

Manuela França de Oliveira

**MORFOLOGIA FUNCIONAL E DESENHO CORPORAL DA CINTURA PÉLVICA
E MEMBROS POSTERIORES DOS TAMANDUÁS
(MAMMALIA:XENARTHRA:MYRMECOPHAGIDAE)**

**Belém
2001**

Manuela França de Oliveira

**MORFOLOGIA FUNCIONAL E DESENHO CORPORAL DA CINTURA PÉLVICA
E MEMBROS POSTERIORES DOS TAMANDUÁS
(MAMMALIA:XENARTHRA:MYRMECOPHAGIDAE)**

Tese apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas do Centro de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Pará e do Museu Paraense Emílio Goeldi como requisito para a obtenção do grau de Mestre em Ciências.

Orientador: Dr. Peter Mann de Toledo.

**Belém
2001**

Manuela França de Oliveira

**MORFOLOGIA FUNCIONAL E DESENHO CORPORAL DA CINTURA PÉLVICA
E MEMBROS POSTERIORES DOS TAMANDUÁS
(MAMMALIA:XENARTHRA:MYRMECOPHAGIDAE)**

Tese apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas do Centro de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Pará e do Museu Paraense Emílio Goeldi como requisito para a obtenção do grau de Mestre em Ciências.

Orientador: Dr. Peter Mann de Toledo.

**Belém
2001**

Manuela França de Oliveira

**MORFOLOGIA FUNCIONAL E DESENHO CORPORAL DA CINTURA PÉLVICA
E MEMBROS POSTERIORES DOS TAMANDUÁS
(MAMMALIA:XENARTHRA:MYRMECOPHAGIDAE)**

Tese aprovada como requisito ao grau de Mestre no Curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas do Centro de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Pará e do Museu Paraense Emílio Goeldi, pela comissão formada pelos professores:

Orientador:

Dr. Peter Mann de Toledo
Diretoria, Museu Paraense Emílio Goeldi

Dr. Alceu Rancy
Pró-reitoria de Pesquisa e Pós-graduação,
Universidade Federal do Acre

Dra. Suely Marques-Aguiar
Departamento de Zoologia, Museu Paraense
Emílio Goeldi

Dr. Horácio Higushi
Departamento de Zoologia, Museu Paraense
Emílio Goeldi

Dra. Maria Luiza V. Marceliano (*suplente*)
Departamento de Zoologia, Museu Paraense
Emílio Goeldi

Belém, 20 de dezembro de 2001

EPÍGRAFE

"Não sei que impressão o Mundo pode ter de mim; intimamente, porém, sinto-me como um menino que brinca na beira do mar, e que se entretém de encontrar ocasionalmente um seixo mais liso ou uma concha mais bonita que o comum, enquanto o grande oceano da verdade à minha frente ainda permanece todo por descobrir".

Isaac Newton

DEDICATÓRIAS

Joana Lúcia França de Oliveira
Minha adorada mãe.

Manoel Francisco Gonçalves de Oliveira
Amado pai

Felipe Monteiro Diniz
Companheiro de todas as horas.

AGRADECIMENTOS

Agradeço à minha família, sendo especial aos meus avós *Benedito (in memorian) & Oscarina e Elzeman & Isaura (in memorian)*; aos amigos que tive a sorte de ter: *Ana Monteiro Diniz, Elza Diniz, Sônia Diniz, André Diniz, Luciana Diniz, Carolina Diniz, Marcos Diniz, Davi Diniz, Heloisa Maria Moraes dos Santos, Cláudia Melo, Rodrigo Antony Vieira Castilho, Luís Marcelo de Lima Pinheiro, Emerson Monteiro dos Santos, Nelson Rufino de Albuquerque, Andrei Baptista de Figueiredo, Érika Regina França Dias, Michel Christian da Cunha França, Luís Nélio Saldanha Palheta, Róbson Gil, Osmar C. Arouck Ferreira, Dr. José Márcio Ayres, Dra. Dilce Rossetti, Dr. Horácio Higushi, Dr. Alceu Rancy, Dra. Suely Marques-Aguiar, Dr. José da Silva Júnior e Dra. Ana Yoshi Harada.*

SUMÁRIO

Índice de Figuras e Tabelas	v
Resumo	vi
Abstract	vii
Introdução	1
Objetivos	8
Materiais e Metodologia	9
Resultados	20
Discussão	53
Conclusões	67
Referências Bibliográficas	69
Apêndices	

ÍNDICE DE FIGURAS E TABELAS

Figuras	Pág.
<i>1. Representantes das Famílias de Xenartros Atuais</i>	2
<i>2. Gráfico de Análise Bivariada</i>	7
<i>3. Medidas da Cintura Pélvica – vista ventral</i>	12
<i>4. Medidas da Cintura Pélvica – vista lateral</i>	12
<i>5. Medidas do Fêmur – vista anterior</i>	13
<i>6. Medidas do Fêmur – vista posterior</i>	14
<i>7. Medida do Fêmur – vista medial</i>	14
<i>8. Medidas da Tibia – vista anterior</i>	15
<i>9. Medidas da Tibia – vista posterior</i>	16
<i>10. Medidas da Tibia – vista medial</i>	16
<i>11. Medida do Umero – vista anterior</i>	17
<i>12. Medida do Rádio – vista anterior</i>	17
<i>13. Desenhos Comparativos da Cintura Pélvica – vista ventral</i>	24
<i>14. Desenhos Comparativos da Cintura Pélvica – vista lateral</i>	25
<i>15. Desenhos Comparativos das Epífises do Fêmur</i>	26
<i>16. Desenhos Comparativos do Fêmur – vistas ventral e dorsal</i>	31
<i>17. Desenhos Comparativos das Epífises da Tibia</i>	32
<i>18. Desenhos Comparativos da Tibia – vistas ventral e dorsal</i>	37
<i>19. Principais Músculos dos Membros Posteriores e Cintura Pélvica</i>	39
<i>20. Gráfico do Índice Intermembral</i>	40
<i>21. Gráfico do Índice Crural</i>	41
<i>22. Gráfico do Índice Braquial</i>	42
<i>23. Gráfico do Índice de Robusticidade do Fêmur</i>	43
<i>24. Gráfico do Índice de Pilastricidade do Fêmur</i>	44
<i>25. Gráfico do Índice de Robusticidade da Tibia</i>	45
<i>26. Gráfico do Índice de Achatamento da Tibia</i>	46
<i>27. Gráfico do Índice de Projeção Lateral do Ílio</i>	47
<i>28. Gráfico do Índice Ísquio-iliaco</i>	48
<i>29. Gráfico do Índice do Flexor da Bacia</i>	49
<i>30. Gráfico do Índice Glúteo</i>	50
<i>31. Gráfico do Índice do Complexo Sartorius</i>	51
<i>32. Gráfico do Índice de Projeção Patelar</i>	52
Tabelas	Pág.
<i>1. Listagem dos Espécimes Medidos</i>	9
<i>2. Dados Utilizados para Comparação</i>	10
<i>3. Descrição das Medidas – cintura pélvica</i>	11
<i>4. Descrição das Medidas – fêmur</i>	13
<i>5. Descrição das Medidas – tibia</i>	15
<i>6. Descrição das Medidas – membros anteriores</i>	17
<i>7. Descrição dos Índices Intermembrais</i>	18
<i>8. Descrição dos Índices Osteométricos</i>	19
<i>9. Resumo Comparativo dos Modelos Morfofuncionais para Alguns dos Índices</i>	63

RESUMO

Entre os mamíferos, os xenartros são, sem dúvida alguma um grupo bastante singular no que diz respeito à morfologia, fisiologia e hábitos locomotores e alimentares. Dentro da ordem Xenarthra, a família Myrmecophagidae é a que tem recebido nos últimos anos, menos atenção em termos de trabalhos sobre morfologia funcional e biomecânica, em especial dos membros posteriores. Visando contribuir para o enriquecimento do conhecimento biológico acerca da natureza morfofuncional e biomecânica dos membros posteriores (fêmur e tibia) e cintura pélvica destes animais [gêneros *Cyclopes* (tamanduá), *Tamandua* (tamanduá-de-colete) e *Myrmecophaga* (tamanduá-bandeira)], este trabalho propõe um estudo osteológico descritivo-comparativo destas estruturas, enfatizando os principais pontos com reflexo na funcionalidade biomecânica ligada aos hábitos locomotores. Para isso, além das descrições osteológicas, foram tomadas vinte e três medidas pós-cranianas distribuídas entre a cintura pélvica, fêmur, tibia, úmero e rádio. A partir de tais medidas, foram calculados treze índices osteométricos, os quais provaram ser eficazes na caracterização morfofuncional dos três gêneros mirmecofagídeos, além de separá-los biomecanicamente em seus estilos locomotores.

Palavras-chave: Xenarthra, Myrmecophagidae, Osteologia, Osteometria, Morfologia Funcional, Biomecânica.

ABSTRACT

Among mammals, xenarthrans are certainly a very singular group with respect to its morphology, physiology, and feeding and locomotory habits. Within the order Xenarthra, the family Myrmecophagidae has received little attention in papers on functional morphology and biomechanics, especially concerning the hindlimbs. In order to contribute to the biological knowledge on the morphofunctional and biomechanical natures of the hindlimbs (femur and tibia) and pelvic girdle in these animals [genera: *Cyclopes* (silky anteater), *Tamandua* (lesser anteater) and *Myrmecophaga* (giant anteater)], this paper aims at a comparative and descriptive osteological study of those structures, emphasizing the main points reflecting biomechanical functionality related to locomotory habits. In addition to osteological descriptions, 23 post-cranial measurements for the pelvic girdle, femur, tibia, humerus, and radius were taken. From those measurements, thirteen osteometric indexes were obtained and proved effective in the morphofunctional characterization of the three genera, biomechanically separating them according to their respective locomotory styles.

Key-words: Xenarthra, Myrmecophagidae, Osteology, Osteometry, Functional Morphology, Biomechanics.

INTRODUÇÃO

A história dos mamíferos sul-americanos, suas origens, radiações e evolução, até hoje proporcionam um interessante e instigante tema de estudo e pesquisa. Pela teoria da deriva dos continentes, quando houve a separação da África e América do Sul e o surgimento do oceano Atlântico, ocorreu também o isolamento da América do Sul e, conseqüentemente, da fauna sul-americana. Tal isolamento perdurou por quase todo o período Terciário, durante o qual a fauna sul-americana era composta essencialmente por apenas três grupos de mamíferos: marsupiais, edentados (xenartros) e ungulados. Posteriormente, há cerca de 40 m.a., houve uma imigração, provavelmente da África, de roedores caviomorfos e macacos platirrinos, através de pontes naturais. As trocas faunísticas com a América do Norte tiveram início durante o Mioceno Superior (aproximadamente 8 m.a.) por via marinha, tendo sido intensificadas posteriormente por ocasião da emersão do Istmo do Panamá, há cerca de 3 m.a., o qual manteve conectadas ambas as Américas (Hoffstetter, 1982).

Entre os grupos presentes originariamente na América do Sul, os xenartros são o de maior singularidade, tanto no que diz respeito a seus aspectos biológicos quanto filogenéticos, e que até hoje levantam muitas questões. A própria definição do táxon, bem como a sua taxonomia e classificação sofreram muitas modificações, não tendo existido entre os mamíferos grupo que já tivesse presenciado tantas alterações (Hoffstetter, 1982). Hoje, a ordem Xenarthra atual engloba um total de 4 famílias, 13 gêneros e 29 espécies, distribuídas ao longo das Américas do Norte, Central e do Sul (sendo essencialmente neotropicais) e presentes ainda hoje nos ecossistemas sul-americanos, onde ocupam nichos variados. Atualmente, os xenartros estão agrupados nas seguintes famílias neotropicais: Megatheriidae (preguiças do gênero *Bradypus*),

Megalonychidae (preguiças do gênero *Choloepus*), Dasypodidae (tatus), e Myrmecophagidae (tamanduás) (Figura 1A - F).

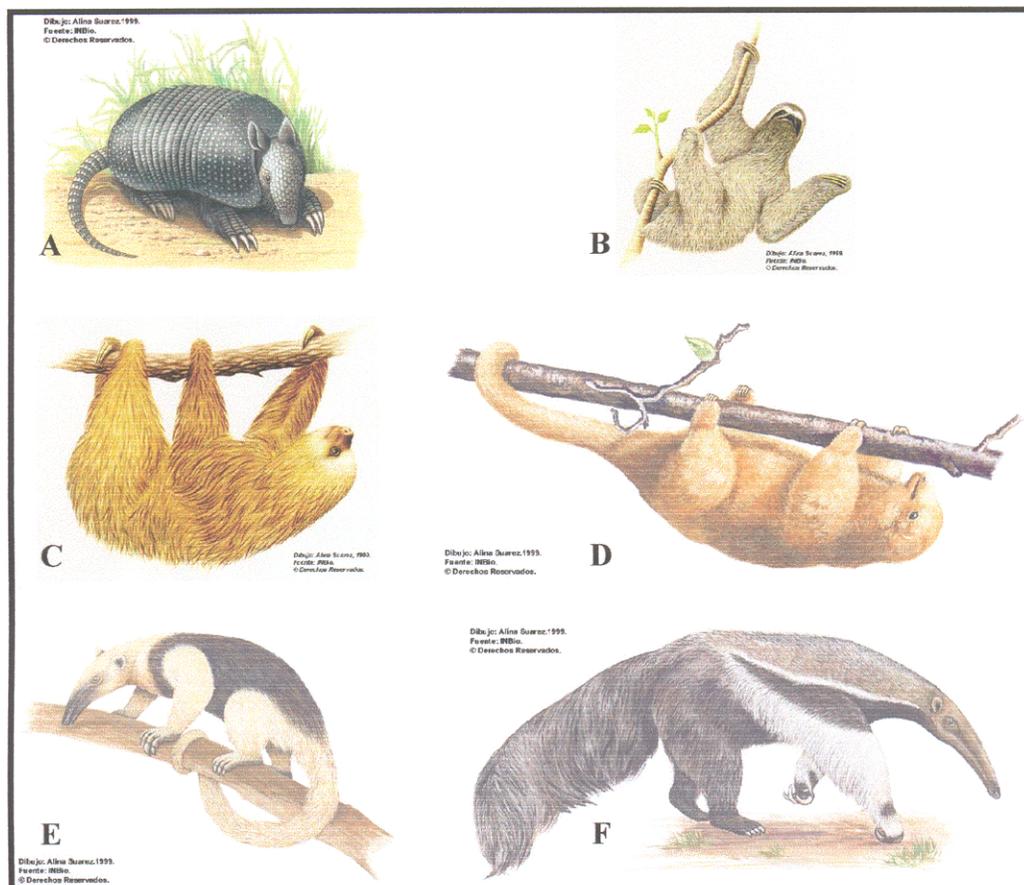


Figura 1. Representantes das 4 famílias de xenartros atuais. A) *Dasypus* (Dasypodidae); B) *Bradypus* (Megatheriidae); C) *Choloepus* (Megalonychidae); D) *Cyclopes*, E) *Tamandua* e F) *Myrmecophaga* (Myrmecophagidae) (Fonte: www.inbio.ac.cr/bims/ubi/mamiferos).

Alguns dos caracteres morfológicos distintivos utilizados hoje para separar os xenartros dos demais mamíferos são: (1) presença de vértebras xenartros em adição à estrutura de conexão intervertebral, a zigapófise; (2) presença de articulações do ísquio com a coluna vertebral (união sacro-isquiática), incorporando esta à 1ª vértebra caudal (apesar de esta característica não estar bem definida em *Cyclopes*, onde aparece apenas reduzida a um ligamento); (3) quando presentes, os dentes são do tipo homodonte (similares morfofuncionalmente) e sem a camada de esmalte, consistindo apenas de

dentina e cimento; e (4) ausência de dentes incisivos e caninos e redução dos jugais ou molariformes. No entanto, sabe-se que tais caracteres não são onipresentes e apresentam-se muitas das vezes em graus bastante variados entre as diferentes famílias e até dentro delas.

Neste trabalho, que se utilizou de representantes atuais de *Xenarthra* mirmecofagídeos (tamanduás), pretendeu-se fazer primeiramente uma análise osteológica descritiva e comparativa do pós-crânio, membros posteriores (com ênfase nos pontos de articulação óssea) e cintura pélvica. É importante salientar que neste estudo foram levados em consideração os modos de vida dos gêneros em questão, bem como os fatores que os influenciam, os quais estão diretamente relacionados aos conceitos de forma e função. Portanto, a ênfase deste estudo é em primeiro lugar na morfologia funcional e biomecânica.

Dentro do escopo deste trabalho, convém também buscar um pouco da história natural e evolutiva do grupo. Os tamanduás neotropicais atuais ocupam hoje uma variedade de nichos, que vão desde florestas tropicais à grandes áreas abertas como regiões de savana, pradaria e pampa, e mais áridas quanto a pluviosidade como o chaco. A distribuição destes animais se dá por toda a América do Sul e, aparentemente, eles só alcançaram a América Central por ocasião da emersão do Istmo do Panamá (Hoffstetter, 1982), podendo também ser encontrados até ao sul do México. A distribuição geológica desta família é o Eoceno Médio na Europa, Mioceno Inferior ao Recente na América do Sul e Recente na América Central e México (Barlow, 1984). Segundo Shaw & McDonald (1987) e Nowak (1999) também foi identificado um fóssil de *Myrmecophaga tridactyla* do Pleistoceno Inferior em um sítio no noroeste de Sonora, México, a mais de 3000 Km ao norte da atual distribuição da espécie. Atualmente se consideram três gêneros: *Myrmecophaga* (tamanduá-bandeira ou tamanduá-gigante) de

hábito terrestre; *Tamandua* (tamanduá-de-colete ou tamanduá-mirim) com hábitos terrestres e arborícolas; e *Cyclopes* (tamanduai), arborícola. Cada um destes gêneros é composto por apenas uma única espécie, com exceção de *Tamandua* que possui duas. O comprimento total da cabeça e do corpo vai de 153 mm em *Cyclopes* a até cerca de 1.200 mm em *Myrmecophaga*, sendo os machos geralmente maiores que as fêmeas (Nowak, 1999). Quanto ao peso, pode variar de aproximadamente 350 g para o tamanduai a até 25 Kg para o tamanduá-bandeira (Vaughan, 1986). Estes animais têm alimentação bastante especializada, composta por formigas e cupins, fato este responsável pelas suas baixas taxas metabólicas. Aparentemente uma adaptação a recursos alimentares de baixo valor nutritivo (Redford & Eisenberg, 1992). Para conseguir o alimento, que pode chegar a até cerca de 35.000 formigas e/ou térmitas ao dia, estes animais utilizam-se de suas longas e cortantes garras dianteiras para destruir os ninhos de formigas e de térmitas, sendo tais garras também utilizadas como poderosas armas de defesa contra predadores. Segundo Nowak (1999), depois de abrirem os ninhos, eles capturam suas presas com o auxílio de sua longa língua (610 mm aproximadamente em *Myrmecophaga*) e vermiforme (cerca de 10-15 mm de diâmetro no ponto mais largo), que se torna pegajosa através de uma secreção das glândulas salivares (aparentemente somente quando o animal está se alimentando).

O primeiro gênero estudado, *Myrmecophaga*, é encontrado em áreas alagadas, de savana, pradaria e floresta úmida e, segundo Nowak (1999), apesar de ter um grande poder de escavação, ele não o utiliza na construção de buracos ou tocas. Ao invés disso, ele procura por lugares isolados e enrola-se colocando sua cabeça entre seus membros anteriores, cobrindo-a juntamente com o corpo com sua cauda peluda. O tamanduá-bandeira caminha com os punhos cerrados e com a porção lateral e os nós das articulações das mãos sobre o solo (semelhantemente ao caminhar de algumas preguiças

terrestres pleistocênicas). Quando se sente em perigo, a sua reação natural é correr, fazendo um galope um tanto quanto desordenado, lutando apenas se forçado, quando então usa suas poderosas garras (3 grandes e 1 pequena nas patas dianteiras, e 5 pequenas nas patas traseiras).

O gênero *Tamandua*, de tamanho intermediário aos demais, é encontrado em florestas tropicais e savanas e, diferente do tamanduá-bandeira que é totalmente terrestre, este é também escansorial, desenvolvendo suas atividades diárias, tais como alimentação e repouso (este ocorrendo geralmente em buracos de árvores), tanto no solo como nas árvores. Quando se movimentam sobre o solo apresentam um caminhar um pouco desordenado e, diferentemente do tamanduá-bandeira, não estão aptos ao galope. Eles também possuem grandes garras, mas estas são em número de 4 nas patas dianteiras (sendo a do terceiro dígito curvada e maior) e 5 pequenas nas patas traseiras. Nowak (1999) comenta que o caminhar de *Tamandua* ocorre sobre o lado de fora das patas dianteiras como forma de não forçar a extremidade de suas grandes garras contra a sua palma. Da mesma forma que em *Myrmecophaga*, as garras são o principal meio de defesa de *Tamandua*. Se forem atacados enquanto estão em uma árvore, eles assumem uma posição trípole, formada pelos membros posteriores e pela longa cauda, que neste gênero é preênsil, deixando os membros anteriores livres para atacar. Porém se o ataque ocorrer em solo, eles buscam proteger a retaguarda em uma árvore ou rocha e investem sobre o oponente com seus fortes membros anteriores (Nowak, 1999).

O último gênero, *Cyclopes*, é o menor em tamanho, e ocupa áreas de floresta tropical. Dos três gêneros, é o único que é ativo exclusivamente durante a noite. O tamanduá é um animal arborícola que se utiliza de sua longa cauda preênsil para ajudá-lo na movimentação sobre as árvores. Além disso, ele possui membros posteriores mais longos com almofadas no calcanhar e uma articulação peculiar nas patas traseiras que

lhes permite opor o calcanhar às garras como um órgão de apreensão (Nowak, 1999). As garras são em número de 2 nas patas dianteiras (segundo e terceiro dígitos) e 4 nas traseiras, todas bem desenvolvidas. Como nos demais gêneros, as garras também são utilizadas na defesa do animal quando este sente-se ameaçado, porém elas são principalmente importantes para a locomoção do animal sobre as árvores e para a obtenção de alimento, uma vez que o tamanduá é um animal extremamente inofensivo e de movimentos lentos.

Como pode-se perceber, as características estruturais mais visíveis nos tamanduás são aquelas ligadas as suas habilidades para capturar insetos, para escavar ou destruir ninhos de insetos e para se locomover, seja em terra ou sobre árvores. Este trabalho procurou enfatizar as principais modificações anatômicas que estão direta ou indiretamente relacionadas à funcionalidade no desempenho de tais papéis biológicos pelos xenartros mirmecofágidos.

