

## A POSTURA LOCOMOTORA DE *COLBERTIA MAGELLANICA* (MAMMALIA, NOTOUNGULATA) DA BACIA DE SÃO JOSÉ DE ITABORAÍ (PALEOCENO SUPERIOR), RIO DE JANEIRO

LÍLIAN PAGLARELLI BERGQVIST & ANA CAROLINA FORTES BASTOS

Laboratório de Macrofósseis, Departamento de Geologia, CCMN, UFRJ, Av. Athos da Silveira Ramos, 274, 21.941-916, Rio de Janeiro RJ. [bergqvist@geologia.ufrj.br](mailto:bergqvist@geologia.ufrj.br); [carolbastos@gmail.com](mailto:carolbastos@gmail.com)

**RESUMO** – *Colbertia magellanica* é uma das espécies mais abundantes da bacia de Itaboraí, Paleoceno superior do Rio de Janeiro. Estudos têm demonstrado ser possível interpretar se a postura do membro posterior de um mamífero extinto, em posição descanso, é plantigrada ou digitigrada, a partir de análises estatísticas de algumas medidas do esqueleto e tomando como padrão medidas de mamíferos atuais. Assim, empregando esta mesma metodologia, 11 medidas foram tomadas em seis metatarsais III, 22 astrágilos e 22 calcâneos de *Colbertia magellanica*. As medidas foram analisadas por Análise de Componentes Principais (ACP) e Análise de Função Discriminante (AFD). A ACP não conseguiu separar as formas plantigradas das digitigradas, mas a AFD indicou, com 92,5% de probabilidade, uma postura plantigrada para *C. magellanica*. A morfologia dos ossos do tarso de *C. magellanica* foi comparada com a de *Protoplapterna ellipsodontoides*, um litopterno da bacia de Itaboraí, cuja postura locomotora (digitigrada) foi inferida pelo mesmo método. Algumas feições que distinguem os dois táxons são: (i) as cristas da tróclea são profundas e bem definidas no astrágalo de *P. ellipsodontoides*, enquanto que a tróclea é rasa, com cristas pouco marcadas, no de *C. magellanica*; (ii) a região anterior às facetas astragalares do calcâneo de *P. ellipsodontoides* é mais longa que no de *C. magellanica*; e (iii) da mesma forma, o metatarsal III é proporcionalmente mais longo naquela espécie do que nesta. Com base nos ossos analisados, não se pode inferir com segurança o hábito locomotor de *C. magellanica*.

**Palavras-chave:** Notoungulata, bacia de Itaboraí, Paleoceno, Rio de Janeiro.

**ABSTRACT** – FOOT POSTURE OF *COLBERTIA MAGELLANICA* (MAMMALIA, NOTOUNGULATA) FROM SÃO JOSÉ DE ITABORAÍ BASIN (UPPER PALEOCENE), RIO DE JANEIRO. *Colbertia magellanica* is one of the most common species of the Itaboraí Basin, upper Paleocene of Rio de Janeiro State. Some studies demonstrated that it is possible to determine the resting foot posture of a fossil mammal as plantigrade or digitigrade employing measurements of extant mammals and statistical analysis. Following this methodology, 11 measurements were taken from six metatarsals III, 22 astragali and 22 calcanea of *C. magellanica*. Principal Components Analysis and Discriminant Function Analysis were performed. The Principal Components Analysis was not successful in separating plantigrade and digitigrades forms, but the Discriminant Function Analysis classified 92,5% of known cases correctly and *C. magellanica* as a plantigrade mammal. *Colbertia magellanica* tarsal morphology was compared with *Protoplapterna ellipsodontoides*, a litoptern from Itaboraí Basin with digitigrades foot posture. The main differences are: (i) the astragalus of *P. ellipsodontoides* has a deep astragalar trochlea while in *C. magellanica* the trochlea is wide and shallow; (ii) in the calcaneum of *P. ellipsodontoides* the portion anterior to astragalar facets is longer than in *C. magellanica*, but the shaft is longer in this species; and (iii) metatarsal III is proportionately longer in *P. ellipsodontoides*. The locomotor habit of *C. magellanica* can not be confidently suggested based solely on the analyzed bones.

**Key words:** Notoungulata, Itaboraí Basin, Paleocene, Rio de Janeiro.

### INTRODUÇÃO

Durante a maior parte da era Cenozóica, a América do Sul esteve isolada biótica e geograficamente das demais massas continentais. Esse período de tempo, conhecido como um período de “isolamento esplêndido” (*splendid isolation sensu* Simpson, 1980), possibilitou o florescimento de uma série de linhagens endêmicas no continente, algumas ainda com representantes atuais, outras totalmente extintas ao final do Pleistoceno. Dentre estas, se destaca a ordem Notoungulata,

o mais diverso e dominante grupo de mamíferos endêmicos da América do Sul (Cifelli, 1985), com mais de 150 gêneros distribuídos em 14 famílias (McKenna & Bell, 1997).

