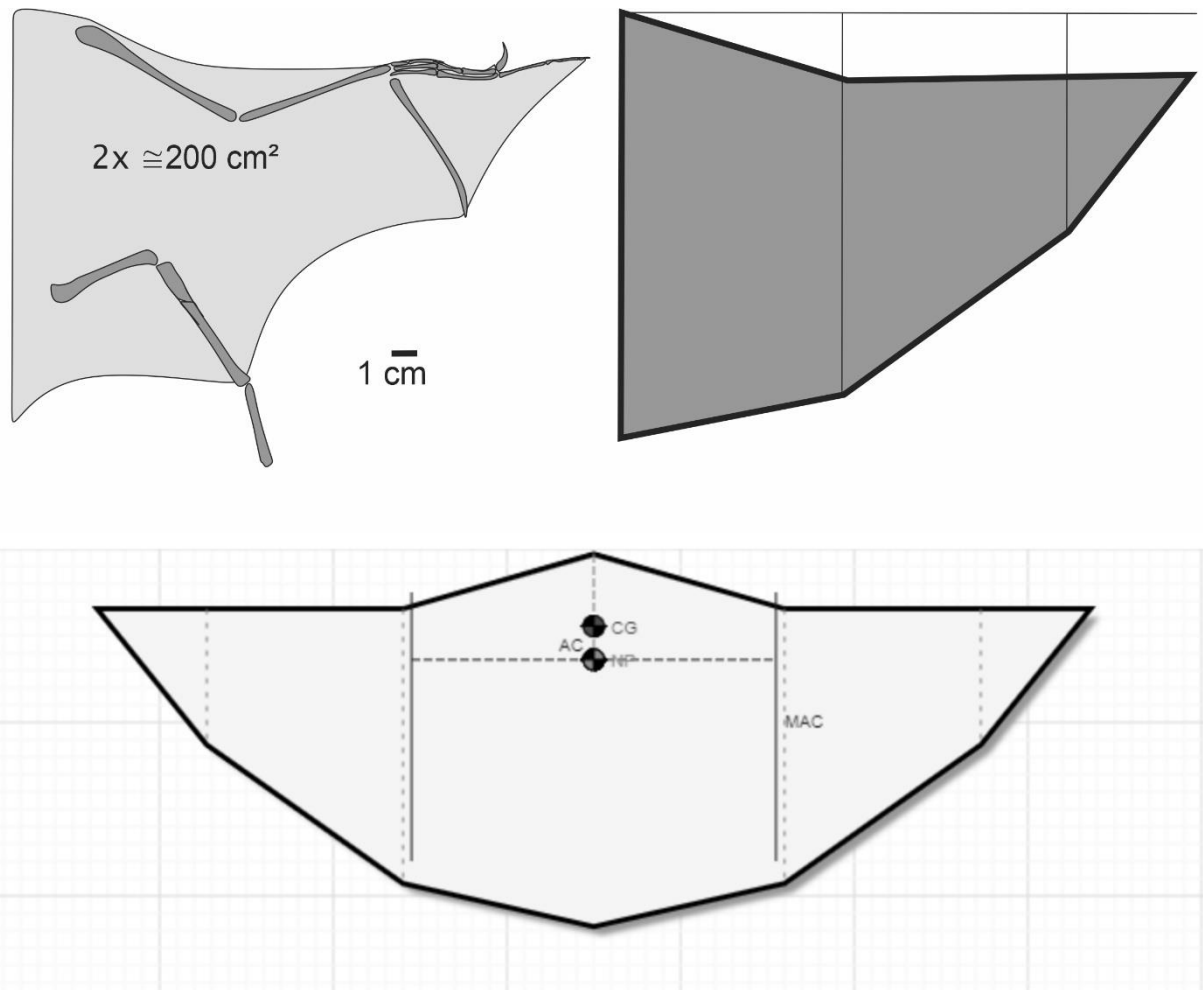
A partir das imagens dos holótipos de *Yi* e *Amblopteryx* (XU *et al.*, 2015; WANG *et al.*, 2019) foi elaborado um modelo esquemático de cada um, com base nas morfologias dos ossos individuais, que foram organizados em posição anatômica, permitindo assim a observação das dimensões totais, e proporções de ambos os animais. Devido à ausência de elementos ósseos da parte inferior do corpo de *Yi*, seus membros posteriores foram reconstruídos com base nas dimensões de *Amblopteryx*, que se encontra mais completo, respeitando proporções do mesmo. Os modelos foram submetidos ao mesmo procedimento descrito anteriormente, realizado em *Microraptor*. Como resultados se obtém os dados a seguir.

Figura 21. Área do patágio proposta para  $Yi$ .



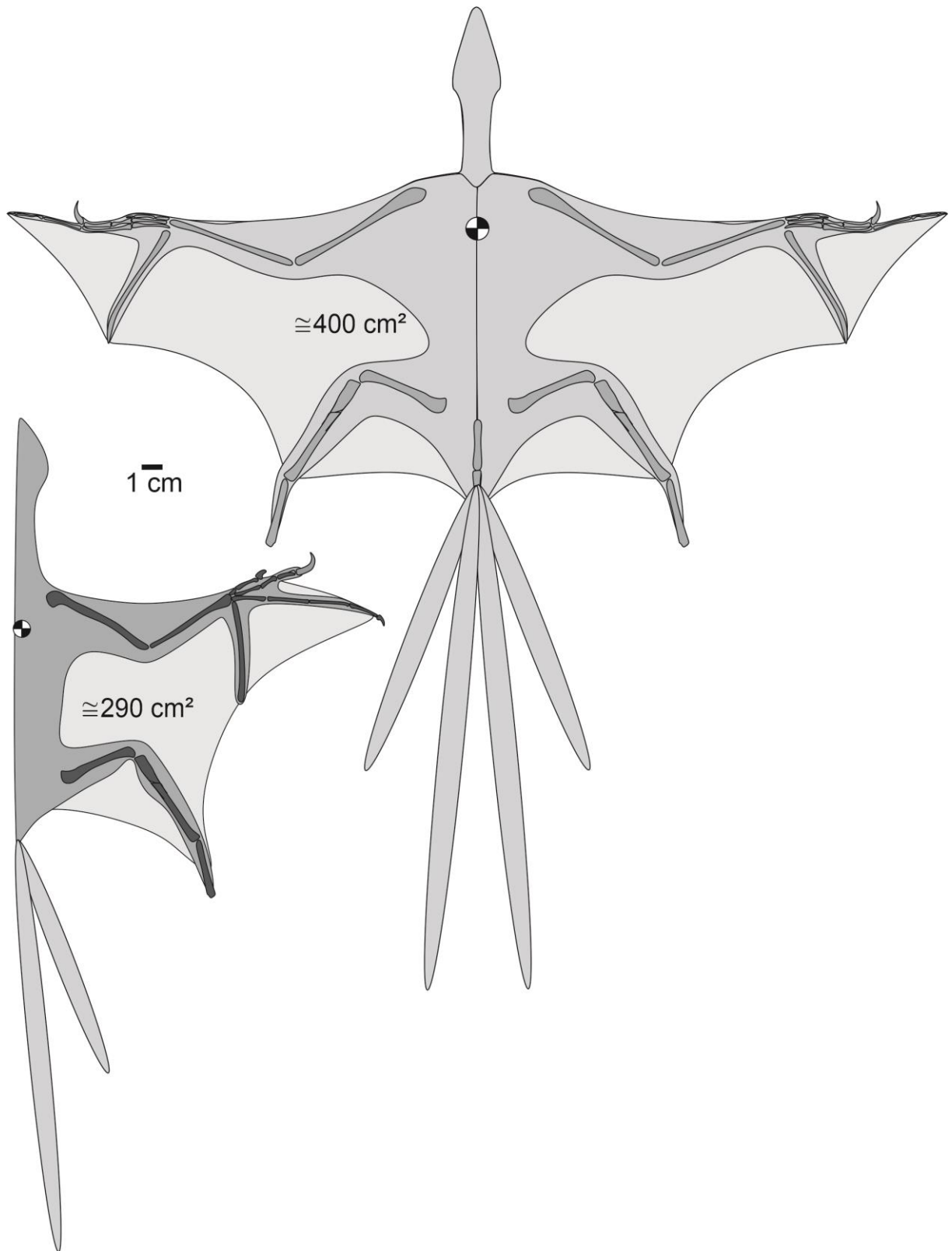
Anatomia em voo (esquerda), patágio considerado na análise (direita), centro de gravidade (CG), ponto neutro ('NP'), centro aerodinâmico ('AC') e corda média aerodinâmica ('MAC') para o aerofólio proposto (abaixo).

Figura 22. Área do patágio proposta para *Ambopteryx*.



Anatomia em vôo (esquerda), patágio considerado na análise (direita), centro de gravidade (CG), ponto neutro ('NP'), centro aerodinâmico ('AC') e corda média aerodinâmica ('MAC') para o aerofólio proposto (abaixo).

Figura 23. Comparação morfológica entre *Yi* (esquerda) e *Amblopteryx* (direita), representados na mesma escala.



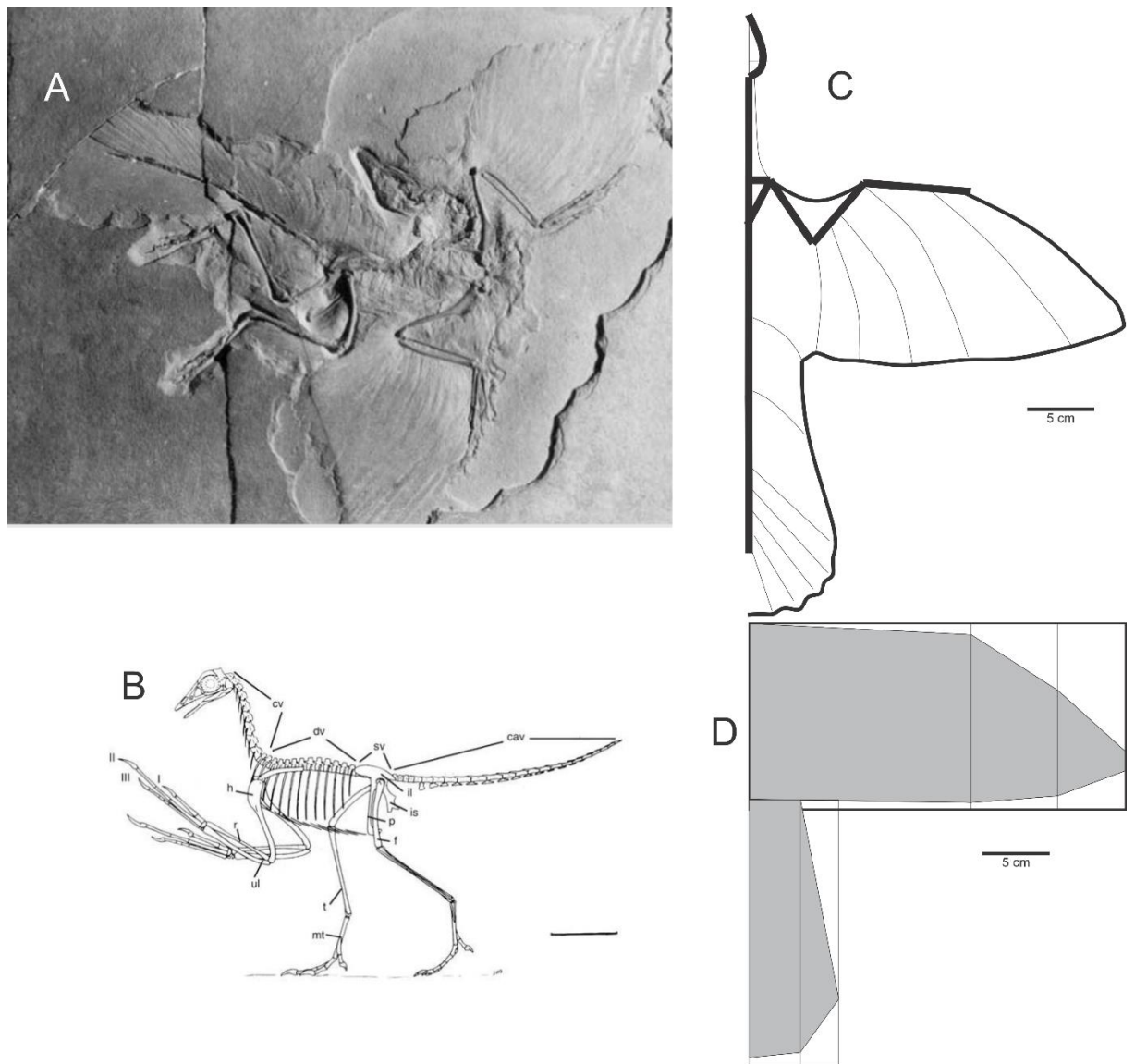
A falange ungueal, presente no dígito II dos membros anteriores de *Ambopteryx*, se mostra muito mais desenvolvida que as presentes nos dígitos I e III. A curvatura presente nas demais falanges dos demais dígitos parece projetar a falange ungueal previamente citada para frente, relevando que provavelmente seja a estrutura primária para escalada, presente nos membros anteriores, com função semelhante ao dígito I em quirópteros recentes. O dígito III se mostra totalmente dedicado para sustentar o patágio em *Ambopteryx*, e em *Yi* ainda existe uma garra terminal funcional nos dígitos I e III, indicando se tratar de um morfótipo mais basal.

*Archaeopteryx* é tradicionalmente considerado como sendo o morfótipo transicional entre dinossauros avianos e não avianos, e ainda estaria mais intimamente relacionado com aves do que Scansoriopterygidae (ZHANG *et al.*, 2008). A presença de asas apenas no membro anterior, bem como a ausência de qualquer evidência de uma postura quadrúpede, ou estruturas aerodinâmicas significativas nos membros posteriores, pode sugerir que seria um morfótipo mais derivado que *Scansoriopteryx* e Microraptorinae e semelhantes.

A presença de uma cauda completa, não modificada em pigóstilo, reforça diversificação e desenvolvimento em Scansoriopterygidae, se desvinculando da linhagem que originou os amniotas avianos. No entanto a cauda em *Archaeopteryx* tem comprimento muito menor em relação ao corpo que em animais mais basais, como Microraptorinae e os demais Dromaeosauridae, que divergem de uma linhagem muito anterior. Por isto tal característica foi considerada como macrocaractere na atual pesquisa, diferenciando formas com a cauda óssea maior que aproximadamente 50 % do comprimento total do esqueleto axial (estado de caractere “maior que em *Archaeopteryx*”).

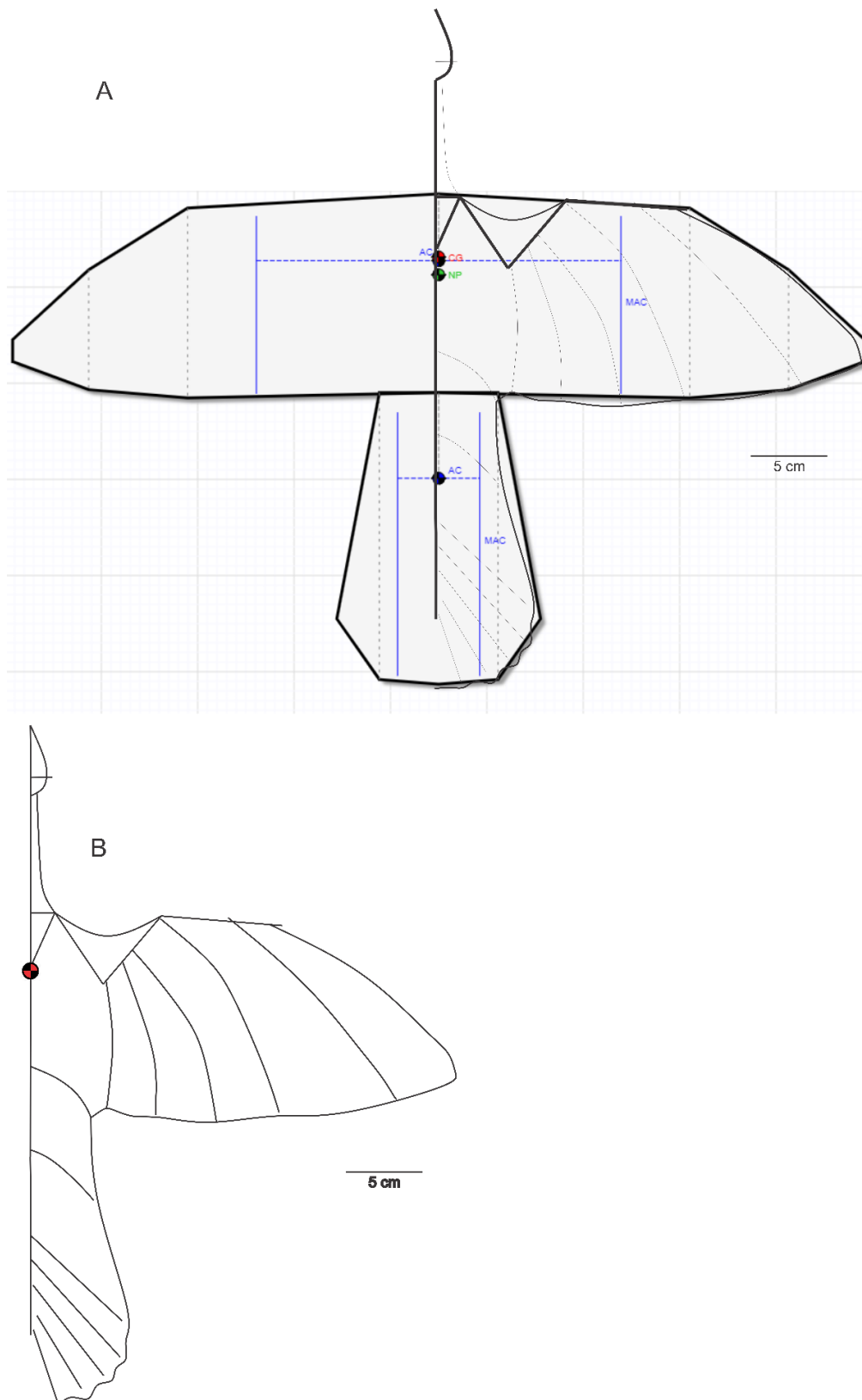
O mesmo procedimento, previamente discutido sobre o cálculo do centro de massa ideal para vôo, com base na morfologia externa, foi aplicado a *Archaeopteryx*, como visto nas figuras 24 e 25.

Figura 24. Estudo das propriedades aerodinâmicas de *Archaeopteryx*.



Baseado em A) fóssil de *Archaeopteryx* (espécimen de Berlin); B) reconstrução de *Archaeopteryx* por Wheishampel *et al.* (2007), escala representando 5cm; C) reconstrução em posição de voo com base em duas rêmiges primárias (distal e intermédia), quatro rêmiges secundárias (distal, duas intermediárias e proximal) e sete retrizes (uma proximal, uma intermediária e cinco distais); D) aproximação poligonal analisada no software "ImageJ".

Figura 25. Propriedades aerodinâmicas de *Archaeopteryx*.



A) Centro de Gravidade (CG), Centro Aerodinâmico ('AC'), Ponto Neutro ('NP') e Corda Média Aerodinâmica ('MAC'), estimados para *Archaeopteryx*. B) Sobreposição do Centro de Gravidade (CG) com a base da escápula, em *Archaeopteryx*.

A abordagem funcional de Evangelista *et al.* (2014), que leva em consideração a capacidade de manobra de alguns morfótipos (Figura 22), resulta também em uma filogenia que traz Microraptorinae como base do desenvolvimento do vôo eumaniraptoriforme (Figura 13 a), representada por *Microraptor* e *Anchiornis*. Devido à natureza de sua investigação não inclui formas não voadoras, que são inseridas, na presente contribuição, em Scansoriopterygidae, que tradicionalmente é considerada como grupo externo a Eumaniraptoriformes. Deve se ressaltar também que, na época de publicação do trabalho supracitado, não se conhecia qualquer indício de asas membranosas em Eumaniraptoriformes. No entanto, os morfótipos abordados em comum com o presente trabalho possuem posição taxonômica relativa coincidente. É altamente improvável porém que animais com o plano corporal de *Jeholornis*, com cauda completa ossificada, possuía relacionamento mais íntimo com os amniotas avianos recentes do que *Sapeornis*, como ocorreria segundo a análise dentária de Zhou & Li (2009) (Figura 23 b).

A representação anatômica dos bonecos de Evangelista *et al.* (2014) apresenta algumas características duvidosas, como a ausência de pró-patágio e pós-patágio nos aerofólios da grande maioria dos morfótipos, o que pode alterar os parâmetros aerodinâmicos em relação à real performance dos morfótipos.

Figura 26. Modelos utilizados por Evangelista *et al.* (2014).