Atualmente existem muitos trabalhos sobre morfologia funcional de mamíferos, principalmente abordando os membros anteriores e cintura escapular, como os de Taylor (1985) e Taylor (1997). Desta forma, este trabalho pretende contribuir para o enriquecimento do conhecimento acerca da morfologia funcional e biomecânica dos membros posteriores e cintura pélvica dos Myrmecophagidae, estabelecendo e apontando comparativamente as diferenças nos padrões anatômicos e funcionais entre os três gêneros estudados. Para isso, utilizaram-se descrições osteológicas comparadas, fornecendo também as ações dos principais músculos envolvidos na questão da locomoção destes animais. Em última análise são utilizados índices osteométricos (baseados naqueles utilizados por Jungers, 1976) calculados a partir de medidas relacionadas a pontos osteológicos importantes para a biomecânica da locomoção.

Toledo (1998), em seu trabalho sobre os padrões locomotores entre preguiças pleistocênicas, utilizou-se em suas análises de seis índices osteométricos calculados a partir de mensurações das regiões do fêmur e da tíbia. Tais índices foram baseados em um trabalho desenvolvido por Baba (1985), no qual era apresentado um conjunto de nove índices para os membros posteriores de mamíferos atuais que destacavam medidas biomecânicas para os diferentes tipos de locomoção entre grupos terrestres. Cada um destes índices representaria então sinais locomotores relacionados a um contínuo que iria da graviportalidade à cursorialidade. Os resultados de Toledo (1998), baseados na comparação de uma série de gêneros de preguiças extintas com vários gêneros de mamíferos terrestres atuais de estratégias locomotoras variadas, não possibilitaram separar satisfatoriamente os três gêneros de tamanduás presentes em sua amostra (Figura 2). Sendo assim, este trabalho também visa esclarecer, através de seus resultados, o porquê de tal comportamento.

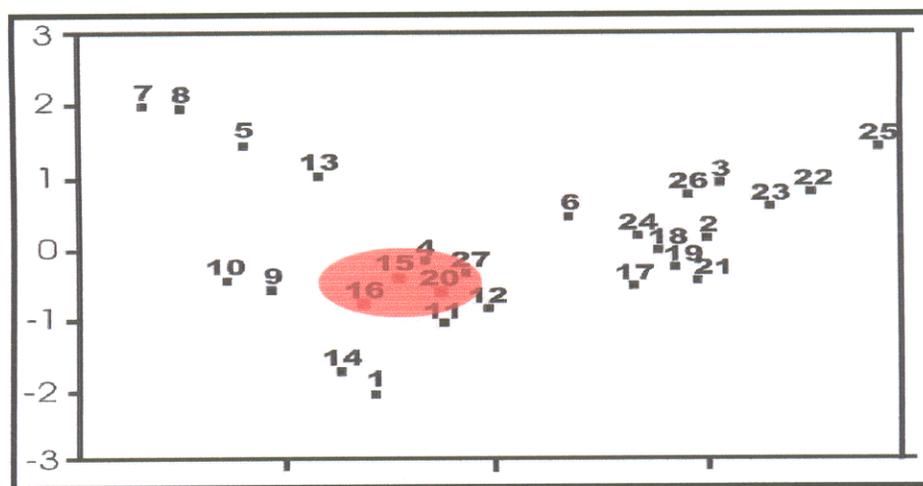


Figura 2. Gráfico de análise bivariada apresentado por Toledo em 1998 (adaptado de Baba, 1985). Em destaque: 15 (Tamandua), 16 (Cyclopes) e 20 (Myrmecophaga).

OBJETIVOS

As modificações morfológicas estão relacionadas a capacidade mecânica dos membros e, conseqüentemente, refletem sobre a funcionalidade no desempenho de papéis biológicos, tais como obtenção de alimento, defesa e locomoção. Por isso, o que se objetiva através deste trabalho é estabelecer padrões anatômicos ligados aos três hábitos locomotores encontrados em três gêneros de tamanduás: *Myrmecophaga* - terrestre, *Tamandua* - semi-arborícola e *Cyclopes* - arborícola, e definir os mecanismos funcionais e a eficácia mecânica das diferenças morfológicas dentro do grupo. Para tal, os gêneros são avaliados comparativamente quanto ao desenho corporal e testados através de índices osteométricos. Além disso, neste trabalho pretende-se tentar separar graficamente os três gêneros estudados.

MATERIAIS E METODOLOGIA

Os táxons escolhidos para compor este trabalho foram os três gêneros de tamanduás (*Myrmecophaga*, *Tamandua* e *Cyclopes*), em geral bem representados em museus nas coleções de mamíferos. A unidade taxonômica adotada neste estudo é o gênero, uma vez que *Myrmecophaga* e *Cyclopes* apresentam apenas uma única espécie e, no caso de *Tamandua*, apesar dele apresentar duas espécies, não há diferenças significativas quanto ao comportamento locomotor de uma em relação à outra.

Uma lista dos espécimes mensurados pode ser encontrada na Tabela 1, juntamente com a distribuição geográfica de cada gênero. As informações sobre a distribuição geográfica dos animais foram colhidas de Carroll (1988), Emmons (1997), Nowak (1999) e Eisenberg (1999).

Tabela 1 – Listagem dos espécimes mensurados. Acervos: MPEG = Museu Paraense Emílio Goeldi; CO = Departamento de Ecologia – MPEG.

GÊNERO	*ACERVO (N°)	DISTRIBUIÇÃO
<i>Myrmecophaga</i>	MPEG 9219	Américas Central e do Sul
<i>Myrmecophaga</i>	MPEG 8887	
<i>Tamandua</i>	32 CO / MPEG	Américas do Norte, Central e do Sul
<i>Tamandua</i>	213 CO / MPEG	
<i>Tamandua</i>	MPEG 22893	
<i>Tamandua</i>	MPEG 22221	
<i>Tamandua</i>	MPEG 12325	
<i>Cyclopes</i>	70 CO / MPEG	
<i>Cyclopes</i>	69 CO / MPEG	
<i>Cyclopes</i>	MPEG 6757	

Na Tabela 2 pode ser vista uma relação de dez exemplares colhidos da literatura (Toledo, 1998), que foram utilizados no trabalho apenas a título de comparação. As medidas referentes a estes animais não foram incluídas no conjunto de dados deste trabalho por serem de outro autor.

Tabela 2 - *Dados de Toledo (1998) utilizados para comparação neste trabalho. AMNH (American Museum of Natural History) e PUC - MG (Museu de Ciências da PUC - MG). F (fêmur), T (tíbia) e P (cintura pélvica).*

Espécie	Espécime	Estruturas
<i>Cyclopes didactylus</i>	AMNH 204662	F, T, P
	AMNH 130107	F, T, P
<i>Tamandua tetradactyla</i>	AMNH 23432	F, T, P
<i>Tamandua mexicana</i>	AMNH 23438	F, T, P
	AMNH 14866	F, T, P
<i>Myrmecophaga tridactyla</i>	AMNH 133490	F, T, P
	AMNH 136249	F, T
	AMNH 77902	F, T, P
	AMNH 100139	F, T, P
	PUC - MG 1602/17	F

As estruturas utilizadas nas análises morfométricas deste trabalho correspondem à cintura pélvica e às do fêmur, tíbia, úmero e rádio. Todos os indivíduos medidos eram adultos, com exceção de um espécime do gênero *Myrmecophaga* de número MPEG 9219 que era juvenil. As medidas aqui utilizadas foram baseadas no estudo realizado por Jungers (1976) sobre as adaptações dos membros posteriores e cintura pélvica de *Megaladapis*, um subfóssil próximo.

Os dados referentes ao pós-crânio foram obtidos através de mensurações diretas de exemplares ósseos da Coleção Mastozoológica do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG); e da Coleção Osteológica de Referência do Departamento de Ecologia e Ciências da Terra do MPEG e através de consulta bibliográfica. Os dados se referem a pontos esqueléticos das regiões do úmero, rádio, fêmur, tíbia e cintura pélvica. Totalizam 23 medidas (21 referentes aos membros posteriores e 2 aos membros anteriores) que se fazem importantes para a análise comparativa dos hábitos locomotores, pois nos remetem ao desenho corporal do animal e, conseqüentemente, às suas adaptações morfofuncionais. As medidas lineares foram tomadas utilizando-se um paquímetro manual de 8 polegadas (Mitutoyo ®) e, as medidas de circunferência, através de fita

métrica. Seguindo uma padronização, as mensurações foram todas realizadas nas estruturas ósseas correspondentes ao lado esquerdo. Cada medida foi tomada três vezes, para que então fosse tirada uma média (Apêndice A), valor que foi utilizado nas análises. Tal procedimento é importante porque o ato da mensuração não é exato, de forma que ao realizá-lo mais de uma vez, tirando uma média para cada medida, consegue-se uma maior margem de segurança ao trabalho. Esta etapa do trabalho foi toda realizada no programa Microsoft® Excel 2000, no qual foram organizadas todas as medidas em planilhas para que fossem obtidas suas médias e, posteriormente, calculados todos os índices osteométricos aqui utilizados (Apêndice B).

As medidas foram codificadas de acordo com as iniciais de sua natureza e do osso analisado. Tais medidas podem ser vistas nas Figuras 3 a 10 (referentes à cintura pélvica e membros posteriores) e Figuras 11 e 12 (referentes aos membros anteriores), que se encontram logo abaixo das Tabelas 3, 4, 5 e 6 com suas respectivas descrições e importância morfofuncional.

Tabela 3 – Descrição das medidas da cintura pélvica (Figuras 3 e 4).

LCP	⇒	Largura da cintura pélvica entre os pontos mais distais dos ilíacos. Nos fornece a relação do braço de força do músculo glúteo, que é um dos músculos extensores da coxa.
LIA	⇒	Largura interacetabular. Medida entre os pontos mais distais dos acetábulos (dorsal). Nos dá uma noção da forma da região pélvica.
Cisq	⇒	Comprimento do Ísquio. Do centro do acetábulo ao semi-arco da tuberosidade isquiática.
Cili	⇒	Comprimento do ílio. Do centro do acetábulo à projeção proximal máxima. Nesta região insere-se o músculo flexor da coxa, o <i>tensor fasciae latae</i> .

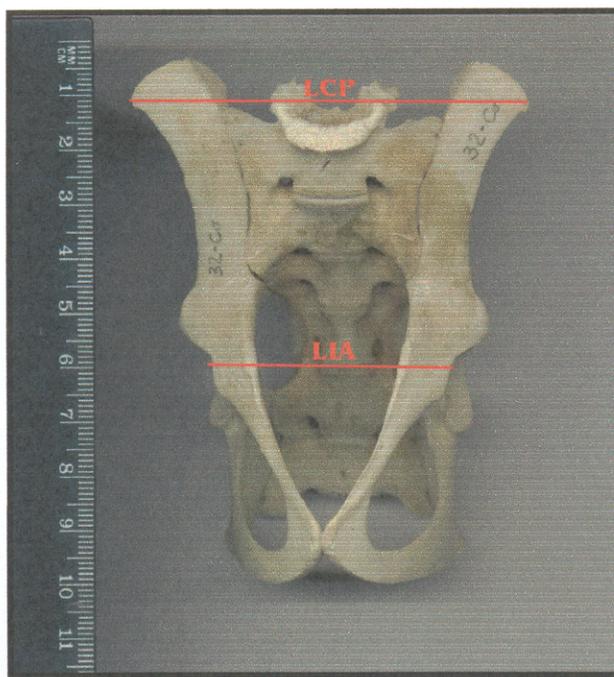


Figura 3. Cintura pélvica de Tamandua em vista ventral. Medidas: Largura da Crista Pélvica (LCP) e Largura Interacetabular (LIA).

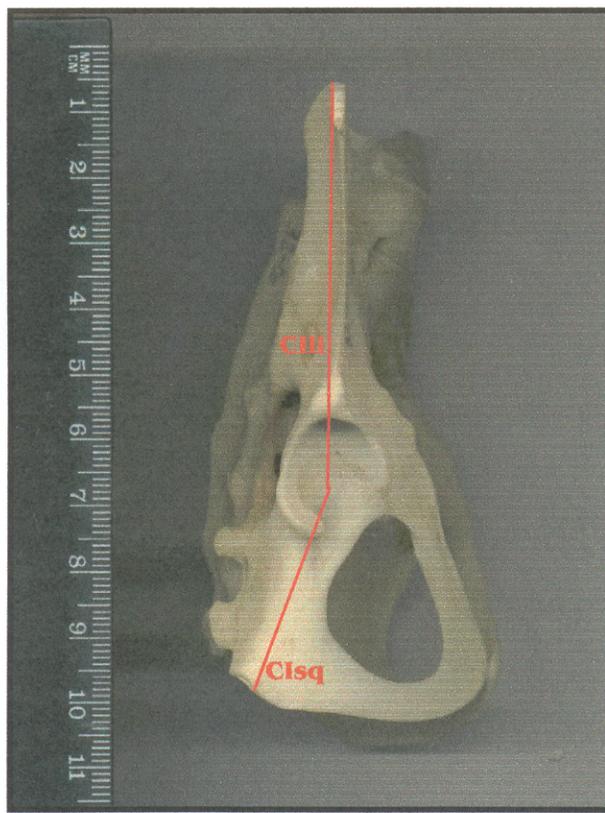


Figura 4. Cintura pélvica de Tamandua em vista lateral direita. Medidas: Comprimento do Ílio (Cili) e Comprimento do Ísquio (CIsq).

Tabela 4 – Descrição das medidas do fêmur (Figuras 5, 6 e 7).

CMxF	⇒ Comprimento máximo do fêmur. Do aspecto mais proximal da cabeça ao ponto mais distal do côndilo lateral. Sugere uma estimativa do tamanho do fêmur.
CMDF	⇒ Circunferência mínima do fêmur. Relaciona-se com a robusticidade do mesmo.
PAPF	⇒ Profundidade antero-posterior da porção medial da diáfise do fêmur. Relaciona-se com o nível de achatamento e robusticidade de sua diáfise.
LMLF	⇒ Largura médio-lateral da porção medial da diáfise do fêmur. Também relaciona-se com o nível de achatamento e robusticidade de sua diáfise.
BFI	⇒ Braço de força do <i>iliopsoas</i> . Medida do ponto mais distal da cabeça do fêmur ao centro do trocânter menor. Fornece o braço de força do músculo <i>iliopsoas</i> .
CEF	⇒ Comprimento efetivo do fêmur. Medida da cabeça do fêmur ao ponto mais distal do côndilo medial.
CBCF	⇒ Comprimento biomecânico da cabeça do fêmur. Medida da cabeça do fêmur ao trocânter maior.
TGD	⇒ Tuberosidade glútea distal. Medida do ponto proximal do trocânter maior à porção mais distal da tuberosidade glútea distal ou III trocânter.
CT	⇒ Comprimento trocantérico. Medida do ponto proximal do trocânter maior ao ponto mais distal sobre o côndilo lateral.

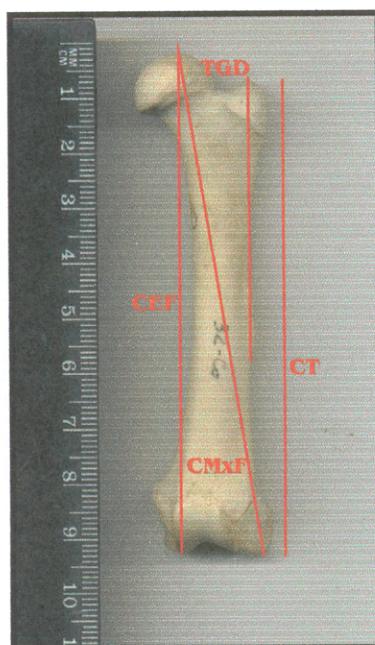


Figura 5. Fêmur esquerdo de *Tamandua* em vista anterior. Medidas: Comprimento Máximo do Fêmur (CMxF), Comprimento Efetivo do Fêmur (CEF), Comprimento Trocantérico (CT) e Tuberosidade Glútea Distal (TGD).

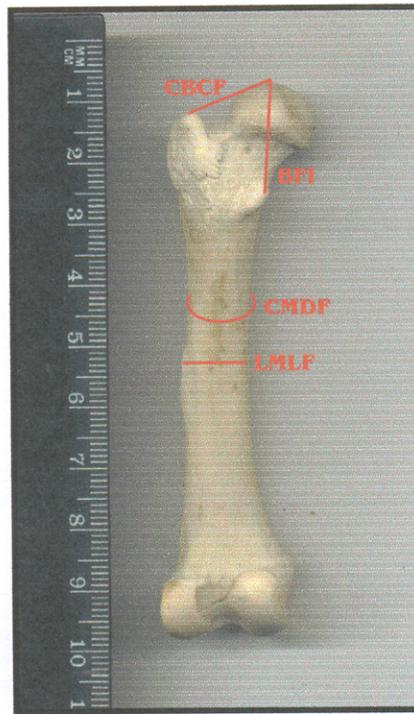


Figura 6. Fêmur esquerdo de Tamandua em vista posterior. Medidas: Comprimento Biomecânico da Cabeça do Fêmur (CBCF), Braço de Força do Iliopsoas (BFI), Circunferência Mínima da Diáfise do Fêmur (CMDF) e Largura Médio-lateral da Porção Medial da Diáfise do Fêmur (LMLF).

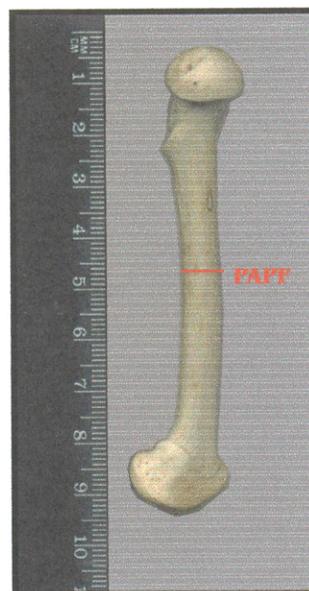


Figura 7. Fêmur esquerdo de Tamandua em vista medial. Medida: Profundidade Antero-posterior da Porção Medial da Diáfise do Fêmur (PAPF).

Tabela 5 – Descrição das medidas da tíbia (Figuras 8, 9 e 10).

CMxT	⇒ Comprimento máximo da tíbia. Da eminência intercondilóide ao ponto distal do maléolo medial. Tem a propriedade de inferir o tamanho do animal.
CMDT	⇒ Circunferência mínima da diáfise da tíbia. Medida relacionada a robusticidade da tíbia.
PAPT	⇒ Profundidade antero-posterior da porção medial da diáfise da tíbia. Relaciona-se ao seu grau de achatamento e robusticidade.
LMLT	⇒ Largura médio-lateral da porção medial da diáfise da tíbia. Também relaciona-se ao seu grau de achatamento e robusticidade.
CAPCLT	⇒ Comprimento antero-posterior do côndilo lateral da tíbia.
CAPCMT	⇒ Comprimento antero-posterior do côndilo medial da tíbia.
BFSSG	⇒ Braço de força do <i>sartorius-semitendinosus-gracilis</i> . Medida do ponto mais distal do côndilo medial da tíbia à inserção distal deste complexo muscular. Nos fornece o braço de força dos músculos acima relacionados.
CET	⇒ Comprimento efetivo da tíbia. Medida do ponto mais distal do côndilo medial ao ponto mais distal da superfície articular tíbio-talar.

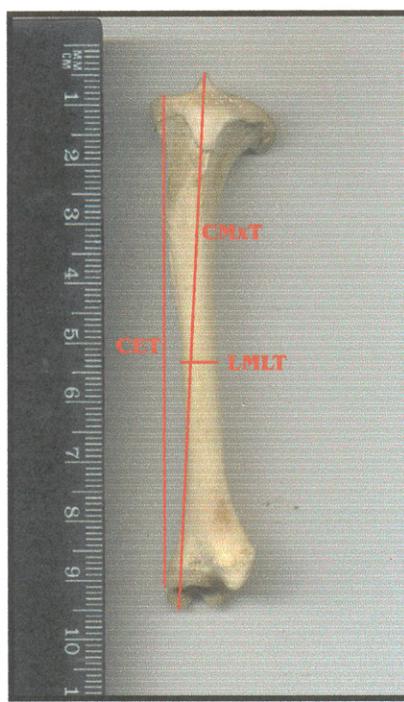


Figura 8. Tíbia esquerda de Tamandua em vista anterior. Medidas: Comprimento Máximo da Tíbia (CMxT), Comprimento Efetivo da Tíbia (CET) e Largura Médio-lateral da Porção Medial da Diáfise da Tíbia (LMLT).

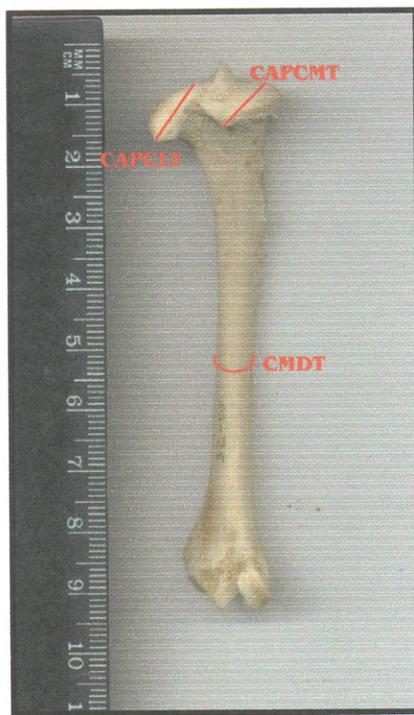


Figura 9. Tibia esquerda de *Tamandua* em vista posterior. Medidas: Comprimento Antero-posterior do Côndilo Lateral da Tibia (CAPCLT), Comprimento Antero-posterior do Côndilo Medial da Tibia (CAPCMT) e Circunferência Mínima da Diáfise da Tibia (CMDT).



Figura 10. Tibia esquerda de *Tamandua* em vista medial. Medidas: Braço de Força do Complexo Sartorius-semitendinosus-gracilis (BFSSG) e Profundidade Antero-posterior da Porção Medial da Diáfise da Tibia (PAPT).

Tabela 6 – Descrição das medidas dos membros anteriores (Figuras 11 e 12).

CMxU ⇒ Comprimento máximo do úmero.

CMxR ⇒ Comprimento máximo do rádio.

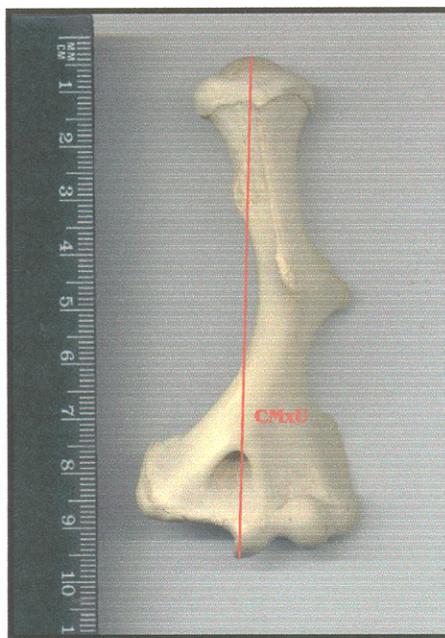


Figura 11. Úmero esquerdo de Tamandua em vista anterior. Medida: Comprimento Máximo do Úmero (CMxU).

