

ESTUDOS BIOMECÂNICOS EM MANIRAPTORIFORMES PLANADORES

BIOMECHANICAL INVESTIGATIONS ON GLIDER MANIRAPTORIFORMES

Luiz Antonio LETIZIO, Reinaldo José BERTINI

Núcleo de Evolução e Paleobiologia de Vertebrados. Departamento de Geologia. Instituto em Geociências e Ciências Exatas.
Universidade Estadual Paulista – UNESP, Câmpus de Rio Claro. Avenida 24-A, 1.515. Rio Claro - SP.

E-mails: luiz.letizio@unesp.br; reinaldo.bertini@unesp.br

Introdução
Materiais e métodos
Resultados e discussões
Conclusões
Agradecimentos
Referências

RESUMO - Muitas adaptações são necessárias para que um animal cursorial terrestre desenvolva capacidade voadora plena. A capacidade de planar, mesmo sendo energeticamente mais simples, ainda exige uma série de adaptações morfológicas no sentido de desenvolver estruturas geradoras de sustentação e modificações no plano corporal do animal. O presente trabalho explora as características aerodinâmicas e biomecânicas de quatro morfótipos maniraptoriformes com prováveis capacidades planadoras: *Microraptor*, *Yi*, *Ambopteryx* e *Archaeopteryx*. O objetivo é levantar novos parâmetros para o entendimento da origem do voo em avianos. Para isto utilizam-se de modelos virtuais, criados a partir dos respectivos fósseis, e reconstruções propostas pela literatura, além de novas interpretações aqui discutidas. Desta forma se propõe o contexto evolutivo provável em que surgem os aerofólios membranosos em Scansoriopterygidae.

Palavras chaves: Biomecânica. Maniraptoriformes. Voo. Amniotas avianos.

ABSTRACT - Many adaptations are necessary to a terrestrial cursorial animal to develop full flying ability. The capability of glide, even being energetically simpler, it still demands a series of morphological adaptations to develop sustainment generative structures and modifications in the corporal plane of the animal. This contribution explores aerodynamic and biomechanic characteristics of four Maniraptoriformes morphotypes with probable gliding capabilities: *Microraptor*, *Yi*, *Ambopteryx* and *Archaeopteryx*. The objective is to raise new parameters to the comprehension of the flight origin in avian amniotes. To this it was utilized virtual models, created from the respective fossils, and reconstructions proposed by the literature, besides new interpretations discussed here. This way it is proposed the probable evolutive context where emerged the membranous airfoils in Scansoriopterygidae.

Keywords: Biomechanic. Maniraptoriformes. Flight. Avian amniotes.

INTRODUÇÃO

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

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

O grupo como um todo, durante o Cretáceo, apresenta distribuição cosmopolita, e ocupa grande parte dos ecossistemas continentais do período. Deinonychosauria são interpretados como ocupando nichos ecológicos semelhantes, geralmente predadores de pequeno a médio portes, com fortes evidências para comportamento gregário, e possível estratégia de caça em grupo. As aves cretácicas vêm principalmente de depósitos

costeiros marinhos, ou eventualmente não marinhos (Elzanowski, 1983).

A postura bípede, como caractere basal no Grupo Eumaniraptoriformes, apresenta algumas vantagens evolutivas, principalmente a utilização dos membros anteriores para funções além da locomoção, como por exemplo a manipulação das presas, defesas intraespecífica e interespecífica, e posteriormente desenvolvimento de um aerofólio capaz de gerar sustentação e possibilitar o voo (Feduccia, 1999; Paul, 2002; Pontzer et al., 2009; Fowler et al., 2011). A capacidade de voar distingue-se da equivalente de planar pela possibilidade de sustentar o movimento por quanto tempo for necessário, através da aplicação de energia durante o voo. Difere do planeio, onde a energia é somente consumida, seja ela potencial gravitacional, como em *Draco volans* (Squamata) e *Glaucomyz* (Rodentia), ou cinética, como nos morfótipos de peixes-voadores (Exocoetidae, Beloniformes). Planar apresenta algumas vantagens pontuais, e funções bastante específicas,

como curtos deslocamentos entre árvores sem a necessidade de descer ao solo, ou evasão de predadores (Feduccia, 1999). São presentes características de animais planadores em alguns morfótipos de Maniraptoriformes, como em Microraptorinae (Xu et al., 2003) e possivelmente Scansoriopterygidae (Xu et al., 2015).

O voo auto impulsionado caracteriza uma vantagem evolutiva marcante. Trata-se da forma mais eficiente de deslocamento para animais terrestres em termos de velocidade, energia consumida em função da distância percorrida e capacidade de vencer barreiras físicas. Possibilita que o animal explore seu ambiente em três dimensões, alcançando recursos de difícil acesso para os demais organismos, permitindo abrigos mais seguros e ocupação de novos nichos ecológicos.

Poucos grupos animais desenvolveram plenamente tal competência, entre os vertebrados somente amniotas Eumaniraptoriformes avianos (Archosauria, Theropoda), Pterosauria (Archosauria), Chiroptera (Mammalia, Placentalia), e no âmbito dos invertebrados apenas os insetos (Insecta / Hexapoda, Pterygota) (Paul, 2002). Três hipóteses principais podem ser levantadas, a

MATERIAIS E MÉTODOS

O presente estudo aborda alguns morfótipos de maniraptoriformes com prováveis capacidades planadoras, sob uma perspectiva de comparação biomecânica com animais recentes de hábitos semelhantes aos propostos.

Também são analisados, em função de suas prováveis características aerodinâmicas e biomecânicas. Para isto foram realizadas análises a seguir.

Construção de modelos virtuais de *Archaeopteryx*, Microraptor, *Ambopteryx* e *Yi*, onde se simula conformação e posição dos aerofólios dos animais em voo, e como resultado onde se situaria o provável centro de massa do animal, para permitir a atividade voadora, com tal morfologia. O modelo virtual de *Microraptor* foi elaborado a partir da proposta anatômica de Xu et al. (2003).

O modelo de *Ambopteryx* foi elaborado através das proporções osteológicas do holótipo de Wang et al. (2019). O modelo de *Yi* foi elaborado utilizando a conjunção das proporções do holótipo (Xu et al.,

respeito da origem do voo no caso dos dinossaurianos.

(A) A partir de um ponto alto, seguido de planeio, de cima pra baixo,

(B) A partir de animais cursoriais, aumentando estabilidade e capacidade de saltar, de baixo para cima,

(C) Uso de asas rudimentares, no auxílio da escalada em superfícies inclinadas (Feduccia, 1999; Bundle & Dial, 2003).