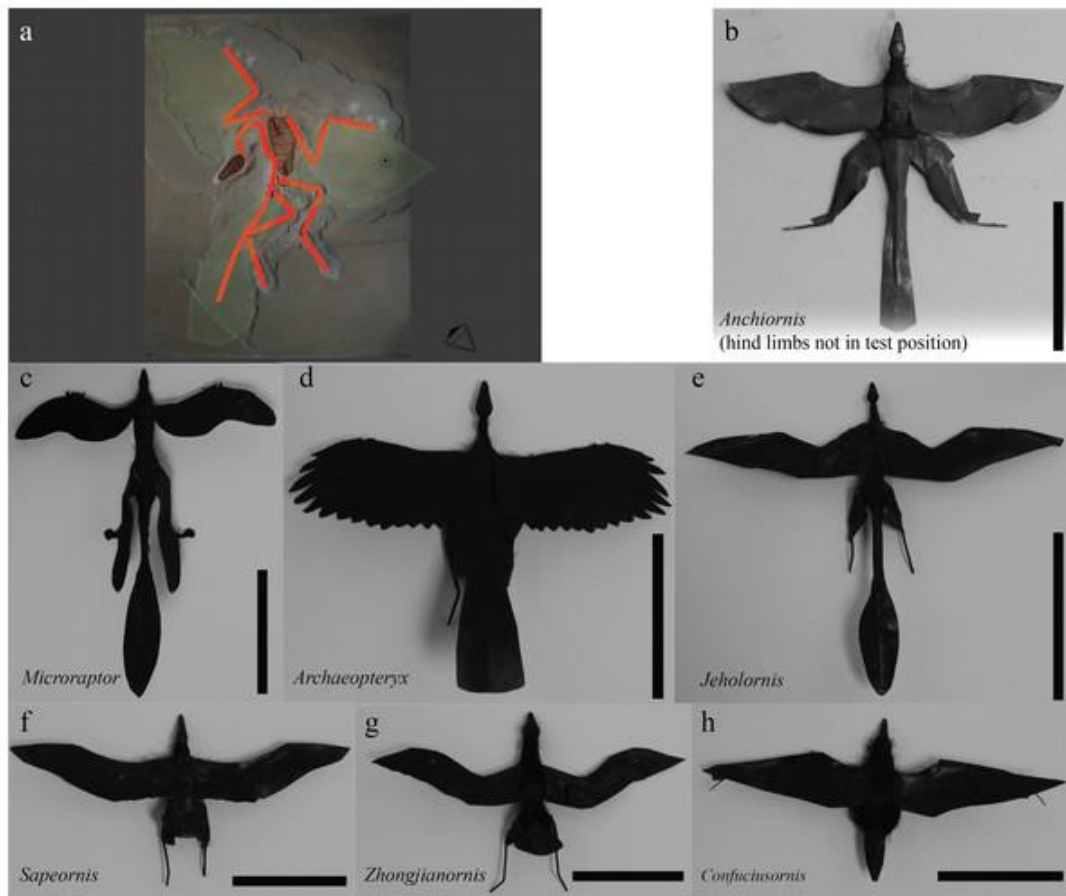
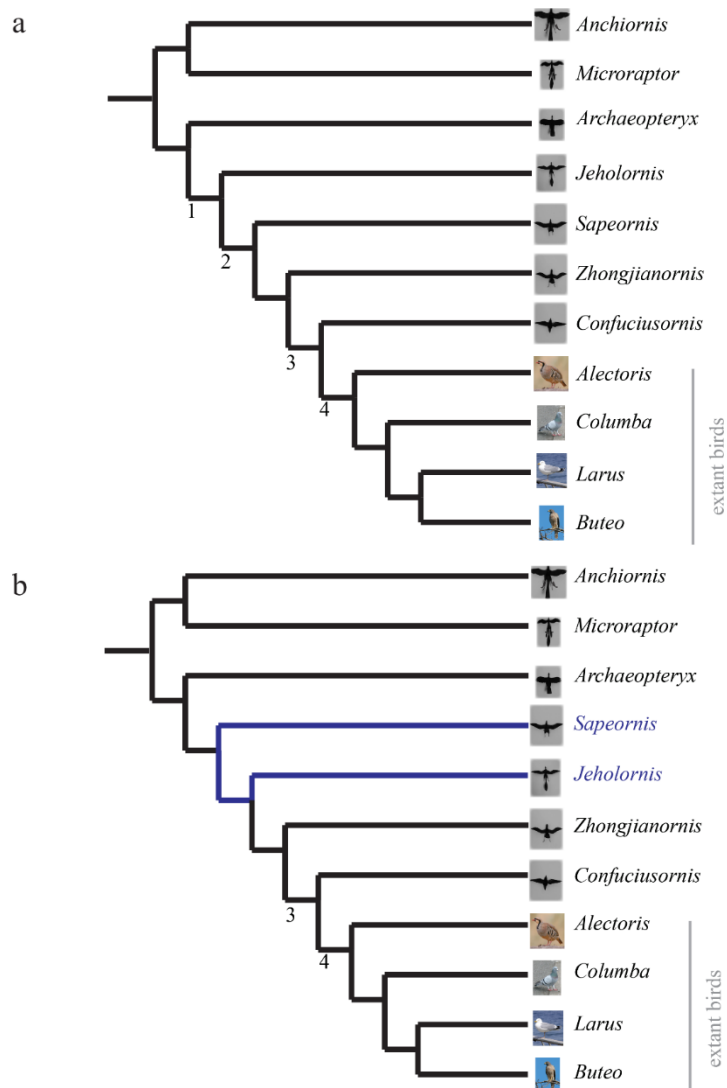


Figura 27. (A) Filogenia considerada por Evangelista *et al.* (2014). (B) Filogenia resumida de Zhou & Li (2009), por Evangelista *et al.* (2014).



Aves basais do Mesozoico, que previamente apresentam morfologia e plano corporal semelhante a *Confuciusornis*, não foram incluídas na presente análise. Em relação aos parâmetros biomecânicos abordados resultariam em respostas muito semelhantes, e aumentariam as controvérsias da análise, formando politomias e exigindo a inserção de caracteres puramente anatômicos, ausentes nos demais grupos externos, prévia e exaustivamente abordados pela literatura. A abrangência da pesquisa aqui desenvolvida, que busca entender a história natural do grupo como um todo, exige menor nível de detalhamento, em grupos melhor conhecidos, e maior detalhamento nas grandes transições, e morfótipos com posicionamento evolutivo e interpretação biológica incerta.

A Figura 28 representa um resumo das modificações morfológicas em Eumaniraptoriformes, orientadas por pressão seletiva nos respectivos nichos ocupados por cada grupo. Destaca-se a origem arborícola hipotética, a diversificação em formas planadoras em duas linhagens, com abordagens evolutivas distintas (desenvolvimento do patágio e desenvolvimento de penas de voo). A origem de formas cursoriais, aqui representadas por Dromaeosauridae (Dromaeosaurinae e Velociraptorinae) e Unenlagiidae, a partir de um ancestral morfológicamente semelhante a Microraptorinae, que divergem para ocupar nichos distintos.

*Archaeopteryx* representa o estágio evolutivo dos Eumaniraptoriformes com características de voo (planeio ?), derivadas em relação ao animal morfológicamente semelhante a Microraptorinae, com penas de voo somente nos membros anteriores, centro de massa deslocado para a cintura escapular, mas ainda com cauda óssea articulada não modificada em pigóstilo, e dentição completa. Também compõem este grupo de animais os morfótipos *Aurornis* e *Jeholornis*.

Em seguida, na linhagem, se identifica uma divergência evolutiva em dois nichos. Animais que refinam ainda mais as características de vôo, representados por *Confuciusornis*, e animais que ocupam nicho terrestre, sacrificando a capacidade de vôo, mas herdando as modificações no plano corporal dos ancestrais voadores, representado por Caudipterygidae.

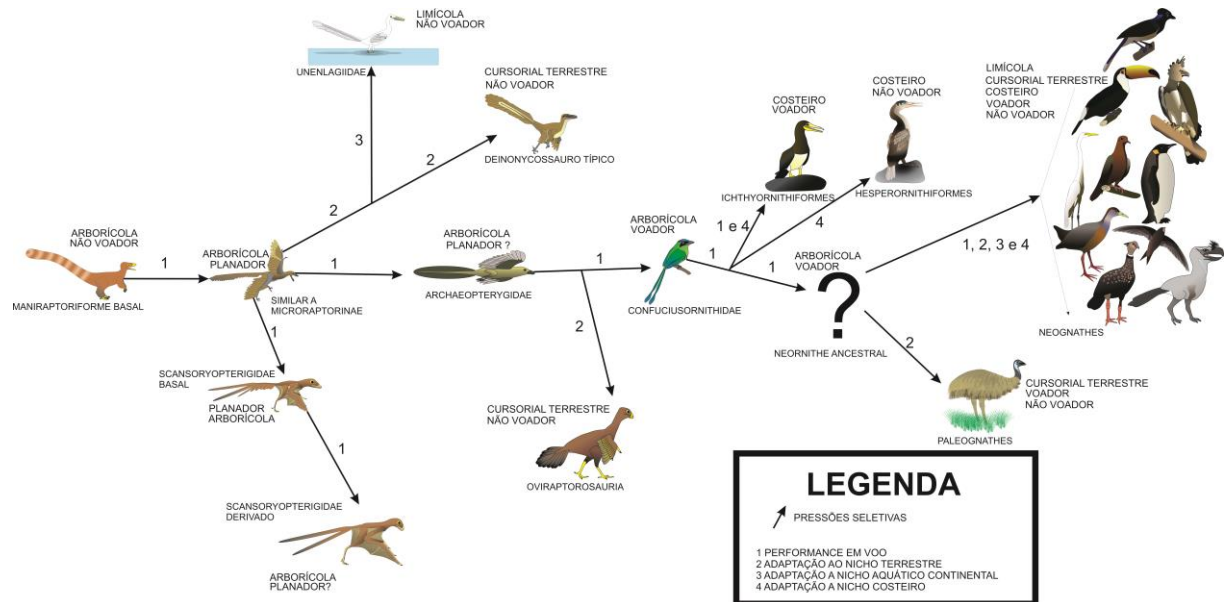
Da linhagem que mantém a capacidade de voo se incluem Enanthiornithes (que não necessariamente representam a ancestralidade das Euornithes), e Euornithes. No âmbito das Euornithes se aplicam as pressões seletivas para os mais variados nichos, podendo ocorrer a perda da capacidade de voo como em *Hesperornis*, na figura sendo representados Ichthyornithiformes e Hesperornithiformes.

Euornithes apresenta o surgimento de muitas características de aumento de resistência óssea, e redução de massa, através dos surgimento dos caracteres e estados que envolvem fusão de ossos carpais, fusão dos ossos da gastrália em externo e surgimento de projeções laterais nas costelas. Constituindo assim uma otimização da rigidez estrutural da ancoragem esquelética do aparato de voo, que deve favorecer muito performance e eficiência energética dos ciclos de batimento das asas

O ponto de interrogação representa o morfótipo que seria o ancestral em comum entre Neognathes e Palaeognathes, hipotetizado aqui como um animal voador

arborícola, com base nas interpretações a respeito da evolução do mecanismo de empoleiramento, levantadas no presente trabalho.

Figura 28 Modificações morfológicas em Eumaniraptoriformes, orientadas por pressão ambiental.



O final da seta não representa a extinção do grupo, apenas resultados de uma divergência morfológica.

## O fim do Cretáceo

Durante o evento de extinção em massa, do limite Cretáceo / Paleogeno, é perceptível que somente uma linhagem de amniotas voadores conseguiu sobreviver, pois pterossauros e aves não Neornithes pereceram. Com isto ficam dúvidas sobre o que teria favorecido ou prejudicado os morfótipos, durante um momento de estresse ambiental generalizado. O morfótipo *Qinornis* (XUE, 1995) pode representar o último sobrevivente não Neornithes durante o Paleoceno, mas se trata de um material controverso. Mayr (2009) menciona que se trata de um espécimen parcial, mas que poderia pertencer a um amniota aviano não Neornithes.

A diversificação de Neornithes durante o Cenozóico foi muito provavelmente rápida, como explica o trabalho de KSEPKA *et al.* (2017). A presença de pés altamente modificados, como o morfótipo *Tsidiyazhi* (Colliformes, Coraciimorphae), apenas 4 milhões de anos após o limite K / Pg é relevante, por não se tratar de uma ordem basal.

Uma forma de obter alguma hipótese, que explique o ocorrido, seria comparar o que existe de diferente entre os grupos animais sobreviventes após o final do Cretáceo, e os extintos. A tarefa de apontar diferenças é relativamente fácil, quando os grupos são distantes, como pterossauros e aves. Mas é difícil quando se trata de diferenciar as linhagens de amniotas avianos.

## Pterossauros e amniotas avianos

Os pterossauros foram os primeiros amniotas a desenvolverem a capacidade voadora auto sustentada, com uma abordagem de asas membranosas sustentadas pelo dígito IV dos membros anteriores. As formas mais basais apresentavam uma cauda longa, que muito provavelmente serviria para controle em voo, mas não por influência aerodinâmica, e sim por deslocamento da massa do corpo. Não se deve descartar, no entanto, a influência aerodinâmica da região caudal em manobras em velocidade de cruzeiro. É observada a presença de adereços aerodinâmicos nas extremidades distais das caudas de pterossauros, como por exemplo *Rhamphorhynchus* (PAUL, 2002).

Os pterossauros mais derivados, do Cretáceo, apresentam uma notável redução do comprimento total da cauda, bem como a presença de cristas cefálicas com provável função aerodinâmica. No entanto não é uma regra que todos os pterossauros com cauda curta apresentam cristas cefálicas, mas parece existir uma pressão seletiva para o aparecimento das mesmas. A crista cefálica pode representar uma estrutura de orientação usualmente vertical, que forneceria estabilidade horizontal para o animal em voo, na ausência de estruturas aerodinâmicas além da própria asa.

Dinamicamente um objeto voador, que consiste somente de um aerofólio, é lateralmente instável. Em amniotas avianos a cauda, que possui movimentação independente das asas, e em especial apresenta a possibilidade de movimento de rotação de alguns graus em seu próprio eixo, fornece uma força vetorial direcionável em relação ao pivô de rotação do animal (ponto neutro). É plausível portanto inferir que aves tivessem proporcionalmente maior agilidade e estabilidade em voo, do que os pterossauros.

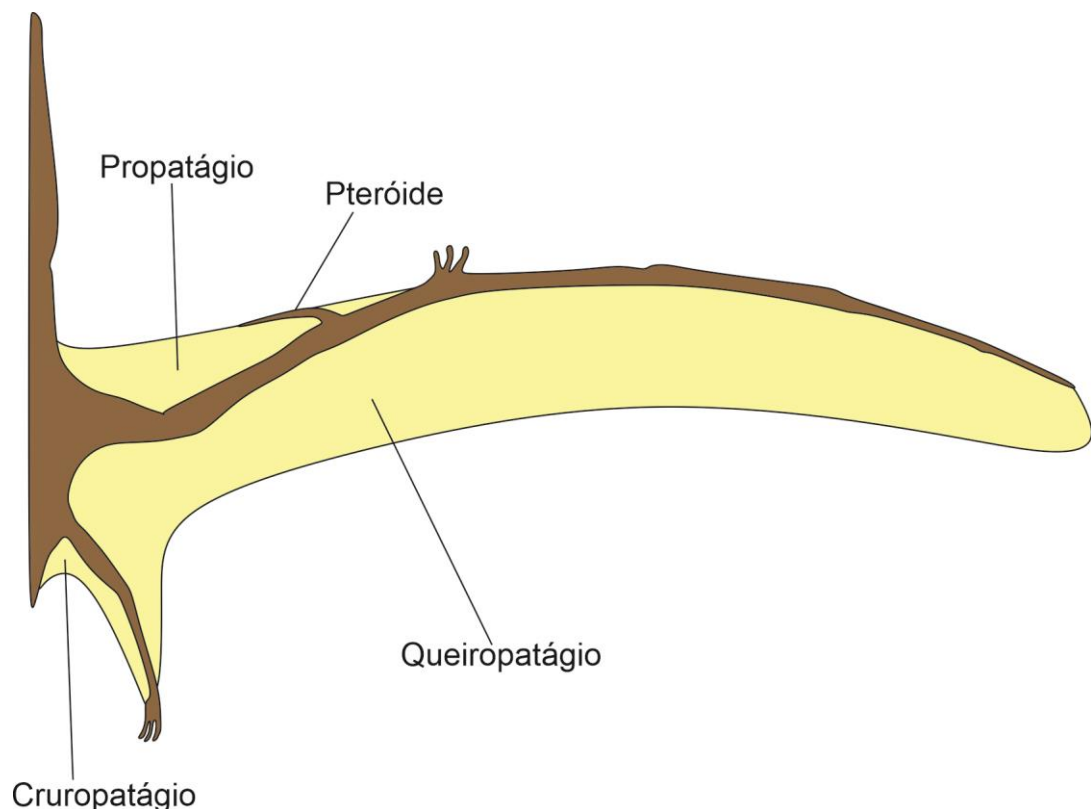
As asas de pterossauros são membranosas e, até onde se sabe, não possuiriam um perfil tridimensional que permitisse sustentação (WILKINSON, 2007). Para voar então existem basicamente as opções a seguir.

- A. Asas com elevado ângulo de incidência, ou ângulo de ataque, em relação ao fluxo de ar. Exige a presença de uma estrutura capaz de exercer força aerodinâmica em uma posição deslocada anterior ou posteriormente, seja uma cauda ou *canard*, com área significativa.
- B. Asas com curvatura, ou perfil côncavo-convexo. Um perfil com grande eficiência no que diz respeito a sua capacidade de gerar sustentação. Ao mesmo tempo é também um perfil com grande arrasto aerodinâmico, o que limita a velocidade de cruzeiro do animal. Amniotas avianos apresentam geralmente perfil semelhante, quando as observam em repouso ou materiais fixados. No entanto são capazes de modificar seu perfil em voo, devido às penas, que são estruturas modulares capazes de movimento.

As asas de pterossauros (Figura 25) são relativamente análogas em relação ao seu funcionamento, comparadas às equivalentes de quirópteros. No entanto, em quirópteros, a curvatura da asa ocorre pela ação dos dígitos, que estão associados ao patágio. Em pterossauros, o único dígito que é associado ao patágio é o IV, que apenas margeia o bordo de ataque do aerofólio, o restante da estrutura sendo

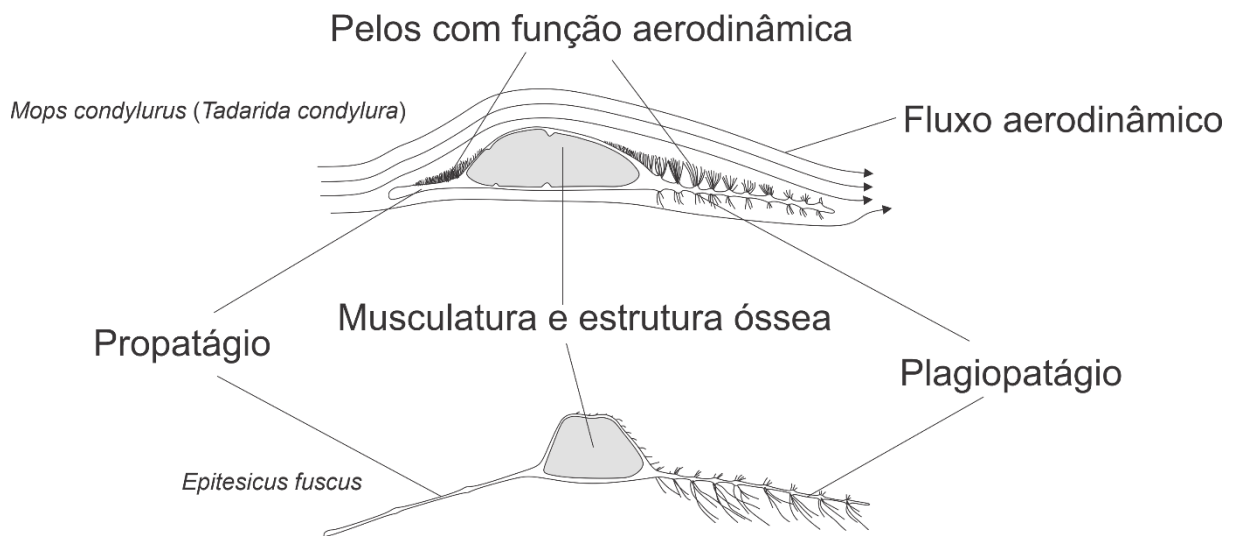
membranosa e muito provavelmente não conseguiria manter uma curvatura somente por ação muscular, tendendo a formar uma estrutura plana. Um meio proposto para a formação de um aerofólio, capaz de gerar sustentação, seria a deflexão do pteróide ventralmente em alguns graus, pressupondo a presença mais que óbvia de um propatágio (WILKINSON, 2007).

Figura 29. Esquema representativo das partes que compõem o aerofólio de um pterossauro pterodactylóide, e a provável forma de seu patágio.



Outra possibilidade, que possivelmente poderia complementar a anterior, é a disposição de pelos, de forma a otimizar o fluxo aerodinâmico pelas asas dos pterossauros, novamente trazendo a analogia com morcegos (Figura 26). *Mops* é um exemplo de como pelos podem formar um perfil de aerofólio em uma asa, como a presença de uma superfície razoavelmente plano-convexa ou simétrica é importante para que o animal consiga uma alta velocidade de cruzeiro (BULLEN & MCKENZIE, 2007).

Figura 30 . Perfil aerodinâmico da base do aerofólio em dois quirópteros, com maneiras de voo distintas.



Nota-se a presença de pelos com funções aerodinâmicas em *Mops* (modificado de CARR, 2002).

O levantamento a respeito dos grupos de tetrápodos que desenvolveram voo, ou planeio, revela que animais voadores e planadores quadrúpedes tendem a desenvolver asas membranosas, uma vez que os membros anteriores ainda são exigidos durante o deslocamento. Aerofólios membranosos flexíveis permitem maior mobilidade em relação aos equivalentes rígidos, como os presentes em amniotas avianos. Isto poderia indicar postura quadrúpede, para os Maniraptoriformes propostos com asas membranosas, como *Ambopteryx* e *Yi*.

