

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL**  
**INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS**

**ANÁLISE DA MICROESTRUTURA ÓSSEA DE *CLEVOSAURUS BRASILIENSIS*  
(LEPIDOSAURIA, RHYNCHOCEPHALIA) DO TRIÁSSICO SUPERIOR DO RIO  
GRANDE DO SUL (SEQUÊNCIA CANDELÁRIA).**

**BIANCA SILVEIRA MATTIELLO**

Orientadora: Profa. Dra. Marina Bento Soares

Porto Alegre - 2014

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL**  
**INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS**

**ANÁLISE DA MICROESTRUTURA ÓSSEA DE *CLEVOSAURUS BRASILIENSIS***  
**(LEPIDOSAURIA, RHYNCHOCEPHALIA) DO TRIÁSSICO SUPERIOR DO RIO**  
**GRANDE DO SUL (SEQUÊNCIA CANDELÁRIA).**

**BIANCA SILVEIRA MATTIELLO**

Orientadora: Profa. Dra. Marina Bento Soares

Banca examinadora:

Dra. Bianca Martins Mastrantonio

MSc. Fábio Hiratsuka Veiga

Porto Alegre - 2014

## **AGRADECIMENTO**

À Dra. Marina Bento Soares pela orientação; ao mestre Fábio Veiga pela ajuda na preparação das amostras. A todos os demais colegas do Laboratório de Paleontologia de Vertebrados da UFRGS.

Aos meus pais, Vilmar Mattiello e Eliane Silveira Mattiello e minha irmã, Carolina Silveira Mattiello, que estiveram sempre presentes.

Agradeço a todos os amigos que ajudaram nas últimas semanas. Ao Pedro Luis Xavier, por compartilhar as madrugadas de trabalho.

Agradeço às minhas amigas, que foram o maior ganho nessa jornada pelo curso, Jordana Putti, Mariê Mello, Paulinha, Ana Banana, Irina Lixo e Lagoa que estiveram presentes nos melhores e piores momentos e aulas, em todos os sushis, acampamentos, noites na minha casa, saídas de campo, idas ao C.V., ao Daibão, e matinho da Biotec. Companheiras de músicas boas no Daibão, e de músicas ruins em campo. Sem elas essa jornada não seria tão incrível; à minha amiga, quase irmã, Márcia Düster, que me acompanha desde muito antes do ingresso na UFRGS. Por todas as viagens na praia, e por ser a primeira a me dar parabéns por ter passado no vestibular; à Rafaela Cosma que se transformou em uma baita amiga com quem sempre posso contar, e permaneceu ao meu lado depois de todos esses anos, mesmo quando discutimos sobre a vida.

Agradeço ao Marcelo Canavezi Barros, que me deu 2 kg de erva mate, o que me manteve acordada por diversas noites para a elaboração desta monografia. Além do companheirismo, amizade, carinho e incentivo durante todos esses anos.

Agradeço também a todos aqueles que fizeram parte, direta ou indiretamente, dessa jornada pelo maravilhoso mundo da Biologia. Professores, demais colegas de curso e outros amigos com os quais tive possibilidade de discutir para a formação de um pensamento crítico.

## RESUMO

A Paleohistologia Óssea - análise da microestrutura óssea - é uma ferramenta que pode fornecer informações substanciais sobre a paleobiologia dos animais fósseis, como, por exemplo, idade individual, maturidade sexual, taxas e padrões de crescimento. Com estes dados, é possível deduzir vários aspectos da fisiologia, ontogenia, filogenia dos vertebrados fósseis e, ainda, aspectos sobre o seu ambiente de vida. Esta monografia apresenta a descrição da microestrutura óssea de *Clevosaurus brasiliensis*, única espécie de Rhynchocephalia presente no Brasil, e um dos registros mais antigos para o grupo (Neotriássico). Apesar de haver alguns estudos analisando a microestrutura óssea de rincocefálios fósseis e atuais, este é o primeiro analisando o táxon brasileiro. Os materiais descritos neste trabalho consistem de três fêmures de indivíduos diferentes (UFRGS-PV-0752-T; 0754-T; 1067-T), uma tíbia (UFRGS-PV-0754-T) e um rádio (UFRGS-PV-0757-T). Como padrão geral, observou-se um córtex pouco vascularizado, com deposição de um tecido paralelo-fibroso a lamelar caracterizado pela presença de osteócitos bastante organizados, depositados paralelamente uns aos outros. Linhas de crescimento (LAGs), que interrompem o córtex em toda a sua extensão, foram encontradas em dois fêmures (UFRGS-PV-0754-T; 0752-T) e na tíbia. Deposição de tecido lamelar ocorre, também, na região perimedular do fêmur UFRGS-PV-0754-T, o mostrando que esta espécie apresenta um crescimento reverso. Além disso, a presença do osso endosteal poderia indicar uma condição adulta para o indivíduo UFRGS-PV-0754-T. Não foram encontrados ósteons secundários que demonstrariam remodelação do tecido. As linhas de crescimento mostram a ocorrência de ciclos de deposição de tecido ósseo, marcados por interrupções no crescimento. O pequeno número de LAGs observadas, somente em dois espécimes, evidencia que todos os materiais analisados correspondem a indivíduos com no máximo três anos de vida. A presença de tecido paralelo-fibroso a lamelar no córtex de *C. brasiliensis*, representa baixas taxas de crescimento. Padrão semelhante é encontrado em outro rincocefálio do Jurássico Inferior, *Gephyrosaurus*, e na espécie atual *Sphenodon* sp., o que corrobora a ideia de que Rhynchocephalia é um dos grupos de amniotas mais conservativos em sua biologia. Este estudo atesta que os rincocefálios têm mantido seus padrões anatômicos e fisiológicos desde o Triássico.