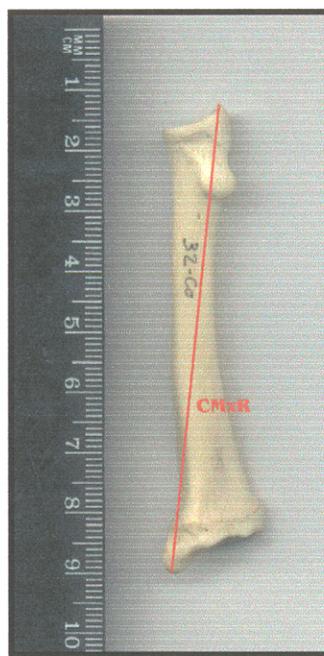


Figura 12. Rádio esquerdo de Tamandua em vista anterior. Medida: Comprimento Máximo do Rádio (CMxR).

Para avaliar comparativamente o desenho corporal do pós-crânio, foram testados os valores obtidos para os índices intermembrais. Aqui foram adotados os índices braquial, crural e intermembral. Eles são obtidos pela divisão de uma dimensão, por outra dimensão maior do mesmo indivíduo e multiplicados pela constante 100. Estes índices são clássicos em trabalhos de morfometria, tendo sido amplamente utilizados por serem independentes do tamanho absoluto do indivíduo e, entretanto, diretamente comparáveis entre indivíduos dos mais variados tamanhos, sendo, portanto, de relevância para a interpretação da morfologia dos membros. A seguir, na Tabela 7, temos a descrição de cada um destes índices:

Tabela 7 – Descrição dos Índices Intermembrais.

ÍNDICE	DESCRIÇÃO
Braquial	$(\text{comprimento do rádio} \div \text{comprimento do úmero}) \times 100$
Crural	$(\text{comprimento da tibia} \div \text{comprimento do fêmur}) \times 100$
Intermembral	$[(\text{comp. do úmero} + \text{rádio}) \div (\text{comp. do fêmur} + \text{tibia})] \times 100$

Para as análises univariadas, um conjunto de 13 índices obtidos com base em mensurações do úmero, rádio, fêmur, tibia e cintura pélvica, entre eles os índices braquial, crural e intermembral, já citados, foram utilizados. Estes índices são os mesmos utilizados por Jungers (1976) em seu trabalho sobre as adaptações locomotoras e da pélvis de *Megaladapis*, um subfóssil prosímio gigante, e por Toledo (1998) para identificar o grau de adaptação locomotora de preguiças pleistocênicas em comparação a outras espécies de mamíferos atuais. Estes índices refletem a relação do braço de força e a força de resistência dos membros posteriores e, desta forma, nos dão pistas sobre as adaptações locomotoras. Os índices utilizados neste trabalho são os descritos na Tabela 8.

Tabela 8 – Índices osteométricos utilizados.

ÍNDICE	SIGLA	DESCRIÇÃO
Índice Intermembral	IIM	$[(CMxU + CMxR) / (CMxF + CMxT)] \times 100$
Índice Crural	IC	$(CMxT / CMxF) \times 100$
Índice Braquial	IB	$(CMxR / CMxU) \times 100$
Índice de Robusticidade do Fêmur	IRF	$(CMDf / CMxF) \times 100$
Índice de Robusticidade da Tíbia	IRT	$(CMDT / CMxT) \times 100$
Índice de Pilastricidade do Fêmur	IP	$(PAPF / LMLF) \times 100$
Índice de Achatamento da Tíbia	IAT	$(LMLT / PAPT) \times 100$
Índice de Projeção Patelar	IPP	$(CAPCLT / CAPCMT) \times 100$
Vantagem Mecânica do Flexor da Bacia	VMFB	BFI / CEF
Grau de Projeção Lateral do Ílio	GPLI	$\{[(LCP / 2) / (LIA / 2)] + CBCF\} \times 100$
Índice Ísquio-Iliaco	III	CI _{sq} / C _{ili}
Índice Glúteo	IG	TGD / CT
Índice do Complexo <i>Sartorius</i>	ICS	BFSSG / CET

Foram feitas, também, análises descritivas e comparativas das regiões do fêmur, tíbia e cintura pélvica entre os gêneros estudados, com ênfase nos pontos de articulação óssea. Em adição a estas análises descritivas, foram feitos também desenhos das estruturas analisadas para cada gênero estudado, facilitando, desta forma, a comparação entre elas (*Resultados*). É importante ressaltar que, em virtude de Grassé (1967) já ter realizado uma caracterização anatômica mais detalhada dos mamíferos em questão, este trabalho teve-se prioritariamente à questão da funcionalidade e biomecânica ligados à locomoção.

RESULTADOS

1. DESCRIÇÃO COMPARATIVA DAS ESTRUTURAS ÓSSEAS

1.1. CINTURA PÉLVICA

A cintura pélvica (pélvis) (Figuras 13 e 14), é formada de cada lado por um complexo de três ossos, ílio (*ilium*), ísquio (*ischium*) e púbis (*pubis*), que se juntam na cavidade cotilóide, também conhecida como acetábulo (*acetabulum*) que é o ponto de articulação com o fêmur (Paula Couto, 1979). O ísquio dos xenartros, diferente dos demais mamíferos, encontra-se articulado com a coluna vertebral, incorporando esta à primeira vértebra caudal, formando o sinsacro.

1.1.1. *Cyclopes*

A cintura pélvica de *Cyclopes* (Figuras 13 A) apresenta, em vista ventral, uma morfologia geral intermediária entre as formas de “U” e “V”, ocorrendo estrangulamento ou estreitamento no nível dos acetábulos, a partir dos quais projetam-se de forma acentuada anterior e ventralmente os ossos ísquio e púbis. O ílio está dirigido segundo um plano frontal e apresenta-se bastante alongado, representando cerca de metade do comprimento total da pélvis. A pélvis deste gênero apresenta ainda a união sacro-íliaca não completamente fusionada e a crista e espinhas ilíacas muito reduzidas, a tal ponto da região de suas cristas (*ala ossis ilii*) ser mais estreita que o próprio corpo do ílio (*corpus ossis ilii*). Da mesma forma, a sínfise púbica aparece também reduzida, a tal extremo de não ocorrer o fusionalamento dos ossos púbicos das pélvis direita e esquerda, os quais nem se tocam. O púbis, que é o mais delicado osso da pélvis, apresenta o seu ramo acetabular delgado e alongado, formando com a sínfise púbica um ângulo de cerca de 45°. Quanto ao ramo sínfiseal do púbis, que é obviamente muito curto, não foi possível determinar o seu comprimento em virtude de não ter-se examinado um

indivíduo que fosse suficientemente jovem para que pudesse ser localizada a sutura entre o ísquio e o púbis. O ísquio não está diretamente envolvido na função de suporte da pélvis, exceto durante o sentar. O ísquio funciona principalmente como fixação para os músculos posteriores da coxa (Davis, 1964), como o *semitendinosus* e o *gracilis*, o primeiro agindo na flexão do joelho e o último na adução e movimentação posterior da perna. O ísquio é composto por três ramos: o primeiro, o ramo acetabular, é curto e alargado; o segundo, o ramo descendente, é mais delgado e, em *Cyclopes*, forma um ângulo de aproximadamente 60° com o plano sagital; e o terceiro e último, o ramo sinfiseal, é o mais robusto. Em *Cyclopes* não há a ocorrência do forâmen sacro-ískiático (formado pela fusão do sacro com o ísquio) como nos demais xenartros, estando este reduzido a um simples ligamento e formando apenas uma incisura, a incisura ískiática maior. O acetábulo, composto por uma porção acetabular em forma de ferradura e por uma fossa não articular envolvida pela primeira, está localizado lateralmente à pélvis e levemente voltado para a região dorsal, formando uma angulação pequena com o eixo vertical. Lateralmente, pode-se observar que o forâmen obturador possui forma triangular (Figura 14 A).

1.1.2. *Tamandua*

A cintura pélvica de *Tamandua* apresenta em vista ventral (Figura 13 B) a forma de “U”, ou seja, a morfologia mais retangular. No caso de *Tamandua*, não ocorre a projeção dos ossos ísquio e púbis abaixo do nível da tuberosidade ískiática, como é visto em *Cyclopes*. Ao contrário disso, ocorre um encurtamento do púbis, e os ramos descendente e sinfiseal do ísquio projetam-se levemente acima do nível da tuberosidade ískiática. O ílio, da mesma forma que no pequeno tamanduá, está dirigido segundo um plano frontal, bem como também se mostra longo neste gênero. A sua pélvis também

não apresenta um grande grau de fusão da união sacro-iliaca e, as suas cristas e espinhas, apesar de serem reduzidas, não o são tanto quanto em *Cyclopes*. Enquanto em *Cyclopes* ocorre ligeiro alargamento na porção correspondente à metade do ílio, em *Tamandua* esta região sofre uma curvatura e, conseqüentemente, é ligeiramente mais estreita que a crista. Em *Tamandua* também não ocorre o fusão dos ossos púbicos, mas, diferente de *Cyclopes*, eles chegam a se tocar. O ramo acetabular do púbis do tamanduá-de-colete, apesar de também ser delgado, não é alongado como do tamanduá, formando, neste caso, um ângulo inferior a 45° com a sínfise púbica. Em *Tamandua* o ramo descendente do ísquio forma um ângulo de aproximadamente 43° com o plano sagital. O primeiro ramo, o acetabular, diferente de *Cyclopes*, funde-se ao sacro formando o forâmen sacro-isquiático. Este primeiro ramo do ísquio é extremamente robusto, diferenciando-se bastante dos ramos descendente e sínfiseal, que em *Tamandua* são bastante delgados. O acetábulo de *Tamandua* está mais voltado para a lateral e o seu forâmen obturador parece proporcionalmente menor que o de *Cyclopes*, possuindo uma forma ligeiramente ovalada (Figura 14 B).

1.1.3. *Myrmecophaga*

A cintura pélvica de *Myrmecophaga* apresenta, em vista ventral (Figura 13 C), uma morfologia em “V”, sendo mais larga em sua porção cranial e sofrendo um estreitamento gradual até sua região caudal. Diferente do que ocorre em *Cyclopes*, que mostra uma projeção do ísquio e do púbis abaixo do nível da tuberosidade isquiática, ou de *Tamandua*, no qual estes mesmos ossos projetam-se acima da mesma, em *Myrmecophaga*, o ísquio e o púbis apresentam-se alinhados com a tuberosidade do ísquio. O ílio mostra-se ligeiramente mais curto que em *Tamandua* e *Cyclopes*, porém mais robusto que nos demais gêneros, sofrendo também uma ligeira curvatura ou

concauidade na porção medial de seu corpo. O ílio está dirigido também segundo um plano frontal, e apresenta-se ligeiramente arqueado ventralmente. Comparado ao dos outros gêneros, o ílio não apresenta um desenvolvimento significativo de suas cristas e espinhas, que não chegam a destacar-se em tamanho em relação ao resto de seu corpo, mesmo que esta estrutura seja mais desenvolvida comparativamente que em *Cyclopes* e *Tamandua*. A pélvis de *Myrmecophaga* apresenta, entre os três gêneros estudados, o maior grau de fusão da união sacro-íliaca. O ísquio do tamanduá-bandeira, como o de *Tamandua*, é bem robusto em seu ramo acetabular, também fusionando-se ao sacro na formação da união sacro-isquiática. Os demais ramos do ísquio, descendente e sínfiseal, são mais delgados e mostram-se semelhantes quanto à robustez. O ramo descendente do ísquio forma, com o plano sagital, um ângulo reto. Quanto ao púbis, ele apresenta-se curto e ligeiramente arqueado (curvo) e é o mais delgado dos três ossos pélvicos de *Myrmecophaga*, sendo um pouco mais robusto na região da sínfise púbica. A sínfise púbica, por sua vez, aparece com pequeno grau de fusão, formando com o ramo acetabular do púbis um ângulo de aproximadamente 30°. O acetábulo de *Myrmecophaga* posiciona-se lateralmente à pélvis, porém com uma leve orientação ventral. Quanto à forma do forâmen obturador, este mostra-se arredondado (Figura 14 C).

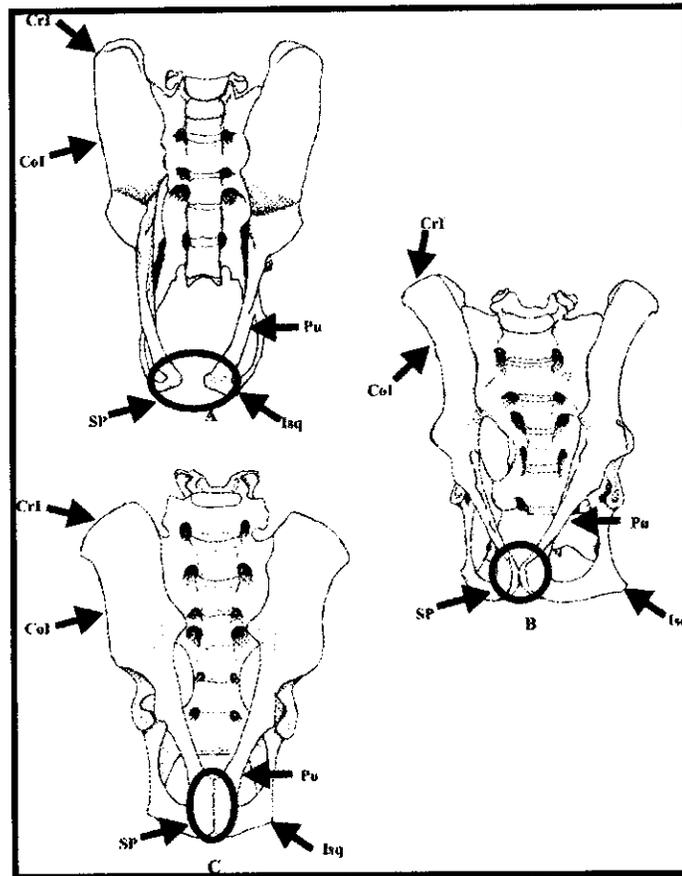


Figura 13. Desenho esquemático da cintura pélvica em vista ventral. (A) *Cyclopes*, (B) *Tamandua* e (C) *Myrmecophaga*; (CrI) Crista Iliaca, (Col) Corpo do ílio, (Pu) Púbis, (Isq) Ísqüio e (SP) Sínfise Púbica.

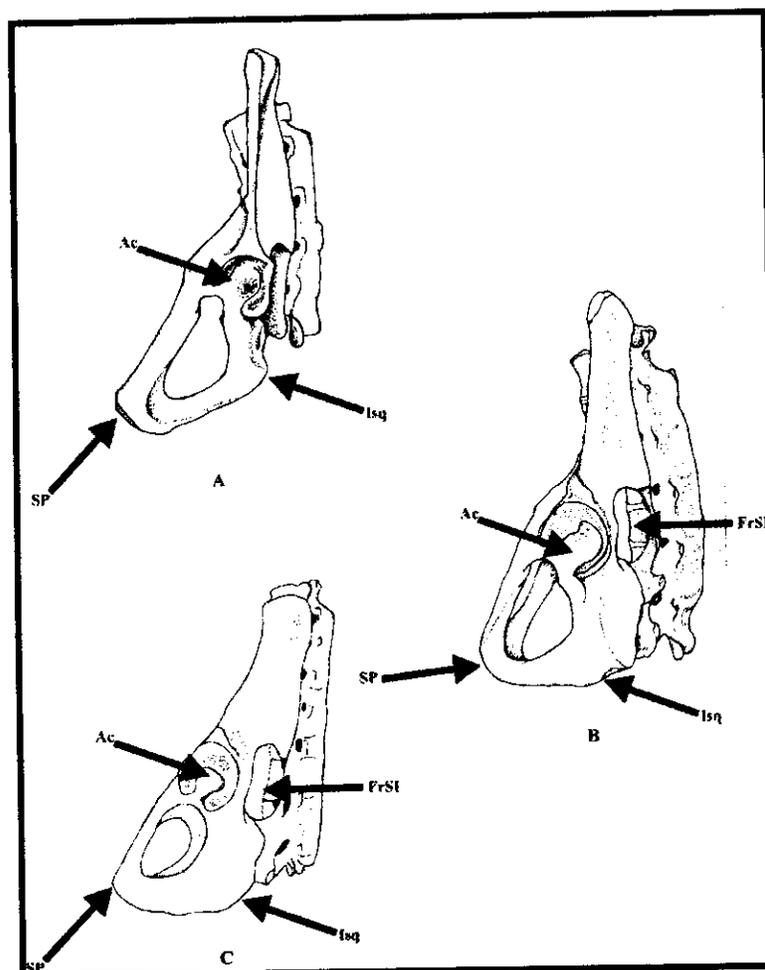


Figura 14. Desenho esquemático da cintura pélvica em vista lateral. (A) *Cyclopes*, (B) *Tamandua* e (C) *Myrmecophaga*; (Ac) Acetábulo, (Isq) Ísquio, (SP) Sínfise Púbica e (FrSI) Forâme Sacro-Ísquiático. Note que este último não está presente em *Cyclopes*.

1.2. FÊMUR

A morfologia do fêmur dos mamíferos apresenta-se bastante variada. São diversas as modificações encontradas, e estas estão estritamente relacionadas com aspectos adaptativos dos animais a diferentes estilos de vida. Estas modificações ocorrem principalmente no nível dos pontos de articulação do fêmur com outros ossos, como o acetábulo (cintura pélvica) na região proximal e, a patela e a tíbia, distalmente.

Outra questão importante é a do posicionamento ou angulação da cabeça do fêmur, também denominada *caput*, e de seu colo. Isto é relevante porque a orientação dos membros posteriores em relação à pélvis é determinada pelo posicionamento do

caput em relação ao eixo principal do corpo, o que está ligado aos comportamentos locomotores (Walker, 1974 em Toledo, 1998). É de se esperar, por exemplo, que um animal de hábito terrestre ou cursorial vá apresentar a cabeça e o colo do fêmur orientados mais horizontalmente, com uma expansão dorsal da área articular, uma vez que estes animais apresentam os membros com orientação mais vertical em relação ao corpo. Da mesma forma que se espera que animais arborícolas e suspensórios apresentem o *caput* e o colo orientados mais verticalmente, fazendo uma maior angulação com o corpo, além de terem diminuídas as suas superfícies articulares, uma vez que estes animais necessitam de membros com maior poder de movimentação.

É de grande importância mencionar também as formas das regiões proximal (*caput*) e distal do fêmur (Figura 15), uma vez que fornecem indicações do grau de mobilidade dos membros posteriores e da pélvis, como também da postura e estilo locomotor do animal.

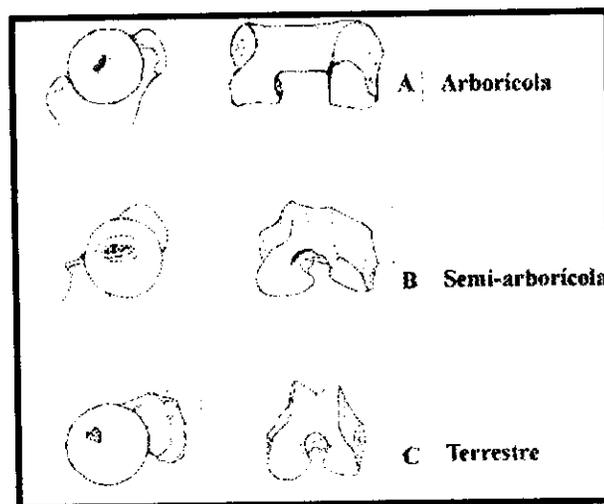


Figura 15. Desenho esquemático das epífises proximal (à esquerda em vista dorsal) e distal (à direita em vista ventral) do fêmur e as categorias de locomoção de (A) Cyclopes, (B) Tamandua e (C) Myrmecophaga.

1.2.1. *Cyclopes*

Em *Cyclopes* a cabeça do fêmur (*caput*) é hemisférica, com cerca de 6 mm de diâmetro e orientada mais para a região proximal (Figura 15 A e 16 A). Apresenta a fôvea para o ligamento *teres* ou redondo (que age prendendo-a à cavidade cotilóide) relativamente bem definida e, em relação as dimensões da cabeça, não muito larga e pouco profunda. O colo, da mesma forma que o *caput*, é bem desenvolvido e distinto, formando um ângulo de aproximadamente 140° com a diáfise. O trocânter maior, que oferece fixação para os músculos glúteos médio e profundo e o piriforme, surge acima do nível do colo e posiciona-se abaixo da cabeça. O trôcanter maior apresenta-se expandido lateralmente, com uma ligeira protuberância que se curva anteriormente. Quanto ao trocânter menor, ponto de fixação dos músculos *iliacus* e *psaos major*, está localizado em ponto abaixo do grande trocânter, dorso-medialmente, possui forma cônica e é bastante desenvolvido neste gênero. Entre os dois trocânteres, situada dorsalmente, encontra-se a fossa trocantérica, que vem a receber os tendões dos músculos obturadores interno e externo, mas que em *Cyclopes* é conspícua. A diáfise do fêmur de *Cyclopes* encontra-se mais alargada no sentido médio-lateral que ventro-dorsal, principalmente em sua porção caudal. A diáfise do fêmur apresenta-se quase retilínea, porém sua margem medial é levemente côncava. A linha áspera, localizada em vista dorsal, é muito pouco visível. Muito pouco aparentes, existem, também dorsalmente, impressões ósseas nos 2/3 craniais da diáfise, que são pontos de fixação dos músculos *pectineus* e adutores. Nas superfícies ventral, medial e lateral da diáfise, encontra-se um outro grupo muscular: o *vastus*. Vale ressaltar a superfície lateral da diáfise bem saliente, na verdade um vestígio de terceiro trocânter que foi reduzido a uma simples expansão áspera. Nesta região insere-se o músculo *vastus lateralis*. A porção caudal do fêmur, que segundo Tardieu (1981) está ligada à morfologia do joelho

e diretamente relacionada ao tipo de postura e ao estilo locomotor, de um modo geral apresenta seus côndilos de forma arredondada, como dois pequenos rolamentos, e mostrando uma fossa intercondilar bastante larga. Quase não existem diferenças na largura e comprimento entre os dois côndilos. Os epicôndilos lateral e medial não se encontram bem desenvolvidos em *Cyclopes*, e a superfície patelar não apresenta grande depressão (Figura 16 A).