A decolagem dos pterossauros aparenta ser um dos problemas que podem tê-los prejudicado na competição por nichos aéreos com os amniotas avianos. Por apresentarem postura quadrúpede, a decolagem talvez dependesse de um desnível para que o animal atingisse a velocidade mínima para sustentação, enquanto estende as asas, pois em deslocamento contínuo os membros anteriores são requisitados. Animais pequenos poderiam decolar a partir de árvores, mas os grandes pterossauros exigiriam escarpas e penhascos, que muito provavelmente eram acirradamente disputados entre os indivíduos de uma ou várias espécies. Há evidências de pouso e decolagem de pterossauros de pequeno porte a partir do solo nos trabalhos de Hwang

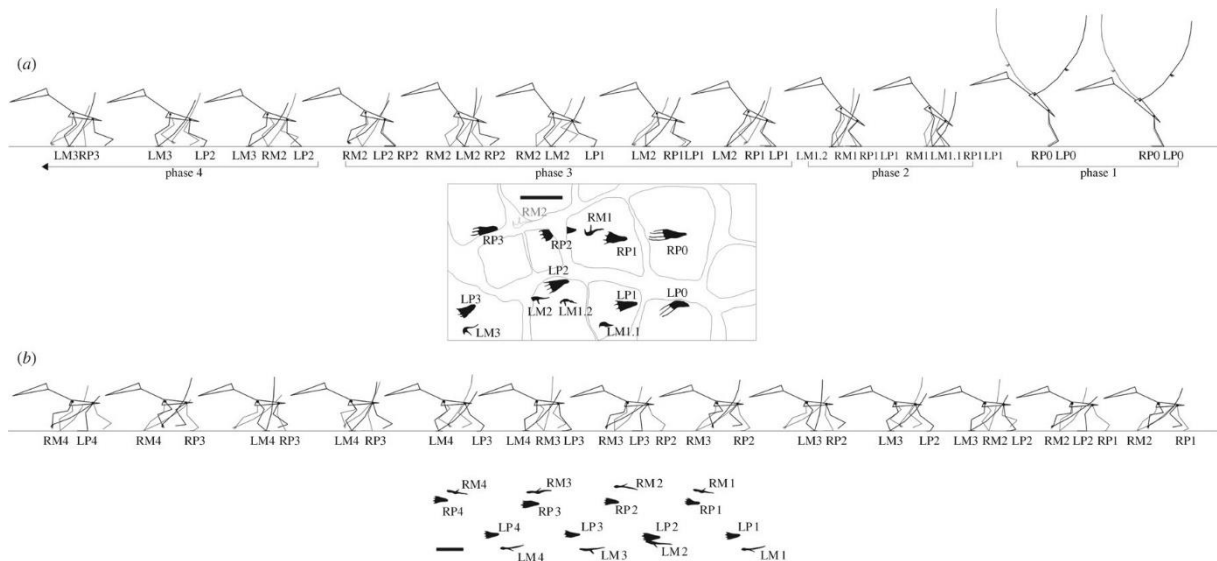
*et al.* (2002) e Mazin *et al.* (2009), que abordam icnofósseis associáveis à morfologia de pterossauros.

Merece destaque a proposta de Hwang *et al.* (2002), a respeito da presença de interdigitações nos membros posteriores de pterossauros (pés palmados), uma vez que as impressões dos dígitos não se encontram claras, e existem icnofósseis de aves com tal adaptação na mesma unidade geológica. Pés palmados em pterossauros poderiam indicar alguma capacidade de natação, levando a um enigma ainda maior sobre sua biomecânica. No entanto não se devem descartar possíveis funções puramente aerodinâmicas das interdigitações.

Quirópteros atualmente se adaptaram para viver pendurados em estruturas, onde podem dar início ao voo, com as asas plenamente esticadas, indicando que existe a limitação para decolagem em voadores quadrúpedes (DIETZ, 1973). Um quiróptero consegue decolar a partir do solo, mas com certa dificuldade (RISKIN *et al.*, 2006), e isto é possível apenas por conta de tamanho e massa relativamente pequenos. Quirópteros pteropodidos como *Pteropus*, que atinge até 1.5 m de envergadura nas maiores espécies, e *Acerodon*, com até 2.15 m de envergadura, não possuem capacidade de decolar a partir do solo. Em situações eventuais, nas quais o animal se encontre no solo, o comportamento é escalar a árvore mais próxima, para conseguir se lançar ao ar com as asas plenamente abertas (DIETZ, 1973).

O icnofóssil descrito por Mazin *et al.* (2009) é interpretado, pelos autores, como evidência para o modo de pouso de um pterossauro de pequeno porte. O pouso proposto pelos mesmos é descrito na Figura 31, com as patas posteriores tocando o solo primeiro, seguido de um *stall* devido ao grande ângulo de ataque, e consequente contato dos membros anteriores com o solo, previamente recolhidos. Animais de pequena massa apresentam maior facilidade em se lançar ao ar.

Figura 31. Mobilidade de pterossauros no solo.



(A) Procedimento de pouso em pterossauros, da direita para à esquerda. (B) Deslocamento em solo de pterossauro, baseado nos icnofósseis. Imagem retirada de Mazin *et al.* (2009).

Amniotas avianos e quirópteros coexistem atualmente, mesmo com as limitações de decolagem dos segundos. Sendo mamíferos possuem, desde sua ancestralidade, maior aptidão para atividade noturna, bem como uma ótima audição, chave para o desenvolvimento posterior da ecolocalização. Por possuírem hábitos em diferentes períodos do dia não ocorre competição direta por recursos, em especial de abrigo, pois quirópteros podem se abrigar em locais onde a orientação visual das aves é prejudicada pela falta de luminosidade, como por exemplo cavernas e similares.

A dificuldade de pterossauros e quirópteros (DIETZ, 1973) na decolagem a partir do solo fornece uma forte evidência para a origem de sua capacidade voadora, que muito provavelmente se originou a partir de animais planadores que dependem do acúmulo de energia potencial, a partir da escalada de algum objeto que permita desnível em relação ao solo. Amniotas avianos, no entanto, não apresentam tal evidência perceptível de origem da capacidade voadora, a partir de morfótipos planadores. O que existe é a presença de organismos indiscutivelmente planadores no registro fóssil, com prováveis associações filogenéticas em relação às aves. Bem como uma conturbada história evolutiva, envolvendo perda e aquisição de características de voo. A capacidade voadora plena pode ter surgido como evolução

do planeio, ou mesmo a partir de morfótipos cursoriais, com descendência de planadores.

Quando se comparam as linhagens de amniotas avianos, que ultrapassam o limite Cretáceo / Paleogeno, em relação àquelas que foram extintas, é difícil atribuir razão além da própria casualidade do evento. Mas a característica que grande parte das aves modernas possui consiste no mecanismo de empoleiramento, com exceção de formas com derivações específicas. Ausente nas linhagens extintas poderia sugerir que a capacidade de repouso, sem gasto energético, em caules horizontais e finos da vegetação, sem a necessidade obrigatória da construção de um ninho, tenha representado uma vantagem pequena, mas significativa o suficiente para a sobrevivência do grupo.

O início da Era Cenozoica foi, para terópodos avianos e amniotas mamalianos, uma oportunidade de explosão filogenética. Por conta da grande disponibilidade de nichos vagos, que antes eram ocupados por crocodyliformes terrestres, pterossauros, dinossauros não avianos, além de vários grupos de aves extintas.

## Penas

As penas constituem um importante fator no sucesso dos amniotas avianos, uma vez que possuem funções fisiológicas e aerodinâmicas, diferente das asas provavelmente de pterossauros, além dos quirópteros. As asas destes últimos dois grupos são grandes áreas vascularizadas, passíveis de realizar troca de calor com o ambiente (CARPENTER, 1986; LANCASTER *et al.*, 1997; REICHARD *et al.*, 2010). Por sua vez as asas das aves, mesmo possuindo significativa área superficial, são compostas em grande parte por tecidos isolantes térmicos não vascularizados, e as partes nas quais existem tecidos vascularizados, estes são completamente recobertos por tecidos isolantes, bem como todo o restante do corpo.

A troca de calor com o meio pode caracterizar um fator fisiológico de grande importância em animais que voam. O fluxo de ar, incidindo sobre o animal, é constante, fazendo com que apresente forte tendência a se igualar à temperatura do meio o que, na grande maioria dos casos, é inferior à temperatura ótima para o funcionamento de uma musculatura, e metabolismo rápido de um animal voador

(LANCASTER *et al.*, 1997; REICHARD *et al.*, 2010). A presença de pelos em pterossauros indica que muito provavelmente seriam animais endotérmicos, pois fornecem isolamento térmico.

Outra vantagem das penas em relação a asas membranosas é que, por se tratarem de estruturas individuais, com determinada área, apresentam uma capacidade de modificar as características aerodinâmicas do aerofólio de forma bastante eficiente. A forma de estruturas individualizadas sobrepostas permite que as asas apresentem a mesma rigidez quando plenamente estendidas e parcialmente dobradas, modificando assim a carga alar em voo, o que permite uma otimização da capacidade voadora em diferentes velocidades. Pterossauros também conseguiriam modificar a sua área alar, através da flexibilidade do tecido em suas asas, porém ao custo de uma provável menor rigidez com as asas parcialmente dobradas, o que poderia ocasionar certo grau de turbulência em altas velocidades.

Em amniotas avianos modernos, a proporção entre as áreas ocupadas por penas primárias e secundárias têm relação direta com a capacidade voadora do animal, uma vez que as diferentes partes das asas possuem distintas funções aerodinâmicas.

As penas primárias e secundárias possuem nítida diferenciação morfológica, o que se traduz em funções aerodinâmicas distintas. As penas secundárias possuem movimento sincronizado, através do tendão que as une com aquelas da *manus* (“vinculum”), que permite sejam estendidas automaticamente com a abertura das asas, ficando recolhidas em repouso (HUDSON & LANZILLOTTI, 1955).

As penas secundárias possuem assim menor mobilidade, proporcionalmente às primárias. A capacidade de movimentos se restringe à extensão e sobreposição, quando o animal dobra suas asas em situações de repouso ou deslocamento terrestre. Sua função principal é gerar sustentação, na forma de um aerofólio convencional, que depende de um fluxo de ar com diferentes pressões em suas superfícies, e com força resultante ascendente. Portanto é responsável pela capacidade de planeio da ave, e manutenção da altitude em voo nivelado (FEDUCCIA, 1999; TURNER *et al.*, 2007).

As penas primárias, no entanto, possuem grande mobilidade, por serem inseridas na *manus* do animal, o que implica na adição de um ponto de articulação adicional em relação às fixadas no antebraço. Tal mobilidade possibilita movimentos

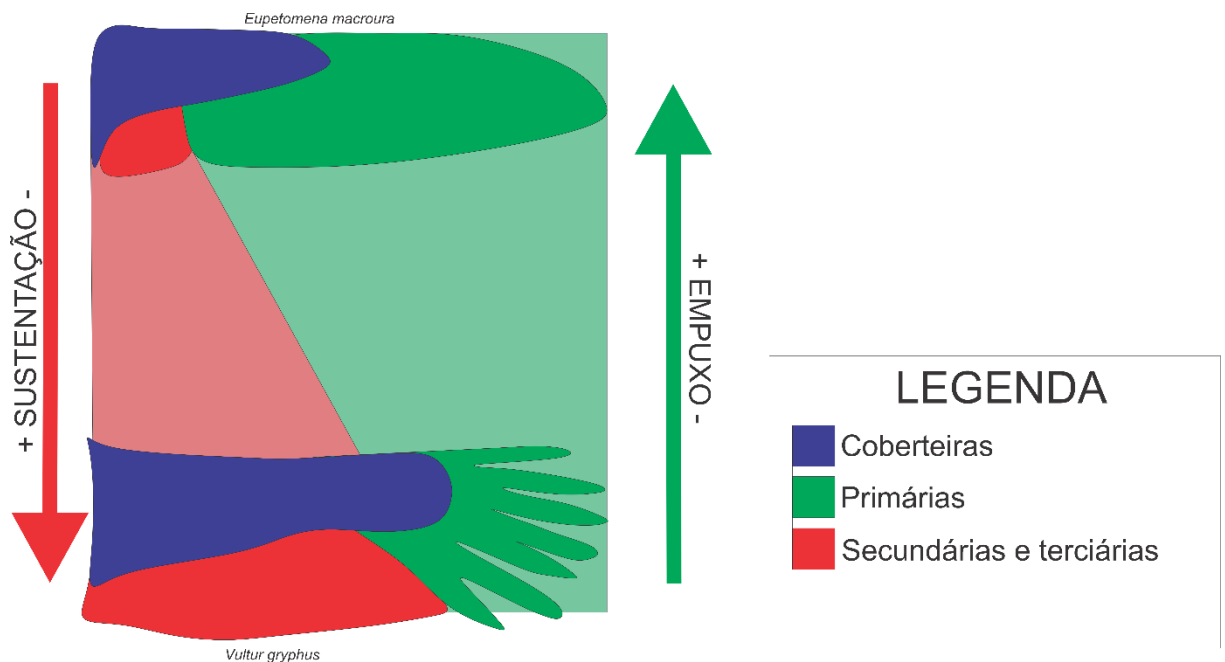
vertical e horizontal em relação ao restante da asa, o que é utilizado principalmente para gerar sustentação com vetor diagonal. Seu componente horizontal é responsável pelo empuxo, que permite o deslocamento do animal para frente, permitindo assim que exista fluxo aerodinâmico incidente na porção média do aerofólio, responsável pela sustentação. A força de empuxo em voo nivelado é responsável por contrapor a força proveniente do arrasto aerodinâmico do animal. Em situações de ganho de altitude, o empuxo é maior que o arrasto (KERMODE, 1987).

Observa-se em aves modernas como a proporção entre as áreas correspondentes a penas primárias, secundárias e terciárias se relaciona diretamente com o modo de voo em cada morfótipo. A Figura 32 ilustra, por meio de exemplos extremos, a distribuição das penas nas asas de Neornithes recentes.

Apodiformes (Apodidae e Trochilidae) apresentam modo de voo ativo, em especial Trochilidae baseia toda sua capacidade de voo na geração de empuxo de vetor vertical, contrapondo a força peso do animal, permitindo assim que o animal não apenas paire imóvel no ar, mas voe em todas as direções. De forma a não depender da geração passiva de sustentação, através da diferença de pressão nas duas faces do aerofólio, devido ao fluxo incidente. Caracteriza um modo de voo com diversas vantagens em termos de mobilidade, equiparável apenas aos insetos, e sem precedentes entre os vertebrados. No entanto é um deslocamento extremamente custoso energeticamente. Difere do modo de voo de Apodidae, que produz empuxo em vetor horizontal, como a grande maioria das Neornithes, apresentando assim um voo com elevada velocidade de cruzeiro, e agilidade para captura de insetos em voo.

Na direção oposta do espectro estão animais com modos de voo baseados em sustentação, apresentando grande parte de suas asas ocupadas por penas secundárias e terciárias. São exemplos os planadores térmicos, como os grandes Accipitriformes, em especial Cathartidae e os planadores dinâmicos como Diomedidae. Em ambos os casos, a energia consumida pelo movimento do animal é tão baixa que é em grande parte fornecida pelo meio, seja na forma de correntes ascendentes ou ventos alísios. As penas primárias apresentam função principal na decolagem, em mudanças abruptas de altitude e orientação do voo.

Figura 32 Proporção da área correspondente a penas de sustentação e empuxo, em Neornithes.



O comportamento de planeio de aves modernas se distingue do equivalente inicial de Eumaniraptoriformes, por se tratar de uma estratégia facultativa para economia de energia, e não obrigatória, devido a limitações aerodinâmicas, biomecânicas e metabólicas do animal.

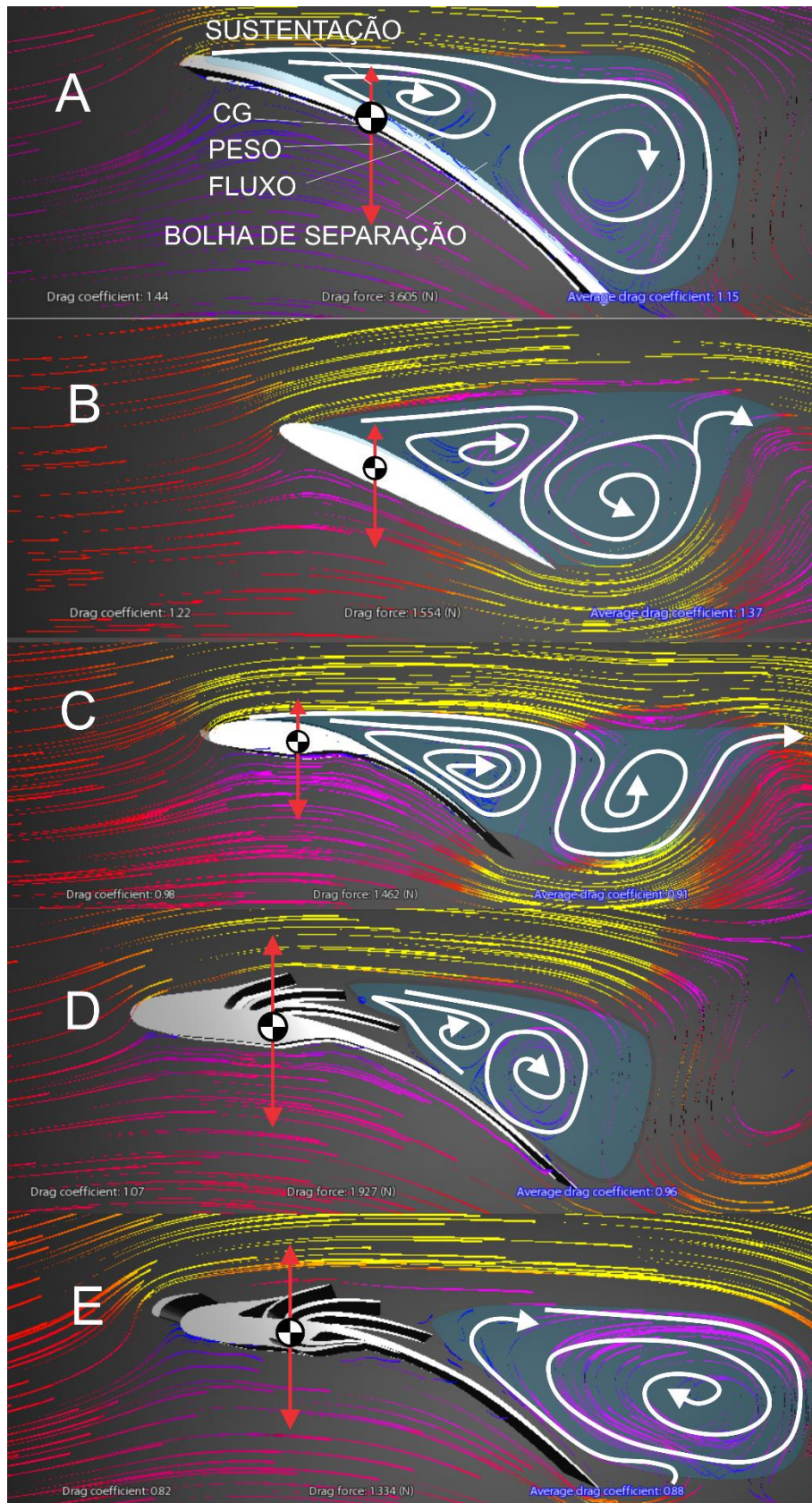
Apesar disto destaca-se a relevância de estudos comparativos da proporção entre as áreas das penas primárias e secundárias, como ferramenta para identificação de como o voo auto impulsionado se distingue do planado. As penas coberteiras das asas em amniotas avianos apresentam função aerodinâmica, além do próprio revestimento. Sua orientação, voltada para o sentido do fluxo de ar, bem como sua fixação, que permite certa mobilidade, faz com que em situações com alto ângulo de incidência, em que o fluxo de ar está prestes a se desvincular da superfície superior da asa, ou “*stall*”, as coberteiras sejam levantadas pela zona de baixa pressão, o Efeito Coandă, de forma a estabilizar o fluxo aerodinâmico na superfície superior.

A Figura 33 ilustra o experimento em túnel de vento virtual “Autodesk Flow Design”, ao comparar cinco perfis de aerofólio com ângulo de incidência de 25 graus.

- A. Perfil côncavo-convexo (*undercambered*) simples.
- B. Perfil “Clark Y” convencional, utilizado na aviação, principalmente em aviões à combustão propelidos por hélices.
- C. Perfil aerodinâmico da asa de *Columba livia*, com coberteiras em posição de repouso, baseado em Muller & Patone (1998).
- D. Perfil aerodinâmico da asa de *Columba livia* com coberteiras dorsais levantadas, baseado em Muller & Patone (1998).
- E. Perfil aerodinâmico de *Columba livia*, com coberteiras dorsais levantadas e presença de álula no bordo de ataque, baseado em Muller & Patone (1998).

Observa-se que em A, B e C a bolha de separação se forma logo acima do bordo de ataque, desvinculando todo o fluxo superior da superfície do aerofólio, a única fonte de sustentação possível sendo a resultante da própria deflexão da massa de ar na superfície inferior. Em D observa-se que a bolha de separação se forma após as coberteiras, atrás do centro aerodinâmico do aerofólio e centro de gravidade do animal, indicando que ainda existe sustentação aerodinâmica útil. Devemos lembrar que, com as ferramentas atuais, não foi possível analisar a aerodinâmica de coberteiras de movimento livre, como ocorre na realidade, que provavelmente seria ainda mais eficiente, pois seriam retraídas quando o fluxo se estabilizasse, gerando sustentação ao longo de toda a corda do aerofólio. Em E a presença de álula ajuda a empurrar a bolha de separação ainda mais para a porção posterior, e até mesmo para fora da superfície superior do aerofólio, onde teria menor influência sobre o mesmo. A relevância da álula é notável conforme foi mostrado no experimento, caracterizando importante passo evolutivo e deve estar intimamente ligada à capacidade de pouso de precisão. Devemos lembrar que animais anteriores ao surgimento da álula, como *Confuciusornis*, ainda apresentam dígitos com alguma capacidade de mobilidade, que talvez fossem utilizados durante o pouso.