Palavras chave: *Clevosaurus brasiliensis*; Rhynchocephalia; paleohistologia óssea; Triássico Superior; Rio Grande do Sul.

## SUMÁRIO

1 LISTA DE FIGURAS E TABELA .....	4
2 INTRODUÇÃO.....	5
3 OBJETIVOS.....	7
4 MATERIAL E MÉTODOS.....	8
5 CONTEXTUALIZAÇÃO DO CAMPO DE ESTUDO .....	10
5.1 LEPIDOSAURIA .....	10
5.1.1. Rhynchocephalia .....	11
5.1.2 <i>Clevosaurus brasiliensis</i> .....	13
5.2 CONTEXTO GEOLÓGICO.....	16
5.3 PALEOHISTOLOGIA ÓSSEA.....	19
5.3.1 Estrutura e formação de ossos longos .....	19
5.3.1.1 Crescimento em comprimento.....	19
5.3.2 Tipos de tecido ósseo .....	21
5.3.3 Canais vasculares .....	23
5.3.4 Análises paleohistológicas em Lepidosauria.....	23
6 RESULTADOS .....	27
7 DISCUSSÃO.....	29
8 CONCLUSÃO.....	31
9 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	32

## 1 LISTA DE FIGURAS E TABELA

<b>Tabela 1:</b> Família Clevosauridae .....	15
<b>Figura 1:</b> Espécimes selecionados para confecção das lâminas petrográficas .....	8
<b>Figura 2:</b> Passo-a-passo da preparação das amostras .....	9
<b>Figura 3:</b> Cladograma simplificado de Lepidosauria .....	10
<b>Figura 4:</b> Vista lateral de crânios de Rhynchocephalia .....	11
<b>Figura 5:</b> Distribuição de Rhynchocephalia .....	12
<b>Figura 6:</b> Estratocladograma mostrando distintas morfologias dentárias, relacionadas com hábitos alimentares em Rhynchocephalia. ....	13
<b>Figura 7:</b> Sincrânios de <i>C. brasiliensis</i> presentes na coleção do Laboratório de Paleontologia de Vertebrados do IGEO-UFRGS .....	14
<b>Figura 8:</b> Espécime UFRGS-PV-0746-T, em vista ventral.....	15
<b>Figura 9:</b> Mapa indicando localização da Supersequência Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil.....	16
<b>Figura 10:</b> Coluna crono, lito e bioestratigráfica para rochas triássicas do RS .....	17
<b>Figura 11:</b> Perfil estratigráfico e fotografia do afloramento Linha São Luiz, em Faxinal do Soturno .....	18
<b>Figura 12:</b> Desenho esquemático .....	20
<b>Figura 13:</b> Crescimento ósseo. ....	21
<b>Figura 14:</b> Tipos de tecido.....	22
<b>Figura 15:</b> Desenho esquemático da estrutura de canais vasculares .....	23
<b>Figura 16:</b> Cortes histológicos de <i>Sphenodon punctatus</i> .....	25
<b>Figura 17:</b> Seção de fêmur de <i>Gephyrosaurus</i> sp.. ....	26
<b>Figura 18:</b> Fêmur UFRGS-PV-0754-T.....	27
<b>Figura 19:</b> Amostras de <i>Clevosaurus brasiliensis</i> .....	28