As evidências para todas estas propostas são encontradas em registro fóssil e comportamento de animais recentes, o que mantém ainda aceso o debate nos dias de hoje, eventualmente com destaque maior para uma ou outra. Devido a isto é pertinente que não se descartem logo de início quaisquer propostas, em uma revisão a respeito do assunto. O trabalho aqui desenvolvido busca acrescentar parâmetros na discussão sobre as questões que envolvem a transição entre dinossauros não avianos e avianos. Utiliza como base plano corporal e parâmetros aerodinâmicos do planeio de alguns morfótipos, que exigiu profundas modificações anatômicas, e busca fornecer informações a respeito de ancestralidade e diversificação do grupo.

2015), para os membros anteriores, e as proporções dos membros posteriores presentes em *Ambopteryx*, uma vez que são ausentes no holótipo. O modelo de *Archaeopteryx* foi elaborado com base em uma réplica altamente acurada, disponível no Museu de Paleontologia e Estratigrafia Paulo Milton Barbosa Landim, situado na UNESP Rio Claro. Esta réplica, por sua vez, é baseada no espécimen de Berlin de *Archaeopteryx*. A figura 1 representa o procedimento aplicado a *Archaeopteryx*.

Para as medições e cálculos foram utilizados dois ‘softwares’ de processamento de imagem. “CorelDRAW X7”, para obtenção da silhueta dos aerofólios e aproximação com figuras poligonais para melhor processamento; “ImageJ”, para cálculo da área e medições necessárias para cálculos de centro de gravidade, ponto neutro e corda média aerodinâmica (MAC), realizados através da calculadora cgCalc, da plataforma online “eCalc”, disponível em <https://www.ecalc.ch/cgcalc.php>.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

As características aerodinâmicas dos morfótipos avaliados são observáveis na figura 2, onde MAC representa a corda média aerodinâmica, AC

o centro aerodinâmico, CG o centro de gravidade, NP o ponto neutro.

Microraptor foi analisado com duas abordagens

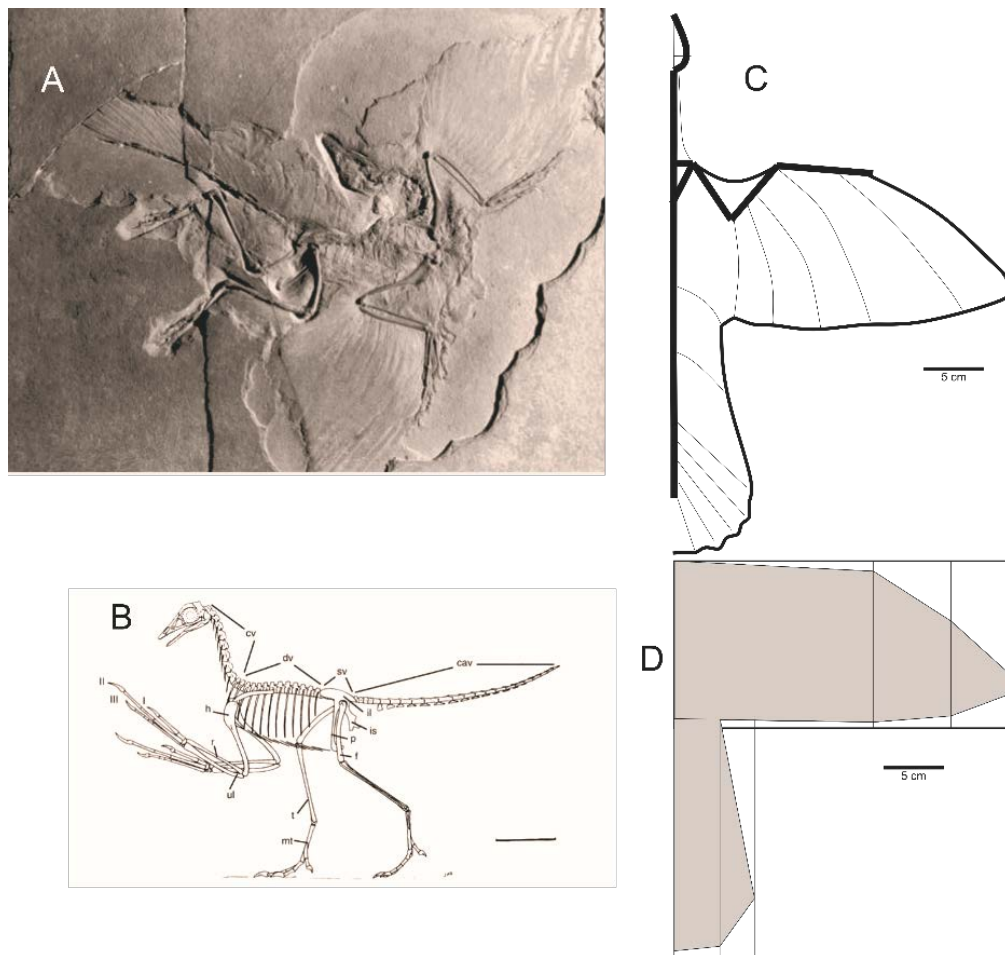


Figura 1 - A) Morfótipo fossilizado (Wheishampel et al., 2007). B) Proporções osteológicas do animal por Wheishampel et al. (2007). C) Reconstrução da morfologia externa com base nas proporções osteológicas e dimensões das penas preservadas. D) Aproximação geométrica da morfologia externa.