A Bacia de São José de Itaboraí, no Estado do Rio de Janeiro, é a única bacia brasileira a preservar o registro do início do florescimento dos mamíferos ocorrido nos primórdios deste isolamento. Localizada no município de Itaboraí, a bacia de Itaboraí é uma das menores bacias brasileiras, com cerca de 1.000 m de comprimento e 500 m de largura. Ela foi preenchida por diferentes tipos de rochas

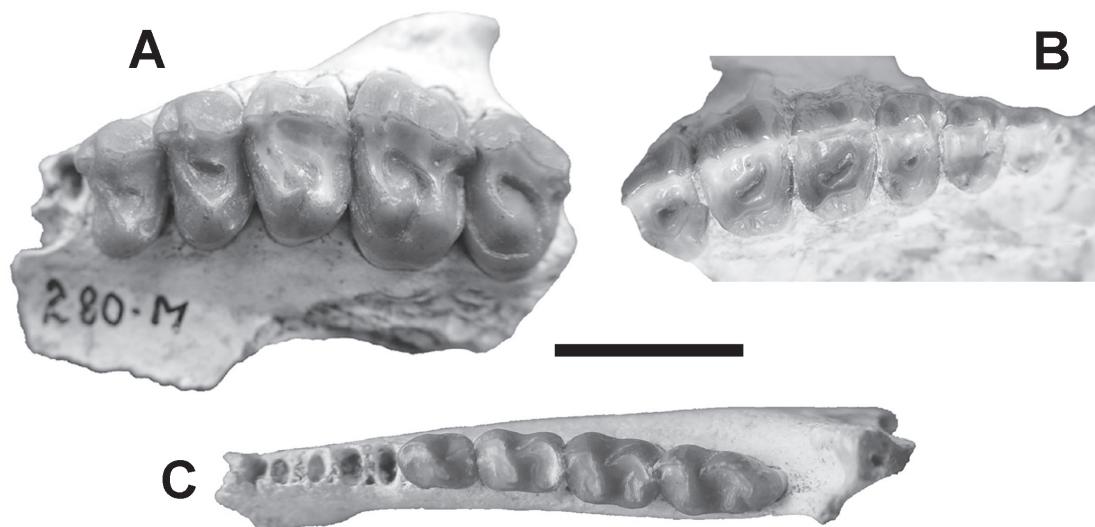
calcárias cortadas verticalmente por canais de dissolução, onde a maior parte dos fósseis de vertebrados foi coletada. Apesar das reduzidas dimensões, possui uma biota bastante diversificada, com mais de 80 gêneros de vegetais, gastrópodes, anfíbios, répteis, aves e mamíferos. Estes últimos constituem o grupo mais abundante e diverso presente na bacia, seguidos pelos gastrópodes. Os fósseis, de modo geral, estão muito bem preservados, mas os esqueletos das diversas espécies de vertebrados foram encontrados dissociados e misturados (Bergqvist, 1996; Bergqvist *et al.*, 2006). Com base na sua mastofauna, a bacia de Itaboraí tem sido datada como de idade Itaboraiense (58 Ma; Bergqvist *et al.*, 2006).

Os Notoungulata, ou ungulados do sul, surgiram no final do Paleoceno, atingiram seu apogeu no Oligo-Mioceno e se extinguiram no final do Pleistoceno (Cifelli, 1985). De acordo com McKenna & Bell (1997), os Notoungulata compreendem as subordens Notioprogonia, Toxodontia, Typotheria e Hegetotheria. Segundo Cifelli (1993), os Notioprogonia seriam parafiléticos, e Reguero & Castro (2004) e Rose (2006) questionam a validade de Hegetotheria como uma subordem distinta de Typotheria. Os membros da ordem Notoungulata compartilham diversas sinapomorfias (ver Cifelli, 1993), sendo as da região auditiva reconhecidas desde os estudos de Roth (1903). Os notoungulados são bastante diversificados, tendo ocupado na América do Sul a maioria dos nichos que os artiodáctilos e perissodáctilos ocuparam no Hemisfério Norte (Rose, 2006). Os Typotheria, subordem a qual pertence *Colbertia*, são notoungulados de tamanho pequeno a mediano, com incisivos de crescimento contínuo (Cifelli, 1993).

Na bacia de Itaboraí, os notoungulados são um dos grupos mais abundantes, mas notavelmente menos diverso que os mais diversificados da época, os marsupiais (ver

Bergqvist *et al.*, 2006). Estão representados na bacia por apenas três espécies: *Colbertia magellanica* (Price & Paula-Couto, 1950), a maior, mais abundante e uma das primeiras espécies definidas na bacia; *Itaboraitherium atavum* (Paula-Couto, 1954), a menor e mais rara espécie de notoungulado, e *Othnielmarshia pristina* (Paula-Couto, 1978), com abundância e tamanho intermediário entre as duas outras espécies (Figura 1). As duas primeiras espécies pertencem à família Oldfieldthomasiidae, da subordem Typotheria, enquanto *O. pristina* foi abrigada na família Henricosborniidae, subordem Notioprogonia (McKenna & Bell, 1997). Reguero & Castro (2004) excluíram os Oldfieldthomasiidae dos Typotheria, mas como, até o momento, nenhuma publicação indicou o novo posicionamento da família, seguir-se-á neste trabalho a visão tradicional de McKenna & Bell (1997).

*Colbertia magellanica* foi originalmente definida como *Henricosbornia magellanica* (Price & Paula-Couto, 1950), mas posteriormente transferida para o novo gênero *Colbertia*, na nova combinação *C. magellanica* (Paula-Couto, 1952). Como todas as demais espécies de mamíferos de Itaboraí (com exceção de *Carodnia vieirai* Paula-Couto, 1952), *C. magellanica* foi definida com base em caracteres exclusivamente dentários (ver também Paula-Couto, 1978). Estudando o padrão morfológico dos diversos astrágilos e calcâneos de mamíferos da bacia de Itaboraí, Cifelli (1983) atribuiu um determinado padrão de astrágilos e calcâneos a *C. magellanica*. Bergqvist (1996) ampliou o conhecimento do esqueleto pós-craniano, associando diversos outros ossos a esta espécie. Esta associação foi testada por Bergqvist *et al.* (2007), através da comparação com o esqueleto de *Colbertia lumbrense* Bond, 1981. Somente a associação proposta para o fêmur foi refutada.