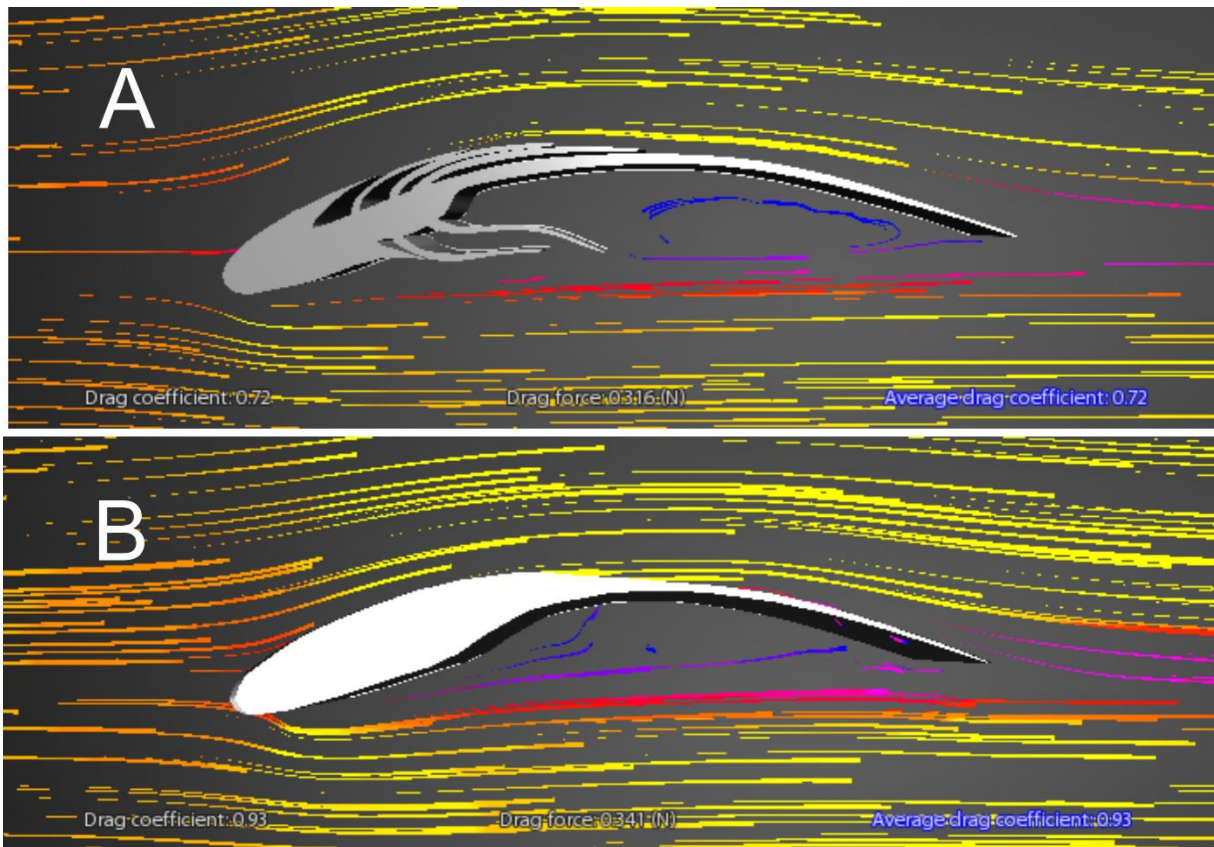
Figura 33. Formação da bolha de separação (*stall*) nos diferentes perfis analisados.



Em elevados ângulos de incidência, as coberteiras inferiores são defletidas em direção ao restante da asa, devido à alta pressão na superfície inferior pelo fluxo incidente, alterando assim o perfil da asa de modo geral, tornando-o mais convexo acima e côncavo abaixo. Caracteriza um aumento considerável de eficiência, na geração de sustentação em baixas velocidades.

Em velocidade de cruzeiro o fluxo de ar, também através do Efeito Coandă, acaba por orientar as coberteiras ventrais de forma praticamente paralela ao fluxo, o que torna o perfil do aerofólio mais simétrico, e reduz consideravelmente o arrasto. A Figura 30 representa o experimento a respeito do voo nivelado de cruzeiro, com ângulo 0 de incidência do animal em relação ao fluxo. Observa-se em A a presença de uma massa de ar estacionária (em azul), que se forma atrás das coberteiras ventrais, emulando assim um aerofólio plano-convexo. Também existe uma massa de ar de baixa velocidade na superfície inferior de B, mas não é capaz de formar uma bolha estável. Como resultado é possível notar os menores coeficientes de arrastos médio e instantâneo, e força de arrasto de A (0,72 e 0,316N), em relação a B (0,93 e 0,341N)

Figura 34. Fluxo aerodinâmico incidente a 0 grau.



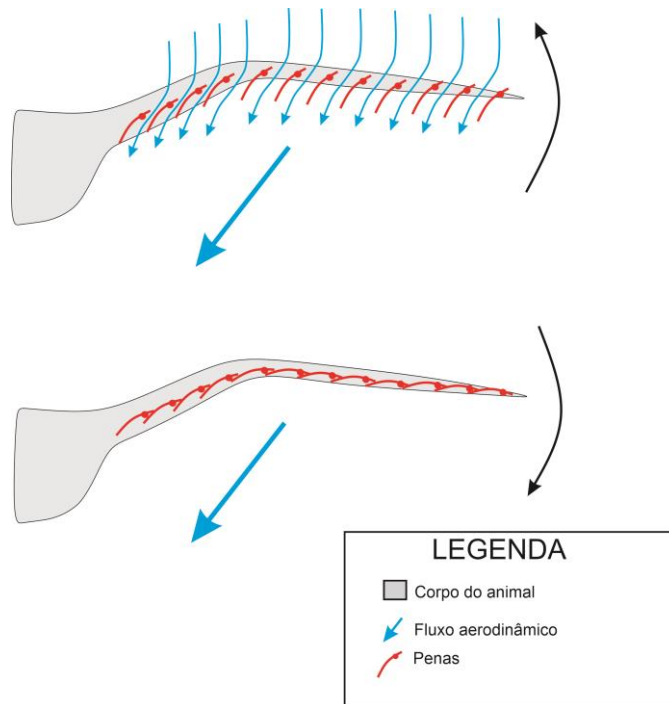
As penas coberteiras compõem importante parâmetro filogenético, uma vez se tratarem de estruturas que são produto de processos evolutivos, com um consequente aperfeiçoamento gradual (XU, 2012; NUDDS, 2014). A dificuldade, no entanto, é que para caracterizar um parâmetro de análise, as mesmas devem estar preservadas, o que é extremamente raro em morfótipos fósseis, por se tratar de estruturas não ósseas. Penas coberteiras sustentam o nó das aves semelhantes a *Confuciusornithidae* no contexto de táxons observados pela presente análise filogenética. Álula aparece na presente análise como sinapomorfia de *Enanthiornithes*, representados por *Eoalulavis*.

A organização em sobreposição das penas das asas dos amniotas avianos também permite que, durante o movimento de bater de asas, o ar passe por entre os espaços entre as penas, durante o *upstroke*, mas não passe durante o *downstroke*. Aumenta a eficiência do movimento, no que diz respeito a gerar empuxo e sustentação.

A própria orientação da sobreposição das penas não é simples acaso. As penas com funções aerodinâmicas possuem a ráquis em sua margem voltada para a porção

distal da asa. Isto implica que, durante o movimento de *upstroke*, o fluxo de ar que permeia as penas é direcionado para a porção medial do corpo, o que auxilia no efeito solo durante a decolagem. Quando em voo nivelado ajuda a reduzir o efeito da zona de baixa pressão, que se forma atrás dos amniotas avianos (Figura 31).

Figura 35. Fluxo aerodinâmico entre as penas.



Durante *upstroke* (acima) e *downstroke* (abaixo).

A observação de estruturas associadas à hipertrofia dos músculos de voo revela a capacidade da manutenção da capacidade voadora, através do batimento de asas por longos períodos. Mas não necessariamente sua origem evolutiva, por se tratar de um caractere de aperfeiçoamento de um estágio primário.

Comportamento notável dos amniotas avianos recentes, e muito provavelmente para fósseis até certo ponto, é a capacidade de migração. Muitos animais migram, sejam aquáticos ou terrestres. A migração é um comportamento da espécie em geral, que de forma previsível se desloca como um todo, em busca de condições mais favoráveis em outros locais, muitas vezes distantes. A migração dos amniotas avianos se destaca por novamente ser algo bastante distribuído ao longo da

filogenia (LOCKWOOD *et al.*, 1998), onde os não migrantes costumam ser a exceção, o que deixa questionamentos a respeito de onde o comportamento teria se originado. Migração evolui de forma independente em todas as ordens onde isto ocorre ? Existe uma pré-disposição ancestral para migração, que se modifica conforme hábitos e nichos dos morfótipos ?

Anatomicamente a migração é uma atividade que exige profundas adaptações. As penas de voo precisam estar em perfeitas condições para uma maior eficiência aerodinâmica. São necessários grandes estoques de energia na forma de gordura, uma vez que o animal migrante não poderá dedicar tanto tempo para forrageamento durante o percurso. O custo metabólico de percorrer longas distâncias é alto, mesmo que o voo seja altamente eficiente, afinal ainda se trata de um esforço muscular por longos períodos (HEDENSTROM, 1993). Considerando estas informações seria possível distinguir morfologicamente, nos fósseis, onde a migração se origina ?

Reservas de gordura não se preservam, e distinguir as penas pós muda apenas é possível com acompanhamento de animais vivos durante todo o ano. Existe alguma evidência que se preserve ?

Buscando isto, a investigação destaca que a literatura previamente aborda adaptações que diferenciem amniotas avianos e não migrantes recentes. Lockwood *et al.* (1998) por exemplo mostram, através da análise de uma grande diversidade de formas recentes, que as aves migratórias em geral possuem extremidades de suas asas mais afiladas. Esta morfologia está intimamente relacionada com a redução de arrasto, causado pela formação de vórtices na extremidade de asa. O fenômeno ocorre quando o ar, com maior pressão na parte inferior do aerofólio, tende a escapar pelas laterais, e é direcionado para a parte superior do aerofólio, onde se encontra ar com menor pressão. Resulta na formação de vórtices que reduzem a capacidade das asas de gerar sustentação, ocasionando um maior gasto energético para aumentar a velocidade horizontal, e compensar a menor sustentação (BARNARD, 2007).

Ainda que tal adaptação seja bem visível em formas viventes é difícil determinar a morfologia externa de animais fósseis, em especial quando se trata de tecidos de revestimento como as penas em posição de vida. Além da rara preservação das penas, asas dificilmente são preservadas totalmente estendidas em posição de voo. Este debate exige que estudos mais aprofundados, a respeito das diferenças

osteológicas entre migrantes e não migrantes, sejam realizados no futuro, comparando com os morfótipos fósseis.

## Retorno ao solo

No presente trabalho previamente se discutiu anteriormente as inúmeras vantagens evolutivas a respeito do desenvolvimento de uma morfologia que permita explorar o meio aéreo, assim como também os altos custos metabólicos e adaptativos necessários (FEDUCCIA 1999). Discutiu-se também a vantagem evolutiva de algumas linhagens de Eumaniraptoriformes em manter a independência funcional entre membros posteriores e anteriores, culminando em um alto nível de especialização entre estes animais.

Animais voadores, que dedicam os quatros membros na sustentação de aerofólios, sacrificam inevitavelmente a capacidade de locomoção em meio terrestre, em favorecimento da performance aérea. Devido a isto pode-se associar o fraco registro de pterossauros e quirópteros com perda de voo secundária.

Mystacinidae compreende uma família de quirópteros recentes e fósseis, provenientes de Austrália (fósseis) e Nova Zelândia (fósseis e recentes). As espécies recentes (Figura 33) possuem hábitos parcialmente terrestres (HAND *et al.*, 2018), por isto evoluíram a capacidade de dobrar o patágio em uma estrutura coriácea que o protege (CARTER & RISKIN, 2006).

Figura 36. *Mystacina tuberculata*.



(CARTER & RISKIN, 2006).

O quiróptero *Desmodus rotundus* também possui relativa capacidade de deslocamento terrestre, mas em conjunto com *Mystacina* constituem uma minoria altamente derivada, no âmbito das mais de 1100 espécies de quirópteros viventes (RISKIN *et al.*, 2006), reforçando que o retorno destes animais a uma condição terrestre é raro, devido à necessidade de evoluir novas estruturas e morfologias.

Os Eumaniraptoriformes, com exceção de formas altamente derivadas de Neornithes, como Strisores, geralmente possuem todo o aparato completo para deslocamentos terrestre e arborícola. Portanto o custo evolutivo para o retorno a uma condição de perda das estruturas de voo é baixo, e energeticamente favorável, uma vez que a manutenção de músculos de voo, longas penas em perfeitas condições, e alta taxa metabólica, demandam um alto consumo energético (FEDUCCIA, 1999). No caso de quirópteros, a simples ausência de concorrência com outros mamíferos terrestres, no mesmo habitat, não faz com que seja evolutivamente viável a reaquisição do hábito terrestre continental (HAND *et al.*, 2009).

Considerando somente ordens de avianos Neornithes é possível observar que ocorreu a perda da capacidade de voo nas seguintes ordens, em pelo menos um morfótipo (FEDUCCIA, 1999), de forma independente.

|                  |                   |
|------------------|-------------------|
| Anseriformes     | Gastornithiformes |
| Apterygiformes   | Gruiformes        |
| Cariamiformes*   | Pelecaniformes    |
| Casuariiformes   | Psittaciformes    |
| Charadriiformes  | Rheiformes        |
| Columbiformes    | Sphenisciformes   |
| Cuculiformes     | Struthioniformes  |
| Dinornithiformes | Suliformes        |
| Galliformes      |                   |

Alguns padrões são observáveis na história evolutiva das Neornithes não-voadoras do Cenozóico.

#### 1) Perda de voo em ilhas oceânicas e continentes isolados.

Da elusiva saracura-da-ilha-inacessível (*Atlantisia rogersi*, Gruiformes) ao famoso Dodô (*Raphus cucullatus*, Columbiformes), ilhas oceânicas e isolamento de continentes são recorrentes fontes de aves terrestres (FEDUCCIA, 1999). O fator determinante é a ausência de competição direta com mamíferos placentários pelos mesmos recursos, ou relações de predação dos respectivos avianos. Paul (2002) destaca que mesmo em condições insulares não há registros da evolução de Passeriformes em formas não voadoras, indicando que talvez a tendência a perder o voo pode estar atrelada a outros fatores, além da própria oportunidade.

#### 2) Palaeognathes possuem maior tendência a desenvolver hábito terrestre

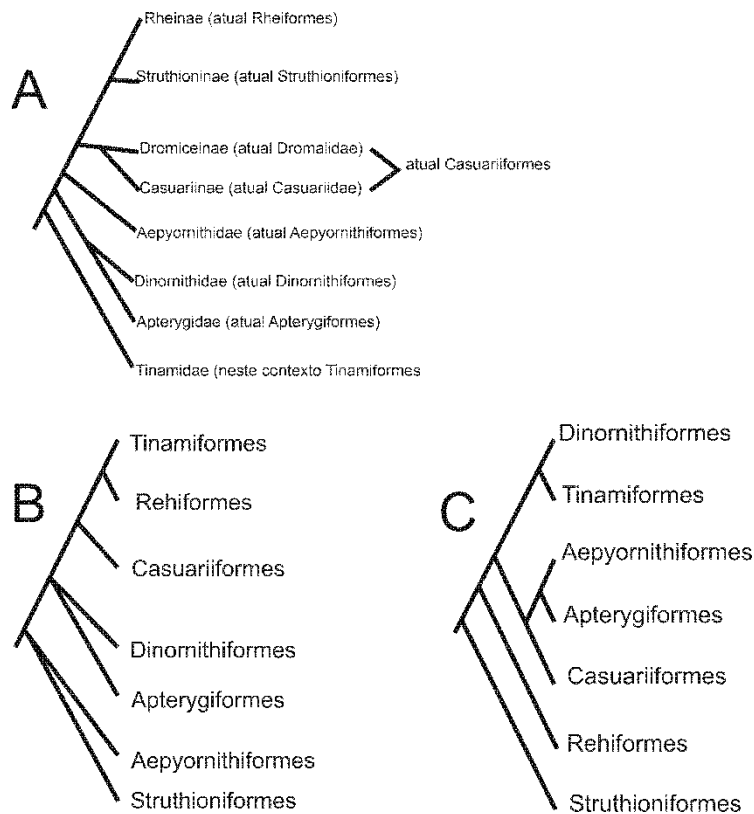
Das linhagens de Palaeognathes de Quaternário e recentes, somente Tinamiformes preserva (ainda que reduzida) a capacidade de voo. A filogenia das Palaeognathes é intrigante, pois se trata de um grupo que se origina logo na base das Neornithes, com representação principalmente (mas não exclusivamente) gondwânica (PAUL, 2002).

A filogenia de Cracraft (1974) se baseia em estados de caracteres morfológicos, e seu trabalho discute a perda da capacidade de voo como um evento único na história evolutiva das Palaeognathes (Figura 34 A). Situação bastante plausível em relação à parcimônia, no entanto problemática em relação à ordem cronológica de fragmentação da Gondwana, em especial no que diz respeito à Madagascar e Nova Zelândia, implicando que a diferenciação em linhagens não voadoras seria muito precoce em Palaeognathes, antes da fragmentação da Gondwana.

O trabalho de Mitchell *et al.* (2014) aborda que, no contexto de que uma diferenciação única entre formas voadoras e não voadoras, as relações de parentesco entre as Palaeognathes obedeceriam a ordem de fragmentação da Gondwana (Figura 34 B), parcialmente condizente com a proposta de Cracraft (1974), em especial para as formas de Nova Zelândia e Austrália.

Mas os dados moleculares, levantados por Baker *et al.* (2014) e Mitchell *et al.* (2014), mostram que as afinidades entre as ordens não correspondem com a diversificação prevista (Figura 34 C), indicando que os ancestrais de cada um dos grupos possuía alta capacidade de dispersão para ilhas e continentes isolados, muito provavelmente através do voo, como ocorreu diversas vezes em Neognathes.

Figura 37. Diversificação em Palaeognathes.



A. Filogenia de Palaeognathes ("ratitas") por Cracraft (1974). B Filogenia hipotética baseada na ordem de fragmentação do Gondwana, por Mitchell *et al.* (2014). C Filogenia molecular de Mitchell *et al.* (2014).

A tendência de retorno a condição não voadora em Palaeognathes pode ser reflexo de sua divergência precoce em Neornithes, devido a estruturas não muito especializadas e ineficientes. O custo energético, para que estes ancestrais Palaeognathes voadores hipotéticos, mantivessem sua plena capacidade de voo seria alto, facilitando a perda de tal capacidade quando o nicho continental terrestre é disponível, mesmo na presença de competição com mamíferos placentários.

A competição direta com Neognathes pelo nicho aéreo foi se acirrando ao longo do Cenozóico, conforme se especializavam cada vez mais em ocupar os nichos deixados por pterossauros e Palaeornithes, e ocupar os novos nichos criados pela nova diversidade de angiospermófitas, insetos e mamíferos. Isto favoreceu as formas

Palaeognathes que desenvolveram hábito terrestre, fazendo com que a maior diversidade de morfótipos, que perduram até hoje, possuam tal adaptação.

- 3) Aves pescadoras subaquáticas podem desenvolver a perda de voo em condições específicas.

O meio aquoso apresenta uma viscosidade muito diferente do aéreo. A viscosidade dinâmica da água, a 20°C e 1 atm, é 0,0010  $\mu$  (kg/m.s), e a viscosidade dinâmica do ar, nas mesmas condições, é 0,000018  $\mu$  (CENGEL & CIMBALA, 2015). Isto indica que o deslocamento em meio aquoso apresenta uma resistência muito superior, fazendo com que a pressão seletiva para formas com menos arrasto seja intensa.

Asas grandes e volumosas, que garantem uma excelente performance em voo, quando em condições submersas apresentam grande arrasto mesmo dobradas, pois ainda apresentam volume corporal que se reflete em área frontal do animal e seu coeficiente de arrasto. Cormorões, biguás e biguatingas (Phalacrocoridae e Anhingidae, Suliformes), assim como as tordas (*Alca*, Charadriiformes), por exemplo, apresentam nítidas reduções de sua área alar em relação a outros morfótipos voadores das suas respectivas ordens, sendo mais nítido o aumento da carga alar em formas que se impulsionam sob a água com as asas (PENNYCUICK, 1987; THAXTER *et al.*, 2010).

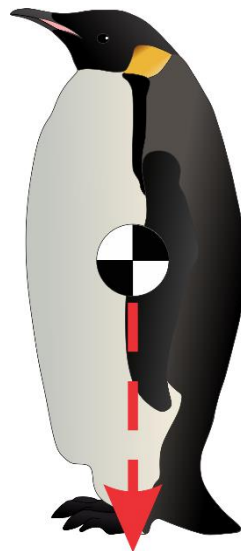
Em ambos os exemplos também existem casos de animais que perderam totalmente a capacidade de voo, como os cormorões-de-galápagos (*Phalacrocorax harrisi*) e os recentemente extintos araus-gigantes (*Pinguinus impennis*). Deve-se destacar que *P. harrisi* é um animal insular.

As aves mergulhadoras se distinguem em duas abordagens evolutivas distintas. Aquelas que se impulsionam com os membros posteriores, e aquelas que se impulsionam com os membros anteriores.

A Ordem Sphenisciformes é notavelmente reconhecida por extremas modificações em seu plano corporal, abandonando completamente as adaptações

para voo. Sua distribuição de massa e proporções corporais não mais obedecem as normas de um animal voador, mas sim a de um animal aquático. Isto é mais nítido quando se observa a postura dos Sphenisciformes em ambiente terrestre. O esqueleto axial adota uma orientação vertical, e os membros posteriores se dispõem voltados na mesma orientação do esqueleto axial, não mais perpendiculares como a morfologia convencional, suportando assim o novo centro de gravidade (Figura 35). As adaptações também incluem tarsometatarsos extremamente curtos em relação aos tibiotarsos, como foi mencionado previamente no trabalho.

Figura 38. Vista lateral de *Aptenodytes forsteri*, evidenciando a postura ereta e o posicionamento das patas sob o centro de gravidade.



#### 4) Neornithes ocupando nichos de dinossauros não-avianos.

Durante o início do Cenozoico, algumas formas de vida vivenciaram momentos de explosão filogenética, que resultaram nos mais diversos experimentos evolutivos. O nicho de predadores de ápice, que anteriormente pertencia a terópodos não avianos em muitos ecossistemas, agora estava disponível para as formas de vida sobreviventes, sendo ocupado em parte por mamíferos placentários e, em alguns casos, por Neornithes.