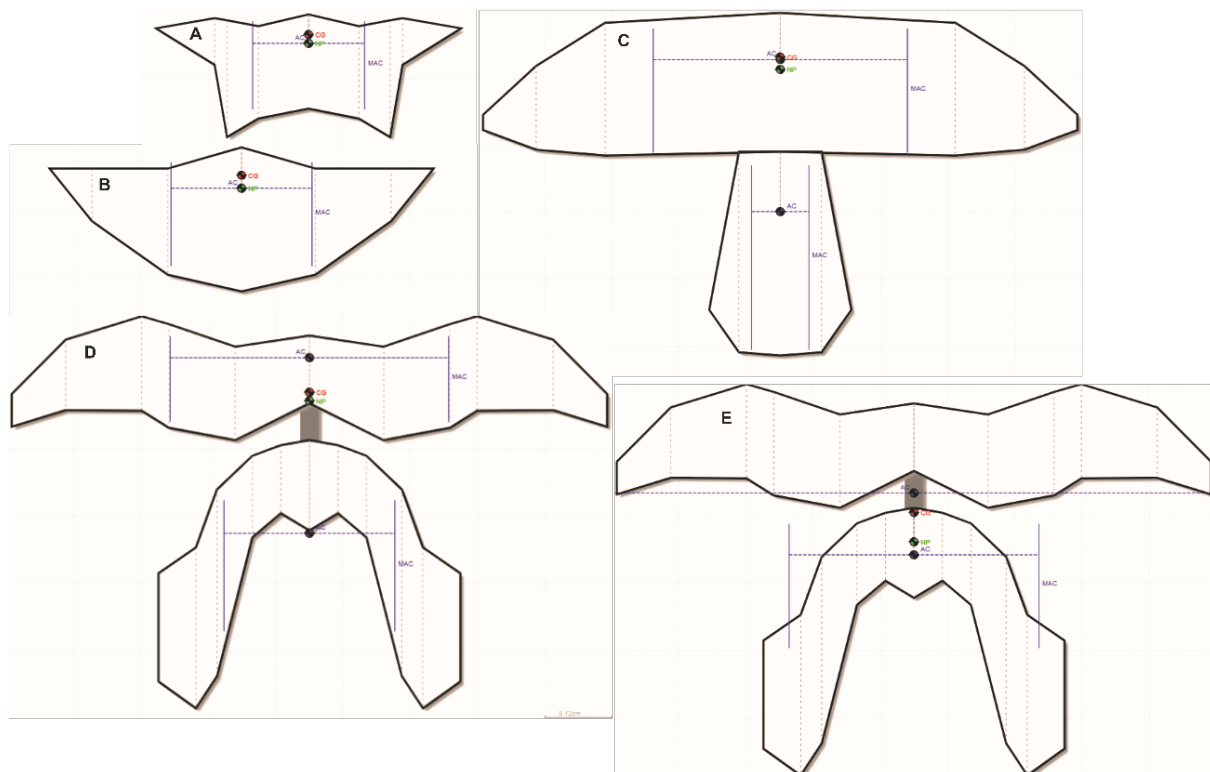


Figura 2 - Morfologias estudadas. A) *Yi*. B) *Ambopteryx*. C) *Archaeopteryx*. D) *Microraptor* (membro posterior como estabilizador) E) *Microraptor* (ambos os membros como aerofólios).

distintas. Na primeira se considera apenas o aerofólio do membro anterior como capaz de gerar sustentação, e o membro posterior como estabilizador. Na segunda ambos os membros atuam como superfícies geradoras de sustentação, e orientação e estabilização seriam realizadas pela cauda.

Isto se deve ao fato de que um animal semelhante a Microraptorinae, com aerofólios em ambos os membros, ou pelo menos superfícies com área significativa para realizar o paraquedismo, representaria o estágio evolutivo de um animal com ancestralidade cursorial próxima, e recém adaptado para hábito arborícola planador. Eumaniraptoriformes ainda em estágio inicial de evolução das características de voo não possuiriam o centro de gravidade adequado para capacidade voadora sustentada pelos membros anteriores, necessitando de superfícies auxiliares para gerar sustentação atrás do centro de gravi-

dade do animal. Microraptorinae apresentam centro de gravidade no meio do corpo, logo após o bordo de fuga das asas anteriores, segundo Dike et al. (2013), e por isto exige a presença de penas de voo em ambos os membros, possuindo assim quatro asas.

O trabalho de Alexander et al. (2010) conta com experimentação prática, a partir da construção de um modelo planador baseado em *Microraptor gui*. Dike et al. (2013) também construíram um modelo, mas o analisaram principalmente através de um túnel de vento físico. No entanto, a questão a respeito do trabalho de Dike et al. (2013) é que o centro de massa, considerado para o animal, é muito avançado em relação ao que se espera para um morfótipo recém evoluído de formas cursoriais, e basal quando comparado a outros animais cursoriais com longas caudas, como os demais Deinonychosauria.

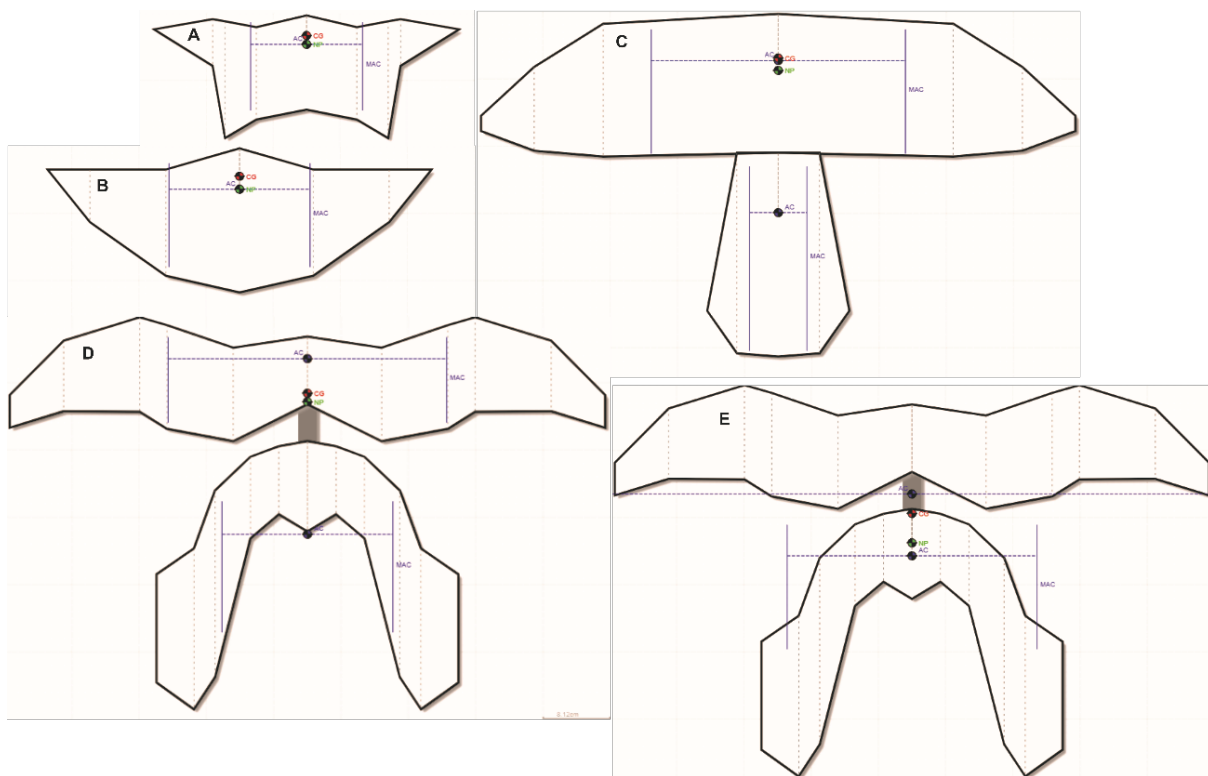


Figura 2 - Morfologias estudadas. **A)** *Yi*. **B)** *Ambopteryx*. **C)** *Archaeopteryx*. **D)** *Microraptor* (membro posterior como estabilizador) **E)** *Microraptor* (ambos os membros como aerofólios).