**Figura 1.** Notoungulados da bacia de Itaboraí (todos em vista oclusal). **A**, DGM 280M, fragmento de maxilar esquerdo com P3-M3 de *Colbertia magellanica*; **B**, DGM 400M, fragmento de maxilar direito com P2-M3 de *Othnielmarshia pristina*; **C**, DGM 408-M, ramo mandibular direito com p4-m3 de *Itaboraitherium atavum*. Escala = 1 cm.

**Figure 1.** Notoungulates from the Itaboraí Basin (all in occlusal view). **A**, DGM 280M, fragment of left maxilar with P3-M3 of *Colbertia magellanica*; **B**, DGM 400M, fragment of right maxilar with P2-M3 of *Othnielmarshia pristina*; **C**, DGM 408-M, right dentary with p4-m3 of *Itaboraitherium atavum* (DGM 408-M). Scale bar = 1 cm.

A grande maioria dos trabalhos sobre os fósseis da bacia de Itaboraí tem caráter sistemático ou taxonômico, sendo ainda poucos os relacionados a interpretações funcionais da biota. Também pouco se conhece sobre as adaptações locomotoras dos notoungulados (Croft & Anderson, 2007). Com base na metodologia proposta por Carrano (1997), Bastos & Bergqvist (2007) interpretaram a postura locomotora do litopterno *Protoplapterna ellipsodontoides* Cifelli, 1983. Assim, constitui-se objetivo deste trabalho a interpretação da postura locomotora de *C. magellanica* a partir da mesma metodologia aplicada para *P. ellipsodontoides*.

Como as espécies de Itaboraí são conhecidas essencialmente por dentes e ossos desarticulados, a interpretação da postura locomotora fornece subsídios não apenas para a reconstrução em vida, mas também colabora para o entendimento do provável nicho ecológico desta, se constituindo numa das peças para a reconstrução paleoambiental da bacia de Itaboraí.

*Colbertia magellanica*, juntamente com *P. ellipsodontoides*, compreendem as duas espécies melhor representadas em Itaboraí, em termos de variedade e de quantidade de elementos preservados. Todavia, a escolha de *C. magellanica* para interpretação da postura locomotora não se deveu apenas pela quantidade e diversidade de material, mas também por seus ossos tarsais apresentarem morfologia bem distinta de *P. ellipsodontoides*, o que leva a supor, *a priori*, que *C. magellanica* possuiria uma postura locomotora distinta daquela espécie. Se esta diferença morfológica for estatisticamente confirmada como indicativa de uma postura distinta da proposta para *P. ellipsodontoides*, a validade da metodologia proposta por Carrano (1997) no reconhecimento de posturas de mamíferos extintos, mesmo com menor número de variáveis do que a proposta original fica confirmada.

## MATERIAL E MÉTODOS

O material compreendeu 53 ossos de *C. magellanica* (Figura 2), incluindo cinco metatarsos III, 22 calcâneos e 26 astrágilos, pertencentes à coleção de mamíferos do Departamento Nacional da Produção Mineral, no Rio de Janeiro, e à coleção do Museu de Ciências Naturais, da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.

A metodologia utilizada neste trabalho seguiu a proposta de Carrano (1997) que, a partir de análises multivariadas de algumas medidas de ossos do membro posterior de 61 espécies de mamíferos recentes, conseguiu reconhecer estatisticamente se a postura do membro posterior de um mamífero, em posição descanso, é plantigrada ou digitigrada. A metodologia foi testada pelo próprio autor na predição da postura de fósseis pleistocênicos *Macrauchenia* (Litopterna) e *Smilodon* (Carnivora), que foram incluídas nas análises realizadas neste trabalho, aumentando o número de casos considerados para 63.

Em virtude da limitação de material, somente 12 (vide Apêndice 1 e Figura 3) das 17 medidas originais foram tomadas: oito no astrágalo (PTA, DCT1 e DCT2, DCT, DCA1, DCA2, CTA, CTAs); duas no calcâneo (LTC, CTC); e duas no



**Figura 2.** Ossos medidos de *C. magellanica*. **A**, metatarso III; **B**, calcâneo; **C**, astrágalo.

**Figure 2.** Measured bones of *C. magellanica*. **A**, metatarsal III; **B**, calcaneum; **C**, astragulus.

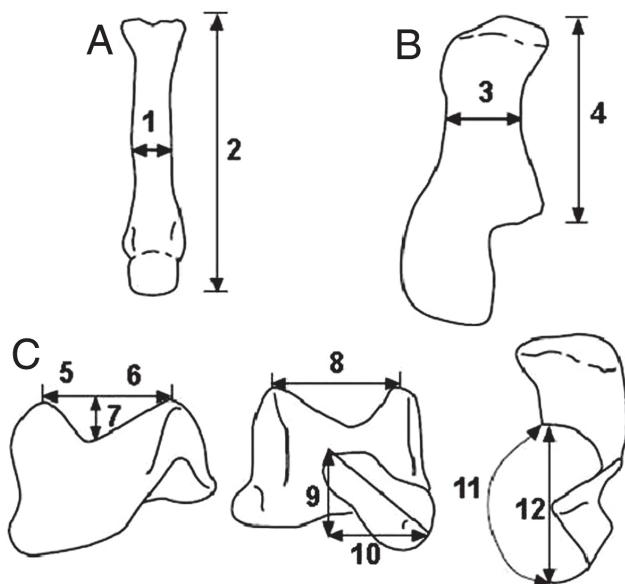
metatarso (LM3, CM3). Os valores e descrições das medidas tomadas podem ser vistos no Apêndice 1 e Figura 3.