## 2 INTRODUÇÃO

Tradicionalmente, os estudos anatômicos em Paleontologia de Vertebrados se utilizam de aspectos osteológicos em nível macroscópico para a realização de inferências sobre filogenia, fisiologia, postura, modo de locomoção e ecologia dos animais do passado. Nestes estudos podem ser analisadas a forma e função de dentes e ossos, bem como marcas de inserções musculares nestes últimos (paleodietas; biomecânica), modos de preservação (tafonomia), a presença de interações ecológicas, como marcas de insetos (paleoecologia; icnologia), entre outras. Já a análise dos ossos e dentes em âmbito microscópico, a qual se detém em descrever os padrões microestruturais formados durante a vida dos animais do passado, e tecer uma série de inferências caracteriza a linha de pesquisa em microestrutura óssea, dentro da Paleohistologia Óssea ou Osteopaleohistologia. Entendendo-se a microestrutura óssea em vertebrados é possível relacionar questões estruturais, presença de canais vasculares, de linhas de crescimento e tipos de tecido ósseo depositado, ao ambiente onde o animal vivia, e fazer inferências sobre sua fisiologia (Chinsamy-Turan, 2005). A análise dos padrões observados em um corte paleohistológico permite inferir informações quanto à ontogenia, fisiologia, mecânica e filogenia (Padian & Lamm, 2013) acerca dos diferentes grupos de vertebrados. Auxilia, assim, em uma melhor compreensão da vida dos animais e das dinâmicas ecológicas das populações as quais faziam parte.

Estudos relacionados à paleohistologia óssea não são mais popularizados, pois as análises são destrutivas, uma vez que o material necessita ser cortado para observação microscópica. Devido à raridade de fósseis, uma vez que vertebrados dificilmente são encontrados inteiros e em grande quantidade, alguns trabalhos mais elaborados, como os de comparações histológicas entre ossos de um mesmo indivíduo ou entre séries ontogenéticas de uma espécie, geralmente não são realizados por significarem grande perda de material (Scheyer *et al.*, 2010).

Scheyer *et al.* (2010) fizeram uma revisão bibliográfica sobre os estudos histológicos e constataram que a maior parte dos mais de 200 trabalhos utilizando esse método versavam sobre dinossauros e aves. Rhynchocephalia está entre os seis maiores clados de Amniota (Aspéteguía & Jones, 2012), apesar disso, o levantamento bibliográfico feito neste estudo, revelou somente cinco trabalhos sobre histologia óssea deste grupo na literatura. Esses trabalhos, no seu conjunto, expõem dados de apenas duas espécies, uma delas atual, *Sphenodon punctatus* (Foote, 1916; Enlow & Brown, 1957; Ricqlès, 1976; Castanet *et al.*, 1988), e outra fóssil, *Gephyrosaurus* sp. do Jurássico Inferior (Chinsamy & Hurum, 2006).

*Clevosaurus brasiliensis* (Rhynchocephalia, Lepidosauria) é proveniente do Triássico Superior do Rio Grande do Sul. Portanto é um dos registros mais antigos de Rhynchocephalia, grupo que surgiu no Triássico Médio. A literatura apresenta trabalhos de descrição anatômica do crânio (Bonaparte & Sues, 2006) e ossos pós-cranianos (Arantes *et al.*, 2009) de *C. brasiliensis*, contudo, apesar de abordarem também aspectos filogenéticos, estes não abordam questões sobre ecologia e fisiologia da espécie.



### 3 OBJETIVOS

Devido ao escasso número de estudos e às poucas informações disponíveis na literatura sobre a histologia óssea em Rhynchocephalia, sem dado algum sobre fósseis anteriores ao Jurássico, o objetivo da presente monografia é descrever a microestrutura óssea de *Clevosaurus brasiliensis* e compará-la à de outros Rhynchocephalia e, também de Squamata, a fim de esclarecer aspectos sobre a biologia do animal bem como sobre a evolução dos padrões de tecido ósseo no grupo como um todo.

Para isso, pretende-se:

- Apresentar um referencial teórico sobre microestrutura de ossos fósseis, com ênfase em Lepidosauria;
- Descrever a microestrutura óssea de elementos pós-cranianos de *C. brasiliensis*;
- Comparar os padrões observados em *C. brasiliensis* com os de outros Lepidosauria, em especial Rhynchocephalia;
- Tecer inferências sobre ontogenia e modo de crescimento em *C. brasiliensis*.

#### 4 MATERIAL E MÉTODOS

Para trabalhos de histologia recomenda-se a utilização de osso longos, como úmeros, rádios, fêmures e tíbias, devido à menor taxa de remodelação na região da diáfise (ver item 5.3.1.), por isso, a secção deve ser realizada nessa região. Assim foram selecionados ossos longos de *C. brasiliensis* (identificação segundo Arantes, 2009) presentes na coleção do Laboratório de Paleontologia de Vertebrados do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia (DPE) do Instituto de Geociências (IGEO) da UFRGS.