A posição dos aerofólios foi modificada, de forma a permitir capacidade voadora estável, fazendo com que os resultados indicassem melhor performance aerodinâmica, com os membros posteriores dispostos verticalmente. Koehl et al. (2011) consideram as asas posteriores ao centro de massa, em *Microraptor gui*, com funções puramente de controle da capacidade voadora, e investigam seus efeitos no

direcionamento do voo do animal.

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

permite manobras mais precisas em voo.

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

O centro de massa provável para um determinado animal voador é facilmente observado, pelo menos em relação a seu eixo horizontal, ao se investigar qual seria o centro de massa ideal para um determinado aerofólio ou conjunto de aerofólios. Para animais como *Microraptor gui*, o ponto ideal para o centro de massa situa-se entre os pontos neutros de cada aerofólio, sendo deslocado na direção de cada um em função da proporção entre suas respectivas áreas. Baseando-se na reconstrução de Xu et al. (2003) foram obtidos os dados presentes nas figuras 2 D e E.

Quando considerado o aerofólio posterior como mero estabilizador, sem capacidade de gerar sustentação, o algoritmo “*cgCalc*” retornou um centro de gravidade exatamente como proposto por Dike et al. (2013), ou seja, na margem terminal da asa anterior. No entanto, quando ambos os aerofólios são considerados portadores de perfil, e geradores de sustentação, o que seria muito mais aceitável, considerando a cauda responsável por orientação e estabilização, o resultado é como o esperado. O centro de gravidade se situa logo no início do bordo de ataque da asa posterior, acima da inserção do fêmur na cintura pélvica, como ocorre nos demais terópodos cursoriais não Eumaniraptoriformes (Jones et al., 2000). Assim evidencia a condição basal de Microraptorinae em relação a outras formas voadoras de Eumaniraptoriformes, e proximidade com formas não voadoras.

Os Scansoriopterygidae estudados, *Yi* e *Ambopteryx* apresentam, segundo seus respectivos descritores (Xu et al., 2015; Wang et al., 2019), a autapomorfia de um aerofólio membranoso sustentado principalmente por seus dígitos e elemento estiliforme. Trata-se de uma estrutura óssea especializada, que se articula com a porção distal da ulna. Sua origem no registro fóssil é no mínimo curiosa, levantando dúvidas sobre sua origem e estágios evolutivos prévios. Questiona-se assim o momento evolutivo da aquisição de

aerofólio sustentado principalmente por patágio, uma vez que diversos grupos maniraptoriformes, como Microraptorinae e Caudipterygidae (Feduccia & Czerkas, 2015), apresentam tal característica, mesmo que em dimensões não tão significativas.

A ausência de elemento estiliforme, nos Scansoriopterygidae menos derivados, pode ter relação com a origem de tal elemento ósseo. Se considerarmos a origem embrionária, de ossos longos em vertebrados, observa-se que existe o processo de ossificação endocondral, onde cartilagem se modifica em osso (Mackie et al., 2008).

Portanto é plausível supor que, em um primeiro estágio, o patágio, sustentado apenas pelo terceiro dígito, apresentasse certa flacidez, e não pudesse se estender por uma área muito grande, limitando a capacidade de planeio ou voo do animal. Em um segundo momento existiria um reforço de tecido conjuntivo, em uma distância intermédia entre o terceiro dígito e a face externa da ulna, modificando-se em um elemento estiliforme cartilaginoso. Em um terceiro momento se tornaria um novo elemento ósseo, capaz de sustentar um patágio mais amplo.

Caso semelhante é observável nos roedores recentes da Família Anomaluridae (Bonn & Schunke, 2005), como por exemplo *Anomalurus* (Figura 3), de hábitos arborícolas, mas que também possui adaptações para voo planado. Em seus membros anteriores existe uma estrutura cartilaginosa de forma semelhante ao elemento estiliforme de Scansoriopterygidae, com função de sustentar a membrana, mas se encontra em posição relativa distinta, se fixando na porção proximal do antebraço, não na porção distal, como em *Yi* e *Ambopteryx*.

A tradicional proposta de Xu et al. (2015), onde o patágio apenas se limita aos membros anteriores, em uma conformação semelhante às asas de amniotas avianos modernos (Figura 4), foi questionada por Padian (2015), devido ao plano corporal proposto apresentar uma parte significativa da massa do animal atrás do bordo de fuga do aerofólio. Também apresenta os membros completamente esticados, compondo assim o bordo de ataque da asa, condição não encontrada em nenhum outro grupo de maniraptoriforme com característica de voo planado ou auto impulsionado. Para planar somente com os membros anteriores, sem estruturas geradoras de sustentação na porção posterior do corpo, as regiões cefálica e cervical precisariam apresentar

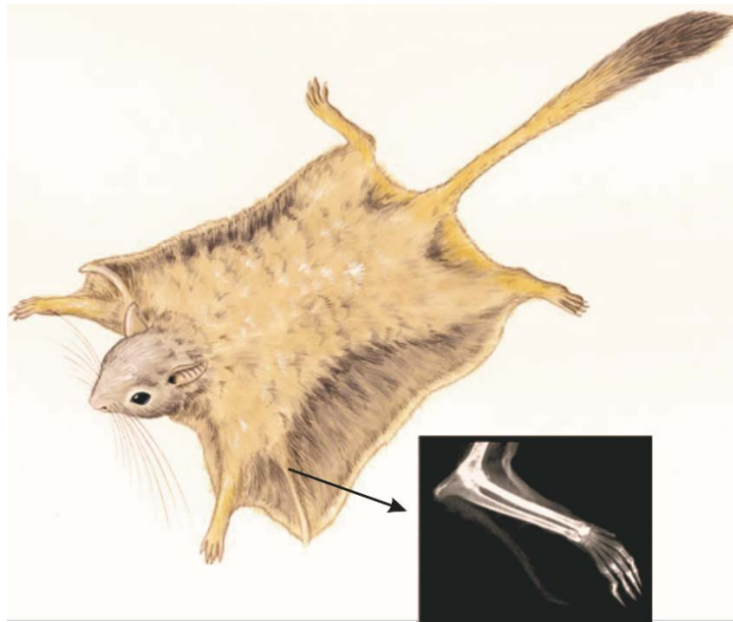


Figura 3 - *Anomalurus* em voo. Imagem de raio-X do antebraço, revelando o elemento estiliforme cartilaginoso em detalhe; adaptado de Endries (2007) e Coster et al. (2015).