1.2.2. *Tamandua*

A cabeça do fêmur de *Tamandua* apresenta forma bem semelhante àquela de *Cyclopes*, hemisférica, porém tendo uma orientação mais medial (Figuras 15 B e 16 B). A fôvea para o ligamento *teres* ou redondo é bem definida e desenvolvida. Tal estrutura ocupa uma porção que vai do centro da cabeça do fêmur até quase a sua extremidade ou borda dorsal. O colo também é distinto e bem definido como em *Cyclopes*, formando um ângulo com a diáfise de aproximadamente 135° (ligeiramente menor que em *Cyclopes*). Também da mesma forma que em *Cyclopes*, o trocânter maior está localizado um pouco acima do colo e abaixo da cabeça, expandindo-se num sentido ventro-dorsal e lateralmente. O trocânter menor de *Tamandua* encontra-se em uma posição mais dorsal que medial em relação a *Cyclopes* e também proporcionalmente menos desenvolvido que neste. A fossa trocântérica também é pouco profunda neste gênero, porém mais conspícua em tamanduai.

A diáfise do fêmur de *Tamandua* se mostra quase reta e achatada, principalmente na região caudal, sendo suas dimensões maiores no sentido médio-lateral que ventro-dorsal. A linha áspera é também pouco visível. *Tamandua* apresenta igualmente um vestígio do terceiro trocânter na forma de uma expansão áspera lateral sob o trocânter maior.

A epífise distal do fêmur do tamanduá-de-colete mostra os côndilos lateral e medial bem distintos um do outro. O côndilo lateral é bem menor e mais estreito, aproximadamente a metade da largura do côndilo medial. A fossa intercondilar também é larga e, diferente de *Cyclopes*, onde os epicôndilos não estão bem desenvolvidos, em *Tamandua* pode-se distinguir muito bem o epicôndilo medial. Da mesma forma, podemos diferenciar bem a superfície patelar de *Cyclopes* e *Tamandua*, uma vez que em *Cyclopes*, como já foi mencionado, esta não apresenta grande depressão e, em *Tamandua*, tal estrutura é marcada pelo oposto, sendo o grau de depressão bem maior (Figura 16 B).

1.2.3. *Myrmecophaga*

O fêmur de *Myrmecophaga* possui o *caput* arredondado, semelhante ao dos dois outros gêneros (Figuras 15 C e 16 C). A largura da porção cranial do fêmur, apresenta-se expandida e ocupando metade de sua totalidade. A fôvea para o ligamento *teres* ou redondo, apesar de bem definida, é relativamente pequena e pouco profunda (sendo menor inclusive que em *Tamandua*), estando situada às proximidades da borda dorsal do *caput*. A orientação da cabeça do fêmur é medial como no gênero *Tamandua*. O colo é bem destacado e bem desenvolvido, com uma expansão médio-lateral, formando com a diáfise um ângulo de cerca de 130°.

O trocânter maior é expandido no sentido ventro-dorsal, mostrando uma superfície bastante rugosa e, diferentemente do que ocorre nos outros dois gêneros, tal estrutura está posicionada quase na mesma altura do colo.

O trocânter menor, por sua vez, não aparece de forma bem definida, sendo apenas uma pequena protuberância situada dorsalmente. Dos três gêneros estudados, *Myrmecophaga* é o que apresenta menor desenvolvimento dessa estrutura. No

tamanduá-bandeira, a fossa trocântérica é mais desenvolvida que nos outros dois gêneros.

A diáfise do fêmur de *Myrmecophaga* apresenta morfologia geral semelhante a um paralelogramo, apresentando ao longo de sua margem lateral uma expansão formando uma grande crista. Esta crista corresponde a uma pequena expansão áspera encontrada nos outros dois gêneros e, da mesma forma, representa um vestígio de terceiro trocânter. Esta região expandida da diáfise do fêmur do tamanduá-bandeira serve de ponto de inserção dos músculos do grupo *vastus* (*lateralis*, *intermedius* e *medialis*), que são músculos extensores da perna.

A epífise distal do fêmur de *Myrmecophaga* apresenta seus côndilos de proporção semelhante, sendo o côndilo medial apenas ligeiramente mais largo. À exceção desta pequena diferença quanto às dimensões de seus côndilos; do fato da superfície patelar de *Myrmecophaga* ser menos profunda que a de *Tamandua*; e da profunda fosseta supra-patelar encontrada neste gênero, pode-se notar uma grande semelhança na morfologia da porção caudal de ambos (Figura 16 C).

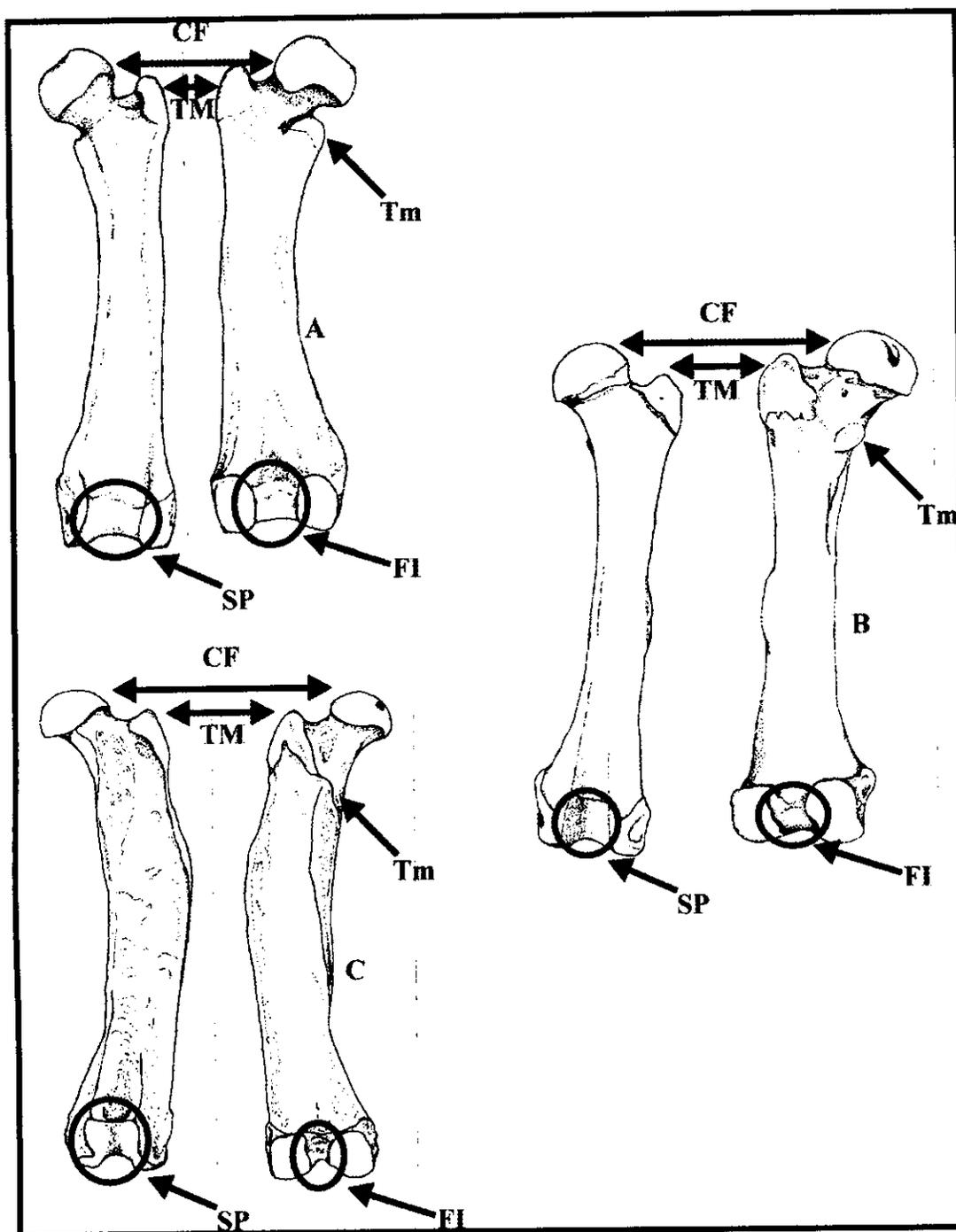


Figura 16. Desenho esquemático do fêmur, em vista ventral (à esquerda) e dorsal (à direita). (A) *Cyclopes*, (B) *Tamandua* e (C) *Myrmecophaga*; (CF) Cabeça do Fêmur, (TM) Trocânter Maior, (Tm) Trocânter Menor, (SP) Superfície Patelar e (FI) Fossa Intercondilóide.

1.3. TÍBIA

Assim como no fêmur, a morfologia das superfícies articulares da tíbia refletem padrões relacionados ao estilo locomotor adotado pelo animal (Figura 17).

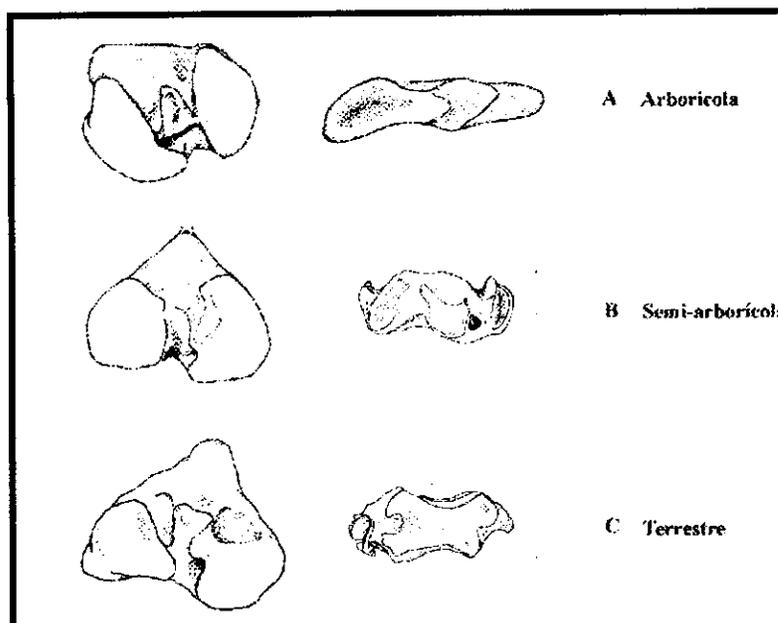


Figura 17. Desenho esquemático das epífises proximal (à esquerda em vista dorsal) e distal (à direita em vista ventral) da tíbia e as categorias de locomoção de (A) *Cyclopes*, (B) *Tamandua* e (C) *Myrmecophaga*.

1.3.1. *Cyclopes*

A tíbia de *Cyclopes* (Figura 18 A) apresenta comprimento ligeiramente maior que o de seu fêmur. A cabeça da tíbia mede cerca de 9 mm em diâmetro transversal. O seu côndilo lateral é um pouco mais desenvolvido que o medial. Ambos os côndilos projetam-se além da borda da diáfise tibial, principalmente o lateral. O côndilo medial projeta-se medianamente, enquanto que o lateral tem uma projeção um tanto quanto dorsal, devido a uma torção na porção cranial da tíbia. As duas superfícies articulares, lateral e medial, são maiores em seus diâmetros ventro-dorsais, apresentando um formato ovalado. A superfície articular para a cabeça da fibula está posicionada mais dorsalmente, e a eminência intercondilóide é relativamente bem destacada. A tuberosidade tibial, também chamada de tuberosidade anterior, uma pequena protuberância ou tubérculo localizado sobre a crista procnemial (esta formada pela convergência das margens dos côndilos), não é bem definida em *Cyclopes*, pois não se

consegue visualizar a convergência dos côndilos para um só ponto. Este é o local onde se fixa o ligamento patelar (*ligamentum patellae medium*).

A diáfise da tíbia de *Cyclopes* é quase reta, curvando-se muito levemente para a região dorsal, porém sem curvar-se medianamente, o que vem a diminuir o espaço inter-ósseo entre a tíbia e a fibula. A diáfise é mais delgada em sua porção medial, alargando em suas regiões cranial e caudal. A porção caudal apresenta-se ainda muito comprimida no sentido ventro-dorsal, bem como expandida no sentido médio-lateral. Na região ventral, a crista anterior ou procnemial, que serve de local de inserção dos músculos *gracilis*, *sartorius*, *biceps* e *semitendinosus* não está bem destacada, apesar de ser visível na tíbia de *Cyclopes*. Da mesma forma, a crista inter-óssea, que se localiza sobre a superfície lateral da diáfise e que serve de fixação para a membrana inter-óssea, não se mostra demarcada. A crista inter-óssea se estende da região abaixo do côndilo lateral até a porção caudal da tíbia na região de articulação com a fibula. Na região dorsal da tíbia encontramos uma única crista oblíqua, local de inserção do músculo de mesmo nome.

Quanto à região distal da tíbia, mais precisamente o seu maléolo medial, apresenta-se bem abaixo da zona de articulação fibular, apesar de ser curto. O maléolo medial é ainda estreito ventro-dorsalmente, porém largo no sentido médio-lateral. Nesta região ocorre ainda, na sua superfície dorsal, o *sulcus maleolaris*, que é uma depressão que aloja o tendão do músculo tibial posterior. A superfície articular inferior, que serve de ponto de articulação com o osso astrágalo (articulação tíbio-talar), é oval no sentido médio-lateral.

1.3.2. *Tamandua*

Ao contrário de *Cyclopes*, que apresenta a tíbia ligeiramente maior que o fêmur, em *Tamandua* os comprimentos máximo e efetivo da tíbia não ultrapassam os do fêmur.

A cabeça da tíbia mede cerca de 20 mm em diâmetro transversal, e o seu côndilo medial é ligeiramente maior que o lateral. Ambos os côndilos projetam-se além da borda da diáfise tibial em direção à região dorsal, principalmente o côndilo lateral, que em *Tamandua* realmente sofre uma grande projeção, enquanto no côndilo medial a projeção é mais acentuada medianamente que dorsalmente. As duas superfícies articulares, lateral e medial, são maiores em seus diâmetros ventro-dorsais, tendo também a forma ovalada. A superfície articular para a cabeça da fibula está posicionada mais dorsalmente (principalmente se comparada aos dois outros gêneros estudados), e a eminência intercondilóide é bastante proeminente. A tuberosidade tibial de *Tamandua*, diferente da de *Cyclopes* é bem desenvolvida.

A diáfise da tíbia de *Tamandua* é reta e mais delgada em sua porção medial, alargando um pouco (não tanto quanto em *Cyclopes*) próximo às epífises, principalmente a distal. Esta porção distal apresenta-se então comprimida ventro-dorsalmente como ocorre na de tamanduái. A crista anterior ou procnemial é bem acentuada na tíbia de *Tamandua*, com as áreas de inserção muscular bem evidentes. A crista interóssea é evidente.

Na região dorsal da tíbia, observa-se duas cristas longitudinais oblíquas, ao invés de apenas uma, como em *Cyclopes*.

Na região caudal da tíbia, o maléolo medial encontra-se um pouco abaixo da zona de articulação fibular, sendo estreito ventro-dorsalmente e mais largo no sentido médio-lateral, como em *Cyclopes*. Já a superfície articular inferior, apesar da forma oval, é diferente daquela de tamanduái, por apresentar morfologia no sentido ventro-dorsal (Figura 18 B).

1.3.3. *Myrmecophaga*

Em *Myrmecophaga* a tíbia tem comprimento um pouco menor que o do fêmur. A morfologia da cabeça da tíbia deste gênero é extremamente semelhante àquela vista em *Tamandua* (Figura 17). Os côndilos apresentam quase o mesmo tamanho, com o medial sendo também ligeiramente maior que o lateral e ambos sofrendo projeção além da borda da diáfise. Dos dois côndilos, o mais projetado é também o lateral como em *Tamandua*. As superfícies articulares lateral e medial apresentam-se maiores também no sentido ventro-dorsal. A superfície articular para a cabeça da fibula está situada quase tão dorsalmente quanto em *Tamandua*. Porém a eminência intercondilóide é maior neste gênero que nos outros dois estudados. A tuberosidade tibial de *Myrmecophaga*, como em *Tamandua*, é muito bem definida.

A forma geral da diáfise da tíbia neste gênero é triangular, devido o grande desenvolvimento de sua crista anterior e das depressões formadas em sua região ventral, nas porções abaixo dos côndilos medial e lateral (especialmente deste último). A depressão abaixo do côndilo lateral segue diminuindo gradativamente até aproximadamente a porção medial da diáfise. A outra depressão, que começa abaixo do côndilo medial, registra um abaulamento gradativo, de seu começo até a região medial da diáfise.

No que diz respeito à região dorsal, observa-se uma acentuada depressão entre os dois côndilos a partir dos quais sai, de cada lado, uma crista longitudinal oblíqua (muito bem desenvolvida neste gênero). Esta depressão diminui conforme se aproxima da porção caudal da diáfise. De maneira geral, na tíbia de *Myrmecophaga* podemos visualizar com precisão os vários pontos de inserção e de origem muscular, como por exemplo, para os seguintes músculos:

1. *Tibialis anterior* → Com origem no côndilo lateral e 2/3 craniais da diáfise. Age na flexão dos pés;
2. *Sartorius* → Com inserção na porção cranial final da superfície medial (região ventral). Age na adução e rotação da coxa e na extensão do joelho;
3. *Gracilis* → Com inserção na porção cranial final da superfície medial (região ventral). Age na adução da perna;
4. *Semimembranosus* → Com inserção na região abaixo da borda do côndilo medial. Age na flexão da perna e estendendo a coxa;
5. *Popliteus* → Com inserção na porção dorsal da região abaixo do côndilo medial, cobrindo os primeiros 2/3 da tibia (quase toda a sua extensão). Age na rotação do fêmur lateralmente sobre a tibia; e
6. *Tibialis posterior* → A sua origem na tibia vai da região abaixo do côndilo lateral até o final da diáfise. Age na extensão dos pés.

A morfologia da região caudal da tibia é, como a da região cranial, extremamente semelhante à de *Tamandua*. O maléolo medial apresenta-se um pouco abaixo da zona articular para a fibula, sendo maior no sentido transversal, o que é observado tanto em *Tamandua* como em *Cyclopes*. A superfície articular caudal segue o padrão morfológico encontrado em *Tamandua*: oval no sentido ventro-dorsal (Figuras 17 C e 18 C).

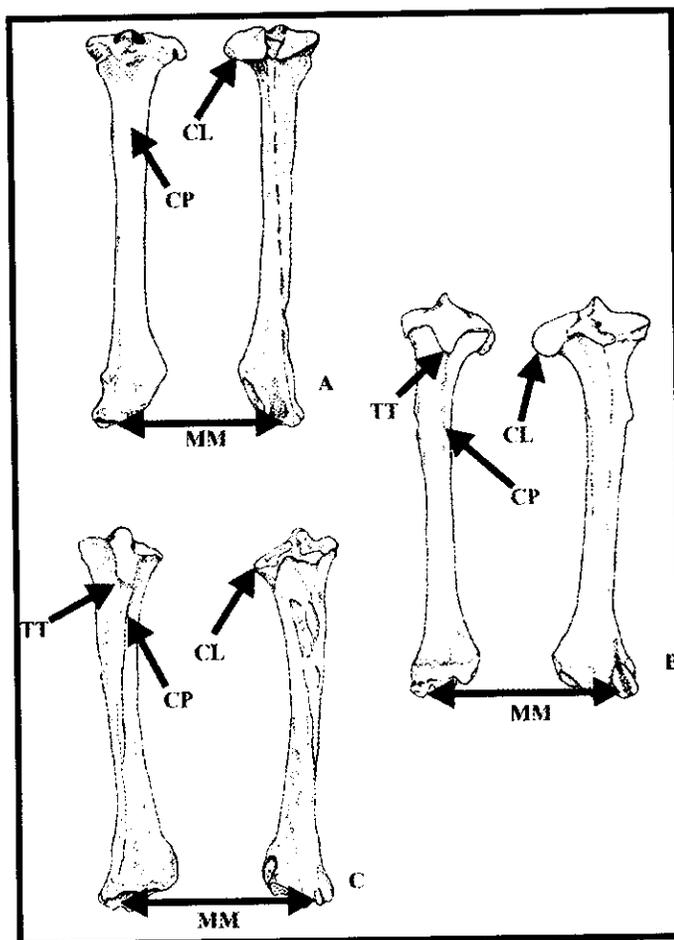


Figura 18. Desenho esquemático da tíbia, em vista ventral (à esquerda) e dorsal (à direita). (A) *Cyclopes*, (B) *Tamandua* e (C) *Myrmecophaga*; (CP) Crista Procnemial, (CL) Côndilo Lateral, (MM) Maléolo Medial e (TT) Tuberosidade Tibial. Note que este último não está presente em *Cyclopes*.

2. PRINCIPAIS MÚSCULOS DA REGIÃO POSTERIOR (FÊMUR E TÍBIA) E CINTURA PÉLVICA ENVOLVIDOS NA LOCOMOÇÃO DOS MAMÍFEROS

Segundo Toledo (1998), são dois os principais sistemas envolvidos na locomoção: os sistemas músculo-esquelético e o nervoso. Ainda de acordo com o mesmo autor, as muitas variações destes sistemas seriam responsáveis pela diversidade de locomoção observada nos mamíferos terrestres modernos. Logo, esta variabilidade seria então causada por limitantes mecânicas na forma e tamanho do corpo produzidas pelos vários tipos de comportamento, o que, por conseguinte, seria refletido na morfologia óssea através dos mais variados tipos de adaptação. Sendo assim, eu considero importante fazer primeiro uma breve e geral abordagem também sobre os principais grupos

musculares dos membros posteriores (fêmur e tíbia) e cintura pélvica envolvidos na locomoção dos mamíferos, antes de iniciar as descrições.

Existem vários músculos agindo sobre o fêmur, mas segundo Maynard-Smith e Savage (1955) são dois os grupos principais de músculos que agem na sua extensão: o grupo ilíaco, formado pelos músculos glúteos, que tem origem na superfície lateral do ílio e insere-se no trocânter maior do fêmur; e o grupo que forma o complexo ísquio-púbico, constituído pelo *biceps femoris*, *semitendinosus*, *semimembranosus*, *gracilis* e o *adutor magnus*, os quais de uma maneira geral, originam-se nas bordas posteriores do ísquio e púbis e inserem-se na porção caudal final do fêmur e na metade cranial da tíbia (Figura 19). Apesar de estes dois grupos musculares, como já mencionado acima, serem extensores do fêmur, eles diferem bastante quanto à funcionalidade. Como explicado por Maynard-Smith e Savage (1955), essa diferença funcional está relacionada ao *momento de força* destes músculos sobre o acetábulo. No caso do grupo glúteo há uma maior adaptação para o desempenho de movimentos rápidos, o que seria de maior importância ao final do arranque do animal para promover um aumento na velocidade; enquanto o grupo ísquio-púbico está melhor adaptado a movimentos mais vigorosos, porém mais lentos, que são mais importantes no início da locomoção por ocasião do arranque, quando o movimento é mais lento e a resistência é maior. Desta forma, estes

* **MOMENTO DE FORÇA (O)**: É o produto de uma força (**F**) pelo seu braço de alavanca (**l**). A maioria dos sistemas de alimentação e locomoção do corpo transmite forças através do mecanismo de alavanca (a força é transmitida através da rotação ou da tendência à rotação de uma estrutura rígida em torno de um fulcro). Toda alavanca funcional deve ter pelo menos dois momentos: um para o sistema de ação (momento de ação $\rightarrow Oa$) e outro para o sistema de resistência (momento de resistência $\rightarrow Or$). Logo, $Oa = Fa \times Ia$ e $Or = Fr \times Ir$. (Hildebrand, 1995).

músculos devem todos agir de forma cooperativa na extensão do fêmur. Como citado anteriormente, todos estes músculos têm sua origem na cintura pélvica e, portanto, as proporções ou tamanhos de cada uma das duas regiões onde tais músculos originam-se (região do ílio e região do ísquio-púbis) vão variar de acordo com o tipo de locomoção adotada pelo animal.