As medidas lineares de 1 a 4 foram realizadas diretamente no fóssil com o auxílio de um paquímetro digital Mitutoyo, com precisão de 0,05 mm, e a medida curvilínea 11 foi realizada com o auxílio de fios de cobre. Devido ao pequeno tamanho dos ossos, algumas medidas foram obtidas sobre imagens digitais. Para obtenção destas imagens os ossos foram posicionados lado a lado em uma cama de massa de modelar e digitalizados ou fotografados nas vistas necessárias. As medidas lineares 5 a 10 e 12 foram obtidas a partir das imagens digitais, com o auxílio do programa CorelDraw 12.

A média de cada medida obtida para *C. magellanica*, juntamente com as medidas das 63 espécies de mamíferos realizadas por Carrano (1997), foram analisadas estatisticamente com o auxílio do programa Statistica 6.0. Visando reduzir o efeito do tamanho na variabilidade (Gingerich, 1974), as análises foram realizadas com as medidas convertidas em logaritmo natural. Segundo a metodologia de Carrano (1997), a primeira análise realizada foi a Análise de Componentes Principais (ACP), que objetiva reduzir o número de variáveis que necessitam ser consideradas, a um pequeno número de índices (componentes principais), que são combinações lineares das variáveis originais (Manly, 2000). A seguir, os dados foram submetidos à Análise de Função Discriminante (ADF), que busca descobrir se é possível separar dois ou mais grupos com base nas medidas disponíveis (Manly, 2000).

## RESULTADOS

Como também constatado por Bastos & Bergqvist (2007) para *P. ellipsodontoides*, a ACP falhou na separação das duas posturas locomotoras (plantigrada e digitigrada) e na indicação da provável postura de *C. magellanica*. Ainda que



**Figura 3.** Medidas utilizadas na análise. **A**, metatarso III em vista dorsal; **B**, calcâneo esquerdo em vista lateral; **C**, astrágalo direito em vistas proximal, distal e lateral. Medidas: 1= LM3; 2= CM3; 3= LTC; 4= CTC; 5= DCT1; 6= DCT2; 7= PTA; 8= DCT; 9= DCA1; 10=DCA2; 11= CTA; 12= CTAs (mod. de Carrano, 1997).

**Figure 3.** Measurements employed in the analysis. **A**, metatarsal III in dorsal view; **B**, left calcaneum in lateral view; **C**, right astragulus in proximal, distal and lateral views. Measurements: 1= LM3; 2= CM3; 3= LTC; 4= CTC; 5= DCT1; 6= DCT2; 7= PTA; 8= DCT; 9= DCA1; 10=DCA2; 11= CTA; 12= CTAs (mod. from Carrano, 1997).

na proposta de Carrano (1997) observa-se uma área de superposição entre as duas posturas, nas análises aqui realizadas a superposição foi quase total, certamente consequência da exclusão de algumas das variáveis utilizadas por Carrano (2007).

Diferentemente, a AFD demonstrou uma significante habilidade de predizer a postura dos dois grupos ( $\bar{e}$  de Wilkson: 0,3565;  $\bar{e}^2$ : 57,24; gl: 11; F(11,51): 8,37;  $P < 0,0001$ ; Correlação Canônica: 0,802). Ela foi eficiente na predição da postura em 90,5% dos casos (táxons) incluídos na análise – ou seja, somente seis dos 63 táxons utilizados por Carrano (1997) foram classificados erroneamente. Com relação a *C. magellanica*, a probabilidade de este possuir postura locomotora plantigrada foi superior a 92,5%. De acordo com esta análise, as variáveis com maior peso na separação das duas posturas e na predição da postura de *C. magellanica* como plantigrado foram: LCT, CTA, CTAs e DCT1 (ver Tabela 1). Destas, a primeira é referente ao calcâneo, enquanto as demais são medidas do astrágalo. Em *P. ellipsodontooides*, corroborando as conclusões de Carrano (1997), medidas do astrágalo, calcâneo e metatarsal III contribuíram para a definição da postura desta espécie como digitigrada. Diferentemente, em *C. magellanica*, a morfologia do astrágalo foi determinante na indicação da postura locomotora.