Os Phorusrhacidae são aves Cariamiformes (DEGRANGE *et al.*, 2015), e consistem em 5 subfamílias (ALVARENGA & HOFLING, 2003). Foram grandes aves terrestres, que habitaram os ecossistemas das Américas de Paleoceno médio a limite Plioceno / Pleistoceno, onde a maior parte dos fósseis, e a origem do grupo, se encontram na América do Sul (BLANCO & JONES, 2005). No presente trabalho não são consideradas como Gruiformes ou Ralliformes, devido ao posicionamento de Cariamiformes, segundo Prum *et al.* (2015), ser distante dos grupos supracitados (ordem inserida no Clado Australaves). Dentre as adaptações ao novo nicho estão a maior robustez dos ossos do crânio (acinético), aumento das dimensões corporais para subjugar as presas, redução das asas e musculatura de vôo, e redução do comprimento dos tarsometatarsos.

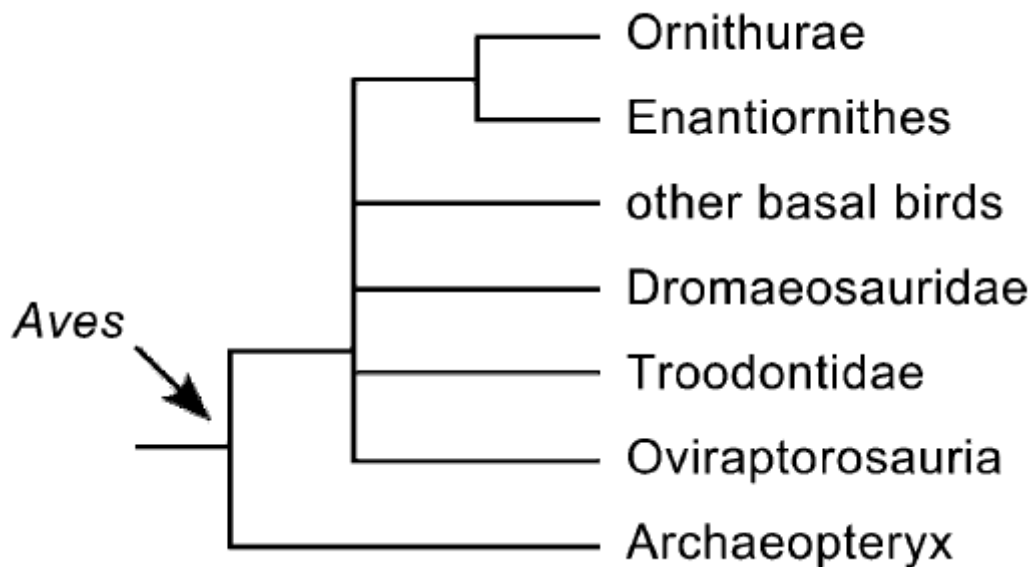
Dinornithiformes, Aepyornithiformes e Gastornithiformes são 3 ordens de Neornithes que desenvolveram o gigantismo de forma independente e convergente, para ocupar o nicho de grandes herbívoros, onívoros ou carnívoros, em seus respectivos habitats (ANGST *et al.*, 2014; WORTHY *et al.*, 2017). Os dois primeiros grupos apresentam dois aspectos previamente citados anteriormente, que são favoráveis à perda de voo, sendo animais insulares e Palaeognathes. Gastornithiformes no entanto é continental e Neognathes, mas deriva de *Galloanser*, um clado basal em Neornithes. A presença de animais plenamente evoluídos, com características de gigantismo, no final do Paleoceno, pode sugerir o início de sua diversificação anterior, logo após o final do Cretáceo, quando mamíferos ainda não tinham ocupado tais nichos, em condições similares às encontradas por Neornithes insulares.

A abundante quantidade de exemplos de Neornithes, que mesmo possuindo capacidades plenas de voo, retornaram a um hábito terrestre, fornece pistas a respeito da probabilidade de que um Eumaniraptoriformes não Neornithes também siga o mesmo caminho evolutivo. Os Hesperornithiformes são bons exemplos de tal adaptação, derivando em uma morfologia funcionalmente semelhante àquela dos modernos Phalacrocoridae (FEDUCCIA, 1999) como os cormorões-de-galápagos.

A inclusão de Oviraptorosauria, no contexto de Eumaniraptoriformes, como animais muito provavelmente relacionados aos amniotas avianos (Figura 36), não é algo novo, uma vez que previamente é levantada em trabalhos como Paul (1988), Lü *et al.* (2000), Maryanska *et al.* (2002); Feduccia & Czerkas (2015), Feduccia (2016). A

diferença, no entanto, é que no presente trabalho *Archaeopteryx* não é considerado como o primeiro voador, por mais que ainda permaneça como basal em relação a Oviraptorosauria. O presente trabalho considera a posição relativa de origem de Oviraptorosauria conforme a filogenia de Maryanska *et al.* (2002), que os coloca imediatamente acima de *Archaeopteryx*, e abaixo de aves basais não Neornithes.

Figura 39. Cladograma por Feduccia & Czerkas (2015), propondo a hipótese da perda de voo secundária em Eumaniraptoriformes.



A presença de algumas características derivadas em *Caudipteryx*, como o pigóstilo associado a leque de retrizes, as rêmiges em seus membros anteriores, seu plano corporal típico de um aviano (JONES *et al.*, 2000), e principalmente a presença de pró-patágio (Figura 37) em seus membros anteriores, são evidências de um animal com ancestralidade voadora (FEDUCCIA & CZERKAS, 2015). Um dos problemas de tal inclusão seriam as penas rêmiges de *Caudipteryx* não serem assimétricas (ráquis média), mas Feduccia (1999) previamente destaca que a mesma condição ocorre em Neornithes modernos que perderam a capacidade de vôo (*Gallirallus australis*).

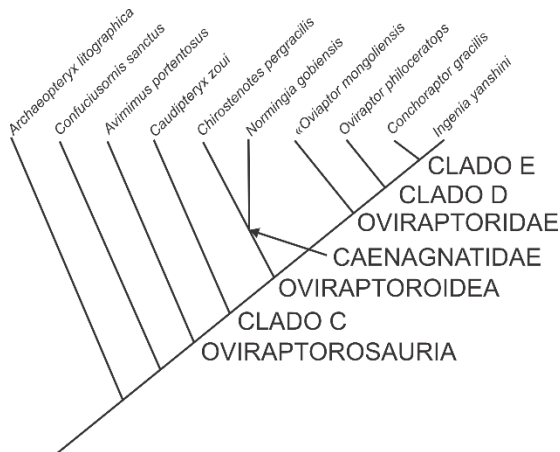
Figura 40. Pró-patágio evidenciado em *Caudipteryx*.



Feduccia & Czerkas (2015).

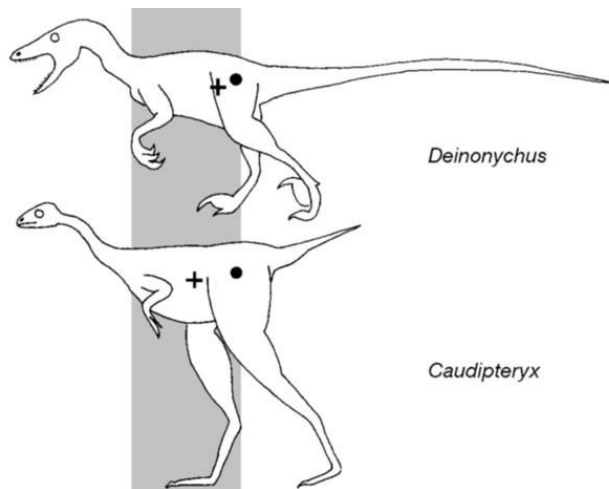
Maryanska *et al.* (2002) testaram a hipótese de oviraptorossauros como animais com perda de voo secundária, e sua filogenia pode ser vista abaixo (Figura 38). Seu resultado é condizente com o obtido no presente trabalho por métodos diferentes, onde Oviraptorosauria seria mais avançado que *Archaeopteryx*, derivando em uma linhagem paralela aos Eumaniraptoriformes voadores (Confuciusornithiformes e demais linhagens de avianos).

Figura 41. Cladograma simplificado de Maryanska *et al.* (2002).



O Centro de massa avançado em *Caudipteryx* é evidenciado por JONES *et al.* (2000), que indicam o morfótipo tem mais proximidade biomecânica com aves cursoriais com perda de voo secundária, do que com a totalidade de dinossauros bípedes não avianos abordados em seu estudo, sejam terópodos ou ornitópodos. A Figura 38 a seguir representa as propostas de centro de massa dos autores.

Figura 42. Comparação do centro de massa em *Deinonychus* e *Caudipteryx*.

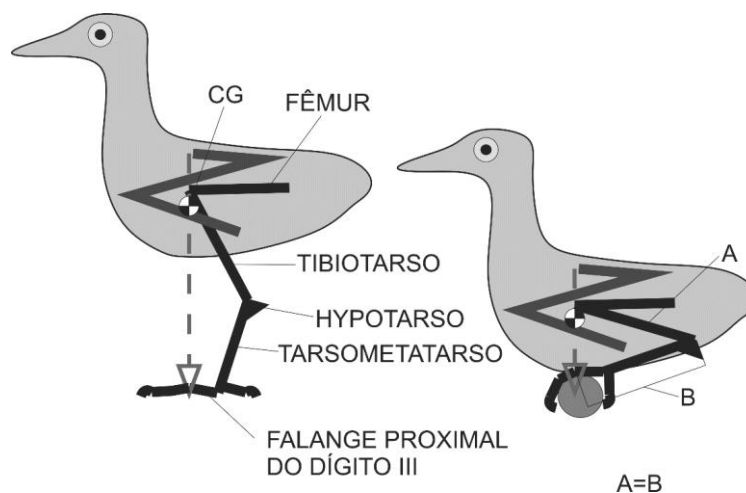


Retirado de Jones *et al.* (2000).

## O ancestral Neornithes

As observações realizadas em diversos ordens de Neornithes mostram que aves em geral, independentemente de seus hábitos, apresentam dimensões praticamente idênticas entre as medidas A e B (Figura 6). Esta característica parece estar relacionada com a capacidade de se empoleirar dos amniotas avianos, ou pelo menos em sua ancestralidade apresentava tal propósito, de forma que seu ponto de apoio ainda coincida com o centro de gravidade do animal, esteja com os membros posteriores estendidos ou recolhidos.

Figura 43. Influência das dimensões de tibiotarso, tarsometatarso e falange proximal, na capacidade de empoleiramento em uma ave Neornithes generalizada.



A tabela abaixo indica os morfótipos recentes.

Até o momento, os únicos Neornithes que não apresentaram tal característica representam formas derivadas, e sem parentesco próximo, como alguns Palaeognathes: *Aepyornis*, *Dinornis*, *Apteryx*, *Tinamus*. Além de Neognathes que possuem profundas modificações anatômicas, devido a adaptações bastante específicas, discutidas em capítulo posterior. Como por exemplo os representantes da Ordem Sphenisciformes, adaptados para o deslocamento subaquático, que apresentam deslocamento muito ineficiente em terra firme. O contrário ocorre por exemplo com *Jacana jacana*, que possui falange extremamente derivada, para distribuir o peso da animal sobre a vegetação flutuante. Mas *J. jacana*, no entanto, faz

parte da Ordem Charadriiformes, onde as medidas A e B em proporções padrão são facilmente observadas em outras espécies. Como exemplo *Vanellus chilensis*, que foi dimensionado nesta investigação.

A Tabela 1 ilustra alguns exemplos de amniotas avianos levantados pelas observações de coleções e literatura, que seguem normas e com foco nas exceções em relação a seus respectivos hábitos de vida e nidificação. O porte é classificado em função da amplitude de massas médias das espécies nos gêneros, baseado nas medidas de Dunning (2007), e nos trabalhos que abordam os morfótipos fósseis (ALVARENGA & HÖFLING, 2003; BUNCE *et al.*, 2003; HANSFORD & TURVEY, 2018), onde se considera o porte da maior espécie do gênero.

- Pequeno  $\leq 3$  kg
- Médio  $> 3$  kg e  $\leq 10$  kg
- Grande  $> 10$ kg e  $< 145$  kg
- Gigante  $\geq 145$ kg

Tabela 1. Alguns exemplos de amniotas avianos das ordens investigadas, com seus respectivos portes e hábitos.

| Gêneros            | Possui o caractere | Habitat              | Hábitos                                   | Porte   |
|--------------------|--------------------|----------------------|-------------------------------------------|---------|
| <i>Aepyornis</i>   | Não                | Continental          | Herbívoro cursorial                       | Gigante |
| <i>Amazona</i>     | Não                | Arborícola           | Frugívoro                                 | Pequeno |
| <i>Apteryx</i>     | Não                | Continental          | Herbívoro                                 | Pequeno |
| <i>Apus</i>        | Não                | Aéreo                | Insetívoro                                | Pequeno |
| <i>Aramus</i>      | Sim                | Limícola             | Pescador (especialmente de invertebrados) | Pequeno |
| <i>Ardea</i>       | Sim                | Limícola             | Pescador                                  | Médio   |
| <i>Casuaris</i>    | Sim                | Continental          | Herbívoro cursorial                       | Grande  |
| <i>Coccyzus</i>    | Sim                | Arborícola           | Insetívoro                                | Pequeno |
| <i>Cothurnix</i>   | Sim                | Continental          | Onívoro cursorial                         | Pequeno |
| <i>Dendrocygna</i> | Sim                | Continental limícola | Herbívoro / Predador de invertebrados     | Pequeno |
| <i>Dromalus</i>    | Sim                | Continental          | Herbívoro cursorial                       | Grande  |
| <i>Dynornis</i>    | Não                | Continental          | Herbívoro cursorial                       | Gigante |
| <i>Eupetomena</i>  | Não                | Arborícola*          | Nectarívoro                               | Pequeno |

|                      |     |                      |                                     |                 |
|----------------------|-----|----------------------|-------------------------------------|-----------------|
| <i>Gallus</i>        | Sim | Continental          | Cursorial                           | Médio           |
| <i>Jacana</i>        | Não | Limícola             | Onívoro aquático                    | Pequeno         |
| <i>Megalapteryx</i>  | Não | Continental          | Herbívoro                           | Gigante         |
| <i>Mimus</i>         | Sim | Arborícola           | Onívoro                             | Pequeno         |
| <i>Momotus</i>       | Sim | Arborícola           | Insetívoro                          | Pequeno         |
| <i>Mycteria</i>      | Sim | Limícola             | Pescador                            | Médio           |
| <i>Nothura</i>       | Sim | Continental          | Onívoro cursorial                   | Pequeno         |
| <i>Paraphisornis</i> | Não | Continental          | Predador cursorial                  | Gigante         |
| <i>Phalacrocorax</i> | Não | Limícola costeiro    | Pescador subaquático                | Médio           |
| <i>Raphus</i>        | Não | Continental          | Herbívoro                           | Grande          |
| <i>Rhea</i>          | Sim | Continental          | Herbívoro cursorial                 | Grande          |
| <i>Spheniscus</i>    | Não | Costeiro marinho     | Pescador subaquático                | Médio           |
| <i>Struthio</i>      | Sim | Continental          | Herbívoro cursorial                 | Grande          |
| <i>Sula</i>          | Não | Costeiro marinho     | Pescador subaquático                | Pequeno / médio |
| <i>Tinamus</i>       | Não | Continental          | Onívoro cursorial                   | Pequeno         |
| <i>Vanellus</i>      | Sim | Continental limícola | Predador de invertebrados aquáticos | Pequeno         |
| <i>Xenicibis</i>     | Sim | Continental limícola | -                                   | -               |
| <i>Chetura</i>       | Não | Aéreo                | Insetívoro                          | Pequeno         |

Aves zygodáctilas, como Psittaciformes, demonstraram terem perdido a equivalência dimensional entre as medidas A e B, o que pode estar relacionado com o modo através do qual os psitaciformes em geral utilizam seus membros posteriores. Estes animais apresentam grande força em suas patas posteriores, e são muito comumente observados se alimentando, enquanto se penduram pelos membros posteriores. Também é possível observar muitas vezes o hábito que estes animais possuem, de utilizarem seus pés para segurar o alimento, de forma similar ao que ocorre com as mãos em mamíferos primatas (CAVINATTO *et al.*, 2006; ZEFFER *et al.*, 2003). Não se trata, no entanto, de uma característica comum entre os animais com pés zigodáctylos. Ramphastidae não apresenta tarsometatarsos curtos, por exemplo.

Associado com o mecanismo de empoleiramento, dos amniotas avianos, existe uma estrutura óssea que atua como polia ou conduíte para os tendões, denominada hipotarso, que se encontra na parte proximal ventral do tibiotarso. Os ossos longos das aves são pneumáticos, e possuem diáfises sensíveis e difíceis de fossilização, dificultando a utilização do comprimento relativo entre os ossos como caractere diagnóstico do hábito de morfótipos fósseis. Mas a morfologia do hipotarso pode complementar as informações a respeito do mecanismo de empoleiramento.

Suliformes como *Sula* e *Aninnga* apresentam tibiotarso muito curto, como se encontra nos amniotas avianos não Neornithes. A questão foi aprofundada em um capítulo posterior, dedicado ao assunto, e trata-se de uma adaptação para a natação, semelhante ao ocorrido com Sphenisciformes, onde longos tibiotarsos aparentemente diminuem a eficiência do nado. Observa-se também que *Sula* em geral nidifica no solo, em colônias costeiras, hábito muito semelhante ao proposto para amniotas avianos costeiros do Cretáceo, como *Ichthyornis* (ELZANOWSKI, 1983; FEDUCCIA, 1999).

*Anhinga* no entanto possui nítidas capacidades de empoleiramento, explicadas pelo aumento significativo de seu hipotarso, se comparado a outros amniotas avianos. Como resultado de tal morfologia, a força obtida pela maior alavanca deve compensar o equilíbrio imperfeito, uma vez que seu sucesso evolutivo depende diretamente de sua capacidade de natação (FEDUCCIA, 1999). Observou-se que, com exceção de *Anhinga* e relacionados, cuja anatomia foi abordada previamente, os amniotas avianos que possuem hábitos de nidificação em galhos tendem a apresentar as medidas como descritas anteriormente, mesmo que tais medidas sejam encontradas em aves que nidificam no solo, por se tratarem de Neornithes. Seria resultado de uma evolução secundária, para alguma estratégia evolutiva em ambientes onde a nidificação no solo seja vantajosa.

É nítido também que os amniotas avianos, considerados como gigantes na presente investigação, evoluíram tibiotarsos mais curtos. Foi uma solução para aumento de resistência mecânica de seus membros posteriores, de forma a suportar sua grande massa, que também as impede de nidificar em árvores. *Apteryx* não apresenta grande porte, apesar de mostrar proximidade filogenética com *Aepyornis*, segundo os dados moleculares de Mitchell *et al.* (2014). No entanto, devido à condição insular da distribuição de ambos os morfótipos, é defendido que o provável ancestral entre eles seria muito provavelmente capaz de voo pleno (MITCHELL *et al.*, 2014).

Portanto o gigantismo, como condição ancestral de *Apteryx*, não parece ser sustentado, mas as vantagens mecânicas de tarsometatarsos curtos podem ser relevantes mesmo para animais pequenos, mas de corpos volumosos, como *Apteryx* e outros avianos incapazes de voar ou com capacidade reduzida.

CZERKAS *et al.* (2002) indicam que o empoleiramento teria surgido antes de *Archaeopteryx*, pois *Scansoriopteryx*, que apresenta caracteres mais basais, apresentaria adaptações para empoleiramento em seus membros posteriores, até mesmo mais desenvolvidas que em *Archaeopteryx*. No entanto não caracteriza o mecanismo pleno, indicando mesmo que os animais conseguissem se sustentar em galhos com os pés, para isto existindo um gasto energético na manutenção de tônus muscular suficiente. Destaca-se então que muito provavelmente estes animais não conseguiriam repousar, ou mesmo dormir empoleirados, necessitando assim de abrigos planos, onde pudessem repousar o corpo, sejam galhos mais grossos, ocos em troncos ou estruturas semelhantes.

O gigantismo exige profundas modificações anatômicas, em um grupo de animais bípedes, adaptados a serem os mais leves possíveis. Um exemplo bem estudado no presente trabalho é a proporção entre os ossos dos membros posteriores, em especial o comprimento do tarsometatarso. As aves que apresentam gigantismo, aqui consideradas aquelas que apresentam massa superior ao avestruz moderno (*Struthio camelus*), apresentam uma redução nítida do comprimento dos tarsometatarsos em relação ao comprimento dos tibiotarsos. A adaptação se dá por dois fatores principais:

- Ausência da pressão seletiva para a capacidade de empoleiramento, que por si não explica a modificação, uma vez que foi discutido anteriormente que são abundantes os morfótipos Neornithes terrestres que não possuem tarsometatarsos curtos, como por exemplo os Palaeognathes *Struthio*, *Rhea*, *Dromalus* (Figura 39), *Casuarius* e os Neognathes *Llallawavis* (Phorusrhacidae), *Geococcyx*, *Xenicibis* (LONGRICH & OLSON, 2011; DEGRANGE *et al.*, 2015). Uma vez que esta pressão seletiva deixa de existir sobre os morfótipos é possível o desenvolvimento de tarsometatarsos quando houver uma segunda pressão evolutiva, que favoreça tal característica.