Abreviação Institucional: UFRGS-PV-T, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Coleção de Paleovertebrados, Triássico.

A preferência foi por selecionar materiais já fragmentados, visto que o método de preparação das amostras é destrutivo. Assim, três fêmures de indivíduos diferentes (UFRGS-PV-0752-T; 0754-T; 1067-T), uma tíbia (UFRGS-PV-0754-T) e um rádio (UFRGS-PV-0757-T) foram preparados para secção. Em materiais fragmentados recomenda-se seccionar o mais próximo possível da região da diáfise.

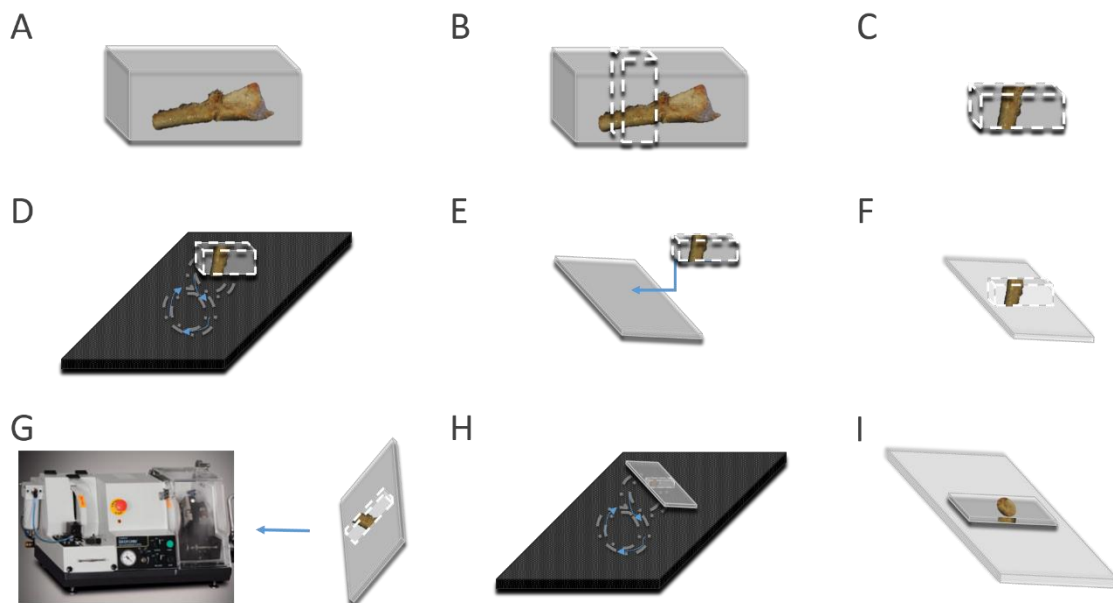
Os fósseis foram fotografados com uma câmera Nikon modelo P510, antes da preparação das lâminas (Fig. 1), para registro.



**Figura 1:** Espécimes selecionados para confecção das lâminas petrográficas. Escala 1cm.

Para a confecção das lâminas petrográficas foi utilizado o método proposto para análise de histologia óssea em fósseis de Chinsamy e Raath (1992). Primeiramente os ossos foram inseridos em um recipiente contendo uma resina epóxi (Aradur® HY 951 com Araldite© GY279) (Fig. 2<sup>a</sup>). Após 24 horas a resina ficou endurecida e foi possível começar a segunda etapa de preparação. Foram utilizadas lixas d'água para lixar e polir a superfície de

cada amostra (Fig. 2D), a fim de expor o material para posterior colagem em uma lâmina (Fig. 2E). A colagem, a secção e o desgaste das amostras foram realizados pelo Laboratório de Preparação de Amostras do IGEO-UFRGS com uma desbastadora Discolan TS (Fig 2 F e G). Para finalizar, as amostras foram lixadas e polidas (Fig. H) para, então, visualização no microscópio petrográfico ZEISS AXIO SCOPE A1, sob luz direta e polarizada, com câmera Axiocam ERC 5S acoplada a um computador com software Axio Vision (Fig. 2I).