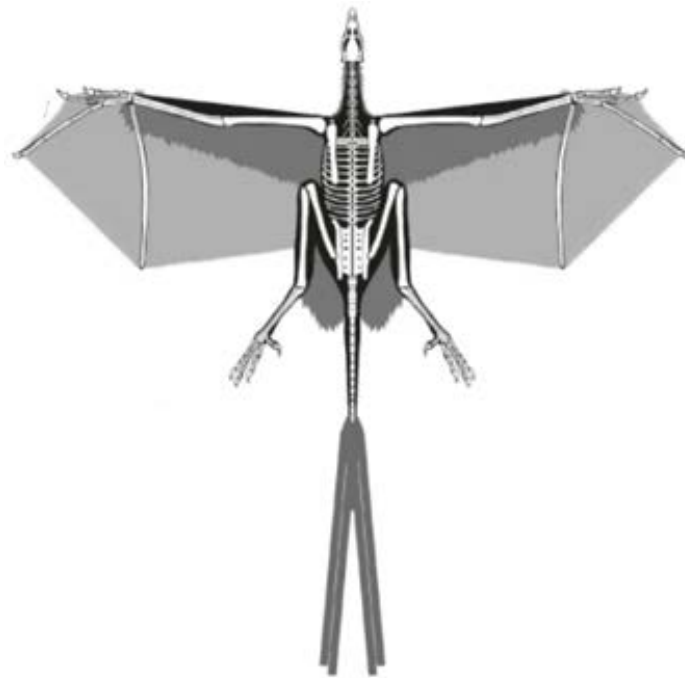


Figura 4 - Proposta de extensão do patágio em *Yi* por Xu et al. (2015).

massa igual ou semelhante ao restante do corpo. Em uma condição com patágio completo, a Corda Média Aerodinâmica ('MAC') do aerofólio é maior, cobrindo grande parte da distribuição de massa corporal do animal, e o centro de massa ideal se situa deslocado mais posteriormente.

Durante os experimentos realizados se considerou o patágio sustentado por ambos os membros, e para os morfótipos avançados *Yi* e *Amblopteryx*, o centro de massa resultou em uma posição torácica (cintura escapular), semelhante a Eumaniraptoriformes, com asas baseadas em penas de voo mais avançadas, reforçando a ideia

de um desenvolvimento de características de voo sofisticadas em mais de um grupo paralelamente. Membros anteriores completamente estendidos, sustentando o aerofólio, apresentam pouco suporte estrutural longitudinal para a musculatura, implicando em uma baixa capacidade de resistir a forças de torção do aerofólio.

As propostas anatômicas para Scansoriopterygidae, com evidências sólidas de aerofólio membranoso, são exemplificadas na figura 5, no entanto não se deve descartar a presença de aerofólio membranoso em formas onde o elemento estiliforme ósseo é ausente.

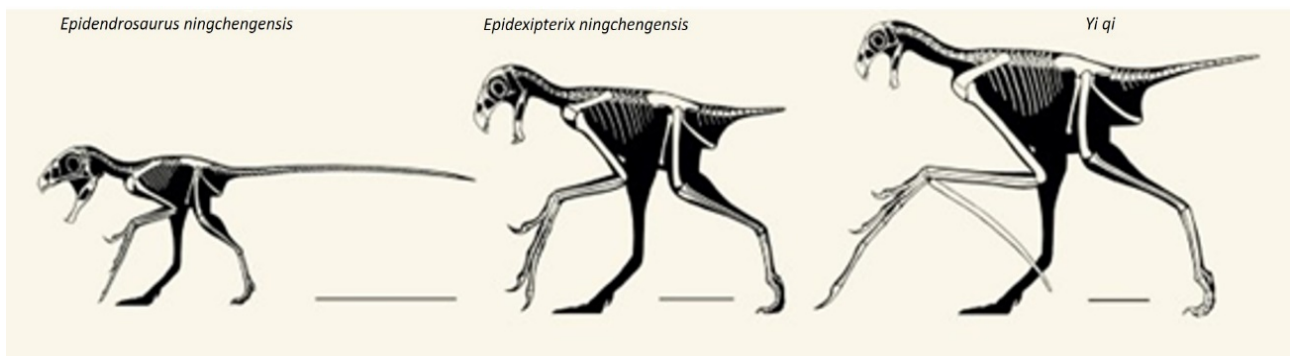


Figura 5 - Reconstrução de três morfótipos de Scansoriopterygidae por Padian (2015).

O problema é que nos casos de Scansoriopterygidae sem elemento estiliforme preservado é muito difícil prever a total extensão do patágio, em especial *Epidexipteryx*, cujo holótipo não apresenta a

porção terminal dos membros anteriores preservada, apesar de apresentar cauda reduzida, retrizes terminais e forte semelhança morfológica com *Yi*, como ilustrado na figura 6.

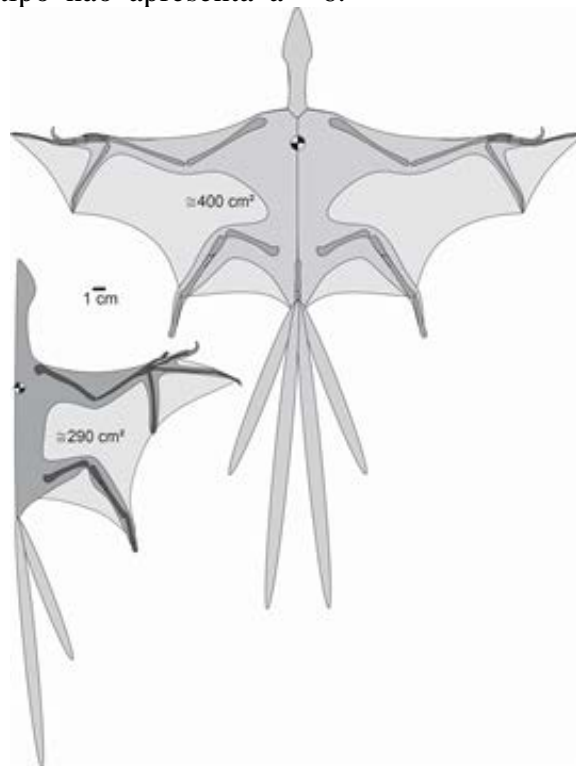


Figura 6 - Proposta morfológica para *Yi* (esquerda) e *Ambopteryx* (direita), representados na mesma escala.

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

adaptação para funções específicas. Como a condição encontrada em *Yi* se aproxima mais do que é encontrado em morfótipos sem elemento estiliforme, provavelmente *Ambopteryx* apresenta um estado derivado.

O mesmo procedimento, previamente discutido sobre o cálculo do centro de massa ideal para vôo, com base na morfologia externa, foi aplicado a *Archaeopteryx*, como visto na figura 7.