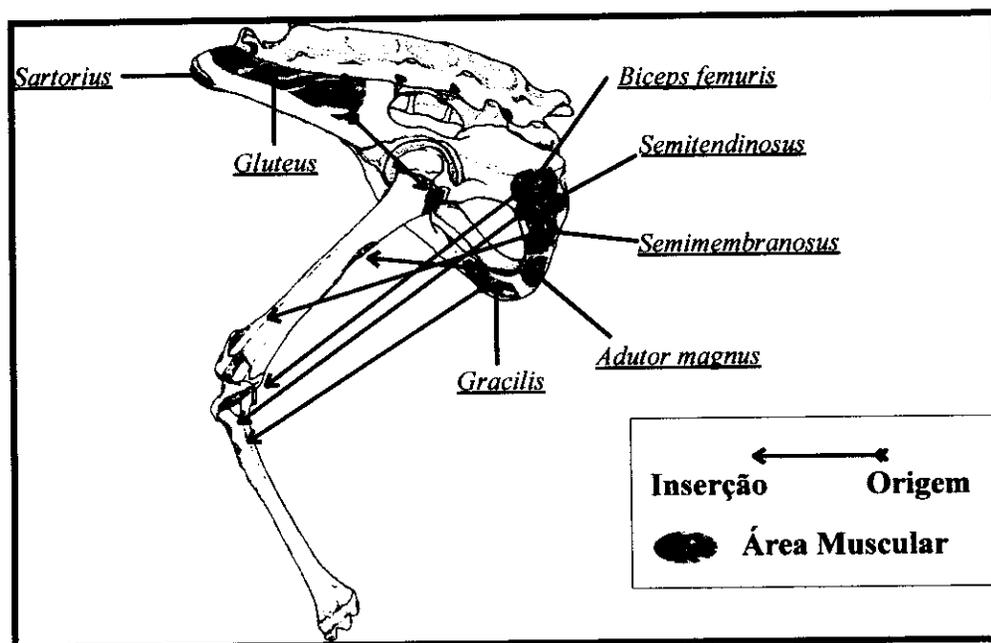


Figura 19. Montagem Esquemática dos Principais Músculos dos Membros Posteriores e Cintura Pélvica em Tamandua (a figura não reflete o volume real dos músculos).

Quanto a região distal dos membros posteriores (a perna propriamente dita), são em número de quatro os principais músculos localizados na tíbia. São eles:

1. *Gastrocnêmio* → Grande músculo localizado no aspecto dorsal da perna (região distal dos membros posteriores), com origem na porção caudal final do fêmur e inserção no calcâneo. Age como extensor dos pés;

2. *Soleus* → Músculo localizado mais profundamente ao gastrocnêmio na região lateral da perna, com origem na fibula e inserção sobre o calcâneo. Junto com o gastrocnêmio, age estendendo os pés;

3. *Tibialis anterior* → Músculo flexor dos pés, com origem na porção cranial da tibia e fibula e inserção no I metatarso; e

4. *Tibialis posterior* → Músculo extensor dos pés, com origem na porção cranial da tibia e fibula e inserção na porção medial dos tarsos.

3. RESULTADOS DOS ÍNDICES

3.1. ÍNDICE INTERMEMBRAL → No gráfico para o índice intermembral, temos os menores valores apresentados para os gêneros *Cyclopes*, de 62,73 a 66,23, valores intermediários para *Myrmecophaga*, 82,69 e 87,02 e, os valores mais altos, para *Tamandua*, variando entre 89,36 e 94,27. (Figura 20)

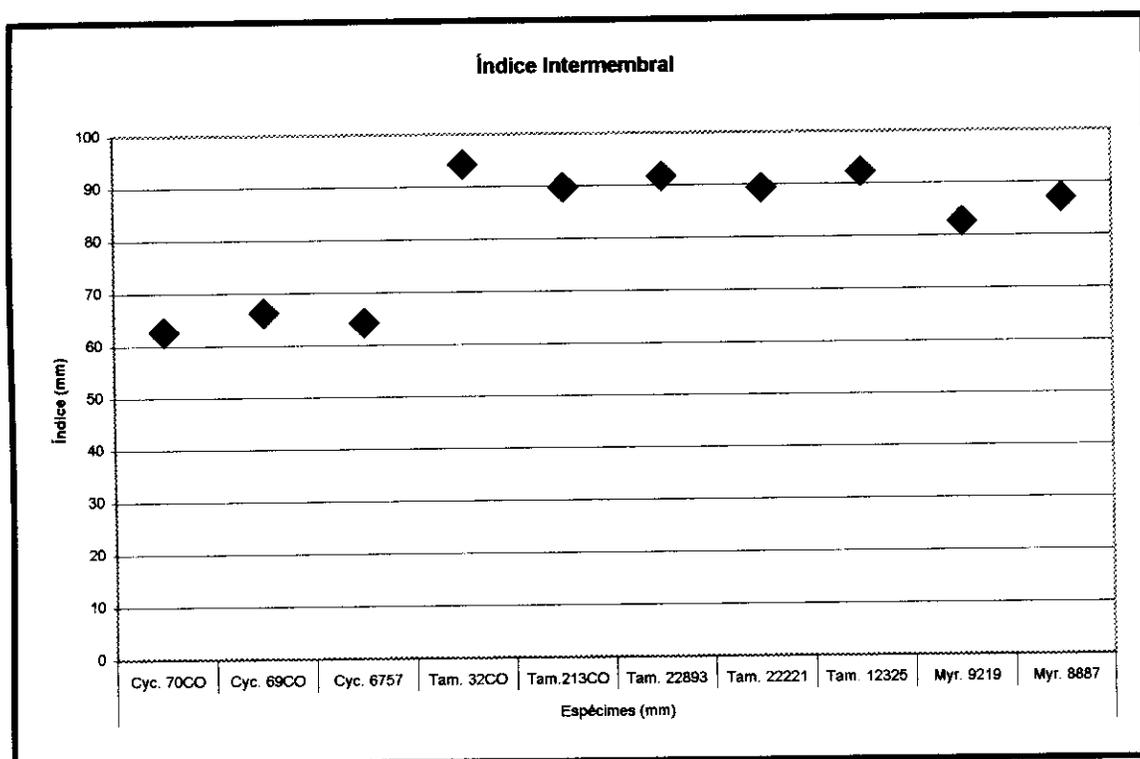


Figura 20. Gráfico do Índice Intermembral

3.2. **ÍNDICE CRURAL** → Para este índice, a distribuição dos gêneros no gráfico ocorreu da seguinte forma: *Cyclopes* aparece em posição superior, com valores de 106,74 a 111,75; *Tamandua* é o gênero intermediário, variando de 94,22 a 99,96; e *Myrmecophaga*, que mostra-se em um plano inferior, apresenta valores de 86,31 e 86,80. (Figura 21)

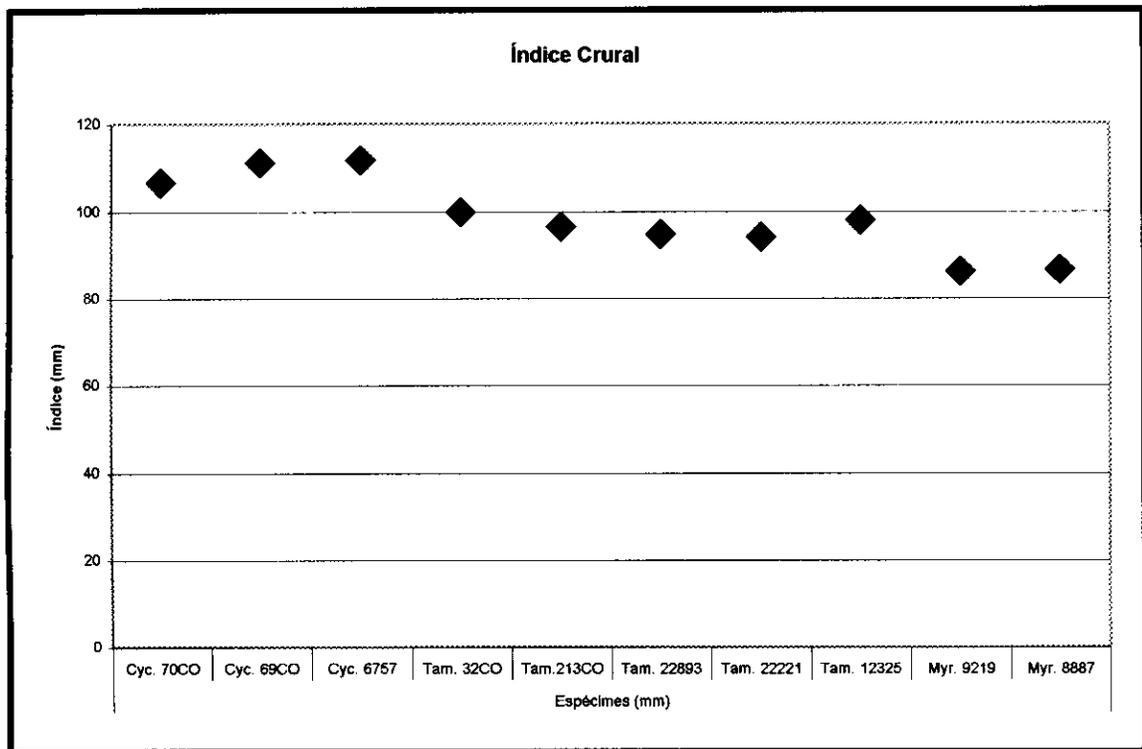


Figura 21. Gráfico do Índice Crural

3.3. **ÍNDICE BRAQUIAL** → Inversamente ao gráfico para o índice crural, a distribuição dos gêneros estudados em relação ao índice braquial, ocorreu tendo *Cyclopes* em posição inferior (variando de 71,11 a 75,98), *Myrmecophaga* em posição superior (com valores de 109,06 e 107,65) e *Tamandua* mantendo-se em posição intermediária (variando de 81,97 a 85,65). (Figura 22)

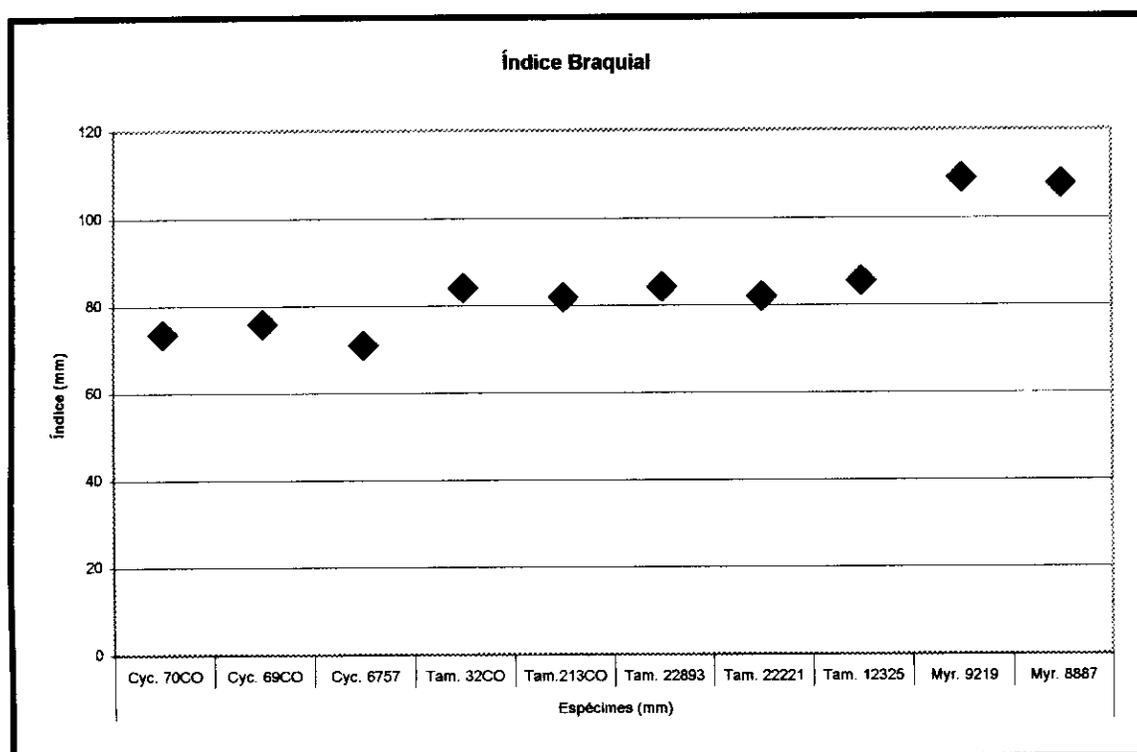


Figura 22. Gráfico do Índice Braquial

3.4. ÍNDICE DE ROBUSTICIDADE DO FÊMUR → Em relação à distribuição dos animais no gráfico para este índice, não se pôde definir um padrão, com os valores todos variando entre 27,9 e 39,23 (a maioria em torno de 32,0). (Figura 23)

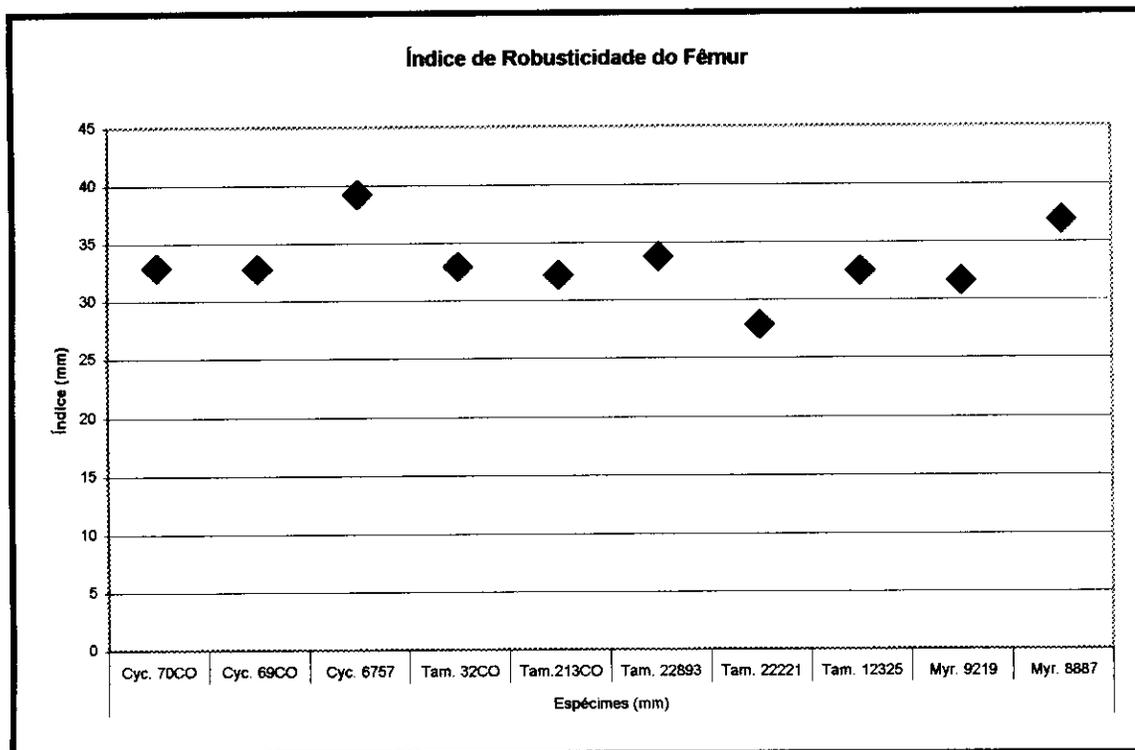


Figura 23. Gráfico do Índice de Robusticidade do Fêmur.

3.5. ÍNDICE DE PILASTRICIDADE DO FÊMUR → Como para o índice anterior, também não se pôde definir um padrão na distribuição dos gêneros no gráfico. Os valores variaram, na sua maioria, próximos a 70,0. (Figura 24)

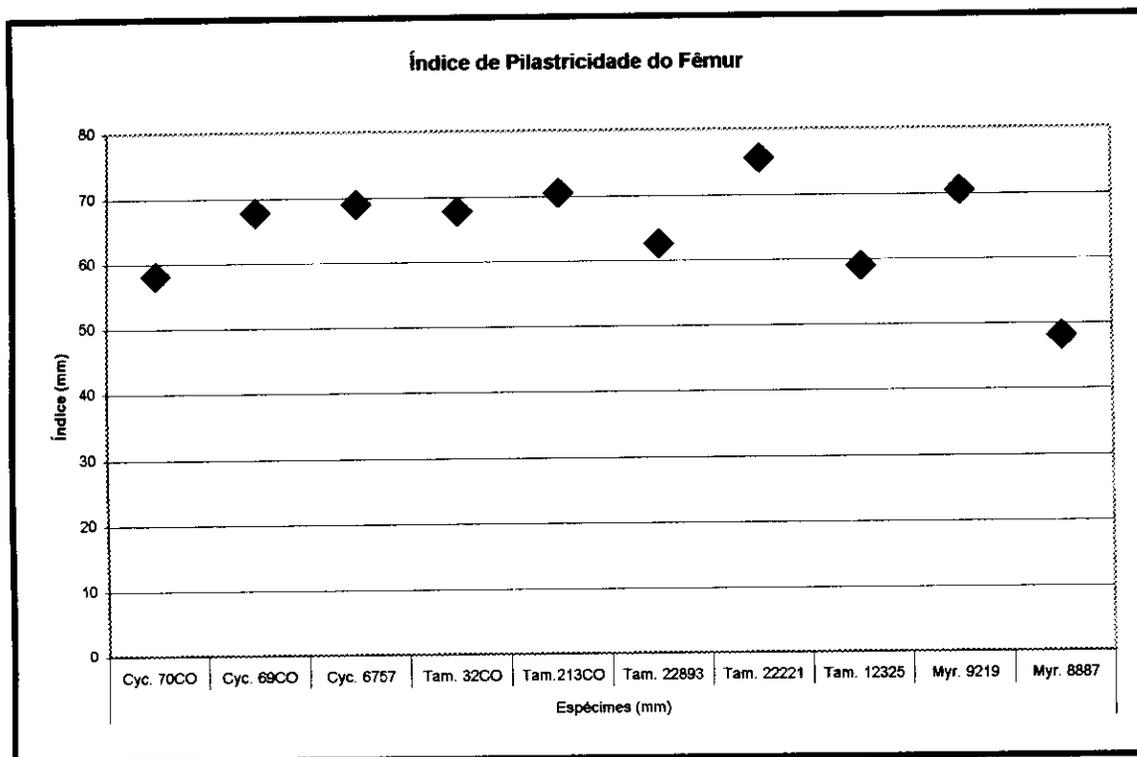


Figura 24. Gráfico do Índice de Pilastricidade do Fêmur.

3.6. ÍNDICE DE ROBUSTICIDADE DA TÍBIA → Da mesma forma que para os dois últimos índices, mais uma vez não foi visível um padrão que pudesse ser descrito mais detalhadamente para a distribuição dos gêneros. Para este índice os valores variaram de 20,62 a 28,05. (Figura 25)

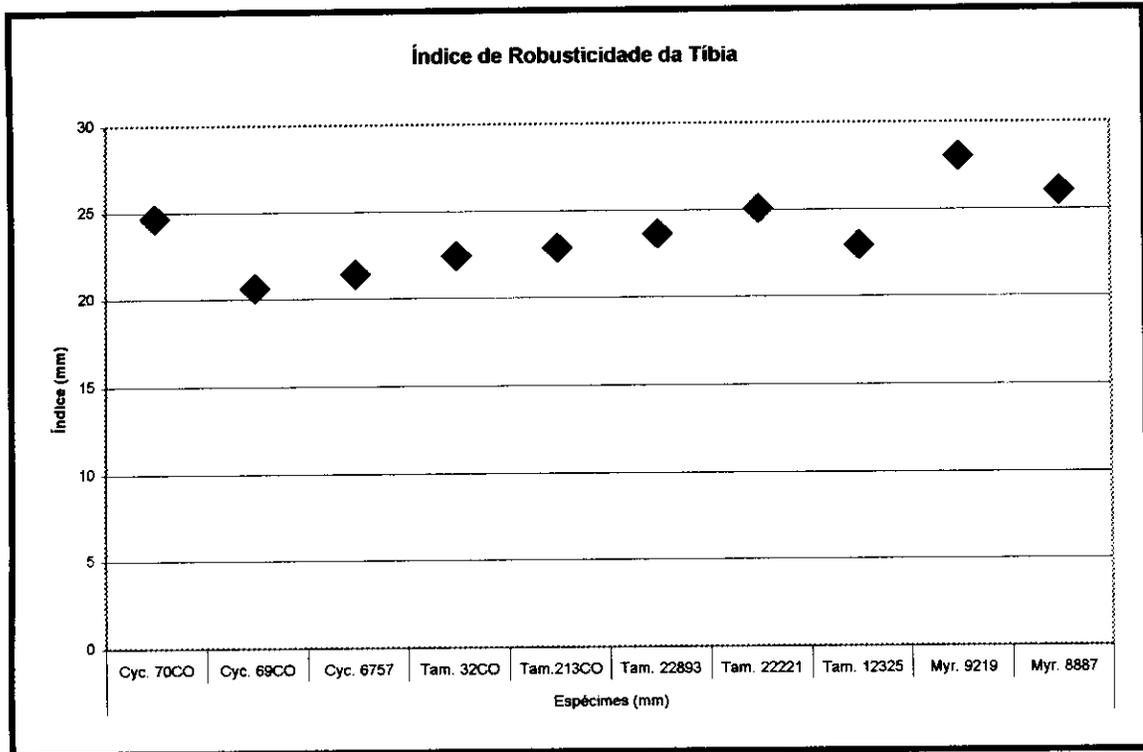


Figura 25. Gráfico do Índice de Robusticidade da Tíbia.