Os valores canônicos (fatores da função discriminante) gerados pela AFD para as medidas dos animais plantigrados e digitigrados foram interpolados num diagrama tipo *box plot* para as duas medidas, mostrando que o valor canônico de *C.*

**Tabela 1.** Coeficiente canônico das variáveis na Análise de Função Discriminante.

**Table 1.** Canonical coefficient of variables in the Discriminant Function Analysis.

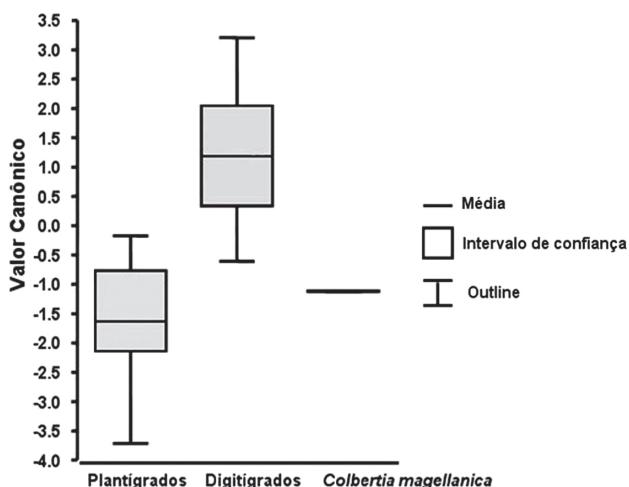
	Valor Standardizado		Valor Bruto
LTC	2,595304526	LTC	3,927233955
CTA	1,660538848	CTA	2,630264084
CTAs	1,287632928	CTAs	2,059368548
DCT1	1,223944655	DCT1	1,733858491
PTA	0,972106533	PTA	1,556619326
CTC	0,934535532	CTC	1,430460672
LM3	0,82422518	LM3	1,150591272
DCA1	0,707225739	CM3	1,111288478
CM3	0,624102048	DCA1	1,039810127
DTC2	0,531575041	DCT2	0,756502372
DCA2	0,320123511	DCA2	0,467233352

*magellanica* encontra-se dentro do intervalo relacionado à postura plantigrada (Figura 4).

## DISCUSSÃO

Como suposto *a priori* pela distinta morfologia, a postura de *C. magellanica* foi confirmada estatisticamente como plantigrada. A comparação com *P. ellipsodontooides*, cuja análise estatística indicou uma postura digitigrada (Bastos & Bergqvist, 2007), confirmou a existência de diferenças significativas entre os ossos analisados. Diferentemente de *P. ellipsodontooides*, o astrágalo de *C. magellanica* possui tróclea mais ampla, rasa e assimétrica, com crista lateral mais longa e desenvolvida do que a medial e eixo maior da cabeça paralelo ao eixo transversal da tróclea. A diferença no desenvolvimento e na extensão das cristas da tróclea (a lateral é mais projetada que a medial) faz com que a tibia se move sobre o menor raio (crista menor), o que possibilita o movimento médio-lateral do pé (Carrano, 1997). A instabilidade causada por este movimento é compensada pela grande abertura dos dedos dos animais plantigrados. Infelizmente, nem todos os ossos dos dedos de *C. magellanica* foram preservados e o formato das extremidades ainda é desconhecida para a espécie. O astrágalo de *C. magellanica* também apresenta uma fossa proximal contendo um grande forâmen astragalar superior, de função ainda questionável, mas certamente limitante do movimento de flexão plantar do pé. Este forâmen, segundo Wang (1993), é característico de animais com postura plantigrada. Como em outros notoungulados paleogênicos, o astrágalo de *C. magellanica* possui uma crista oblíqua no colo, denominada por Shockley & Flynn (2007) de “*tibial stop*”. Esta crista, por sua vez, limita o movimento de hiperflexão dorsal do pé. Um estudo realizado por estes autores concluiu que estas duas estruturas (forâmen astragalar superior e “*tibial stop*”) limitaram o movimento de flexão e extensão do pé de *Pleurostyłodon* (Notoungulata, Isotemnidae) a um ângulo de 55°.

O calcâneo de *C. magellanica* possui corpo mais robusto e comparativamente mais longo que em *P. ellipsodontooides*.



**Figura 4.** Diagrama dos valores canônicos para as posturas plantigrada, digitigrada com *C. magellanica* dentro do intervalo correspondente aos mamíferos plantigrados.

**Figure 4.** Box-plot of canonical values for platigrade and digitigrade posture with *C. magellanica* within the interval corresponding to plantigrade mammals.

(na relação comprimento do corpo/comprimento total). Quando o comprimento total é comparado ao comprimento do terceiro metatarso, o calcâneo de *C. magellanica* também se mostra mais longo que o de *P. ellipsodontoides*, pois o metatarso III de *C. magellanica* é relativamente menor, enquanto que o daquela espécie é mais longo.

A postura plantigrada é mecanicamente desenhada para mobilidade e transmissão de força (Carrano, 1997). O menor comprimento dos metatarsos favorece uma maior e mais eficiente força muscular, e o calcâneo mais longo cria uma maior força efetiva para um determinado esforço muscular. Assim, mamíferos plantigrados possuem uma passada menor e mais forte, com maior gasto de energia, e uma baixa velocidade de deslocamento.

Até a recente publicação de Shockley & Flynn (2007), nada se conhecia sobre a postura dos notoungulados primitivos. Estes autores revisaram o esqueleto apendicular de três isotemnídeos do Casamaiorense (Eoceno inferior) argentino (*Pleurostylodon*, *Thomashuxleya* e *Anisotemnus*) e concluíram que todos, inclusive uma forma indeterminada, possuíam postura plantigrada. Bergqvist (1996) forneceu uma listagem de todos os notoungulados com parte do esqueleto pós-craniano conhecido até aquele momento. Nenhum dos nove gêneros de idade oligocênica recebeu algum tipo de estudo morfológico fazendo inferências sobre sua postura, e poucos têm o esqueleto do pé completo e/ou articulado. Dentre estes, apenas dois possuem postura plantigrada, ainda que em um dos táxons esta seja questionável. Loomis (1914) forneceu uma breve descrição de *Prosotherium* e apresentou uma reconstituição do gênero numa postura plantigrada, a despeito da ausência de forâmen astragalar e cristas da tróclea do astrágalo marcadas e simétricas. É possível que o hábito plantigrado proposto tenha sua origem nas semelhanças encontradas por Loomis (1914) entre este gênero e *Pachyrukhos*, uma forma miocênica de hábito saltatorial e,