A transição do centro de massa do animal terópodo, que é cursorial bípede, para o animal voador com aerofólio apenas no membro anterior, exige uma série de adaptações morfológicas, envolvendo toda uma transformação no

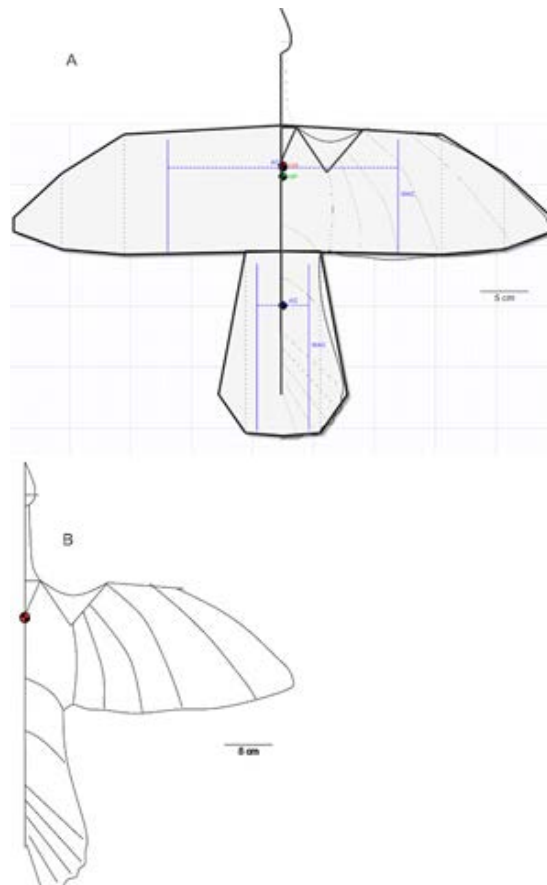


Figura 7 - **A**) Centro de Gravidade (CG), Centro Aerodinâmico (AC), Ponto Neutro (NP) e Corda Média Aerodinâmica (MAC), estimados para *Archaeopteryx*. **B**) Sobreposição do Centro de Gravidade (CG) com a base na escápula, em *Archaeopteryx*.

plano corporal do animal. Animais como Microraptorinae muito provavelmente se assemelham ao primeiro ancestral planador, uma vez que conseguem planeio estável com o centro de massa e plano corporal típico de terópodos, basal em relação ao ponto longitudinal de centro de massa encontrado em *Archaeopteryx* e demais avianos.

A posição do centro de massa prevista para o aerofólio em Scansoriopterygidae e portadores de elemento estiliforme, bem como as adaptações em seu plano corporal, como modificação da cauda em pigóstilo, podem sugerir características mais avançadas de voo. Ao mesmo tempo, a presença de uma estrutura de aerofólio totalmente distinta, desde superfície até osteologia associada, indica não uma relação de ancestralidade em relação aos avianos modernos, mas sim uma derivação com um ancestral comum, muito provavelmente mais avançado morfológicamente que Microraptorinae.

A filogenia de terópodos por Zhang et al. (2008) é mostrada na figura 8. É anterior aos morfótipos portadores de asas membranosas aqui discutidos, mas buscava posicionar o morfótipo *Epidexipteryx*, que possui fortes semelhanças morfológicas previamente discutidas. Nela

Scansoriopterygidae é posicionada em um contexto evolutivo intermediário entre deinonycosauros e avianos, compondo um clado basal em Avialae.

A interpretação da diversificação primária dos maniraptoriformes planadores é interpretada de acordo com forma apresentada na figura 9.

Animais maniraptoriformes arborícolas podem ter desenvolvido volumosos revestimentos de penas e plumas, de forma a aumentar sua resistência aerodinâmica em uma eventual queda, reduzindo desta forma sua velocidade terminal, e conseqüentemente os danos físicos do impacto com o solo.

O comportamento descrito é conhecido como paraquedismo, e é comum mesmo nos dias atuais, em uma imensa variedade de táxons completamente distintos, sejam anuros, lacertiformes, ofídios, primatas, roedores (Feduccia, 1999). As últimas décadas têm fornecido grande número de descobertas de morfótipos maniraptoriformes com revestimento volumoso de plumas, dentre eles são notáveis *Sinosauropteryx* (Ji & Ji, 1996; Currie & Chen, 2001) e *Serikornis* (Lefèvre et al., 2017) e o segmento de cauda maniraptoriforme indeterminado, preservado em âmbar, de Xing et al. (2016).

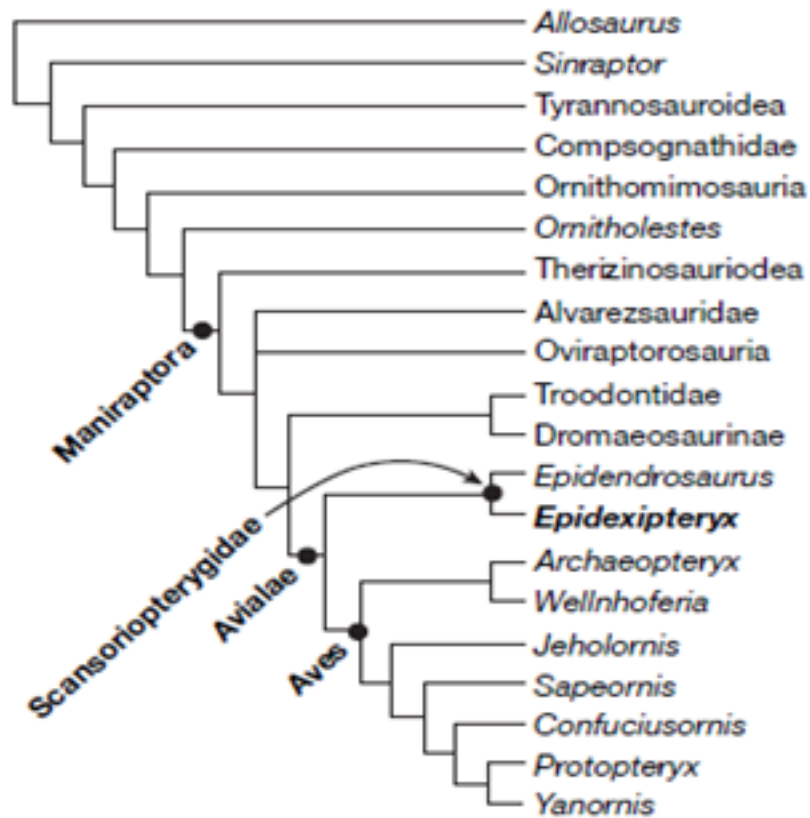


Figura 8 - Filogenia de terópodos por Zhang et al. (2008).