3.7. ÍNDICE DE ACHATAMENTO DA TÍBIA → Também como nos últimos três índices citados, não foi encontrado padrão na distribuição dos gêneros. Aqui os valores oscilaram de 87,35 a 129,25. (Figura 26)

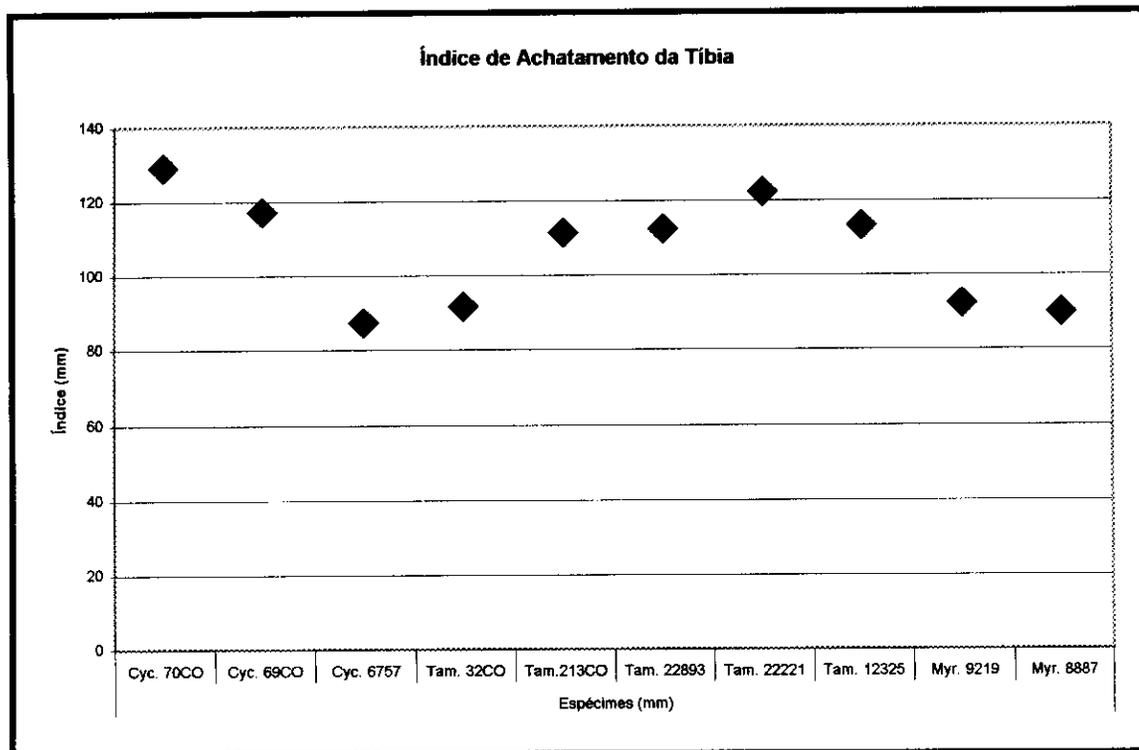


Figura 26. Gráfico do Índice de Achatamento da Tibia.

3.8. ÍNDICE DE PROJEÇÃO LATERAL DO ÍLIO → Aqui também não houve padrão na distribuição dos gêneros e, os valores variaram entre 75,23 e 93,64. (Figura 27)

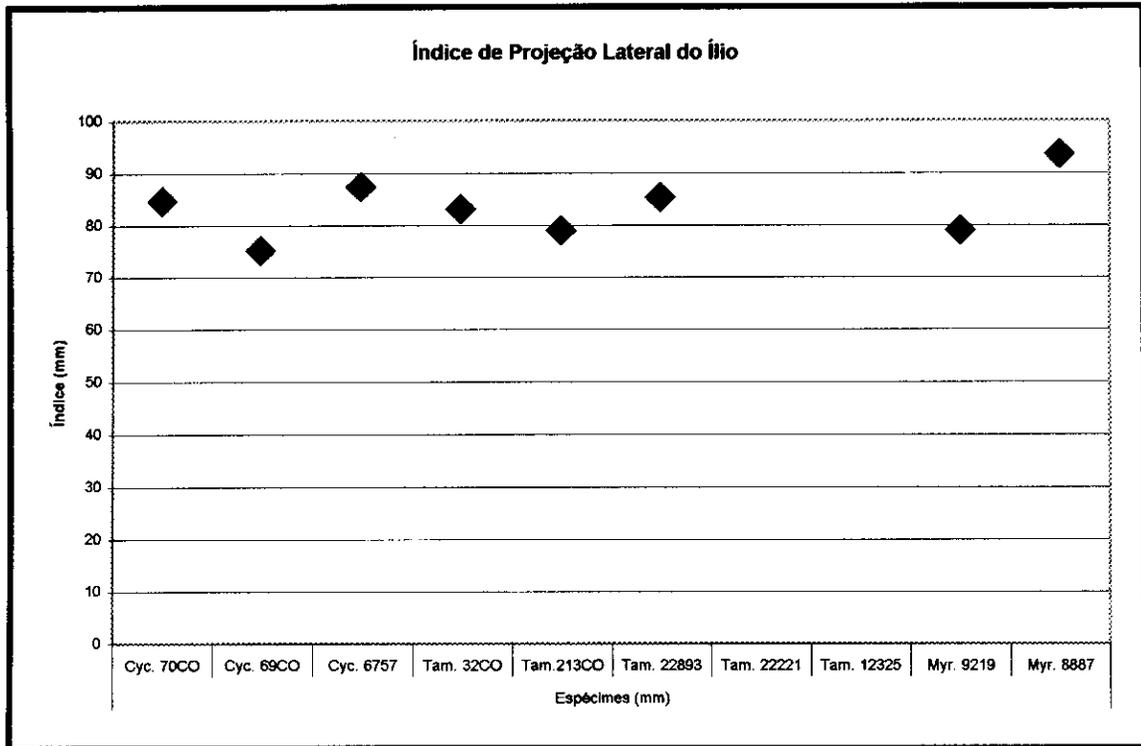


Figura 27. Gráfico do Índice de Projeção Lateral do Ílio.

3.9. ÍNDICE ÍSQUIO-ILÍACO → A distribuição dos gêneros no gráfico para este índice mostrou nítida separação entre eles, com *Cyclopes* e *Myrmecophaga* apresentando os menores e os maiores valores respectivamente e, *Tamandua*, valores intermediários. Para *Cyclopes*, os valores estiveram entre 0,39 e 0,45; em *Tamandua*, oscilaram entre 0,57 e 0,60; e, em *Myrmecophaga*, forma de 0,69 e 0,72. (Figura 28)

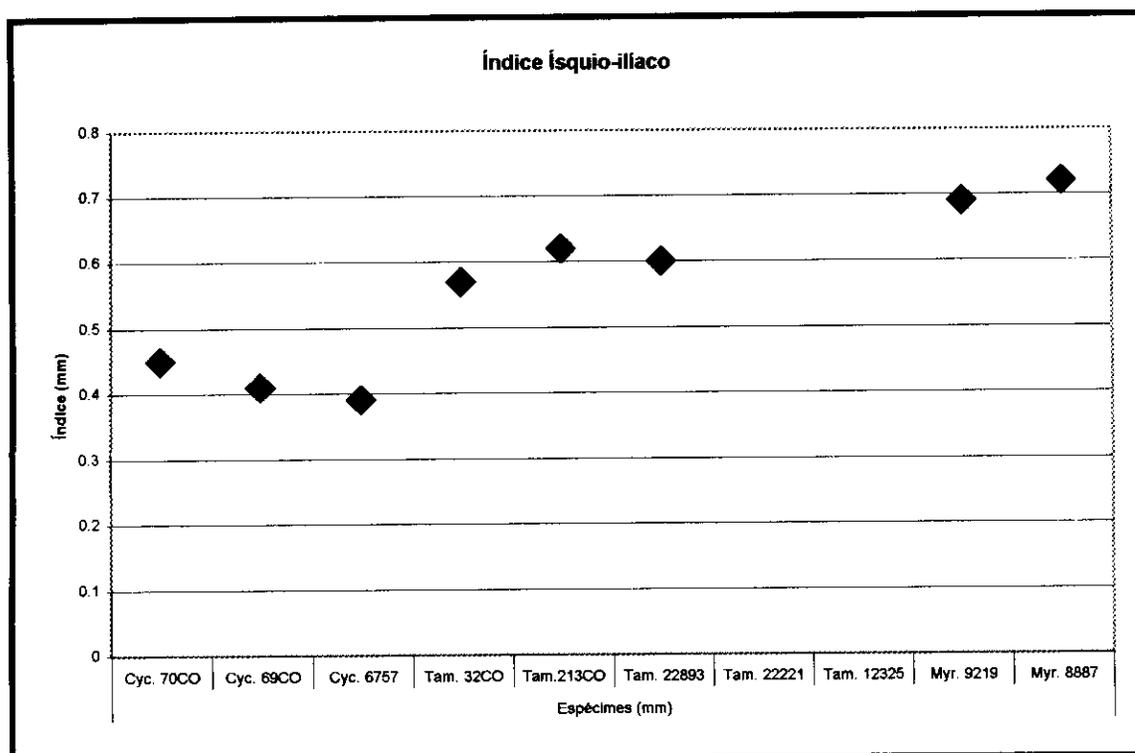


Figura 28. Gráfico do Índice Ísquio-ilíaco.

3.10. ÍNDICE DO FLEXOR DA BACIA → Não houve uma separação dos gêneros na distribuição gráfica, tendo este índice variado de 0,21 a 0,27. (Figura 29)

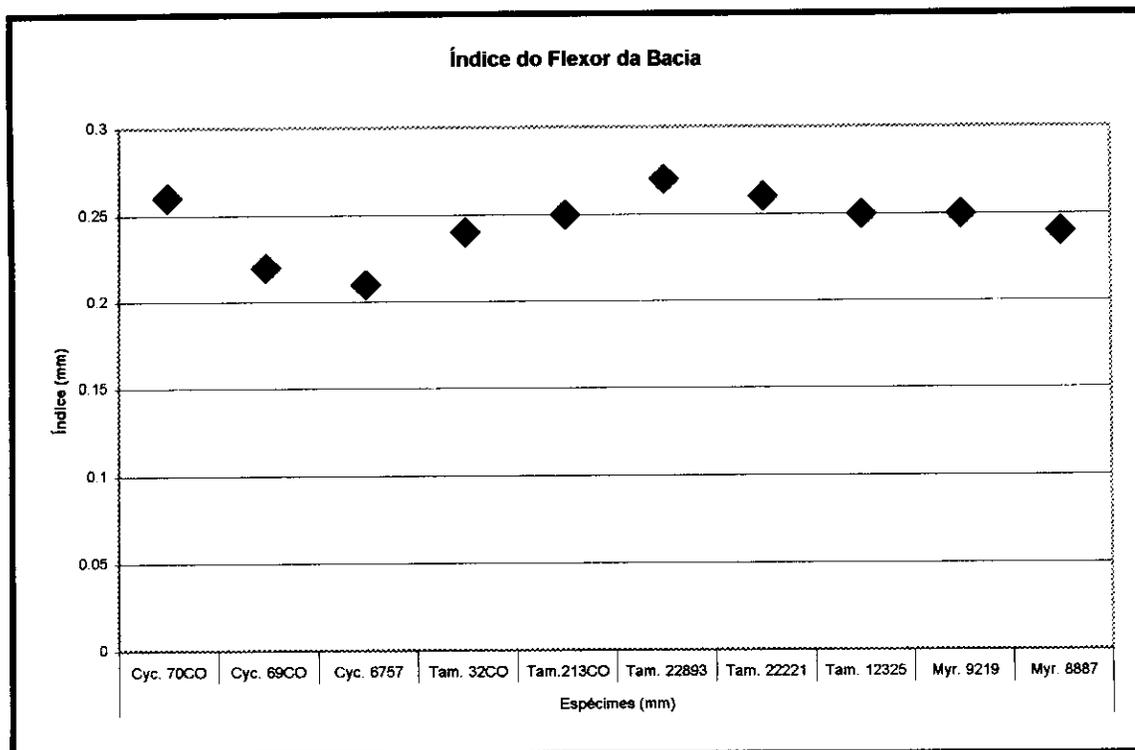


Figura 29. Gráfico do Índice do Flexor da Bacia.

3.11. ÍNDICE GLÚTEO → Quanto ao índice glúteo, aparece separando os gêneros *Cyclopes* e *Tamandua* do gênero *Myrmecophaga*. Os dois primeiros gêneros aparecem com uma distribuição superior no gráfico, com valores que variam de 0,45 a 0,51. Já *Myrmecophaga*, apresentou valores inferiores, de 0,35 e 0,39. (Figura 30)

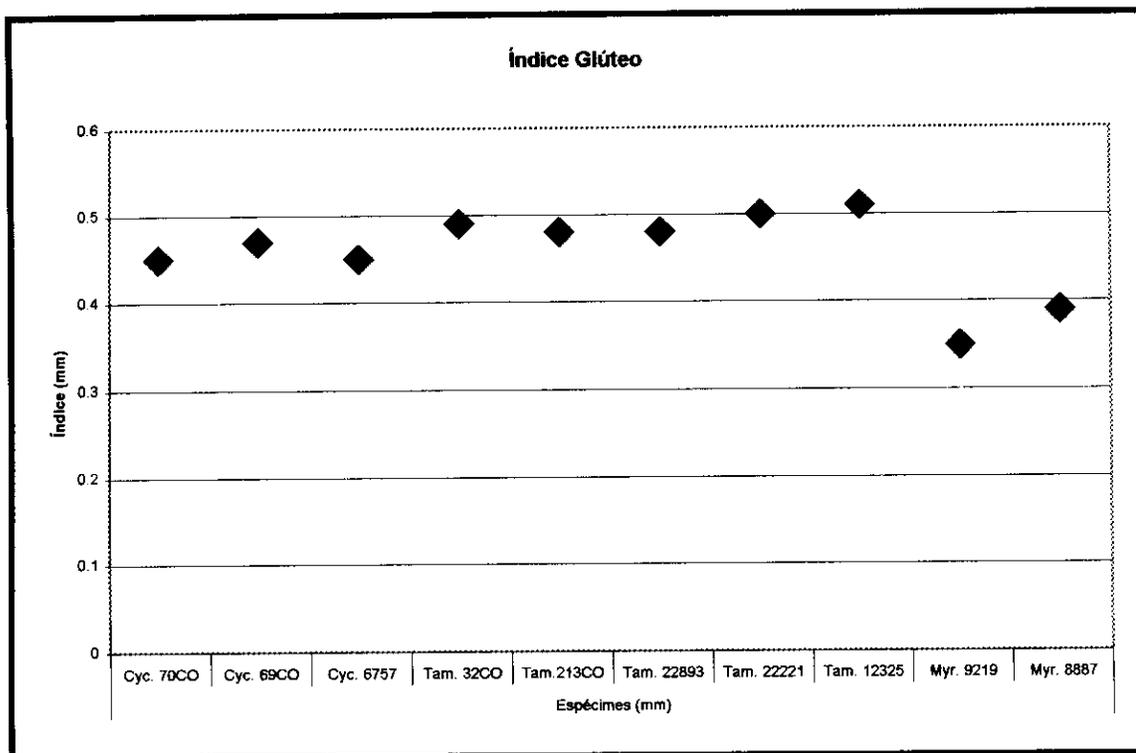


Figura 30. Gráfico do Índice Glúteo.

3.12. ÍNDICE DO COMPLEXO SARTORIUS → Neste gráfico, os valores mais baixos foram os encontrados para *Cyclopes* (0,42 e 0,44), enquanto *Tamandua* e *Myrmecophaga* apresentaram valores altos para este índice, que variaram de 0,53 a 0,66. (Figura 31)

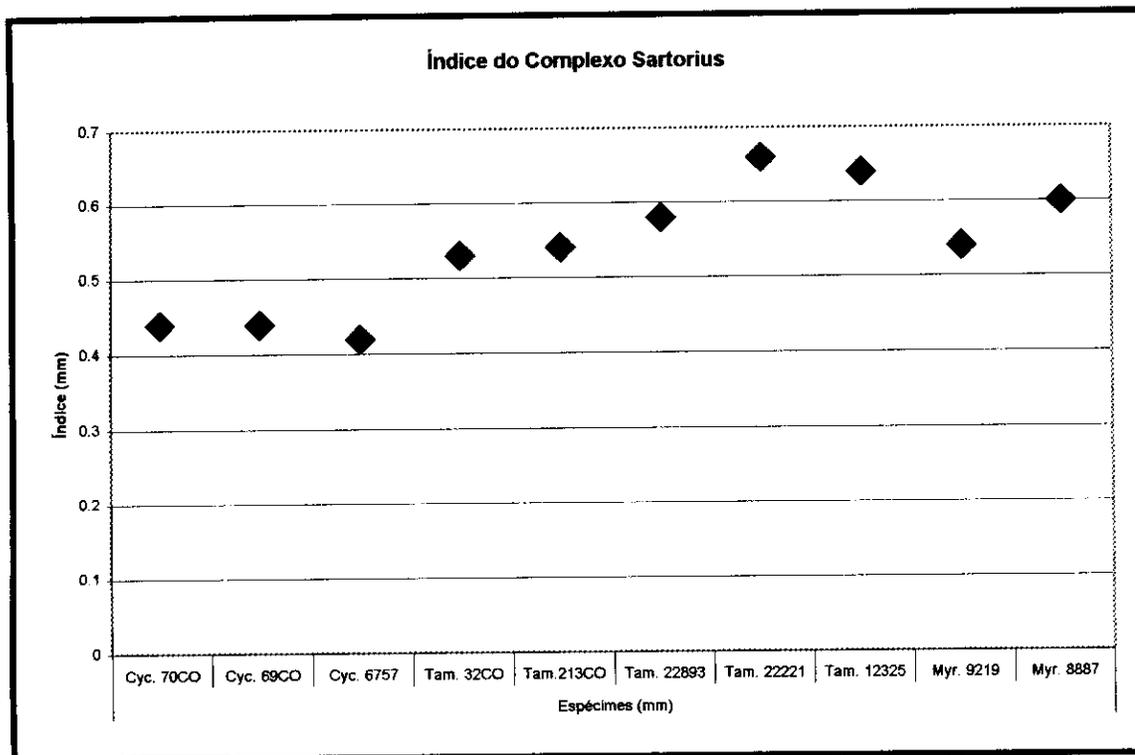


Figura 31. Gráfico do Índice do Complexo Sartorius

3.13. ÍNDICE DE PROJEÇÃO PATELAR → Nos resultados deste índice, pôde-se evidenciar uma nítida separação do gêneros *Cyclopes* dos demais, o qual apresenta-se com uma distribuição bastante superior no gráfico em relação a *Tamandua* e *Myrmecophaga*. Para *Cyclopes*, os valores variaram de 122,08 a 133,82, enquanto entre *Tamandua* e *Myrmecophaga* oscilaram de 67,92 a 103,88. (Figura 32)

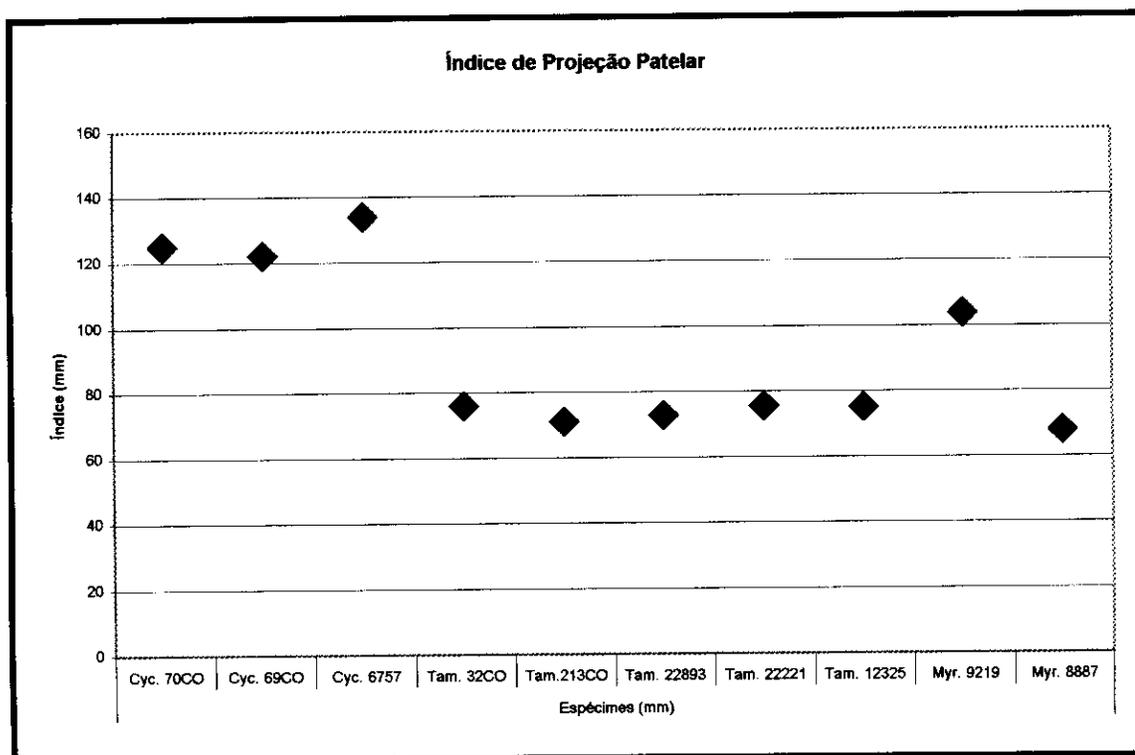


Figura 32. Gráfico do Índice de Projeção Patelar.