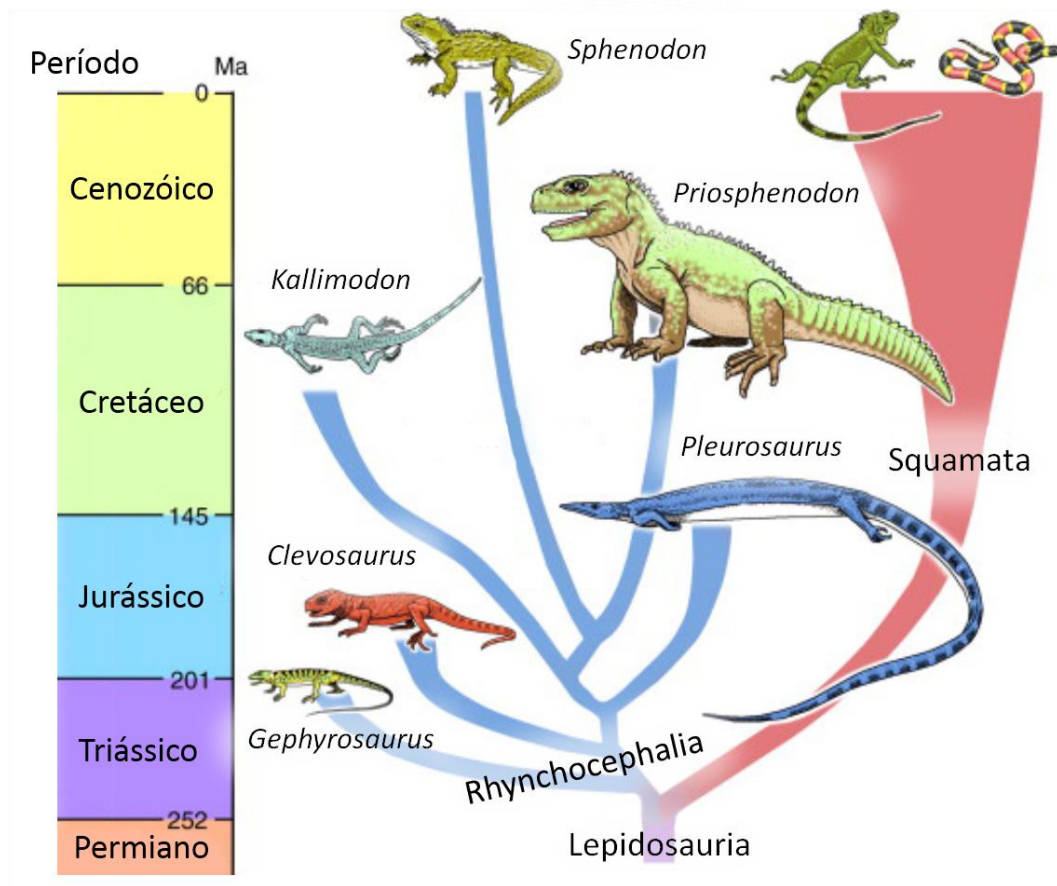


**Figura 2:** Passo-a-passo da preparação das amostras. Etapas **E-G** realizadas no Laboratório de Preparação de Amostras; demais etapas realizadas no Laboratório de Paleontologia de Vertebrados, ambos os laboratórios situados Instituto de Geociências da UFRGS. Explicação no texto.