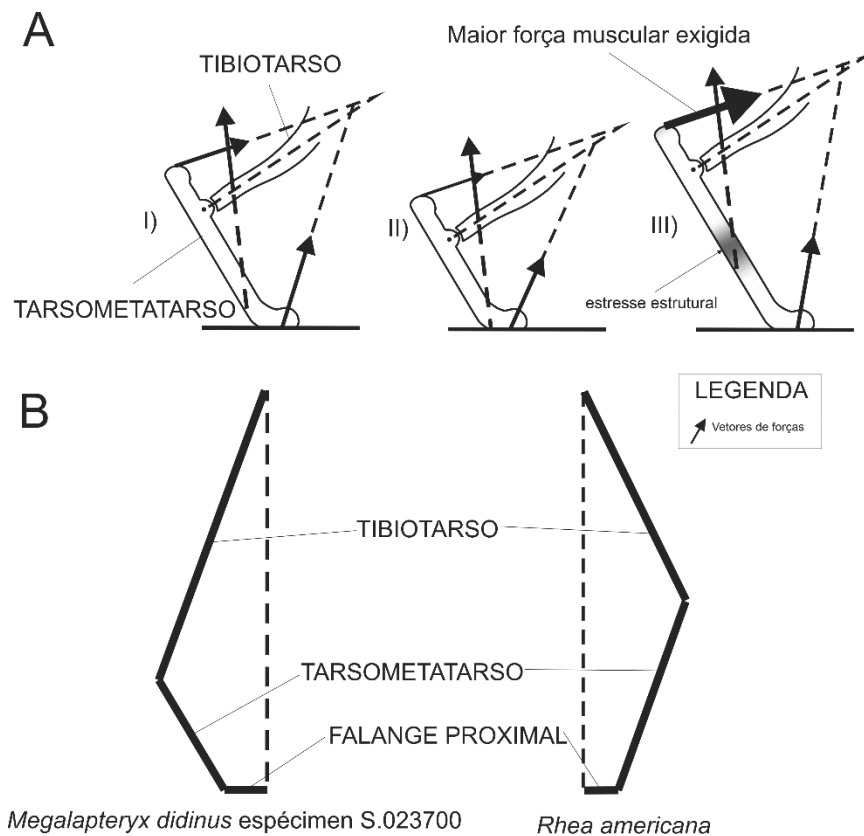
Figura 44. Emu (*Dromalus novaehollandiae*) “in vivo”.



Em destaque os longos metatarsos do animal (imagem do Autor).

- Tarsometatarsos curtos lidam melhor com o estresse estrutural sob maiores massas. Ao observarmos as proporções dos ossos dos membros posteriores em aves “gigantes” (ver definição na descrição da Tabela 1), como em Dinornithiformes, Aepyornithiformes, Gastornithiformes e grandes Phorusrhacidae, é possível notar uma relação direta entre o comprimento dos tarsometatarsos e a massa da espécie. A Figura 40 se baseia nas observações de Alexander (1983), relatando que no dinornitiforme de tarsometatarsos curtos *Pachyornis*, o estresse estrutural é maior em seus tiobiotarsos, que são muito mais robustos e atuam como pilares. Os tarsometatarsos são submetidos a mais forças laterais.

Figura 45. Biomecânica dos membros posteriores de amniotas avianos.



A) Distribuição de forças atuantes em um membro posterior aviano, modificado de Alexander (1983), (I) em uma situação de tarsometatarso curto, (II) em uma situação de tarsometatarso longo (III). B) Proporções relativas entre os ossos de uma moa-de-terras-altas (*Megalapteryx didinus*, Dinornithiformes) e uma Ema (*Rhea americana*), quando esquematizados nas mesmas dimensões.

Tarsometatarsos curtos também aparecem em casos de aves terrestres de pequeno a médio portes, quando as mesmas apresentam constituição robusta e corpulenta, e não são cursoriais velozes, como por exemplo o Neognathes dodô (*Raphus cuculatus*), e os Palaegnathes do Gênero *Tinamus*, mesmo que outros Tinamiformes como *Nothura* não apresentem a mesma característica.

O caso de *Tinamus* exigiu uma investigação mais profunda, pois é conhecido o seu hábito de dormir empoleirado em galhos longe do solo. A observação do comportamento de *T. guttatus* em campo (Figura 41), no entanto, forneceu uma pista para entender como tal comportamento é possível.

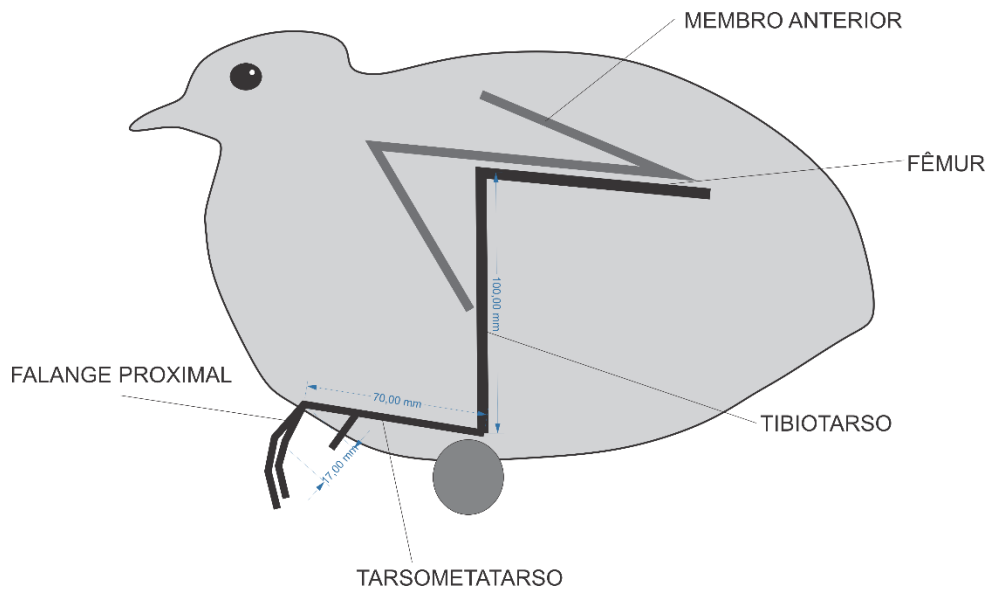
Figura 46. *Tinamus guttatus* em repouso sobre a vegetação.



(Imagem cedida por Lucas de Souza Almeida).

Com base na observação do posicionamento de *Tinamus guttatus*, e nas proporções dos membros posteriores de *T. solitarius* (aferido durante a pesquisa em coleção zoológica fixada), foi elaborado o seguinte esquema (Figura 42), para a disposição anatômica do que foi retratado na figura anterior

Figura 47. Esquema representativo da postura apresentada por *Tinamus guttatus* em repouso.



Tarsometatarsos curtos também evoluíram por convergência em Neornithes com adaptações para natação, como Sphenisciformes e alguns Suliformes, mas não em Anseriformes investigados. Zeffer *et al.* (2003) apontam que a redução do arrasto é provavelmente o fator comum mais importante para as espécies nadadoras. Registra que quando as aves nadam é principalmente o tarsometatarso que gera o movimento da nadadeira dos pés. Reportam que este modo de locomoção deve ser favorecido por pernas curtas, de modo que a interrupção do fluxo hidrodinâmico passando pelo corpo é minimizado, bem como o arrasto de pernas e pés. Também menciona que, além disto, colocar os pés atrás do corpo deve reduzir o arrasto e pode aumentar a eficiência propulsiva. Finaliza observando que, uma vez o tibiotarso direcionado para trás, e fêmur para frente, se esperam tibiotarsos longos e fêmures curtos.

Psittaciformes também apresentam tarsometatarsos curtos, como foram identificados principalmente nos psitacídeos sul-americanos. A função de tarsometatarsos curtos em Psittacidae é misteriosa ainda, mas pode ter relação com a condição zigodáctila de seus dígitos, e a pressão seletiva para movimentos de precisão. Para os psitacídeos esta configuração é essencial para que fiquem presos de forma segura aos galhos, inclusive de cabeça para baixo, além de melhorar sua

estabilidade durante a busca por alimentos (ZEFFER *et al.*, 2003; CAVINATTO *et al.*, 2016).

Em Strisores foi notada a presença de tarsometatarsos curtos, como caractere basal do clado. Em Apodiformes é nítida a pressão seletiva da performance em voo, seja em Apodidae e Trochilidae, e a consequente redução nas dimensões dos pés, com objetivo de otimizar o fluxo aerodinâmico do corpo. Mas nenhuma destas famílias é basal em relação ao restante dos Strisores (PRUM *et al.*, 2015). Isto deixa dúvidas sobre a origem evolutiva de tal caractere no grupo.

Vale lembrar que, tanto Caprimulgiformes e Nyctibiiformes, que são mais basais em relação à Apodiformes, dentro de Strisores, até possuem capacidade de empoleiramento, mas normalmente repousam sobre solo e troncos respectivamente.

A rápida diversificação das aves Neornithes no início do Cenozoico resultou em um grande número de soluções adaptativas secundárias, distribuídas de forma aleatória pela filogenia. Quando pressões seletivas, mais relevantes que a capacidade de repouso empoleirado, favorecem tarsometatarsos curtos, eles são desenvolvidos. Em casos onde a característica é neutra se mantém longos.

## **Como viviam alguns Eumaniraptoriformes ?**

Os Eumaniraptoriformes aqui considerados podem ser diferenciados em dois momentos evolutivos distintos, formas mesozoicas e cenozoicas.

O Mesozoico corresponde a maior parte das modificações no plano corporal dos Eumaniraptoriformes, partindo de animais terrestres para voadores (ou planadores) em pelo menos três linhagens de Eumaniraptoriformes, como discutido até o momento. A história evolutiva do grupo se inicia no Jurássico, como indica o registro fóssil, mas a distribuição cronológica das formas mais basais não parece refletir a história evolutiva do grupo, com formas derivadas ocorrendo “mais cedo” que morfótipos mais basais. A tabela abaixo representa a ocorrência de algumas formas Eumaniraptoriformes de relevância para o estudo presente. Uma vez combinados com

a filogenia proposta, os dados de ocorrência resultam em uma interpretação de divergências evolutivas, conforme a Figura 49.

Tabela 2. Ocorrências de alguns morfótipos relevantes para a evolução dos Eumaniraptoriformes.

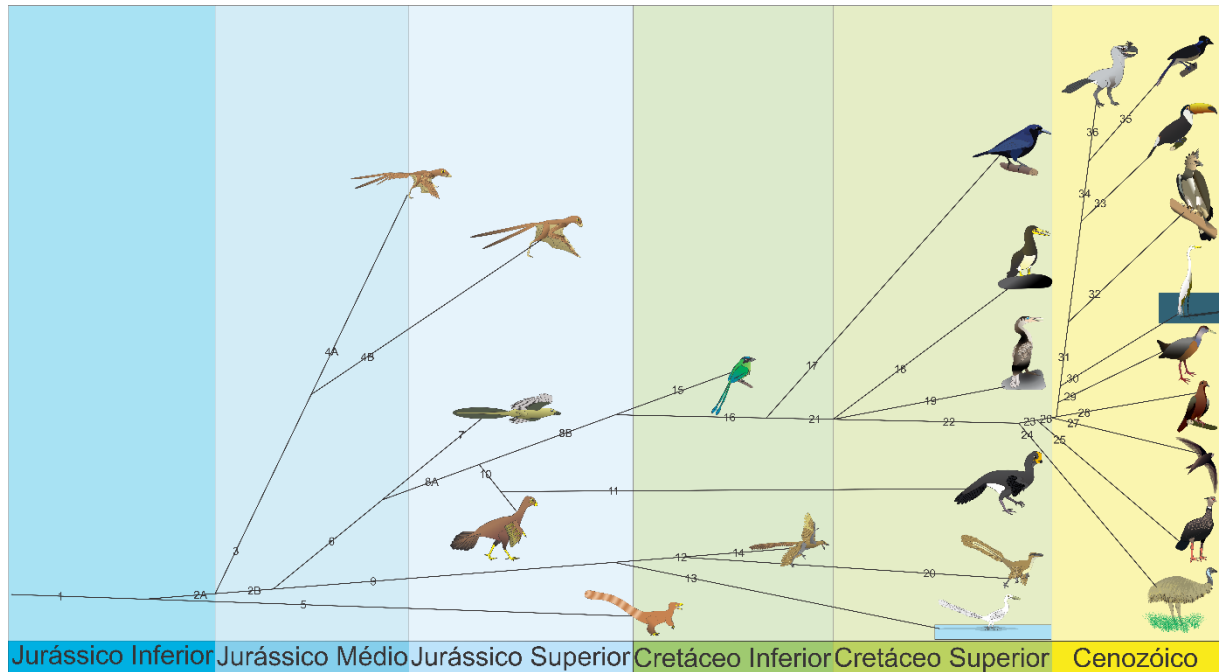
| Morfótipo              | Procedência                | Período                                | Formação (ões)                                                  | Fonte                                            |
|------------------------|----------------------------|----------------------------------------|-----------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------|
| <i>Ambopteryx</i>      | China                      | Jurássico Superior                     | Haifangou                                                       | WANG <i>et al.</i> (2019)                        |
| <i>Archaeopteryx</i>   | Alemanha                   | Jurássico Superior                     | “Solnhofen Limestone”                                           | WEISHAMPEL <i>et al.</i> (2007)                  |
| <i>Aurornis</i>        | China                      | Jurássico Médio / Superior             | Tiaojishan                                                      | GODEFROIT <i>et al.</i> (2013)                   |
| <i>Buitreraptor</i>    | Argentina                  | Cretáceo Superior                      | Candeleras                                                      | NOVAS & PUERTAT (1997)                           |
| <i>Caudipteryx</i>     | China                      | Cretáceo Inferior                      | Yixian                                                          | FEDUCCIA & CZERKAS (2015)                        |
| <i>Confuciosornis</i>  | China                      | Cretáceo Inferior                      | Jiufotang                                                       | DALSÄTT <i>et al.</i> (2006)                     |
| <i>Deinonychus</i>     | América do Norte           | Cretáceo Inferior                      | “Cloverly, Antlers”                                             | OSTROM (1969)                                    |
| <i>Eoalulavis</i>      | Espanha                    | Cretáceo Inferior                      | “La Huérguina”                                                  | SANZ <i>et al.</i> (2002)                        |
| <i>Epidendrosaurus</i> | China                      | Jurássico Médio                        | Daohugou                                                        | ZHANG <i>et al.</i> (2002)                       |
| <i>Epidexipteryx</i>   | China                      | Jurássico Médio / Superior             | Daohugou                                                        | ZHANG <i>et al.</i> (2008)                       |
| <i>Hesperornis</i>     | América do Norte           | Cretáceo Superior                      | “Niobara Chalk”, “Pierre Shale”, “Vermillion River”, “Foremost” | WEISHAMPEL <i>et al.</i> (2006)                  |
| <i>Ichthyornis</i>     | América do Norte / Europa* | Cretáceo Superior                      | “Niobara Chalk”, “Mooreville Chalk”, “Austin Chalk”             | WEISHAMPEL <i>et al.</i> (2007)                  |
| <i>Mahakala</i>        | Mongólia                   | Cretáceo Superior                      | Djadokhta                                                       | TURNER <i>et al.</i> (2011)                      |
| <i>Microraptor</i>     | China                      | Cretáceo Inferior                      | Jiufotang                                                       | O'CONNOR <i>et al.</i> (2011)                    |
| <i>Oviraptor</i>       | Mongólia                   | Cretáceo Superior                      | Djadokhta                                                       | OSMOLSKA (1976)                                  |
| <i>Rahonavis</i>       | Madagascar                 | Cretáceo Superior                      | Maevarano                                                       | SCHWEITZER <i>et al.</i> (1999)                  |
| <i>Sapeornis</i>       | China                      | Cretáceo Inferior                      | Jiufotang                                                       | ZHOU & ZHANG (2003)                              |
| <i>Scansoriopteryx</i> | China                      | Jurássico Médio                        | Yixian / Daohugou                                               | CZERKAS & YUAN (2002), WANG <i>et al.</i> (2005) |
| <i>Sinosauropteryx</i> | China                      | Jurássico Superior / Cretáceo Inferior | Yixian                                                          | CURRIE & CHEN (2001)                             |

|                     |           |                            |             |                             |
|---------------------|-----------|----------------------------|-------------|-----------------------------|
| <i>Unenlagia</i>    | Argentina | Cretáceo Superior          | Rio Neuquén | NOVAS & PUERTAT (1997)      |
| <i>Velociraptor</i> | Mongólia  | Cretáceo Superior          | Djadokhta   | OSBORN <i>et al.</i> (1924) |
| <i>Xiaotingia</i>   | China     | Jurássico Superior         | Tiaojishan  | XU <i>et al.</i> (2011)     |
| <i>Yi</i>           | China     | Jurássico Médio / Superior | Tiaojishan  | XU <i>et al.</i> (2015)     |

É válido destacar que a ocorrência de um morfótipo plenamente modificado no registro fóssil não representa a sua origem evolutiva, em especial para formas de vida cujas partes resistentes são frágeis, e habitam um ambiente florestal, com substrato de matéria orgânica em rápida decomposição. O grande número de morfótipos de Jurássico Superior e Cretáceo Inferior da China não necessariamente representa um “hotspot” de diversidade do grupo, ou epicentro de diversificação, mas sim local e período com condições favoráveis à preservação, onde os registros afloram no tempo presente e com grande esforço investigativo da comunidade científica chinesa.

O cladograma a seguir representa um resumo da filogenia obtida pelas interpretações levantadas no presente trabalho, aplicadas às filogenias da literatura, onde os números representam: **1** Maniraptoriformes. **2A** Eumaniraptoriformes quando considera-se Scansoriopterygidae possuindo um ancestral comum próximo de Deinonycossauria basal (Microraptorinae); também pode representar “Paraves”. **2B** Eumaniraptoriformes na concepção tradicional (Deinonycossauria + “Aves”). **3** Scansoriopterygidae. **4A** Scansoriopterygidae basais (Scansoriopteryginae ?). **4B** Scansoriopterygidae derivados (Epidexiperyginae ?, Ambopteryginae ?). **5** Maniraptoriformes “não voadores”. **6** “Avialae”. **7** Archaeopterygidae. **8A** Clado “A” (Avebrevicauda + Oviraptorosauria). **8B** Avebrevicauda. **9** “Deinonycossauria” *sensu stricto*. **10** Oviraptorosauria (Caudipterygidae). **11** Oviraptoroides. **12** Dromaeosauridae. **13** Unenlagiidae. **14** Microraptorinae. **15** Confuciusornithiformes. **16** Ornithothoraces. **17** Enanthiornithes. **18** Ichthyornithes. **19** Hesperornithes. **20** Dromaeosaurinae + Velociraptorinae. **21** Ornithurae. **22** Neornithes. **23** Neognathes. **24** Palaeognathes. **25** Galloanserae. **26** Neoaves. **27** Strisores. **28** Columbaves. **29** Gruiformes. **30** Aequorlitornithes. **31** Inopinaves. **32** Accipitriformes. **33** Coraciimorphae. **34** Australaves. **35** Passeriformes. **36** Cariamiformes.

Figura 48. Cladograma representativo da diversificação em Eumaniraptoriformes, composto pela conjunção de dados levantados na experimentação da presente pesquisa e levantamento bibliográfico.



A diversificação em Neornithes segue a proposta de Prum *et al.* (2015).

A ancestralidade dos amniotas avianos, portando o aparato parcial de voo, como por exemplo em Microraptorinae, revela que as formas derivadas podem apresentar comportamentos que se utilizam das estruturas adquiridas em estágios planadores da evolução do grupo.

A presença de penas, em conformação semelhante a asas de pequenas proporções nos membros anteriores, é relatada para diversos gêneros de Eumaniraptoriformes. Turner *et al.* (2007) destacam a presença de um número estimado em quatorze penas secundárias, associadas à ulna de *Velociraptor* (Figura 44), bem como doze em *Archaeopteryx*, dezoito em *Microraptor* e apenas dez em *Rahonavis*. Também afirma que os grandes dromeossauros terrestres são derivados de pequenos animais com capacidade de voo.

Figura 49. Inserções de rêmiges, presentes em uma ulna de *Velociraptor*.



(TURNER *et al.*, 2007).

Muito se propõe a respeito da função de pequenas asas, em animais obviamente cursoriais. Principalmente a respeito das funções de equilíbrio, utilização no abate de presas (FOWLER *et al.*, 2011), ou na assistência durante a escalada de superfícies inclinadas, em pelo menos alguma parte da vida (BUNDLE & DIAL, 2003), como sendo de grande relevância para a origem do voo auto impulsionado.

A proposta de que deinonycossauros cursoriais são, na verdade, derivados de morfótipos com capacidades de voo primárias (FEDUCCIA & CZERKAS, 2015), indicaria que os comportamentos citados podem refletir a utilização de estruturas vestigiais, e não um passo evolutivo para o voo propriamente dito. No entanto considera-se um momento arborícola na história evolutiva do grupo, como por exemplo em morfótipos semelhantes a *Archaeopteryx*, Scansoriopterygidae em geral, Microraptorinae, *Rahonavis* (ELZANOWSKI, 2000), entre outros. Sendo assim, a estratégia de escalar superfícies inclinadas (BUNDLE & DIAL, 2003) pode ter seu papel na origem do movimento de bater asas, bem como prolongar o voo de animais planadores.

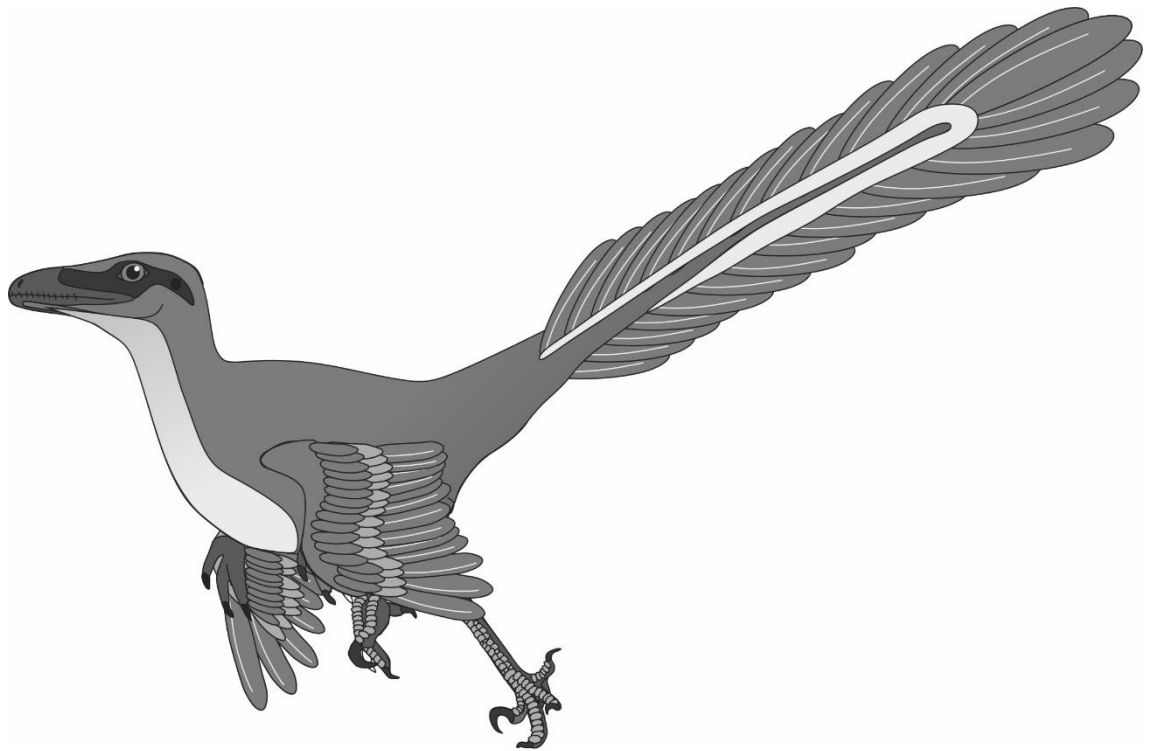
A partir das informações levantadas até o momento, em conjunto com novas propostas na presente análise, foi elaborado um consenso hipotético comportamental, ecológico e morfológico, para os seguintes grupos de Eumaniraptoriformes.