DISCUSSÃO

1. **ÍNDICE INTERMEMBRAL** → No gráfico para o índice intermembral (Figura 20), encontramos os menores valores distribuídos entre os espécimes do gênero *Cyclopes*, valores intermediários para *Myrmecophaga* e os valores mais altos para *Tamandua*. Valores altos para este índice são indicativos de um alongamento dos membros anteriores em relação aos posteriores. Em geral encontrados em animais de hábito arborícola suspensório, com por exemplo as preguiças, que se locomovem por entre os galhos utilizando-se principalmente das patas anteriores para alcançar o suporte. No entanto, segundo Hildebrand (1995), de todas as especializações locomotoras, a habilidade para escalar combina-se com a maioria das outras especializações, uma vez que a necessidade de locomoção em um substrato descontínuo levou os trepadores ao desenvolvimentos de adaptações para saltar, pular, balançar-se, alcançar um suporte e puxar. Tais adaptações podem ainda combinar-se de várias maneiras, além do fato de que, no caso dos tamanduás que se utilizam do substrato arbóreo, também há a combinação de tais adaptações com outras para a escavação, uma vez que estes obtêm alimento desta forma. No caso do gênero *Cyclopes*, este apresenta modificações em suas patas anteriores (presença de duas grandes garras) e posteriores (almofadas no calcanhar para aumentar o atrito com o substrato, presença de quatro garras e articulação nas patas que lhes permitem opor o calcanhar às garras), bem como em sua cauda, que é preênsil, para agarrar-se ao substrato. *Tamandua*, por sua vez, apresenta como modificações quatro garras nas patas posteriores, sendo a do terceiro dígito curvada e maior que as demais e cinco garras menores nas patas traseiras, além de também apresentar cauda preênsil. Quanto à disposição dos gêneros no gráfico para este índice, *Cyclopes* apresentou os mais baixos valores, em virtude da diminuição do comprimento dos membros anteriores em relação aos posteriores, os quais são mais

alongados devido a um aumento de suas extremidades, mais precisamente da tíbia. *Cyclopes* pode, às vezes, durante sua movimentação nas árvores, pular de um galho para outro. Para isso, costuma atirar-se, utilizando os membros posteriores como órgãos de propulsão. Desta forma, o alongamento das patas posteriores pode ser aqui encarado como uma adaptação ao salto. Além disso, estes animais utilizam-se prioritariamente dos membros posteriores, juntamente com a cauda, para fixar-se ao substrato, mantendo uma postura de joelhos flexionados e os membros anteriores mais livres para alimentação e defesa. O gênero *Tamandua* (semi-arborícola), por sua vez, apresentou os valores mais altos para este índice em decorrência não apenas de um ligeiro alongamento dos membros anteriores, mas também de uma ligeira diminuição dos membros posteriores em relação ao comprimento do corpo. Seus membros anteriores e posteriores, à semelhança dos de *Cyclopes*, permanecem flexionados a maior parte do tempo durante a locomoção, sendo as proporções entre ambos uma das diferenças melhor definida entre os dois gêneros. O último gênero, *Myrmecophaga*, de locomoção terrestre, apresentou valores intermediários devido o alongamento dos membros posteriores em relação aos anteriores. Nos membros posteriores ocorre aumento do comprimento do fêmur em relação à tíbia e, nos membros anteriores, o rádio mostra-se superior ao úmero em comprimento. Este úmero relativamente mais curto, porém mais robusto, pode estar relacionado a um uso mais lento, porém mais vigoroso e poderoso dos membros anteriores, provavelmente para o hábito escavador. No que diz respeito ao caminhar, o tamanduá-bandeira apresenta uma postura de flexão dos membros posteriores (não tão pronunciada quanto em *Cyclopes* e *Tamandua*), enquanto que os anteriores permanecem retos.

2. ÍNDICE CRURAL → Este índice (Figura 21) reflete o alongamento da tíbia em relação ao fêmur, distinguindo, por exemplo, animais corredores dos marchadores. Animais corredores tendem a ter um alongamento das tíbia em relação ao fêmur, como forma de diminuir a força de resistência, apresentando então altos valores para este índice; o inverso acontece em animais graviportais. No caso dos animais estudados, que apresentam hábitos locomotores distintos (arborícola, semi-arborícola e terrestre), temos os índices crurais mais altos para o gênero *Cyclopes*, seguido por *Tamandua* e, finalmente, os valores mais baixo para *Myrmecophaga*. *Cyclopes* apresentou os valores mais altos em virtude do maior alongamento de sua tíbia em relação ao comprimento do fêmur, o que aparece refletido nos seus membros posteriores mais longos que os anteriores. Apesar de *Cyclopes* não ser um animal corredor propriamente dito, ele apresenta as patas posteriores mais compridas, através do alongamento da tíbia, como uma adaptação para a caminhada e corrida sobre galhos, bem como para o deslocamento através do arremesso de um suporte para outro. Dessa forma, ele apresenta patas (no caso as posteriores) e uma mecânica muscular mais aproximada às de animais cursores. Quanto ao gênero *Tamandua*, que apresenta uma postura locomotora intermediária entre a arborícola e a terrestre, uma vez que é um animal semi-arborícola e transita entre os dois substrato, era de se esperar esta sua posição intermediária entre os outros dois gêneros no gráfico. *Myrmecophaga*, por sua vez, é o oposto de *Cyclopes* quanto à categoria locomotora e, portanto, também aparece em uma posição já esperada. Para este último gênero, a importância de um fêmur maior que a tíbia está relacionada com o fato de que seguimentos distais mais curtos resultam em movimentos relativamente mais lentos, porém mais poderosos. Logo, isto representa uma vantagem para animais escavadores, que utilizam os membros posteriores como suporte ao adotarem uma postura bipede durante o ato de escavar.

3. ÍNDICE BRAQUIAL → Este índice (Figura 22) reflete o alongamento do rádio em relação ao úmero. No que diz respeito aos gêneros estudados, eles comportaram-se, no gráfico para este índice, de maneira inversa ao gráfico para o índice crural. Dessa forma, temos os valores mais baixos para *Cyclopes*, os mais altos para *Myrmecophaga* e novamente valores intermediários para *Tamandua*. No caso de *Cyclopes*, apesar de ele ser um gênero arborícola, ele não apresenta em seus membros anteriores um maior alongamento do rádio em relação ao úmero, como é presenciado em vários animais de mesmo hábito, como as preguiças, por exemplo. Como já foi mencionado, isto se deve ao fato delas empregarem um tipo de adaptação ao hábito arborícola ou trepador diferente do de *Cyclopes*. As preguiças são animais arborícolas suspensórios, que se locomovem pendurando-se aos galhos através de um método semelhante à braquiação desempenhada por vários primatas. Ao contrário, *Cyclopes* locomove-se caminhando ou correndo sobre os galhos, não havendo portanto a necessidade de membros anteriores alongados. Para *Cyclopes*, que também é um animal escavador, a vantagem de ter reduzido o comprimento do seguimento distal (rádio) de seus membros anteriores está em ter aumentada a sua força de resistência. Uma das maneiras disto acontecer, é justamente através da diminuição de seu braço de resistência, representado, neste caso, pelo comprimento do rádio. Em *Tamandua*, que também é escavador, ocorre o mesmo que em *Cyclopes*, porém a diferença, na proporção entre os dois ossos é maior, o que talvez esteja relacionado a uma melhor adaptação para a escavação. Quanto ao gênero *Myrmecophaga*, ele é o único a apresentar um maior alongamento do rádio em relação ao úmero. Neste caso, apesar do úmero ser mais curto que o rádio, ele é bem forte e robusto, o que pode estar relacionado a uma utilização mais lenta, porém mais poderosa dos membros anteriores durante o comportamento escavador.

4. ÍNDICES DE ROBUSTICIDADE E PILASTRICIDADE DO FÊMUR E ROBUSTICIDADE E ACHATAMENTO DA TÍBIA → Os índices de robusticidade e pilasticidade do fêmur (Figuras 23 e 24), bem com os de robusticidade e achatamento da tíbia (Figuras 25 e 26), vão ser analisados em conjunto, por se tratarem todos de índices relacionados exclusivamente à robustez das estruturas em questão. Todos os quatro gráficos gerados para estes índices não mostraram um padrão de separação na distribuição dos gêneros. Isto possivelmente está relacionado com o fato de estes animais não serem grandes especialistas quanto ao hábito locomotor e, ao contrário disto, apresentem uma mescla de adaptações estruturais que lhes permitem, até certo grau, desenvolver atividades como correr, escalar e escavar. Desta forma, pode-se dizer então que há uma sobreposição de formas e funções, o que ocasiona a falta de padrão observada. Além disso, os três gêneros estudados são compostos por animais de tamanhos e pesos muito diferentes e, estas, são variáveis que exercem grande influência sobre a forma e a função. Segundo Hildebrand (1995), isto ocorre porque a superfície e o volume não aumentam igualmente com o aumento das dimensões lineares. Logo, podemos concluir na análise destes índices para os três gêneros estudados, que além da ausência de um alto grau de especialização para o hábito locomotor por parte destes animais, como já foi mencionado, há também envolvida a questão da proporcionalidade. Ou seja, a distribuição apresentada pelos gêneros nos gráficos estaria ligada também a questão da relação entre proporções corpóreas e o tamanho do corpo destes animais, que além de serem aparentados (pertencem a uma mesma família) apresentam forma semelhante.

5. ÍNDICES DE PROJEÇÃO LATERAL DO ÍLIO E ÍSQUIO-ILÍACO → Os índices de projeção lateral do ílio e o ísquio-ilíaco (Figuras 27 e 28) serão analisados conjuntamente em virtude de estarem relacionados a regiões da cintura pélvica (ílio e ísquio) e do fêmur (trocânter maior) onde originam-se e inserem-se músculos ligados ao papel de extensão da coxa. Além disso, ambos os gráficos apresentaram os animais distribuídos de maneira muito semelhante, com *Cyclopes* e *Myrmecophaga* apresentando os menores e os maiores índices respectivamente e, *Tamandua*, valores intermediários para estes. Para a análise do gráfico do índice de projeção lateral do ílio, podemos observar vários músculos com origem nesta região, como: *gluteus*, *sartorius*, *iliopsoas* e o *tensor fasciae latae*. Entre estes, porém, destaca-se o papel do músculo glúteo, cuja origem, como mencionado, ocorre no ílio e, sua inserção, no trocânter maior do fêmur. Já para a análise do gráfico do índice ísquio-ilíaco, podemos citar a ação dos músculos *gracilis*, *semimembranosus*, *semitendinosus* e *biceps femuris*. Os gráficos nos mostram nitidamente a separação dos três gêneros, o que ocorre em virtude destes animais apresentarem a morfologia da cintura pélvica bem distinta entre si, principalmente no que diz respeito às regiões do ílio e ísquio. *Myrmecophaga* apresentou valores altos no primeiro gráfico em decorrência do aumento na largura da crista pélvica em relação aos outros dois gêneros. No que diz respeito ao segundo gráfico, os valores mais uma vez altos em *Myrmecophaga*, ocorreram devido a uma diminuição no comprimento do ílio em relação ao de *Cyclopes* e *Tamandua* e, no que concerne ao comprimento do ísquio, acontecendo o inverso. A explicação funcional para o caso está no fato de que a diminuição do comprimento do ílio favorece o fortalecimento desta região na cintura pélvica. Kummer (1959) fala da tendência à diminuição do comprimento do ílio em animais de maior porte como uma adaptação para a redução do *stress* decorrente do peso. Segundo Steudel (1981), o encurtamento

do ílio reduz o torque produzido quando o peso do corpo suportado pelo sacro, é oposto a forças que ascendem a partir dos membros posteriores em contato com o substrato. O inverso, um aumento no comprimento deste osso, como apresentado por *Tamandua* e *Cyclopes*, seria o esperado em animais arborícolas e saltadores. Ainda segundo Steudel (1981), pode ainda ser observado como efeito do encurtamento do ílio, no que diz respeito ao momento de força do músculo glúteo, uma maior velocidade dos membros posteriores para uma dada taxa de contração mundial. Maynard-Smith e Savage (1955), como já foi citado neste trabalho, mencionam que o músculo glúteo tem um momento de força menor que os músculos extensores do complexo ísquio-púbico. Desta forma, o músculo glúteo vai ser mais adaptado para movimentos rápidos, enquanto os do complexo ísquio-púbico o serão para força. Steudel (1981) diz que ambos os momentos de força (do grupo glúteo e do complexo ísquio-púbico) podem ser ajustados para otimizar a função em um determinado modo de locomoção e, logo, a presença dos dois grupos de músculos extensores separados permite que o animal possa, em algum grau, evitar perdas utilizando um grupo para velocidade e outro para força. É importante lembrar que os comprimentos do ílio e do ísquio, que são as variáveis que influenciam no momento de força dos músculos extensores da coxa, podem estar sujeitos a diferentes pressões adaptativas, o que varia com o estilo de vida do animal e o ambiente que o cerca. Os três gêneros estudados apresentam, então, um conjunto de adaptações morfológicas na cintura pélvica que relacionam-se a seus hábitos locomotores e desenhos corporais e que, juntamente com as explicações acerca das ações e funcionalidades dos músculos presentes nesta região, são úteis à interpretação dos gráficos. O tamanduá-bandeira (gênero *Myrmecophaga*) é um animal terrestre e de tamanho e peso grandes, se comparado aos outros dois gêneros. Ele é capaz de correr (apesar de desordenadamente) e, com frequência, tende a assumir uma postura bípede

(seja para alimentação ou defesa). Sendo assim, ele apresenta uma combinação morfofuncional representada pelo ílio curto e o ísquio, apesar de não tão longo, maior que nos outros dois gêneros, o que aparece refletido nos gráficos. Já o tamanduá-de-colete e o tamanduá, o primeiro semi-arborícola e o último, arborícola e de porte e peso inferiores aos outros dois, também apresenta adaptações morfofuncionais que se manifestam através de suas posições nos gráficos. Ambos apresentam o ílio alongado (principalmente *Cyclopes*), o que favorece o uso de movimentos rápidos. Quanto ao ísquio, ele é menor e menos robusto que o de *Myrmecophaga*, porém longo em relação às suas proporções corporais (também principalmente em *Cyclopes*), o que é esperado em animais trepadores que precisam de poder e força nesta região para suportar a gravidade.

6. ÍNDICES DO FLEXOR DA BACIA E GLÚTEO → Segundo Jungers (1976), a distribuição diferencial da massa muscular em torno da articulação pélvica é melhor estimada por duas inserções musculares: a primeira do ponto mais distal da cabeça do fêmur ao centro do trocânter menor (inserção do músculo *iliopsoas*), dividida pelo comprimento efetivo do fêmur; e a segunda, do ponto proximal do trocânter maior à porção mais distal da tuberosidade glútea ou terceiro trocânter, dividida pela distância que vai do mesmo ponto proximal do trocânter maior ao ponto mais distal do côndilo lateral. Sendo assim, estes dois índices podem ser analisados em conjunto (Figuras 29 e 30). O primeiro dos dois índices, o índice do flexor da bacia, é capaz de estabelecer a vantagem mecânica do músculo *iliopsoas*, cuja ação é a de movimentar a coxa para a frente, flexionando-a sobre a cintura pélvica. Entre os animais estudados não houve uma separação dos gêneros na distribuição gráfica que pudesse evidenciar diferentes padrões entre eles quanto à vantagem mecânica do *iliopsoas*. O índice variou de 0,21 a 0,27 e

tais valores, podem ser considerados relativamente altos, indicando uma vantagem mecânica também relativamente alta. Estes valores são decorrentes de uma inserção um pouco mais distal deste músculo nos três gêneros. Em decorrência disso, a velocidade de flexão da coxa sobre a cintura pélvica é sacrificada em favor da força na flexão. Quanto ao índice glúteo, ele aparece separando os dois gêneros trepadores (*Cyclopes* e *Tamandua*) do gênero terrestre (*Myrmecophaga*). Isto decorre do posicionamento mais distal da tuberosidade glútea distal ou terceiro trocânter (vestígio) nos dois gêneros trepadores, principalmente *Tamandua*. A consequência destas inserções musculares mais distais em *Tamandua* e *Cyclopes* em relação a *Myrmecophaga*, é novamente um modelo biomecânico que enfatiza a força em detrimento da velocidade. Se compararmos os resultados obtidos com aqueles conseguidos para os índices de projeção lateral do ílio e ísquio-íliaco, vamos notar que ocorre um mecanismo compensatório no que diz respeito a relação força x velocidade nas ações musculares, que culmina por ajusta-las em prol da otimização funcional para os tipos locomotores apresentados pelos três gêneros estudados.

7. ÍNDICE DO COMPLEXO SARTORIUS → Segundo Jungers (1976), a distribuição da massa muscular em torno da articulação do joelho pode ser estimada pela medida da distância relativa da plataforma condilar medial da tíbia à inserção do complexo *sartorius-semitendinosus-gracilis* (todos estes músculos têm origem na cintura pélvica), sendo este valor normalizado pelo comprimento efetivo da tíbia. Através deste índice, que mede a vantagem mecânica dos músculos *sartorius-semitendinosus-gracilis*, podemos evitar o poder de flexão da tíbia sobre o fêmur (poder de flexão do joelho). No gráfico (Figura 31), os valores mais baixos forma os mostrados por *Cyclopes*, enquanto *Tamandua* e *Myrmecophaga* apresentaram valores realmente

altos para este índice. Estes valores eram esperados em virtude da inserção deste complexo muscular ocorrer bastante distalmente em *Tamandua* e *Myrmecophaga*, enquanto em *Cyclopes* ela ocorre em situação mais proximal. Além disso, *Cyclopes* apresenta, comparativamente com os outros dois gêneros e no que diz respeito às proporções corpóreas, a tíbia maior, o que também explicaria seus baixos valores para este índice. Esta alta vantagem mecânica do sistema muscular em torno da articulação do joelho apresentada por *Tamandua* e *Myrmecophaga* é, então, refletida funcionalmente em um alto poder de flexão desta articulação. Além disso, tal resultado tem também um reflexo inverso sobre a velocidade dos membros, que torna-se reduzida devido a diminuição do arco sobre o qual estes músculos agem (como já mencionado, uma conseqüência de inserções musculares mais distais).

8. ÍNDICE DE PROJEÇÃO PATELAR → O índice de projeção patelar, como o próprio nome faz menção, relaciona-se com o grau de projeção da patela sobre a região de articulação do fêmur com a tíbia. Através dele, pôde-se constatar que os gêneros *Tamandua* e *Myrmecophaga* apresentaram uma distribuição similar no gráfico (Figura 32), com valores inferiores ao de *Cyclopes*. Isto ocorreu em virtude da postura quadrúpede terrestre destes dois gêneros, principalmente *Myrmecophaga* (estritamente terrestre), uma vez que o caminhar quadrúpede sobre o substrato terrestre exige uma maior necessidade de força nesta região que possa provocar uma rigidez também maior e, assim, evite o deslocamento patelar. Para evitar que ocorra tal deslocamento, estes animais apresentam ainda, na morfologia distal do fêmur, uma faceta rotuliana (*facies patellaries*), sobre a qual a patela desliza e articula-se, bastante pronunciada, especialmente em *Myrmecophaga*. Em *Cyclopes*, que é um gênero totalmente

arborícola, e, logo, necessita de maior liberdade de movimentação dos membros, ocorre o inverso do apresentado para os dois outros gêneros.

Tabela 9. Resumo comparativo dos modelos morfofuncionais de cada gênero apresentados em alguns dos índices estudados.

Estrutura e/ou Músculo	Gêneros					
	Myrmecophaga		Tamandua		Cyclopes	
	Característica	Resposta Mecânica	Característica	Resposta Mecânica	Característica	Resposta Mecânica
Comp. Ílio / Músculo Glúteo	Curto	Força	Longo	Velocidade	Longo	Velocidade
Comp. Ísquio / Músculo do Complexo Ísquio-Púbico	Robusto e Longo	Força	Relativamente Longo	Força	Longo	Força
Tuber. Glútea / Músculo Glúteo	Mais Proximal	Velocidade	Mais Distal	Força	Mais Distal	Força
Músculos <i>Sartorius-Semitendinosus-Gracilis</i>	Inserção mais Distal	Força	Inserção mais Distal	Força	Inserção mais Proximal	Velocidade
Músculo <i>Iliopsoas</i>	Inserção mais Distal	Força	Inserção mais Distal	Força	Inserção mais Distal	Força

No que concerne aos resultados obtidos por Toledo (1988) para as preguiças pleistocênicas e apresentados através do gráfico (Figura 2) mostrado na introdução deste trabalho, pode-se dizer que através da metodologia na qual basearam-se suas análises, adaptada de Baba (1985), foi possível separar seu grupo de estudo com base no grau de adaptação locomotora. Para isso, Toledo (1998) utilizou-se de seis índices osteométricos obtidos através de mensurações do fêmur e da tíbia (medidas de comprimento máximo e de altura e largura das extremidades proximal e distal destes ossos). Aos dados referentes às preguiças fósseis, o autor acrescentou ainda às análises, todos os gêneros de mirmecofagídeos modernos (tamanduás), duas espécies de ursídeos, a lhama e a anta, além de incluir os animais que fizeram parte do trabalho original de Baba (1985). Nesse gráfico pode-se notar, que o autor conseguiu separar animais graviportais de cursoriais,

assim como agrupou um outro conjunto constituído por animais não corredores e de grande porte e pelos três gêneros de tamanduás. Com base então neste resultado mostrado para o grupo de tamanduás, este trabalho também quis testar e propor hipóteses do porque de tal distribuição. Para isso, como já citado na metodologia foram utilizados treze índices osteométricos, não apenas dos membros posteriores (fêmur e tibia), mas também obtidos a partir da cintura pélvica. Estes índices são os mesmos que foram analisados acima e basearam-se no trabalho de Jungers (1976).

Uma explicação para os dados de Toledo (1998) concernente aos tamanduás, está relacionada ao fato dos Myrmecophagidae não serem especializados quanto ao hábito locomotor. Ao invés disso, exibem uma mescla de características anatômicas e estruturais relacionadas a vários tipos de adaptação, como: terrestre, trepadora e escavadora. Bock e Von Wahlert (1965) apontaram que a forma de um caractere ou estrutura, vai ser um reflexo do conjunto de papéis biológicos para os quais tal estrutura funciona. Nas análises de Baba (1985) e Toledo (1998), por outro lado, não foram utilizados dados referentes a medidas tiradas diretamente da região da cintura pélvica e esta é uma região em que pode ser encontrada uma série de adaptações mecânicas relacionadas à sustentação e locomoção. Segundo Davis (1964), a cintura pélvica dos mamíferos é uma estrutura bastante complexa, sendo alvo de mudanças súbitas de direcionamento das forças. Ainda de acordo com o mesmo autor, a cintura pélvica, como uma estrutura de suporte, é um sistema complexo de arcos e alavancas desenhados para prover força e elasticidade, além de cooperar com os membros na absorção de choques resultantes do impacto entre os pés e o solo. A cintura pélvica, por não se tratar de uma peça única, e sim de uma estrutura composta por um conjunto de três ossos (ílio, ísquio e púbis), é mais fácil de ser estudada se analisarmos cada um destes ossos em separado. Desta forma, fica mais compreensível a questão da ação dos

músculos sobre cada uma destas regiões, uma vez que suas proporções vão influenciar a vantagem mecânica destes. Como já foi mencionado neste trabalho, as proporções relativas das regiões da cintura pélvica mudam de acordo com o estilo locomotor adotado, uma vez que nestas regiões originam-se músculos de grande importância à biomecânica da locomoção. Para Rodman (1979), o comprimento do ílio tem influência sobre a vantagem mecânica de vários músculos, como o *sartorius*, o *tensor fasciae latae* e o *iliacus*. Já Maynard-Smith e Savage (1955), como citado anteriormente nos resultados, enfatizaram a ação dos músculos *gluteus* e de um outro conjunto muscular constituído pelo *biceps femoris*, *semitendinosus*, *semimembranosus*, *gracilis* e *adutor magnus*, estes com origem nas outras duas regiões da cintura pélvica, a isquiática e a púbica e, portanto, influenciados por suas proporções.