## 5 CONTEXTUALIZAÇÃO DO CAMPO DE ESTUDO

### 5.1 LEPIDOSAURIA

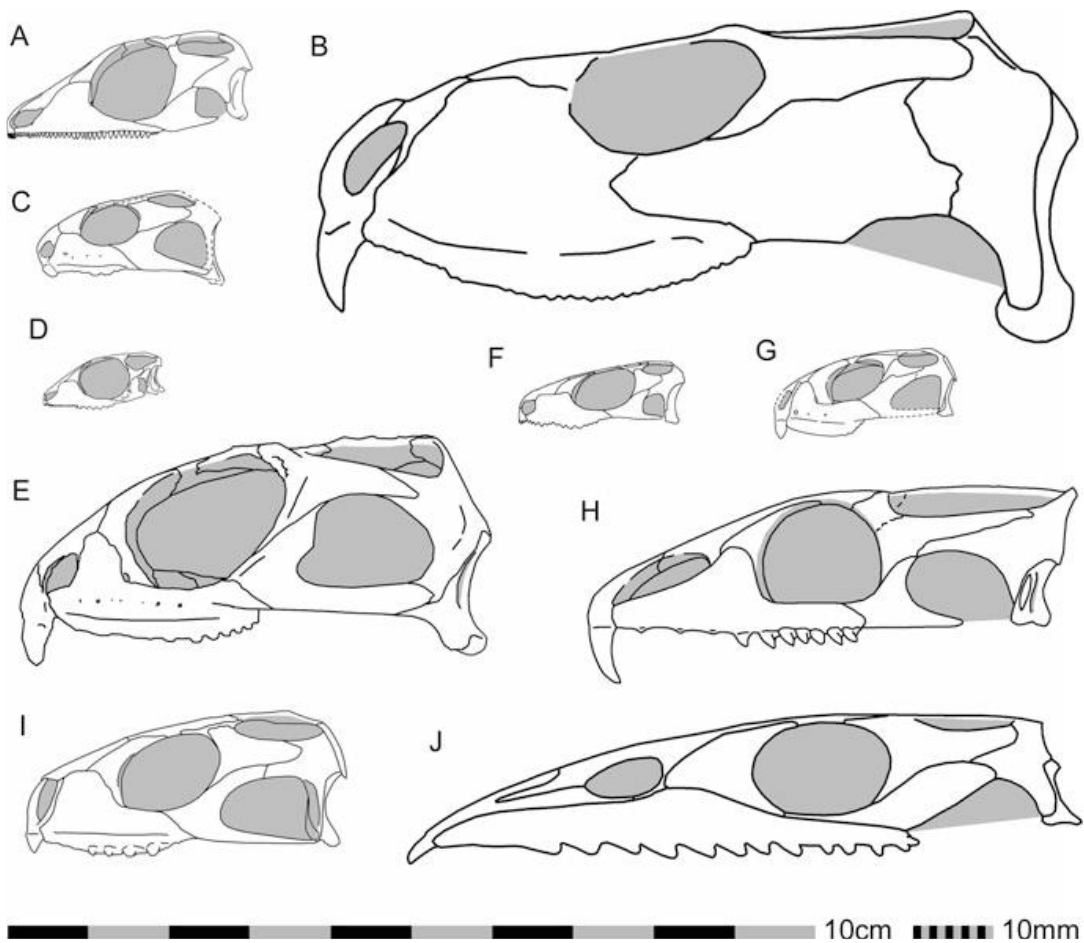
Lepidosauria Haeckel, 1866 são répteis diápsidos, grupo irmão de Archosauria, compreendendo dois sub-clados: Rhynchocephalia e Squamata. O grupo possui fenda cloacal transversal e não longitudinal como os outros táxons de Reptilia, e apresenta autotomia caudal (com exceção das serpentes e amphisbaenas que perderam essa capacidade) (Evans & Jones, 2010). Os lepidossauros surgiram no Triássico Médio (~230 Ma) e são bastante diversificados até hoje (Fig. 3). Seus fósseis geralmente estão associados a assembleias de pequenos vertebrados.



**Figura 3:** Cladograma simplificado de Lepidosauria (modificado de Jones & Cree, 2012).

### 5.1.1. Rhynchocephalia

Günther, 1867 nomeou o grupo Rhynchocephalia, que significa “cabeça com bico”, visto que os dentes pré-maxilares são modificados em forma de cunha, fazendo com que os animais desse grupo pareçam possuir um bico (Fig. 4). Eles se caracterizam por possuírem dentes de implantação acrodonte (com algumas exceções nos táxons mais basais), dentes no palato, posicionados paralelamente às maxilas, e perda ou fusão do osso supratemporal no crânio (Evans, 2003).