A Biomecânica de vôo, aqui prevista para um animal semelhante a Microraptorinae, indica que seria um animal recém adaptado ao planeio, onde suas penas de voo seriam derivações da plumagem paraquedas em um Maniraptoriforme basal. Uma tentativa de controlar a queda, de forma que o animal possa não somente modificar o local de

pouso, mas também empregar alguma razão de planeio, que permita deslocamentos entre árvores distintas, semelhante ao que muitos animais recentes como alguns marsupiais (Petauridae), colugos (Dermoptera) e roedores (Anomaluridae e alguns Sciuridae) com capacidade de planeio executam (Feduccia, 1999).

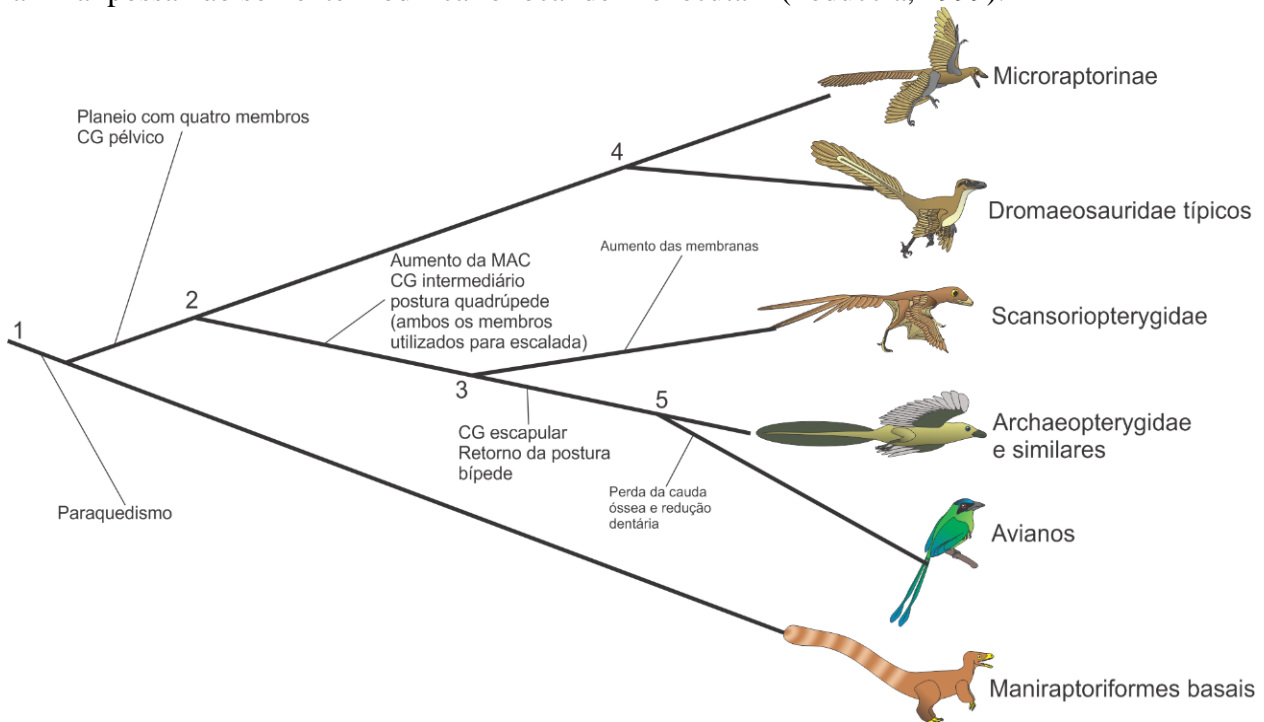


Figura 9 - Passos evolutivos envolvendo as modificações do plano corporal em maniraptoriformes. A distribuição dos táxons segue a proposta de Zhang et al. (2008). Os clados enumerados representam respectivamente 1) Maniraptoriformes, 2) Eumaniraptoriformes, 3) Avialae, 4) Deinonychosauria (Dromaeosauridae), 5) Aves.

A questão envolvendo Scansoriopterygidae é complexa, uma vez que apresentam uma solução evolutiva totalmente nova no grupo dos maniraptoriformes. As formas basais, como *Epidendrosaurus*, apresentariam indícios de rêmiges em seus membros posteriores, e uma pélvis não apta para o hábito cursorial bípede. É possível que utilizasse ambos os membros anteriores e posteriores durante a escalada (Feduccia, 2016).

Devemos notar que todos os outros amniotas planadores e voadores, recentes e fósseis conhecidos, que apresentam hábitos ou origens quadrúpedes, possuem aerofólio membranoso. Aparentemente a pressão seletiva sobre a mobilidade independente dos quatro membros favorece abordagens evolutivas baseadas em tecido flexível, indicando sua provável origem em Scansoriopterygidae. A postura quadrúpede

pode também ser consequência de uma evolução inicial do deslocamento do centro de massa para uma posição mais anterior que a cintura pélvica, condição que obrigaria a distribuição de parte da massa do animal entre os membros anteriores.

Devemos lembrar também que patágio é presente em aves modernas, bem como existem evidências do mesmo em outros grupos maniraptoriformes previamente discutidos. A diferença principal em relação a Scansoriopterygidae seria suas dimensões, e conexão entre os membros anteriores e posteriores. *Yi* e principalmente *Ambopteryx* podem representar então uma linhagem evolutiva distinta de características de voo planado avançadas, envolvendo a migração do centro de massa de forma independente da linhagem que originou os maniraptoriformes avianos verdadeiros.

CONCLUSÕES

A migração do centro de massa é uma adaptação complexa, que envolve toda uma reestruturação da morfologia do animal. Geralmente é muito difícil se inferir com precisão, para animais extintos, onde não sabemos as reais dimensões de seus tecidos não resistentes.

Em animais bípedes, a Física fornece pistas pela exigência de que o centro de massa seja suportado pelo único ponto de apoio do animal no plano longitudinal (patas posteriores).

As mesmas limitações ocorrem para animais planadores e voadores, onde para uma dada morfologia de asas, o centro de gravidade do animal deve se posicionar em um ponto muito específico de seu eixo longitudinal (Kermode, 1987). O centro de massa sozinho não explica evolução e diversificação primária em Eumaniraptoriformes, mas sim categoriza uma adição de caracteres interessantes na discussão sobre a evolução do grupo, e uma ferramenta para estudos posteriores.