## Deinonychosauria

Com base em uma prévia existência de superfícies aerodinâmicas na cauda e nos membros anteriores, e baixo peso relativo, devido ao esqueleto pneumático, em um animal cursorial capaz de grande mobilidade, como os deinonycossauros, é plausível propor que os animais possuíam uma capacidade de saltar distâncias e alturas razoáveis. Esta é a base da hipótese da origem da capacidade voadora de baixo para cima, mas que não necessariamente reflete a origem da capacidade voadora, uma vez que, como foi dito, são animais que apresentam uma perda da capacidade de voo como previamente mencionado. Um excelente análogo, para seu comportamento de forrageamento e deslocamento, seria dos atuais *Geococcyx*, cuculidos que, assim como deinonycossauros, evoluíram para ocupar um nicho de predadores cursoriais, reduzindo assim sua capacidade voadora (ENGELS, 1938).

O principal instrumento de retaliação dos deinonycossauros, em geral, é a falange ungueal do dígito II de seus membros posteriores, que apresentam um desenvolvimento muito superior em relação às demais falanges ungueais do animal. O fato de que tal estrutura se localiza na parte mais baixa do animal, ou seja, os membros posteriores, fornece fortes indícios que, para serem utilizadas, exigem um movimento descendente, com uma altura no mínimo superior à equivalente de sua presa. É plausível imaginar que atacassem o dorso da presa, como citado por FOWLER *et al.* (2011). Mesmo que proporcionalmente em presas pequenas não se deve descartar a influência aerodinâmica das asas, em conjunção com as penas da cauda, no auxílio do ganho de altitude e distância em um salto, bem como na agilidade durante a perseguição de uma eventual presa (Figura 45).

Figura 50. Deinonycossauro generalizado durante deslocamento, utilizando-se de suas superfícies aerodinâmicas, ou seja cauda e membros anteriores, para aumento de estabilidade e agilidade.



### **Unenlagiidae**

A forma longa e fina, do rostró dos Unenlagiidae, pode indicar que os animais apresentam hábito piscívoro. Aliado a isto está a característica de possuírem dentes sem serrilhas, e em especial nos morfótipos mais recentes, sendo os dentes levemente cônicos, com acentuada curvatura para trás (Figura 46). Caracteriza assim uma dentição apropriada para segurar pequenas presas, em especial escorregadias como peixes e anfíbios, que possam ser engolidas inteiras (Figura 47). Contrasta com a dentição dos demais dromeossauros, que possuem dentição especializada para retirar fragmentos de tecidos, de presas com maior porte.

Os dentes abordados em Letizio (2017) podem aparentar morfologia geral mais próxima a outros dromeossauros (CARPENTER & CURRIE, 1992; FRANCO, 1999; ELIAS, 2006), muito provavelmente por se tratarem de animais mais antigos, do meso-Cretáceo, com morfologia mais próxima ao grupo basal. Mas apresentam a ausência de serrilhas, que garante cravar os dentes em suas presas, sem que sejam partidas em fragmentos, que poderiam ser levados pelo fluxo do corpo de água de onde se

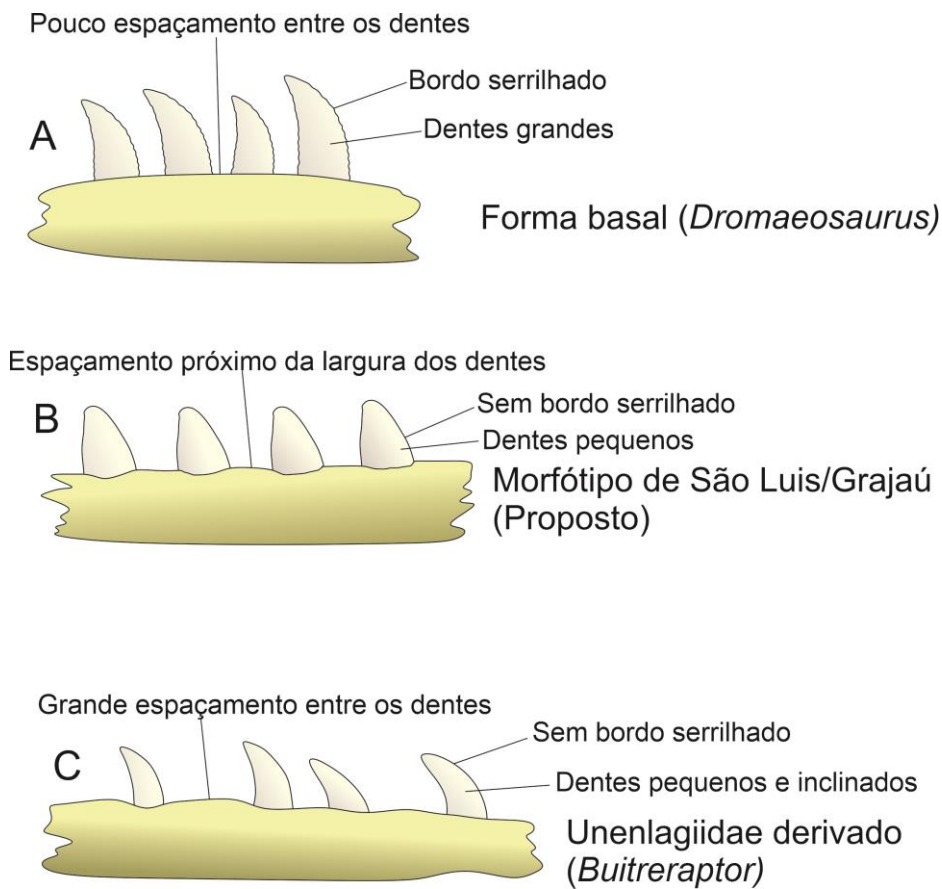
alimentam, ou mesmo consumidas por outros predadores presentes nos arredores. Os dentes sem serrilhas parecem aumentar a taxa de aproveitamento dos recursos.

O espaçamento entre os dentes de *Unenlagiidae*, maior que o esperado para os demais dromeossauros, fornece uma evidência a respeito de sua adaptação para caça de presas de pequeno porte. Indica que o animal teria dificuldade em cortar fragmentos de tecidos de uma presa grande, e implica que, ao morder uma presa pequena, os dentes espaçados fazem com que um menor número de cúspides entre em contato com a presa. Portanto a força da mordida é dividida entre uma quantidade discreta de pontos de pressão, fazendo com que os dentes, sem bordos serrilhados, se aprofundem no tecido da presa, dando ao predador uma maior firmeza em sua captura. Esta adaptação sugere que ocorreu uma pressão seletiva para captura de presas escorregadias, reiterando que podem ser peixes ou mesmo anfíbios.

Os dentes recurvados de *Buitreraptor* (GIANECHINI *et al.*, 2011) ainda poderiam sugerir que a presa era capturada com um movimento vindo de cima, e então rapidamente puxada para a superfície, de forma semelhante ao que fazem *Ardeidae* recentes. Mas de maneira muito distinta do que outros piscívoros, como *Gavialidae*, que capturam suas presas com movimentos laterais, o que é refletido na orientação de seus dentes (THORBJARNARSON, 1990).

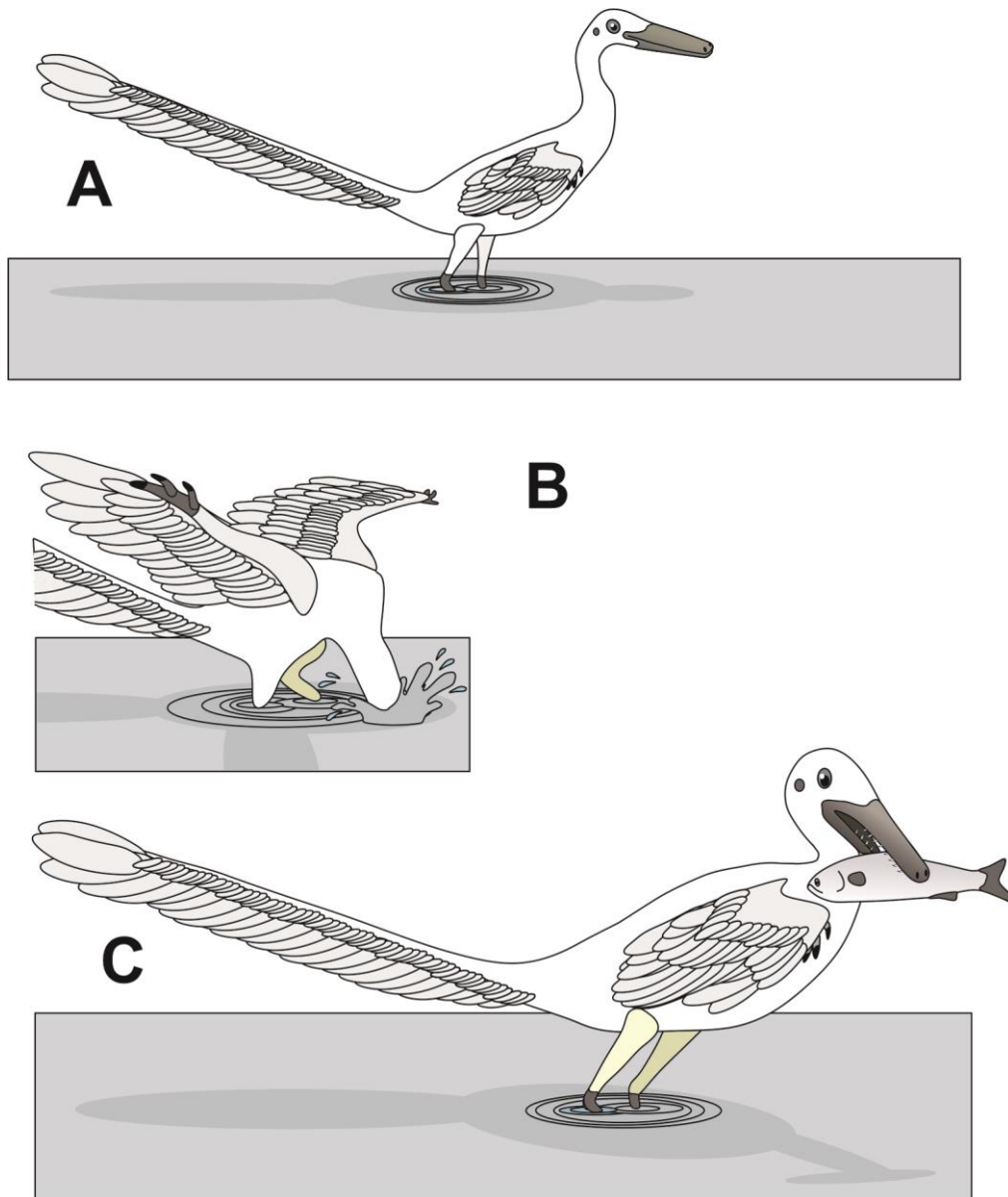
Propostas a respeito do desenvolvimento de voo, em animais relacionados a *Unenlagiidae*, como *Rahonavis* e *Mahakala* (ELZANOWSKY, 2000), podem representar uma ancestralidade “voadora” de formas totalmente terrestres, que é a hipótese considerada aqui no trabalho, com base nas evidências de perda de voo em diversos grupos de *Eumaniraptoriformes*. Segundo Novas & Puertat (1997), a articulação necessária para permitir o batimento de asas, bem como a sua dobra para quando o animal não está em voo, estava previamente presente no Morfótipo *Unenlagia*. Entretanto este animal claramente não possui características de voo, nem mesmo planeio, sendo tipicamente cursorial.

Figura 51. Evolução dentária em Unenlagiidae.



Modelos esquemáticos da organização dentária em (A) *Dromaeosaurus*, (B) morfótipo intermediário, proposto para os dentes encontrados no meso-Cretáceo do Estado do Maranhão, (C) *Buitreraptor*.

Figura 52. Modo de forrageamento em Unenlagiidae (A, B, C).

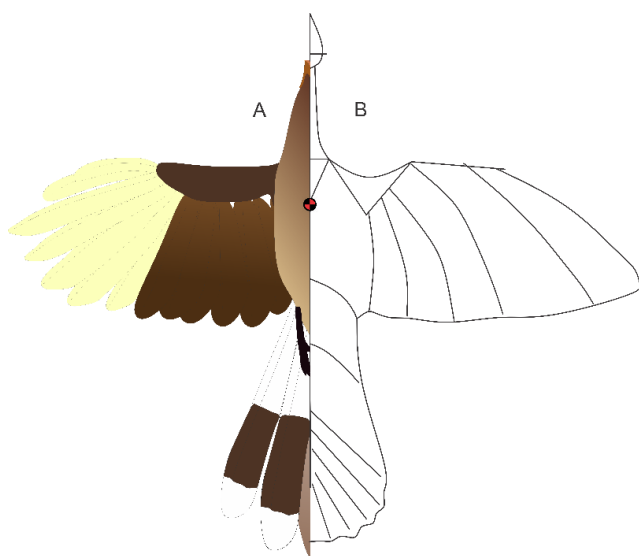


### Archaeopterygidae

A morfologia de *Archaeopteryx*, em especial dimensões e formas de asas e cauda, visíveis pela preservação das penas impressas, bem como a proporção entre tais estruturas, se assemelham bastante com proporções e dimensões de morfótipos recentes de Cuculidae, como *Guira guira*, *Crotophaga ani* e principalmente

*Crotophaga major*, com base em mensurações feitas pelo Autor. Possuem dentro de sua amplitude de tamanhos de indivíduos, as dimensões do espécimen de *Archaeopteryx* investigado.

Figura 53. Comparação morfológica de A) *Guira guira* (recente) e B) proposta de morfologia de *Archaeopteryx* considerada no estudo.

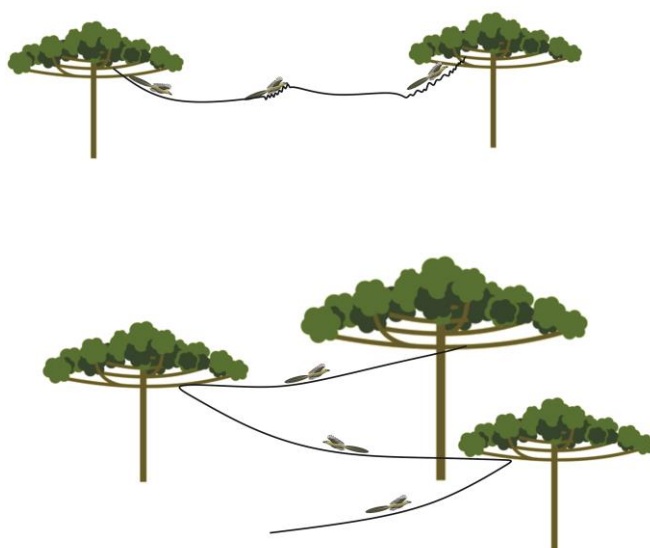


É plausível então supor que, apesar das diferenças fisiológicas e anatômicas entre os morfótipos recentes, no que diz respeito ao sistema muscular, e possivelmente o cardiovascular, o funcionamento das superfícies que interagem com a atmosfera apresente performance semelhante. *Guira guira*, bem como os outros Cuculidae mencionados, apresenta um estilo de voo bastante característico, que consiste em planeios, com breves momentos em que ocorre o batimento de asas, somente para manter o voo nivelado. Aparenta ser uma capacidade voadora com baixo consumo de energia, que mesmo um animal ainda em estágio primário de adaptação a capacidade voadora, conseguiria sustentar (ELZANOWSKI, 2000; PAUL, 2002) A história evolutiva dos cucos é relevante para o entendimento das aves como

um todo, pois repete a origem a partir de formas basais cursoriais (POSSO & DONATELLI, 2012), mas já seriam portadoras de caracteres avançados de voo.

*Guira guira* utiliza bastante a vegetação, e demais estruturas altas, durante seu deslocamento. Raramente se desloca por grandes distâncias ininterruptamente. Os voos são, em grande maioria, planeios entre um ponto de apoio e outro, com batimentos de asas o suficiente apenas para que seja possível alcançá-lo (Figura 21). Elzanowsky (2000) previamente havia levantado tal hipótese, ao afirmar que a velocidade atingida por *Archaeopteryx*, em solo, seria muito baixa para suas asas gerarem sustentação. E sua musculatura não seria suficiente para uma decolagem a partir do solo, partindo da inércia.

Figura 54. Modo de deslocamento em *Archaeopteryx*, baseado em Elzanowski (2000), e na comparação morfológica com Cuculidae recentes.



## Oviraptorosauria

Descendentes de formas previamente voadoras (PAUL, 1988; LÜ *et al.*, 2000; MARYANSKA *et al.*, 2002; FEDUCCIA & CZERKAS, 2015, os oviraptorossauros aparentemente apresentariam uma dieta onívora, e não apresentam características marcantes de predadores em sua anatomia, com um bico mais propício para uma dieta generalista e oportunista.

## CONCLUSÕES

A investigação até o momento permite inferir algumas novas propostas a respeito da filogenia de Eumaniraptoriformes, com impacto direto à respeito das interpretações paleobiológicas destes animais. As propostas principais envolvem os temas detalhados a seguir.

- Identificação de animais semelhantes a Microraptorinae como os voadores mais basais, entre a linhagem dos Eumaniraptoriformes que originou as aves. Com base em seu centro de massa em posição ancestral.
- Inclusão de Scansoriopterygidae no âmbito de Eumaniraptoriformes. Indica que o desenvolvimento de pigóstilo, e asas membranosas sustentadas pelo elemento estiliforme, se trata no entanto de uma evolução paralela de características avançadas de voo, mesmo que apresentem certo relacionamento filogenético com a linhagem que deu origem aos amniotas avianos modernos.
- Inclusão de Oviraptorosauria no âmbito de Eumaniraptoriformes. Mas caracterizando-os como uma derivação secundária, que apresenta redução de capacidade de voo, em adaptação a nichos continentais terrestres.
- Proposta de vantagem competitiva dos amniotas avianos em relação aos pterossauros. Por conta da possibilidade de alta especialização dos membros anteriores para fins aerodinâmicos, desvinculados de funções de locomoção terrestre, devido à postura bípede.
- Proposta de posicionamento filogenético relativo entre os táxons. Com base na evolução de macrocarateres funcionais, relacionados à readaptação do plano corporal, de modo a alterar o centro de massa do animal, e ainda permitir plena capacidade de deslocamento terrestre e voo. Resulta em uma filogenia que une

as propostas baseadas na redução dentária, capacidade de manobra, assimetria das penas rêmiges.

- Proposta de hábito arborícola para o ancestral comum entre Neognathes e Paleognathes, evidenciado pelo mecanismo e empoleiramento.

É de grande importância que as hipóteses levantadas no presente estudo continuem a ser testadas sob novas perspectivas, com maior nível de detalhamento, em especial aquelas que levam em consideração a biomecânica de animais recentes como modelo para o estudo dos táxons fósseis. Trata-se de uma abordagem que possui grande possibilidade de exploração, ainda mais com o crescente avanço tecnológico como as câmeras de alta velocidade, *softwares* de simulação e impressões 3D, que permitem observação, simulação e replicação de mecanismos biológicos.

Entender como a natureza se modifica, e suas soluções evolutivas testadas até a exaustão durante milhões de anos, pode ser a chave para o desenvolvimento tecnológico humano nos próximos anos.

## REFERÊNCIAS

ALEXANDER, R. M. On the massive legs of a moa (*Pachyornis elephantopus*, Dinornithes). *Journal of Zoology*, V. 201, N. 3, 363-376, 1983.

ALEXANDER, D. E. *et al.* Model tests of gliding with different hindwing configurations in the four-winged dromaeosaurid *Microraptor gui*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, V. 107, N. 7, 2972-2976, 2010.

ALVARENGA, H. M. F.; HÖFLING, E. Systematic revision of the Phorusrhacidae (Aves: Ralliformes). *Papéis Avulsos de Zoologia*, V. 43, N. 4, 55-91, 2003.

ANGST, D. *et al.* Isotopic and anatomical evidence of an herbivorous diet in the Early Tertiary giant bird *Gastornis*. Implications for the structure of Paleocene terrestrial ecosystems. *Naturwissenschaften*, V. 101, N. 4, 313-322, 2014.

BAKER, A. J. *et al.* Genomic support for a moa-tinamou clade and adaptive morphological convergence in flightless ratites. *Molecular Biology and Evolution*, V. 31, N. 7, 1686-1696, 2014.

BARNARD, R. H. *et al.* *Mechanics of flight*. Pearson Education India, 513 p. 2007.

BLANCO, R. E.; JONES, W. W. Terror birds on the run: a mechanical model to estimate its maximum running speed. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, V. 272, N. 1574, 1769-1773, 2005.

BRETT-SURMAN, M. K.; HOLTZ, T. R.; FARLOW, J. O. (editores). *The complete dinosaur*. Indiana University Press, 379-423, 2012.

BRINKMAN, D. L.; CIFELLI, R. L.; CZAPLEWSKI, N. J. First occurrence of *Deinonychus antirrhopus* (Dinosauria: Theropoda) from the Antlers Formation (Lower Cretaceous, Aptian-Albian) of Oklahoma. *University of Oklahoma*, V. 146, 1-30, 1998.