Outro ponto importante a ser tocado é o papel mecânico dos músculos. Estes seguem a regra do máximo pelo mínimo, ou seja, o máximo resultado pelo mínimo esforço. Desta forma, músculos distintos podem ter ajustados os seus diferentes momentos de força em prol da otimização funcional para um determinado modo de locomoção.

Na Tabela 9, apresentada nesta discussão, foram mostradas, de forma resumida, algumas das características estruturais e musculares que mais tiveram influência nas análises deste trabalho sobre a biomecânica da locomoção dos gêneros estudados. Conforme pode ser observado, os três gêneros, principalmente *Myrmecophaga* e *Tamandua*, tiveram grande parte de suas relações biomecânicas com ênfase na força. As estruturas mostradas onde ocorreu a substituição da força pela velocidade foram o comprimento do ílio, tuberosidade glútea e músculos do complexo *sartorius-semitendinosus-gracilis*. É importante que se esclareça que o termo velocidade, utilizado nesta tabela para abordar uma resposta mecânica, diz respeito a uma maior

rapidez de resposta na movimentação de uma estrutura, como por exemplo na flexão ou extensão de uma estrutura sobre a outra, não estando, portanto, relacionada a rapidez no deslocamento durante o caminhar do animal.

Uma outra questão importante que não pode deixar de ser citada, é a que envolve a morfologia como resultado da filogenia. Segundo Paula Couto (1979), alguns dos principais caracteres morfológicos relacionados a família Myrmecophagidae são: 1) crânio tubular e alongado; 2) mandíbula reduzida a dois ramos delgados; 3) dedo médio das mãos muito desenvolvido, com forte garra falciforme, sendo os demais fracos, reduzidos e com garras menos desenvolvidas, ou ainda suprimidos; 4) pés pentadáctilos e isodáctilos, com os dedos munidos de garras curtas e recurvadas, e plantígrados; e 5) na posição quadrúpede, as patas dianteiras apóiam-se sobre o solo com o dorso dos dedos III e IV, recurvados para a palma. Tais caracteres morfológicos comuns à família, que se relacionam ao desenho corporal destes animais, não podem mais ser utilizados para distingui-los quando se desce ao nível menor, como gênero, pois o sinal filogenético se perde ou se mascara a tal ponto que só um refinamento da metodologia é capaz de detectar. Assim, análises mais detalhadas são necessárias e, este trabalho, através da metodologia utilizada, conseguiu separar os gêneros da família Myrmecophagidae com base em seus caracteres morfológicos relacionados a biomecânica ligada ao hábito locomotor.

CONCLUSÃO

Ao término deste trabalho pôde-se chegar as seguintes conclusões:

1) O modelo biomecânico geral seguido pelos três gêneros de Myrmecophagidae atuais (*Cyclopes*, *Tamandua* e *Myrmecophaga*) enfatiza a força em detrimento da velocidade, isto é, estes animais utilizam-se de movimentos mais lentos, porém mais vigorosos. Isto possivelmente é um reflexo da vida arbórea (no caso do tamanduá e do tamanduá-de-colete) que necessitam de força nos membros posteriores e, em particular, na cintura pélvica, uma vez que precisam escalar e equilibrar-se em um substrato tridimensional descontínuo, além do fato que estes animais também adotam com frequência a postura bípede e devem, portanto, suportar o peso do corpo nestas regiões.

No caso do tamanduá-bandeira, que é totalmente terrestre, talvez o principal motivo para que este apresente um modelo biomecânico que enfatize a utilização da força, seja a grande influência que o tamanho corporal e, conseqüentemente, o peso, exercem sobre a forma e função das estruturas (como já foi citado por Jungers e Susman, 1984), já que este gênero é bem maior que os outros dois e também utiliza habitualmente a postura bípede, seja para a alimentação ou para a defesa;

2) Através dos índices osteométricos utilizados para as regiões dos membros posteriores (fêmur e tibia) e cintura pélvica, foi possível separar os três gêneros de tamanduás estudados quanto a seus padrões osteológicos, identificando-os e estabelecendo relações funcionais, bem como correlacionando-os também com os papéis biológicos desempenhados por cada gênero; e

3) No que diz respeito à questão da morfologia x filogenia, estes animais refletem externamente um desenho corporal mirmecofágideo característico. No entanto, mesmo em um nível macroscópico, não se pode reconhecer um modelo morfológico baseado na osteologia que permita distingui-los como animais da família Myrmecophagidae, uma

vez que o sinal filogenético se perdeu ou pode estar mascarado e, com um refinamento maior na análise filogenética, pode-se talvez conseguir separá-los baseado em sua morfologia, o que foi conseguido neste trabalho traçando uma relação com a biomecânica da locomoção.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Baba, H.** 1985. Comparative Hindlimb Osteometry of Mammals and the Locomotor Evolution of the Primates. *In: Primate Morphophysiology: Locomotor Analyses and Human Bipedalism.* ed. S. Kondo. University of Tokyo Press. Tokyo. pp. 181-199.
- Barlow, J. C.** 1984. Xenarthrans and Pholidotes. *In: Orders and Families of Recent Mammals of the World.* eds. S. Anderson and J. K. Jones, Jr. John Wiley and Sons. New York. pp. 219-239.
- Bock, W. J. & Von Wahlert, G.** 1965. Adaptation and the Form-Function Complex. *Evolution*, Vol. 19. pp. 269-299.
- Carroll, R. L.** 1988. Ungulates, Edentates, and Whales. *In: Vertebrate Paleontology and Evolution.* W. H. Freeman and Company. New York. cap 21. pp. 502-563.
- Davis, D. D.** 1964. The Giant Panda: a Morphological Study of Evolutionary Mechanisms. *Fieldiana: Zoological Memoirs.* Vol. 3. Chicago Natural History Museum. pp. 335.
- Eisenberg, J. F.** 1999. Mammals of the Neotropics. vol. I. Panama, Colombia, Venezuela, Guyana, Suriname, French Guyana. The University of Chicago Press. Chicago.
- Emmons, L. H.** 1997. Neotropical Rainforest Mammals: A Field Guide. Second Edition. The University of Chicago Press. Chicago. pp. 307.
- Grassé, P. P.** 1967. *Traité de Zoologie.* Vol. XVI - Mammifères. Masson & Cie. Éditeurs, Paris.
- Hildebrand, M.** 1995. *Análise da Estrutura dos Vertebrados.* 3ª edição. Editora Atheneu. São Paulo. pp. 700.

- Hoffstetter, R.** 1982. Les Edentes Xenarthres, un Group Singulier de la Faune Neotropicale. *In: Paleontology, Essential of Historical Geology.* ed. Montanara Gallitelli. Proc. of the I International Paleontology. Venèce. pp. 385-443.
- Jungers, W. L.** 1976. Hindlimb and Pelvic Adaptations to Vertical Climbing and Clinging in Megaladapis, a Giant Subfossil Prosimian from Madagascar. *Yearbook of Physical Anthropology*, Vol. 20. pp. 508-524.
- Jungers, W. L. & Susman, R. L.** 1984. Body Size and Skeletal Allometry in African Apes. *In: The Pygmy Chimpanzee: Evolutionary Biology and Behavior.* ed. R. L. Susman. Plenum Press. New York. pp. 131-177.
- Kummer, B.** 1959. Biomechanik des Säugetierskelets. *Handbuch der Zoologie*, Vol. 62. pp. 1-80.
- Maynard-Smith, J. & Savage, R. J. G.** 1955. Some Locomotory Adaptations in Mammals. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, Vol. 42. pp. 603-622.
- Nowak, R. M.** 1999. Walker's Mammals of the World. Sixth edition. vol. I & II. Johns Hopkins University Press.
- Paula Couto, C.** 1979. Tratado de Paleomastozoologia. Academia Brasileira de Ciências. Rio de Janeiro. 590 pp.
- Redford, K. H. & Eisenberg, J. F.** 1992. Mammals of the Neotropics. The Southern Cone. vol II. Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay. The University of Chicago Press. Chicago.
- Rodman, P. S.** 1979. Skeletal Differentiation of *Macaca fascicularis* and *Macaca nemestrina* in Relation to Arboreal and Terrestrial Quadrupedalism. *American Journal of Physical Anthropology*, Vol. 51. pp. 51-62.
- Shaw, C. A. & McDonald, H. G.** 1987. First Record of Giant Anteater (Xenarthra, Myrmecophagidae) in North America. *Science*. Vol. 236. pp. 186-188.

- Studel, K.** 1981. Functional Aspects of Primate Pelvic Structure: A Multivariate Approach. *American Journal of Physical Anthropology*, Vol. 55. pp. 399-410.
- Tardieu, C.** 1981. Morpho-functional Analyses of the Articular Surfaces of the Knee-Joint in Primates. *In: Primate Evolutionary Biology*. A. B. Chiarelli & R. S. Corrucini (ed). Springer-Verlag. pp. 68-80.
- Taylor, A. B.** 1997. Scapula Form and Biomechanics in Gorillas. *Journal of Human Evolution*, Vol. 33. pp. 529-553.
- Taylor, C. R.** 1985. Functional Anatomy of the Forelimbs in Vermilinguas (Anteaters). *In: The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths, and Vermilinguas*. ed. G. Gene Montgomery. Smithsonian Institution Press. Washington D.C. and London. pp. 163-171.
- Toledo, P. M.** 1998. Locomotory Patterns within the Pleistocene Sloths. Coleção Friedrich Katzer – Museu Paraense Emílio Goeldi. Belém-Pará. 192 pp.
- Vaughan, T. A.** 1986. Mammalogy. 3rd edition. Saunders College Publishing. Philadelphia.
- Walker, A.** 1974. Locomotor in Past and Present Prosimian Primates. *In: Primate Locomotion*. F. A. Jenkins (ed.). Academic Press. New York. pp. 349-381.

APÊNDICE A – MÉDIA ARITMÉTICA DE 3 VARIÁVEIS POR MEDIDA (VER CÓDIGO DAS MEDIDAS NAS TABELAS 3, 4, 5 E 6 EM MATERIAIS E METODOLOGIA)

GÊNERO <i>CYCLOPES</i>	ESPÉCIME 70 CO
CÓDIGO	MÉDIA (CM)
CMxU	28.37
CMxR	20.87
CMxF	37.97
CMxT	40.53
CMxFi	38.03
CMDf	12.5
CMDT	10
CMDFi	2.67
PAPF	3.33
LMLF	5.73
PAPT	2.53
LMLT	3.27
CAPCLT	7.33
CAPCMT	5.87
BFI	9.53
CEF	37.17
BFSSG	17.33
CET	39.47
LCP	24.4
LIA	14
CBCF	7.4
CISQ	9.97
CILI	22.03
TGD	15.57
CT	34.97

GÊNERO <i>CYCLOPES</i>	ESPÉCIME 69 CO
CÓDIGO	MÉDIA (CM)
CMxU	28.43
CMxR	21.6
CMxF	35.77
CMxT	39.77
CMxFi	36.17
CMDf	11.73
CMDT	8.2
CMDFi	3.87
PAPF	3.07
LMLF	4.53
PAPT	3.07
LMLT	3.6
CAPCLT	6.47
CAPCMT	5.3
BFI	7.6
CEF	35.27
BFSSG	16.8
CET	38.53
LCP	23.87
LIA	14.33
CBCF	8.7
CISQ	8.4
CILI	20.63
TGD	15.83
CT	33.73

GÊNERO <i>CYCLOPES</i>	ESPÉCIME MPEG 6757
CÓDIGO	MÉDIA (CM)
CMxU	28.87
CMxR	20.53
CMxF	36.27
CMxT	40.53
CMxFi	36.97
CMDF	14.23
CMDT	8.67
CMDFi	6.2
PAPF	4
LMLF	5.8
PAPT	3.4
LMLT	2.97
CAPCLT	7.4
CAPCMT	5.53
BFI	7.5
CEF	35.83
BFSSG	16.33
CET	39.3
LCP	28.73
LIA	17.47
CBCF	7.7
CISQ	8.4
CILI	21.5
TGD	15.27
CT	34.03

GÊNERO <i>TAMANDUA</i>	ESPÉCIME 32 CO
CÓDIGO	MÉDIA (CM)
CMxU	92.07
CMxR	77.53
CMxF	89.97
CMxT	89.93
CMxFi	72.33
CMDF	29.67
CMDT	20.17
CMDFi	4.33
PAPF	7
LMLF	10.33
PAPT	6.9
LMLT	6.33
CAPCLT	9.53
CAPCMT	12.57
BFI	21.6
CEF	90
BFSSG	45.67
CET	86.23
LCP	73.17
LIA	49.17
CBCF	19.4
CISQ	32.47
CILI	57.27
TGD	42.17
CT	86.5

GÊNERO <i>TAMANDUA</i>	ESPÉCIME 213 CO
CÓDIGO	MÉDIA (CM)
CMxU	92.23
CMxR	75.6
CMxF	95.1
CMxT	91.8
CMxFI	SEM VALOR
CMDF	30.63
CMDT	21
CMDFI	SEM VALOR
PAPF	8.13
LMLF	11.53
PAPT	7.2
LMLT	8.03
CAPCLT	9.53
CAPCMT	13.4
BFI	23.1
CEF	93.57
BFSSG	47.47
CET	87.9
LCP	77.23
LIA	48.2
CBCF	24.77
CISQ	36.53
CILI	58.77
TGD	43.73
CT	90.43

GÊNERO <i>TAMANDUA</i>	ESPÉCIME MPEG 22893
CÓDIGO	MÉDIA (CM)
CMxU	95
CMxR	80.13
CMxF	98.07
CMxT	93
CMxFI	82.27
CMDF	33.17
CMDT	21.97
CMDFI	10.6
PAPF	7.97
LMLF	12.73
PAPT	6.73
LMLT	7.57
CAPCLT	9.63
CAPCMT	13.23
BFI	25.97
CEF	96.43
BFSSG	49.2
CET	84.67
LCP	80.6
LIA	48.53
CBCF	22.97
CISQ	37.2
CILI	62.17
TGD	43.77
CT	91.37

GÊNERO <i>TAMANDUA</i>	ESPÉCIME MPEG 2221
CÓDIGO	MÉDIA (CM)
CMxU	96.07
CMxR	78.93
CMxF	100.83
CMxT	95
CMxFI	84.77
CMDF	28.13
CMDT	23.8
CMDFI	11.1
PAPF	8.07
LMLF	10.67
PAPT	6.27
LMLT	7.67
CAPCLT	11.63
CAPCMT	15.4
BFI	25.3
CEF	98.3
BFSSG	58.6
CET	88.37
LCP	SEM VALOR
LIA	SEM VALOR
CBCF	22.2
CISQ	SEM VALOR
CILI	SEM VALOR
TGD	45.73
CT	92.1

GÊNERO <i>TAMANDUA</i>	ESPÉCIME MPEG 12325
CÓDIGO	MÉDIA (CM)
CMxU	96.87
CMxR	82.97
CMxF	98.33
CMxT	96.47
CMxFI	SEM VALOR
CMDF	32.03
CMDT	22.13
CMDFI	SEM VALOR
PAPF	7.77
LMLF	13.17
PAPT	6.47
LMLT	7.33
CAPCLT	11.47
CAPCMT	15.27
BFI	24.6
CEF	96.8
BFSSG	57.8
CET	89.63
LCP	SEM VALOR
LIA	SEM VALOR
CBCF	23.6
CISQ	SEM VALOR
CILI	SEM VALOR
TGD	46.57
CT	91.47

GÊNERO <i>MYRMECOPHAGA</i>	ESPÉCIME MPEG 9219
CÓDIGO	MÉDIA (CM)
CMxU	127.73
CMxR	139.3
CMxF	173.33
CMxT	149.6
CMxFi	124.63
CMDf	54.93
CMDT	41.97
CMDFi	15.23
PAPF	14.63
LMLF	20.73
PAPT	13.23
LMLT	12.23
CAPCLT	23.27
CAPCMT	22.4
BFI	43.33
CEF	172.43
BFSSG	78.77
CET	145.73
LCP	110.37
LIA	67.13
CBCF	36.3
CISQ	55.2
CILI	79.6
TGD	57.13
CT	165.1

GÊNERO <i>MYRMECOPHAGA</i>	ESPÉCIME MPEG 8887
CÓDIGO	MÉDIA (CM)
CMxU	168.17
CMxR	181.03
CMxF	214.83
CMxT	186.47
CMxFi	164.13
CMDf	79.4
CMDT	48.57
CMDFi	22.57
PAPF	15.57
LMLF	32.4
PAPT	15.4
LMLT	13.87
CAPCLT	17.93
CAPCMT	26.4
BFI	51.33
CEF	214.63
BFSSG	102.8
CET	172.43
LCP	160.4
LIA	91.1
CBCF	40.1
CISQ	81.43
CILI	112.83
TGD	79.3
CT	205.67

APÊNDICE B – VALORES OBTIDOS PARA OS ÍNDICES

Gênero: <i>Myrmecophaga</i>		<i>Espécime: MPEG 9219</i>
Índice	<i>Valor</i>	
Intermembral	82.69	
Crural	86.31	
Robusticidade do Fêmur	31.69	
Robusticidade da Tíbia	28.05	
Pilastricidade do Fêmur	70.57	
Achatamento da Tíbia	92.44	
Projeção Patelar	103.88	
Vantagem Mecânica (Flexor da Bacia)	0.25	
Grau de Projeção Lateral do Ílio	78.99	
Ísquio-iliaco	0.69	
Glúteo	0.35	
Complexo Sartorius	0.54	
Braquial	109.06	

Gênero: <i>Myrmecophaga</i>		<i>Espécime: MPEG 8887</i>
<i>Índice</i>	<i>Valor</i>	
Intermembral	87.02	
Crural	86.80	
Robusticidade do Fêmur	36.96	
Robusticidade da Tíbia	26.05	
Pilastricidade do Fêmur	48.06	
Achatamento da Tíbia	90.06	
Projeção Patelar	67.92	
Vantagem Mecânica (Flexor da Bacia)	0.24	
Grau de Projeção Lateral do Ílio	93.64	
Ísquio-iliaco	0.72	
Glúteo	0.39	
Complexo Sartorius	0.60	
Braquial	107.65	

Gênero: <i>Tamandua</i>	Espécime: 32 CO
Índice	Valor
Intermembral	94.27
Crural	99.96
Robusticidade do Fêmur	32.98
Robusticidade da Tíbia	22.43
Pilastricidade do Fêmur	67.76
Achatamento da Tíbia	91.74
Projeção Patelar	75.82
Vantagem Mecânica (Flexor da Bacia)	0.24
Grau de Projeção Lateral do Ílio	83.18
Ísquio-iliaco	0.57
Glúteo	0.49
Complexo Sartorius	0.53
Braquial	84.21

Gênero: <i>Tamandua</i>	Espécime: 213 CO
Índice	Valor
Intermembral	89.80
Crural	96.53
Robusticidade do Fêmur	32.21
Robusticidade da Tíbia	22.88
Pilastricidade do Fêmur	70.51
Achatamento da Tíbia	111.53
Projeção Patelar	71.12
Vantagem Mecânica (Flexor da Bacia)	0.25
Grau de Projeção Lateral do Ílio	79.02
Ísquio-iliaco	0.62
Glúteo	0.48
Complexo Sartorius	0.54
Braquial	81.97

Gênero: <i>Tamandua</i>	Espécime: MPEG 22893
Índice	Valor
Intermembral	91.66
Crural	94.83
Robusticidade do Fêmur	33.82
Robusticidade da Tíbia	23.62
Pilastricidade do Fêmur	62.61
Achatamento da Tíbia	112.48
Projeção Patelar	72.79
Vantagem Mecânica (Flexor da Bacia)	0.27
Grau de Projeção Lateral do Ílio	85.32
Ísquio-iliaco	0.60
Glúteo	0.48
Complexo Sartorius	0.58
Braquial	84.35

Gênero: <i>Tamandua</i>	Espécime: MPEG 22221
Índice	Valor
Intermembral	89.36
Crural	94.22
Robusticidade do Fêmur	27.90
Robusticidade da Tíbia	25.05
Pilastricidade do Fêmur	75.63
Achatamento da Tíbia	122.33
Projeção Patelar	75.52
Vantagem Mecânica (Flexor da Bacia)	0.26
Grau de Projeção Lateral do Ílio	<u>SEM VALOR</u>
Ísquio-ilíaco	<u>SEM VALOR</u>
Glúteo	0.50
Complexo Sartorius	0.66
Braquial	82.16

Gênero: <i>Tamandua</i>	Espécime: MPEG 12325
Índice	Valor
Intermembral	92.32
Crural	98.11
Robusticidade do Fêmur	32.57
Robusticidade da Tíbia	22.94
Pilastricidade do Fêmur	59.00
Achatamento da Tíbia	113.29
Projeção Patelar	75.11
Vantagem Mecânica (Flexor da Bacia)	0.25
Grau de Projeção Lateral do Ílio	<u>SEM VALOR</u>
Ísquio-ilíaco	<u>SEM VALOR</u>
Glúteo	0.51
Complexo Sartorius	0.64
Braquial	85.65

Gênero: <i>Cyclopes</i>	<i>Espécime: 70 CO</i>
Índice	Valor
Intermembral	62.73
Crural	106.74
Robusticidade do Fêmur	32.92
Robusticidade da Tíbia	24.67
Pilastricidade do Fêmur	58.12
Achatamento da Tíbia	129.25
Projeção Patelar	124.87
Vantagem Mecânica (Flexor da Bacia)	0.26
Grau de Projeção Lateral do Ílio	84.72
Ísquio-ilíaco	0.45
Glúteo	0.45
Complexo Sartorius	0.44
Braquial	73.56

Gênero: <i>Cyclopes</i>	<i>Espécime: 69 CO</i>
Índice	Valor
Intermembral	66.23
Crural	111.18
Robusticidade do Fêmur	32.79
Robusticidade da Tíbia	20.62
Pilastricidade do Fêmur	67.77
Achatamento da Tíbia	117.26
Projeção Patelar	122.08
Vantagem Mecânica (Flexor da Bacia)	0.22
Grau de Projeção Lateral do Ílio	75.23
Ísquio-ilíaco	0.41
Glúteo	0.47
Complexo Sartorius	0.44
Braquial	75.98

Gênero: <i>Cyclopes</i>	<i>Espécime: MPEG 6757</i>
Índice	Valor
Intermembral	64.32
Crural	111.75
Robusticidade do Fêmur	39.23
Robusticidade da Tíbia	21.39
Pilastricidade do Fêmur	68.97
Achatamento da Tíbia	87.35
Projeção Patelar	133.82
Vantagem Mecânica (Flexor da Bacia)	0.21
Grau de Projeção Lateral do Ílio	87.40
Ísquio-ilíaco	0.39
Glúteo	0.45
Complexo Sartorius	0.42
Braquial	71.11