AGRADECIMENTOS

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

REFERÊNCIAS

- ALEXANDER, D.E.; GONG, E.; MARTIN, L.D.; BURNHAM, D.A.; FALK, A.R. Model tests of gliding with different hindwing configurations in the four-winged dromaeosaurid *Microraptor gui*. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 107, n. 7, p. 2972-2976, 2010.
- BUNDLE, M.W. & DIAL, K.P. Mechanics of wing-assisted incline running (WAIR). **Journal of Experimental Biology**, v. 206, n. 24, p. 4553-4564, 2003.
- CHATTERJEE, S. & TEMPLIN, R. J. Biplane wing planform and flight performance of the feathered dinosaur *Microraptor gui*. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 5, p. 1576-1580, 2007.
- COSTER, P.; BEARD, K.C.; SALEM, M.J.; CHAIMANEE, Y.; JAEGER, J.J. New fossils from the Paleogene of Central Libya illuminate the evolutionary history of endemic African anomaluroid rodents. **Frontiers in Earth Science**, v. 3, p. 56, 2015.
- CURRIE, P. J. & CHEN, P.J. Anatomy of *Sinosauropteryx prima* from Liaoning, Northeastern China. **Canadian Journal of Earth Sciences**, v. 38, n. 12, p. 1705-1727, 2001.
- DIKE, G.; DE KAT, R., PALMER, C.; VAN DER KINDERE, J.; NAISH, D.; GANAPATHISUBRAMANI, B. Aerodynamic performance of the feathered dinosaur *Microraptor* and the evolution of feathered flight. **Nature Communications**, v. 4, n. 1, p. 2489, 2013.
- ELZANOWSKI, A.A. Birds in Cretaceous ecosystems. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 28, n. 1-2, p. 1-18, 1983.
- ENDRIES, K. *Anomalurus pusillus* (on-line), Animal Diversity Web. 2007, disp. https://animaldiversity.org/accounts/Anomalurus_pusillus/ Acesso em 14 de Fevereiro de 2020.
- FEDUCCIA, A. & FANTASY, V.S. REALITY: A critique of Smith *et al.*'s Bird Origins. **The Open Ornithology Journal**, v. 9, n. 1, p. 14-38, 2016.
- FEDUCCIA, A. The origin and evolution of birds. Yale University Press, 466 p. 1999.
- FEDUCCIA, A. & CZERKAS, S.A. Testing the neoflightless hypothesis: propatagium reveals flying ancestry of oviraptorosaurs. **Journal of Ornithology**, v. 156, n. 4, p. 1067-1074, 2015.
- FOWLER, D.W.; FREEDMAN, E.A.; SCANNELLA, J.B.; KAMBIC, R.E. The predatory Ecology of *Deinonychus* and the

- origin of flapping in birds. **PLoS One**, v. 6, n. 12, p. e28964, 2011.
- GAUTHIER, J. Saurischian monophyly and the origin of birds. **Memoirs of the California Academy of Sciences**, v. 8, p. 1-55, 1986.
- JI, Q. & JI, S. A. On the discovery of the earliest fossil bird in China (*Sinosauropteryx* gen. nov.) and the origin of birds. **Chinese Geology**, v. 233, n. 3, p. 1-4, 1996.
- JONES, T.D.; FARLOW, J.O.; RUBEN, J.A.; HENDERSON, D.M.; HILLENIUS, W.J. Cursoriality in bipedal archosaurs. **Nature**, v. 406, n. 6797, p. 716-718, 2000.
- KERMODE, A.C. **Mechanics of flight**. Longman Scientific & Technical, 513 p, 1987.
- KOEHL, M.A.R.; EVANGELISTA, D.; YANG, K. Using physical models to study the gliding performance of extinct animals. **Integrated Comparative Biology**, v. 51, n. 6, p. 1002-1018, 2011.
- LEFÈVRE, U.; CAU, A.; CINCOTTA, A.; HU, D.; CHINSAMY, A.; ESCUILLIÉ, F.; GODEFROIT, P. A new Jurassic theropod from China documents a transitional step in the macrostructure of feathers. **The Science of Nature**, v. 104, n. 9-10, p. 74, 2017.
- MACKIE, E.; AHMED, Y.A.; TATARCZUCH, L.; CHEN, K. S.; MIRAMS, M. Endochondral ossification: how cartilage is converted into bone in the developing skeleton. **The International Journal of Biochemistry & Cell Biology**, v. 40, n. 1, p. 46-62, 2008.
- PADIAN, Kevin. Palaeontology. Dinosaur up in the air. **Nature**, v. 521, n. 7550, p. 40-41, 2015.
- PADIAN, K.; HUTCHINSON, J.R.; HOLTZ, T. R. Phylogenetic definitions and nomenclature of the major taxonomic categories of the carnivorous Dinosauria (Theropoda). **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 19, n. 1, p. 69-80, 1999.
- PAUL, G.S. **Dinosaurs of the air: the evolution and loss of flight in dinosaurs and birds**. JHU Press, 460 p., 2002.
- PONTZER, H.; ALLEN, V.; HUTCHINSON, J.R. Biomechanics of running indicates endothermy in bipedal dinosaurs. **PLoS One**, v. 4, n. 11, p. e7783, 2009.
- WANG, M.; O'CONNOR, J.K.; XU, X.; ZHOU, Z. A new Jurassic scansoriopterygid and the loss of membranous wings in theropod dinosaurs. **Nature**, v. 569, n. 7755, p. 256-259, 2019.
- WHEISHAMPEL, D.B.; DODSON, P.; OSMÓLSKA, H. (eds). **The Dinosauria**. University of California Press, 880 p., 2007.
- XING, L.; MCKELLAR, R.C.; XU, X.; LI, G.; BAI, M.; PESSOAS, W.S.; MIYASHITA, T.; BENTON, M.J.; ZHANG, J.; WOLFE, A.P.; YI, Q.; TSENG, K.; RAN, H.; CURRIE, P.J. A feathered dinosaur tail with primitive plumage trapped in mid-Cretaceous amber. **Current Biology**, v. 26, n. 24, p. 3352-3360, 2016.
- XU, X.; ZHOU, Z.; WANG, X.; KUANG, X.; ZHANG, F.; DU, X. Four-winged dinosaurs from China. **Nature**, v. 421, n. 6921, p. 335, 2003.
- XU, X.; ZHENG, X.; SULLIVAN, C.; WANG, X.; XING, L.; WANG, Y.; O'CONNOR, J.K.; ZHANG, F.; PAN, Y. A bizarre Jurassic maniraptoran theropod with preserved evidence of membranous wings. **Nature**, v. 521, n. 7550, p. 70, 2015.
- ZHANG, F.; ZHOU, Z.; XU, X.; WANG, X.; SULLIVAN, C. A bizarre Jurassic maniraptoran from China with elongate ribbon-like feathers. **Nature**, v. 455, n. 7216, p. 1105, 2008.

*Submetido em 25 de outubro de 2020
Aceito para publicação em 19 de abril de 2021*