BULLEN, R. D.; MCKENZIE, N. L. Bat wing airfoil and platform structures relating to aerodynamic cleanliness. *Australian Journal of Zoology*, V. 55, N. 4, 237-247, 2007.

BUNCE, M. *et al.* Extreme reversed sexual size dimorphism in the extinct New Zealand moa *Dinornis*. *Nature*, V. 425, N. 6954, 172, 2003.

BUNDLE, M. W.; DIAL, K. P. Mechanics of wing-assisted incline running (WAIR). *Journal of Experimental Biology*, V. 206, N. 24, 4553-4564, 2003.

CARPENTER, R. E. Flight physiology of intermediate-sized fruit bats (Pteropodidae). *Journal of Experimental Biology*, V. 120, N. 1, 79-103, 1986.

CARR, S. M. Memorial University of Newfoundland. Wings as airfoils in bats. 2002, disponível em: <[https://www.mun.ca/biology/scarr/Bat\\_Airfoils.html](https://www.mun.ca/biology/scarr/Bat_Airfoils.html)>. Acesso em: 20 de Janeiro de 2020.

CARROLL, R. L. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. New York. Freeman, 698 p., 1988.

CARTER, G. G.; RISKIN, D. K. *Mystacina tuberculata*. *Mammalian Species*, V. 2006, N. 790, 1-8, 2006.

CAVINATTO, C. C.; ARMANDO, A. P. R. N.; CRUZ, L. K. S.; LIMA, E. M. M. E.; SANTANA, M. I. S. Descrição anatômica de esqueletos de papagaios do Gênero *Amazona* através da utilização de radiografias. *Pesquisa Veterinária Brasileira*, V. 36, N. 2, 123-130, 2016.

CENGEL, Y. A.; CIMBALA, J. M. *Mecânica dos fluidos-3*. Amgh Editora, p. 55, 2015.

CHATTERJEE, S.; TEMPLIN, R. J. Biplane wing planform and flight performance of the feathered dinosaur *Microraptor gui*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, V. 104, N. 5, 1576-1580, 2007.

COSTER, P. *et al.* New fossils from the Paleogene of Central Libya illuminate the evolutionary history of endemic African anomaluroid rodents. *Frontiers in Earth Science*, V. 3, p. 56, 2015.

CRACRAFT, J. Phylogeny and evolution of the ratite birds. *Ibis*, V. 116, N. 4, 494-521, 1974.

CURRIE, P. J.; CHEN, P.-J. Anatomy of *Sinosauropteryx prima* from Liaoning, Northeastern China. *Canadian Journal of Earth Sciences*, V. 38, N. 12, 1705-1727, 2001.

CZERKAS, S. A.; YUAN, C. X. An arboreal maniraptoran from Northeast China. *The Dinosaur Museum Journal*, V. 1, 63-95, 2002.

DALSÄTT, J. *et al.* Food remains in *Confuciusornis sanctus* suggest a fish diet. *Naturwissenschaften*, V. 93, N. 9, 444 p., 2006.

DEGRANGE, F. J. *et al.* A new Mesembriornithinae (Aves, Phorusrhacidae) provides new insights into the phylogeny and sensory capabilities of terror birds. *Journal of Vertebrate Paleontology*, V. 35, N. 2, e912656, 2015.

DIETZ, C. L. Bat walking behavior. *Journal of Mammalogy*, V. 54, N. 3, 790-792, 1973.

DUNNING JR., J. B. CRC handbook of avian body masses. CRC Press, 655 p. 2007.

DYKE, G. *et al.* Aerodynamic performance of the feathered dinosaur *Microraptor* and the evolution of feathered flight. *Nature Communications*, V. 4, N. 1 2489, 2013.

ELZANOWSKI, A. A. Birds in Cretaceous ecosystems. *Acta Palaeontologica Polonica*, V. 28, N. 1-2, 1-18, 1983.

ELZANOWSKI, A. Biology of basal birds and the origin of avian flight. *In: Proceedings of the 5th Symposium of the Society of Avian Paleontology and Evolution*, Beijing. 2000. 1-4.

ENGELS, W. L. Cursorial adaptations in birds. Limb proportions in the skeleton of *Geococcyx*. *Journal of Morphology*, V. 63, N. 2, 207-217, 1938.

ENDRIES, K. *Anomalurus pusillus* (on-line), Animal Diversity Web. 2007, disponível em <[https://animaldiversity.org/accounts/Anomalurus\\_pusillus/](https://animaldiversity.org/accounts/Anomalurus_pusillus/)> Acesso em: 14 de Fevereiro de 2020.

EVANGELISTA, D. *et al.* Shifts in stability and control effectiveness during evolution of Paraves support aerial maneuvering hypotheses for flight origins. *PeerJ*, V. 2, p. e632, 2014.

FEDDE, M. R. Structure and gas-flow pattern in the avian respiratory system. *Poultry Science*, V. 59, N. 12, 2642-2653, 1980.

FEDUCCIA, A.; CZERKAS, S. A. Testing the neoflightless hypothesis: propatagium reveals flying ancestry of oviraptorosaurs. *Journal of Ornithology*, V. 156, N. 4, 1067-1074, 2015.

FEDUCCIA, A. The origin and evolution of birds. Yale University Press, 466 p 1999.

FEDUCCIA, Alan. FANTASY VS REALITY: A Critique of Smith et al.'s Bird Origins. *The Open Ornithology Journal*, v. 9, n. 1, p. 14-38. 2016.

FORSTER, C. A. *et al.* The theropod ancestry of birds: new evidence from the Late Cretaceous of Madagascar. *Science*, V. 279, N. 5358, 1915-1919, 1998.

FOWLER, Denver W. *et al.* The predatory ecology of *Deinonychus* and the origin of flapping in birds. *PLoS One*, v. 6, n. 12, p. e28964, 2011.

FIELD, D. J. *et al.* Complete *Ichthyornis* skull illuminates mosaic assembly of the avian head. *Nature*, V. 557, N. 7703, 96-100, 2018.

GAUTHIER, J. Saurischian monophyly and the origin of birds. *Memoirs of the California Academy of Sciences*, V. 8, 1-55, 1986.

GIANECHINI, F. A. *et al.* The teeth of the unenlagiine theropod *Buitreraptor* from the Cretaceous of Patagonia, Argentina, and the unusual dentition of the Gondwanan dromaeosaurids. *Acta Palaeontologica Polonica*, V. 56, N. 2, 279-291, 2011.

GOLOBOFF, P. A. *et al.* TNT. *In: Cladistics-International Journal of the Willi Hennig Society*. Academic Press, 84 p. 2004.

HAND, S. J. *et al.* A new, large-bodied omnivorous bat (Noctilionoidea: Mystacinidae) reveals lost morphological and ecological diversity since the Miocene in New Zealand. *Scientific Reports*, V. 8, N. 1, 1-11, 2018.

HANSFORD, J. P.; TURVEY, S. T. Unexpected diversity within the extinct elephant birds (Aves : Aepyornithidae) and a new identity for the world largest bird. *Royal Society Open Science*, V. 5, N. 9, 181295, 2018.

HEDENSTRÖM, A. Migration by soaring or flapping flight in birds: the relative importance of energy cost and speed. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, V. 342, N. 1302, 353-361, 1993.

HUDSON, G. E.; LANZILLOTTI, P. J. Gross anatomy of the wing muscles in the Family Corvidae. *The American Midland Naturalist*, V. 53, N. 1, 1-44, 1955.

HWANG, K.-G. *et al.* New pterosaur tracks (Pteraichnidae) from the Late Cretaceous Uhangri Formation, Southwestern Korea. *Geological Magazine*, V. 139, N. 4, 421-435, 2002.

JI, Q.; JI, S. A. On the discovery of the earliest fossil bird in China (*Sinosauropteryx* gen. nov.) and the origin of birds. *Chinese Geology*, V. 233, N. 3, 1-4, 1996.

JONES, T. D. *et al.* Cursoriality in bipedal archosaurs. *Nature*, V. 406, N. 6797, 716-718, 2000.

KERMODE, A. C. *Mechanics of flight*. Longman Scientific & Technical, 513 p, 1987.

KOEHL, M. A. R. *et al.* Using physical models to study the gliding performance of extinct animals. *Integrated Comparative Biology*, V. 51, N. 6, 1002-1018.2011.

KSEPKA, D. T. *et al.* Early Paleocene landbird supports rapid phylogenetic and morphological diversification of crown birds after the K-Pg mass extinction. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, V. 114, N. 30, 8047-8052, 2017.

LANCASTER, W. C. *et al.* Wing temperature in flying bats measured by infrared thermography. *Journal of Thermal Biology*, V. 22, N. 2, 109-116, 1997.

LAYBOURNE, R. C. Collision between a vulture and an aircraft at an altitude of 37,000 feet. *The Wilson Bulletin*, V. 86, N. 4, 461-462, 1974.

LEFÈVRE, U. *et al.* A new Jurassic theropod from China documents a transitional step in the macrostructure of feathers. *The Science of Nature*, V. 104, N. 9-10, 74, 2017.

LETIZIO, L. A. Dentes fósseis de teropodomorfos da Bacia São Luís / Grajaú, Albiano / Cenomaniano do Estado do Maranhão, e prováveis associações

taxonômicas. 2017. 68 f. Trabalho de Conclusão de Curso (Bacharelado - Ciências Biológicas) - UNESP, IB (*Campus* Rio Claro), 2017.

LI, R. *et al.* Behavioral and faunal implications of Early Cretaceous deinonychosaur trackways from China. *Naturwissenschaften*, V. 95, N. 3, 185-191. 2008.

LOCKWOOD, R. *et al.* Avian wingtip shape reconsidered: wingtip shape indices and morphological adaptations to migration. *Journal of Avian Biology*, V. 29, N. 3, 273-292, 1998.

LONGRICH, N. R.; OLSON, S. L. The bizarre wing of the Jamaican flightless ibis *Xenicibis xympthecus*: an unique vertebrate adaptation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, V. 278, N. 1716, 2333-2337, 2011.

LOUCHART, A. *et al.* Structure and growth pattern of pseudoteeth in *Pelagornis mauretanicus* (Aves, Odontopterygiformes, Pelagornithidae). *PloSOne*, V. 8, N. 11, e80372, 2013.

LÜ, J. *et al.* Oviraptorosaurs compared to birds. *In: Proceedings of the 5th Symposium of the Society of Avian Paleontology and Evolution*, Beijing. 2000. 1-4.

MAINA, J. N. Development, structure, and function of a novel respiratory organ, the lung-air sac system of birds: to go where no other vertebrate has gone. *Biological Reviews*, V. 81, N. 4, 545-579, 2006.

MACKIE, E. J. *et al.* Endochondral ossification: how cartilage is converted into bone in the developing skeleton. *The International Journal of Biochemistry & Cell Biology*, V. 40, N. 1, 46-62, 2008.

MAKOVICKY, P. J.; SUES, H.-D. Anatomy and phylogenetic relationships of the theropod dinosaur *Microvenator celer* from the Lower Cretaceous of Montana. *American Museum Novitates*; N. 3240, 1-27. 1998.

MARYANSKA, T. *et al.* Avialan status for Oviraptorosauria. *Acta Palaeontologica Polonica*, V. 47, N. 1, 361-371, 2002.

MAYR, G. Mesozoic Neornithes. *In: Paleogene fossil birds*. Springer, Berlin, Heidelberg, 2009. 19-23.

MAYR, G. Cenozoic mystery birds - on the phylogenetic affinities of bony-toothed birds (Pelagornithidae). *Zoologica Scripta*, V. 40, N. 5, 448-467, 2011.

MAZIN, J.-M. *et al.* First record of a pterosaur landing trackway. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, V. 276, N. 1674, 3881-3886, 2009.

MITCHELL, K. J. *et al.* Ancient DNA reveals elephant birds and kiwi are sister taxa and clarifies ratite bird evolution. *Science*, V. 344, N. 6186, 898-900, 2014.

MÜLLER, W.; PATONE, G. Air transmissivity of feathers. *Journal of Experimental Biology*, V. 201, N. 18, 2591-2599, 1998.

NAISH, D. The fossil record of bird behaviour. *Journal of Zoology*, V. 292, N. 4, 268-280, 2014.

NOVAS, F. E.; PUERTAT, P. F. New evidence concerning avian origins from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature*, V. 387, N. 6631, 390, 1997.

NOVAS, F. E. *et al.* A bizarre Cretaceous theropod dinosaur from Patagonia and the evolution of Gondwanan dromaeosaurids. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, V. 276, N. 1659, 1101-1107, 2008.

NOVAS, F. E. *et al.* Postcranial osteology of a new specimen of *Buitreraptor gonzalezorum* (Theropoda, Unenlagiidae). *Cretaceous Research*, V. 83, 127-167, 2018.

NUDDS, R. L. Reassessment of the wing feathers of *Archaeopteryx lithographica* suggests no robust evidence for the presence of elongated dorsal wing coverts. *PloS One*, V. 9, N. 4, 1-3. 2014.

O'CONNOR, J. *et al.* Additional specimen of *Microraptor* provides unique evidence of dinosaurs preying on birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, V. 108, N. 49, 19662-19665, 2011.

OLSHEVSKY, G. A revision of the parainfraclass Archosauria Cope, 1869, excluding the advanced Crocodylia. *Publications Requiring Research*, 196 p., 1991.

OSBORN, H. F. *et al.* Three new Theropoda, *Protoceratops* Zone, Central Mongolia. *American Museum Novitates* N. 144, 1-12, 1924.

OSMOLSKA, H. New light on the skull anatomy and systematic position of Oviraptor. *Nature*, V. 262, N. 5570, 683-684, 1976.

OSTROM, J. H. A new theropod dinosaur from the Lower Cretaceous of Montana. *Peabody Museum of Natural History*, N. 128, 17 p., 1969.

PADIAN, K. A functional analysis of flying and walking in pterosaurs. *Paleobiology*, V. 9, N. 3, 218-239, 1983.

PADIAN, K. When is a bird not a bird ?. *Nature*, V. 393, N. 6687, 729, 1998.

PADIAN, K. *et al.* Phylogenetic definitions and nomenclature of the major taxonomic categories of the carnivorous Dinosauria (Theropoda). *Journal of Vertebrate Paleontology*, V. 19, N. 1, 69-80, 1999.

PAUL, G. S. *Predatory dinosaurs of the world: a complete illustrated guide.* Simon & Schuster, 464 p., 1988.

PAUL, G. S. *Dinosaurs of the air: the evolution and loss of flight in dinosaurs and birds.* JHU Press, 460 p., 2002.

PENNYCUICK, C. J. Flight of auks (Alcidae) and other Northern seabirds compared with Southern Procellariiformes: ornithodolite observations. *Journal of Experimental Biology*, V. 128, N. 1, 335-347, 1987.

PONTZER, H.; ALLEN, V.; HUTCHINSON, J. R. Biomechanics of running indicates endothermy in bipedal dinosaurs. *PLoS One*, V. 4, N. 11, p.e7783, 2009.

POSSO, Sérgio R.; DONATELLI, Reginaldo J. Biogeography on the early distribution of cuckoos (Aves: Cuculiformes). *Zoologia (Curitiba)*, v. 29, n. 3, p. 187-194, 2012.

PRUM, R. O. *et al.* A comprehensive phylogeny of birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing. *Nature*, V. 526, N. 7574, 569-573, 2015.

REICHARD, J. D. *et al.* Thermoregulation during flight: body temperature and sensible heat transfer in free-ranging Brazilian free-tailed bats (*Tadarida brasiliensis*). *Physiological and Biochemical Zoology*, V. 83, N. 6, 885-897, 2010.

RISKIN, D. K. *et al.* Terrestrial locomotion of the New Zealand short-tailed bat *Mystacina tuberculata* and the common vampire bat *Desmodus rotundus*. *Journal of Experimental Biology*, V. 209, N. 9, 1725-1736, 2006.

SANZ, J. L. *et al.* An Early Cretaceous bird from Spain and its implications for the evolution of avian flight. *Nature*, V. 382, N. 6590, 442, 1996.

SANZ, J. L. *et al.* The birds from the Lower Cretaceous of Las Hoyas (Province of Cuenca, Spain). *Mesozoic birds. Above the heads of dinosaurs*. University of California Press, Berkeley, California, 209-229, 2002.

SENDER, P. Scapular orientation in theropods and basal birds, and the origin of flapping flight. *Acta Palaeontologica Polonica*, V. 51, N. 2, 1-9, 2006.

SENDER, P. A new look at the Phylogeny of Coelurosauria (Dinosauria : Theropoda). *Journal of Systematic Palaeontology*, V. 5, N. 4, 429-463, 2007.

SCHWEITZER, M. H. *et al.* Keratin immunoreactivity in the Late Cretaceous bird *Rahonavis ostromi*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, V. 19, N. 4, 712-722, 1999.

TEO, T. J. *et al.* Barb Geometry of asymmetrical feathers reveals a transitional morphology in the evolution of avian flight. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, V. 282, N. 1803, 20142864, 2015.

THAXTER, C. B. *et al.* Influence of wing loading on the trade-off between pursuit-diving and flight in common guillemots and razorbills. *Journal of Experimental Biology*, V. 213, N. 7, 1018-1025, 2010.

THOMAS, S. P. (1987). The physiology of bat flight. *In: Recent Advances in the Study of Bats* (eds. M. B. Fenton, P. Racey, J. M. V. Rayner), Cambridge University Press, Cambridge. p. 75-99, 1987.

THORBJARNARSON, J. B. Notes on the feeding behavior of the gharial (*Gavialis gangeticus*) under semi-natural conditions. *Journal of Herpetology*, V. 24, N. 1, 99-100, 1990.

TURNER, A. H. *et al.* Feather quill knobs in the dinosaur *Velociraptor*. *Science*, V. 317, N. 5845, 1721-1721, 2007.

TURNER, A. H. *et al.* Anatomy of *Mahakala omnogovae* (Theropoda : Dromaeosauridae), Tögrögiin Shiree, Mongolia. American Museum Novitates, V. 2011, N. 3722, 1-66, 2011.

TURNER, A. H. *et al.* A review of dromaeosaurid systematics and paravian Phylogeny. Bulletin of the American Museum of Natural History, V. 2012, N. 371, 1-206, 2012.

WANG, X. *et al.* Stratigraphy and age of the Daohugou bed in Ningcheng, Inner Mongolia. Chinese Science Bulletin, V. 50, N. 20, 2369-2376, 2005.

WANG, M. *et al.* A new Jurassic scansoriopterygid and the loss of membranous wings in theropod dinosaurs. Nature, V. 569, N. 7755, 256-259, 2019.

WEISHAMPEL, D. B. *et al.* (editores). The Dinosauria. University of California Press, 880 p., 2007.

WILKINSON, M. T. Sailing the skies: the improbable aeronautical success of the pterosaurs. Journal of Experimental Biology, V. 210, N. 10, 1663-1671, 2007.

WORTHY, T. H. *et al.* The evolution of giant flightless birds and novel phylogenetic relationships for extinct fowl (Aves, Galloanseres). Royal Society Open Science, V. 4, N. 10, 170975, 2017.

XING, L. *et al.* A feathered dinosaur tail with primitive plumage trapped in mid-Cretaceous amber. Current Biology, V. 26, N. 24, 3352-3360, 2016.

XING, L. *et al.* Hummingbird-sized dinosaur from the Cretaceous period of Myanmar. Nature, V. 579, N. 7798, 245-249, 2020.

XU, X. Evolution. Taking wing with weak feathers. Current Biology, V. 22, N. 23, R992-R994, 2012.

XU, X. *et al.* An *Archaeopteryx*-like theropod from China and the origin of Avialae. Nature, V. 475, N. 7357, 465-470, 2011.

XU, X. *et al.* A bizarre Jurassic maniraptoran theropod with preserved evidence of membranous wings. Nature, V. 521, N. 7550, 70, 2015.

XU, X. *et al.* Four-winged dinosaurs from China. Nature, V. 421, N. 6921, 335, 2003.

XUE, X. *Qinornis paleocenica*. A Paleocene bird discovered in China. Courier Forschungsinstitut Senckenberg, V. 181, 89-93, 1995.

ZEFFER, A. *et al.* Functional correlation between habitat use and leg morphology in birds (Aves). Biological Journal of the Linnean Society, V. 79, N. 3, 461-484, 2003.

ZHANG, F. *et al.* A bizarre Jurassic maniraptoran from China with elongate ribbon-like feathers. Nature, V. 455, N. 7216, 1105, 2008.

ZHOU, Z.; LI, F. Z. Z. A new Lower Cretaceous bird from China and tooth reduction in early avian evolution. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, V. 277, N. 1679, 219-227, 2009.

ZHOU, Z.; ZHANG, F. Anatomy of the primitive bird *Sapeornis chaoyangensis* from the Early Cretaceous of Liaoning, China. Canadian Journal of Earth Sciences, V. 40, N. 5, 731-747, 2003.

## ANEXO

## Matriz de caracteres

|                                     |                               |
|-------------------------------------|-------------------------------|
| Coelurosauria                       | 00010000000000000112000003020 |
| <i>Archaeopteryx</i>                | 10000101000000002110000001?10 |
| <i>Confuciosornis</i>               | 10321103210000002110001001?10 |
| Velociraptorinae                    | 1001000000000000010000000??10 |
| Microraptorinae                     | 20010000000000000100000001?10 |
| <i>Ambopteryx</i>                   | 101000030000000011110100?3020 |
| <i>Epidendrosaurus</i>              | 101000010000000011110000???20 |
| Neognathes                          | 11021113111111112110101111112 |
| Paleognathes                        | 11321103111111212010101111111 |
| <i>Rahonavis</i>                    | 1000000002000000?10000100??10 |
| Unenlagia                           | 1000000002000000010000100??10 |
| Hesperornitidae                     | 10201103111011012110101111110 |
| Ichthyornitidae                     | 10201103111011112110101111110 |
| Oviraptorosauria                    | 10321102000000002110000000?10 |
| <i>Eoalulavis</i> (Enanthiornithes) | 103211031?0000002?00?01111?10 |

;