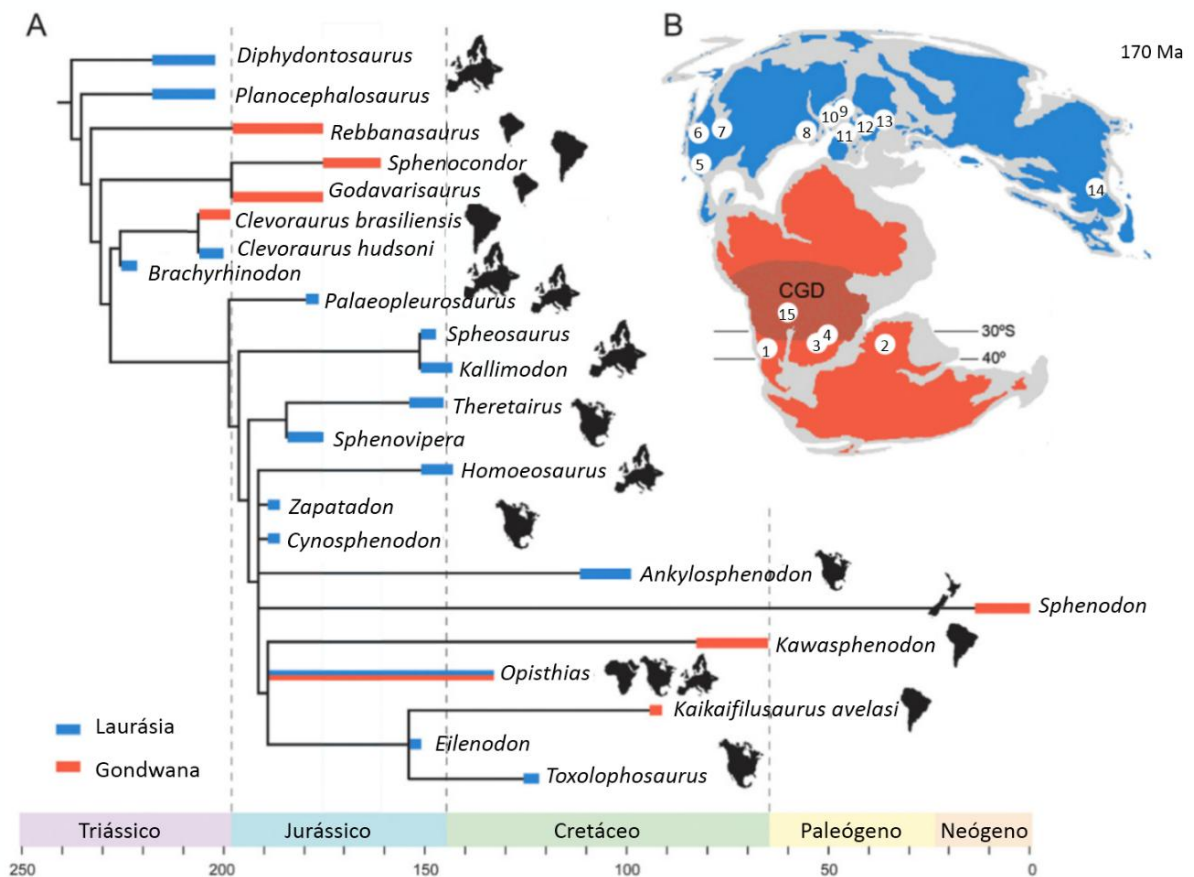
**Figura 4:** Vista lateral de crânios de Rhynchocephalia, demonstrando diversidade de tamanhos e morfologia. (a) *Gephyrosaurus* (Jurássico Inferior, País de Gales, Evans, 1980); (b) *Prionsphenodon* Cretáceo Superior, Argentina, Apesteguíá & Novas, 2003); (c) *Brachyrhinodon* (Triássico Superior, Escócia, Fraser & Benton, 1989); (d), *Diphydontosaurus* (Triássico Superior, Reino Unido, Whiteside, 1986); (e) *Sphenodon* Recente Mioceno, Nova Zelândia); (f) *Planocephalosaurus* (Triássico Superior, Reino Unido, Fraser,1982); (g) *Clevosaurus* (Triássico Superior, Canadá, Sues *et al.*, 1994); (h) *Palaeopleurosaurus* (Jurássico Inferior, Alemanha, Carroll & Wild, 1994); (i) *Clevosaurus* (Triássico Superior, Reino Unido, Fraser, 1988); (j) *Pleurosaurus* (Jurássico, Europa, Carroll & Wild, 1994) (Evans & Jones, 2010).

Os primeiros registros de fósseis para o grupo datam do Triássico Superior (*Diphydontosaurus*, *Planocephalosaurus*, *Clevosaurus*), e mesmo no início eles já se mostravam muito semelhantes anatomicamente com o representante atual do grupo, o tuatara