consequentemente, plantigrada (Reguero *et al.*, 2007). A postura plantigrada de *Asmodeus* foi sugerida por Shockley & Flynn (2007). A mesma tendência para o desenvolvimento de uma postura digitigrada se repete no Mioceno, exceto por *Homalodotherium* (Scott, 1930) e *Pachyrukhos* (Sinclair, 1909), sendo que neste último a condição plantigrada, como mencionado acima, é uma condição derivada relacionada às adaptações ao hábito saltatorial.

Shockley & Flynn (2007) observaram que a extremidade posterior dos notoungulados eocênicos é muito pouco modificada do padrão típico dos Ferungulata e de outros Eutheria primitivos, e sugerem que eles evoluíram de um ancestral digitigrado pentadáctilo. A postura plantigrada inferida para *C. magellanica* corrobora a proposta destes autores.

Croft & Anderson (2007) listaram o modo de locomoção de algumas espécies de mamíferos recentes e Carrano (1997), o tipo de postura do membro posterior. Quando as duas listagens são confrontadas pode-se observar que, dos 12 mamíferos com postura plantigrada, 58,3% possuem hábito arbóreo, 33,3% são semifossoriais e os restantes 8,4% divididos entre generalistas e saltadores. Sem um estudo mais aprofundado dos membros anteriores, das falanges ungueais e da relação de ossos, não se pode afirmar com segurança qual o modo de locomoção de *C. magellanica*. O que se pode sugerir com mais segurança é que *C. magellanica*, devido à diferente postura e ao modo de locomoção, não ocupava o mesmo habitat que *P. ellipsodontoides*.

## CONCLUSÃO

A postura plantigrada do membro posterior de *C. magellanica* foi indicada pela análise de função discriminante (AFD) e corroborada pela morfologia dos ossos do tarso, a qual se mostrou bem distinta da de *P. ellipsodontoides* que apresenta postura digitigrada. Seguramente, *C. magellanica* e *P. ellipsodontoides* possuíam hábito locomotor distintos, mas sem a análise de outros ossos do esqueleto apendicular não se pode afirmar com precisão o modo de locomoção de *C. magellanica*.

## AGRADECIMENTOS

Ao CNPq e Instituto Virtual de Paleontologia/FAPERJ pelas bolsas de Produtividade e Iniciação Científica.

## REFERÊNCIAS

- Bastos, A.C.F. & Bergqvist, L.P. 2007. A postura locomotora de *Protolipterna ellipsodontoides* Cifelli, 1983 (Mammalia: Litopterna: Prolipternidae) da bacia de São José de Itaboraí, Rio de Janeiro (Paleoceno superior). *Anuário do Instituto de Geociências*, 30(1):52-60.
- Bergqvist, L.P. 1996. Reassociação do pós-crânio às espécies de ungulados da bacia de S. J. de Itaboraí (Paleoceno), Estado de Rio de Janeiro, e filogenia dos “Condylarthra” e ungulados sul-americanos com base no pós-crânio. Programa de Pós-Graduação em Geociências, UFRGS, Tese de Doutorado, 406 p.

- Bergqvist, L.P.; Moreira, A.L. & Pinto, D.R. 2006. *Bacia de São José de Itaboraí-75 anos de história e ciência*. Rio de Janeiro, CPRM- MMe, 81 p.
- Bergqvist, L.P.; Furtado, M.R.; Souza, C.P. & Powell, J.E. 2007. *Colbertia magellanica* (bacia de Itaboraí, Brasil) x *Colbertia lumbrense* (Grupo Salta, Argentina): a morfologia pós-craniana confrontada. In: I.S. Carvalho; R.C.T. Cassab; C. Schwanke; M.A. Carvalho; A.C.S. Fernandes; M.A.C. Rodrigues; M.S.S. Carvalho; M. Arai & M.E.Q. Oliveira (eds.) *Paleontologia: Cenários de Vida*, v. 1, Editora Interciêncie, p. 765-775.
- Bond, M. 1981. Un nuevo o Oldfieldthomasiidae (Mammalia, Notoungulata) del Eocene inferior (Fm Lumbreña, Grupo Salta) del NW argentino. In: CONGRESSO LATINO-AMERICANO DE PALEONTOLOGIA, 2, 1981. *Anais*, Porto Alegre, p. 521-536.
- Carrano, M.T. 1997. Morphological indicators of foot in mammals: A statistical and biomechanical analysis. *Zoological Journal of Linnean Society*, **121**(1):77-104.
- Cifelli, R.L. 1983. Eutherian tarsals from the late Paleocene of Brazil. *American Museum Novitates*, **2761**:1-31.
- Cifelli, R.L. 1985. South American ungulate evolution and extinction. In: F.G. Stehli & S.D. Webb (eds.) *The great American biotic interchange*, Plenum Press, p. 249-266.
- Cifelli, R.L. 1993. The phylogeny of the native South American Ungulates. In: F.S. Szalay; M.J. Novacek & M. McKenna (eds.) *Mammal phylogeny - placentals*, Springer-Verlag, p. 195-216.
- Croft, D.A. & Anderson, L.C. 2007. Locomotion in the extinct notoungulate *Protypotherium*. *Palaeontology Electronica*, **11**(1):1-20.
- Gingerich, P.D. 1974. Size variability of the teeth in living mammals and the diagnosis of closely related sympatric fossil species. *Journal of Paleontology*, **48**(5):895-903.
- Loomis, F.B. 1914. *The Deseado Formation of Patagonia*. New Hampshire, The Runford Press, 232 p.
- Manly, B.F.J. 2000. *Multivariate statistical methods - A primer*. 2<sup>a</sup> ed., New York, Chapman & Hall, 215 p.
- McKenna, M. & Bell, S. 1997. *Classification of mammals above the species level*. 1<sup>a</sup> ed., New York, Columbia University Press, 631 p.
- Paula-Couto, C. 1952. Fossil mammals from the beginning of the Cenozoic in Brazil. Notoungulata. *American Museum Novitates*, **1568**:1-16.
- Paula-Couto, C. 1954. On a Notostylopoid from the Paleocene of Itaboraí, Brazil. *American Museum Novitates*, **1693**:1-5.
- Paula-Couto, C. 1978. Ungulados fósseis do Riochiquense de Itaboraí, RJ, Brasil. III - Notoungulata e Trigonostylopoidea. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **50**(2):219-226.
- Price, L.I. & Paula-Couto, C. 1946. Vertebrados fósseis do Eocene Inferior de Itaboraí. *Notas Preliminares e Estudos, Divisão de Geologia e Mineralogia*, **31**:1-3.
- Price, L.I. & Paula-Couto, C. 1950. Vertebrados fósseis do Eocene na bacia calcárea de Itaboraí. In: CONGRESSO PANAMERICANO DE ENGENHARIA DE MINAS E GEOLOGIA, 2, 1946. *Anais*, Petrópolis, SBG, 3:149-173.
- Reguero, M.A. & Castro, P.V. 2004. Un nuevo Trachytheriinae (Mammalia, Notoungulata) Del Deseadense (Oligoceno tardío) de Patagonia, Argentina: implicancias en la filogenia, biogeografía y bioestratigrafía de los Mesotheriidae. *Revista Geológica de Chile*, **31**(6):45-64.
- Reguero, M.A.; Dozo, M.T. & Cerdeño, E. 2007. A poorly known rodentlike mammal (Pachyrukhinae, Hegetotheriidae, Notoungulata) from the Deseadan (Late Oligocene) of Argentina. Paleoecology, biogeography, and radiation of the rodentlike ungulates in South America. *Journal of Paleontology*, **81**(6):1301-1307.
- Rose, K.D. 2006. *The beginning of the age of mammals*. Baltimore, The John Hopkins University Press, 428 p.
- Roth, S. 1903. Los ungulados sudamericanos. *Anales del Museo de La Plata*, **5**:1-36.
- Scott, W.B. 1930. A partial skeleton of *Homalodotherium* from the Santa Cruz beds of Patagonia. *Publications of Field Museum of Natural History, Geological Memoir*, **1**(1):7-34.
- Shockley, B.J. & Flynn, J.J. 2007. Morphological diversity in the postcranial skeleton of Casamayoran (?Middle to Late Eocene) Notoungulata and foot posture in notoungulates. *American Museum Novitates*, **3601**:1-26.
- Simpson, G.G. 1980. *Splendid isolation: The curious history of South American mammals*. New Haven, Yale University Press, 266 p.
- Sinclair, W.J. 1909. *Typhotheria of the Santa Cruz beds*. Princeton, The University of Princeton, 110 p. (Reports of the Princeton University Expedition to Patagonia, 1896-1899, v. 6, parte 1).
- Wang, X. 1993. Transformation from plantigrady to digitigrady: Functional morphology of locomotion in *Hesperocyon* (Canidae: Carnivora). *American Museum Novitates*, **3069**:1-23.

Received in August, 2008; accepted in March, 2009.

**Apêndice 1.** Medidas dos materiais: **PTA**, profundidade da tróclea do astrágalo; **DCT1**, **DCT2**, distância de cada crista até o nível do ponto mais profundo da tróclea do astrágalo; **DCT**, distância entre as cristas da tróclea ( $DCT = DCT1 + DCT2$ ); **DCA1**, distância do ângulo dorso-lateral da cabeça do astrágalo a uma linha imaginária paralela à tróclea, passando pelo ângulo plantomedial da cabeça; **DCA2**, distância do ângulo plantomedial da cabeça do astrágalo a uma linha imaginária perpendicular à tróclea passando pelo ângulo dorso-lateral da cabeça; **CTA**, curvatura da tróclea do astrágalo; **CTAs**, comprimento da tróclea do astrágalo; **LTC**, largura da tuberosidade do calcâneo na região média; **CTC**, comprimento da tuberosidade do calcâneo; **LM3**, largura do metatarsal III na região média; **CM3**, comprimento do metatarso III.

**Appendix 1.** Measurements of the material: **PTA**, depth of the astragalar trochlea; **DCT1**, **DCT2**, distance from each crista to the level of the deepest point of astragalar trochlea; **DCT**, distance between the trochlear cristae ( $DCT = DCT1 + DCT2$ ); **DCA1**, distance of the dorsolateral angle of astragalar head to a parallel imaginary line to the trochlea, crossing the head plantomedial angle; **DCA2**, distance of the plantomedial angle of the astragalar head to a perpendicular imaginary line to the trochlea, crossing the head dorsolateral angle; **CTA**, curvature of the astragalar trochlea; **CTAs**, length of the astragalar trochlea; **LTC**, width of the calcaneal tuberosity in the medial region; **CTC**, length of the calcaneal tuberosity; **LM3**, width of the metatarsal III in the medial region; **CM3**, length of the metatarsal III.

	<b>PTA</b>	<b>DCT1</b>	<b>DCT2</b>	<b>DCT</b>	<b>DCA1</b>	<b>DCA2</b>	<b>CTA</b>	<b>CTAs</b>	
<b>Astrágalo</b>	<b>MCT 1329M</b>	3,709	2,359	0,740	6,068	2,380	7,175	14,85	8,66
	<b>MCT 1330M</b>	3,068	2,742	0,639	5,810	1,031	8,278	14,57	8,97
	<b>MCT 1335M</b>	2,253	3,068	0,594	5,321	0,548	6,606	13,56	8,10
	<b>MCT 1337M</b>	2,594	3,172	0,579	5,766	0,172	7,634	11,50	7,37
	<b>MCT 1338M</b>	2,777	2,247	0,577	5,024	2,514	7,827	14,30	9,09
	<b>MCT 1339M</b>	2,754	2,915	0,381	5,669	3,766	6,548	12,72	8,62
	<b>MCT 1341M</b>	2,224	3,065	0,716	5,289	1,053	7,012	13,44	8,54
	<b>MCT 1342M</b>	2,281	2,226	0,462	4,507	1,375	6,519	13,23	7,20
	<b>MCT 1343M</b>	2,558	2,719	0,416	5,277	1,826	6,326	14,24	8,38
	<b>MCT 1344M</b>	2,731	3,215	0,566	5,946	2,428	7,784	12,95	7,72
	<b>MCT 1345M</b>	2,251	2,151	0,382	4,402	0,804	7,296	12,62	7,59
	<b>MCT 1347M</b>	2,650	1,567	0,543	4,217	1,106	6,713	13,46	7,62
	<b>MCT 1348M</b>	3,192	2,247	0,820	5,439	0,909	6,774	11,43	7,17
	<b>MCT 1349M</b>	2,523	2,397	0,531	4,920	1,079	6,609	11,60	6,93
	<b>MCT 1350M</b>	2,187	2,316	0,558	4,503	1,096	6,798	11,60	7,06
	<b>MCT 1351M</b>	2,380	2,552	0,516	4,932	2,965	6,433	13,03	8,22
	<b>MCT 1352M</b>	2,187	2,059	0,408	4,246	0,902	6,905	12,16	7,09
	<b>MCT 2361M</b>	3,031	3,050	0,668	6,081	3,249	6,099	13,57	7,16
	<b>MCT 2362M</b>	3,450	3,145	0,668	6,595	4,446	7,638	15,24	9,06
	<b>MCT 2363M</b>	2,459	2,326	0,382	4,785	2,394	6,441	11,40	6,78
	<b>MCT 2450M</b>	2,688	2,459	0,420	5,147	0,684	7,154	12,75	7,23
	<b>MCT 2451M</b>	2,288	2,516	0,458	4,804	1,653	5,757	12,34	6,40
	<b>MCT 2456M</b>	2,650	2,478	0,611	5,128	2,423	6,754	14,32	8,59
	<b>MCT 2457M</b>	2,726	3,164	0,783	5,890	2,337	7,923	15,04	9,62
	<b>MCT 2458M</b>	2,326	2,726	0,573	5,052	0,570	7,239	13,56	6,90
	<b>MCT 2459M</b>	2,059	2,145	0,451	4,204	0,342	6,982	11,15	6,50
		<b>LTC</b>	<b>CTC</b>						
<b>Calcáneo</b>	<b>MCT 1261M</b>	7,48	16,28						
	<b>MCT 1262M</b>	7,15	16,73						
	<b>MCT 1263M</b>	8,21	15,43						
	<b>MCT 1264M</b>	8,47	18,07						
	<b>MCT 1265M</b>	7,07	13,37						
	<b>MCT 1273M</b>	7,30	17,80						
	<b>MCT 1275M</b>	7,74	20,09						
	<b>MCT 1276M</b>	7,92	18,08						
	<b>MCT 1279M</b>	8,78	16,48						
	<b>MCT 1293M</b>	6,57	16,33						
	<b>MCT 1278M</b>	7,58	17,14						
	<b>MCT 1280M</b>	6,88	14,00						
	<b>MCT 1292M</b>	6,62	12,24						
	<b>MCT 1298M</b>	6,74	12,05						
	<b>MCT 1300M</b>	6,71	12,09						
	<b>MCT 2581M</b>	7,82	19,05						
	<b>MCT 2582M</b>	6,73	16,07						
	<b>MCT 2583M</b>	5,74	11,20						
	<b>MCT 2584M</b>	7,89	14,73						
	<b>MCT 2585M</b>	7,31	13,71						
	<b>MCT 2586M</b>	8,14	16,56						
	<b>MCT 2587M</b>	6,12	14,30						
		<b>LM3</b>	<b>CM3</b>						
<b>Metatarso III</b>	<b>MCT 1727M</b>	4,97	33,69						
	<b>MCT 1729M</b>	4,90	31,21						
	<b>MCT 1846M</b>	5,00	35,35						
	<b>MCT 1848M</b>	4,54	30,14						
	<b>MCT 1920M</b>	5,35	35,05						