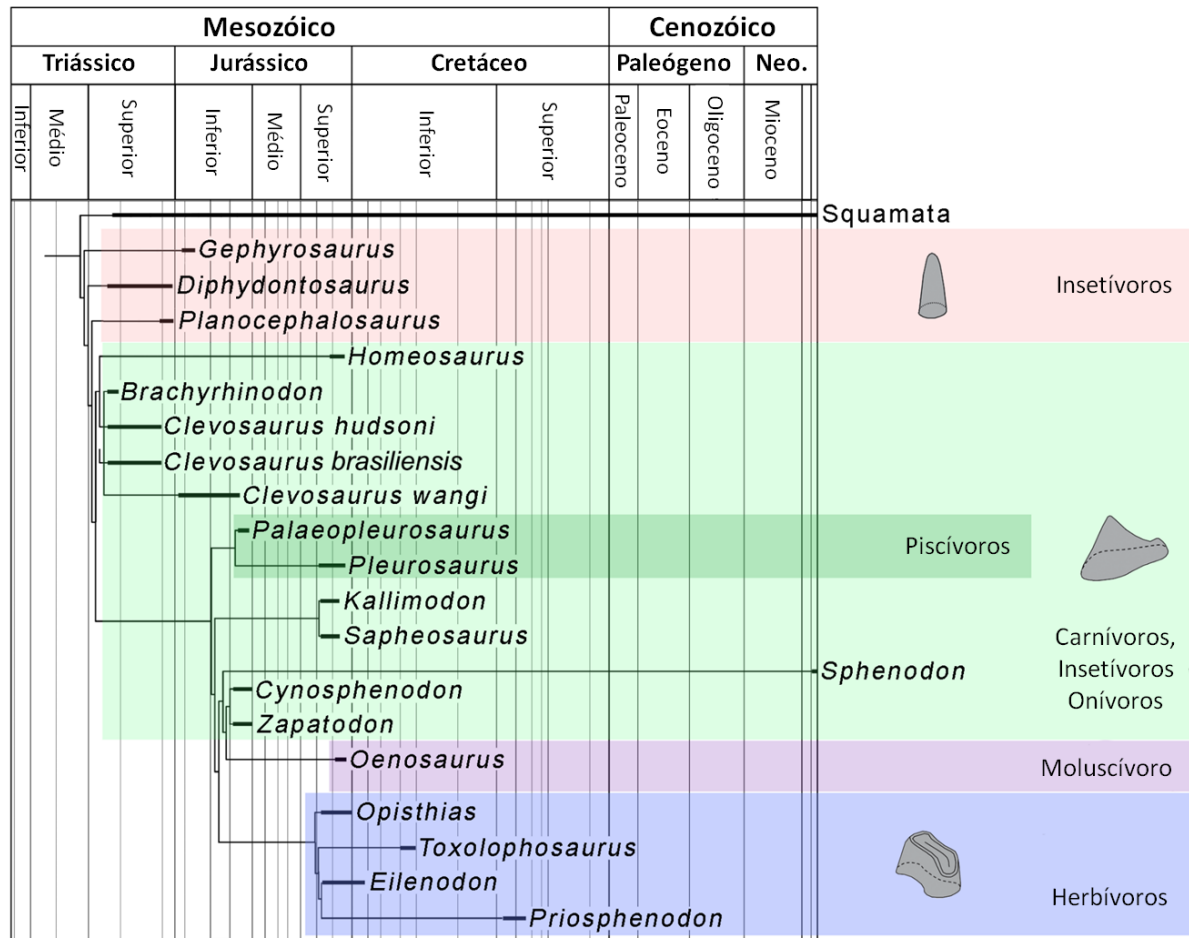
(*Sphenodon* sp.). Atualmente se conhece mais de 40 táxons extintos de rincocefálios, com distribuição geográfica na Europa, América do Norte, América do Sul, China, Índia, África do Sul e Nova Zelândia (Evans & Jones, 2010) (Fig. 5). Rincocefálios e escamados são encontrados juntos em alguns afloramentos do Jurássico/Cretáceo, todavia eles raramente aparecem na mesma proporção no registro fóssil (Evans & Jones, 2010).

Ocupavam diferentes habitats, de desertos a ambientes aquáticos, e variavam de 15cm até 1,5m de comprimento. Foram extremamente diversos no Mesozoico, com formas insetívoras, carnívoras ocasionais, herbívoras (Fig. 4 e 6), formas mais aptas à corrida, alguns portando osteodermas e, até mesmo, animais marinhos (Evans & Jones, 2010).

Seus registros desapareceram da China no Jurássico Inferior, da Euroamérica no Cretáceo Inferior, e na América do Sul o último registro data do Cretáceo Superior. No Cenozoico os únicos registros fósseis são mandíbulas do Mioceno e fósseis de *Sphenodon punctatus* do Pleistoceno (Evans & Jones, 2010).



**Figura 5:** Distribuição de Rhynchocephalia (A) Estratocladograma; (B) Mapa da Pangea com indicação das principais localidades fossilíferas mesozoicas portadoras de rincocefálios: (1) Fm Cañadón Asfalto; (2) Fm Kota; (3) Grupo Stormberg; (4) Fm Forest Sandstone; (5) Fm La Boca; (6) Fm Kayenta; (7) Fm Morrison; (8) Fm McCoy Crook; (9) Pedreira Kirtlington; (10) Pedreira Pant; (11) Cerin; (12) Solnhhofen; (13) Holzmaden; (14) Fm Lufeng; (15) “Fm Caturrita” (Sequência Candelaria). CGD: deserto central de Gondwana (modificado de Apesteguía *et al.*, 2012).



**Figura 6:** Estratocladograma mostrando distintas morfologias dentárias, relacionadas com hábitos alimentares em Rhynchocephalia (modificado de Rauhut *et al.*, 2012).

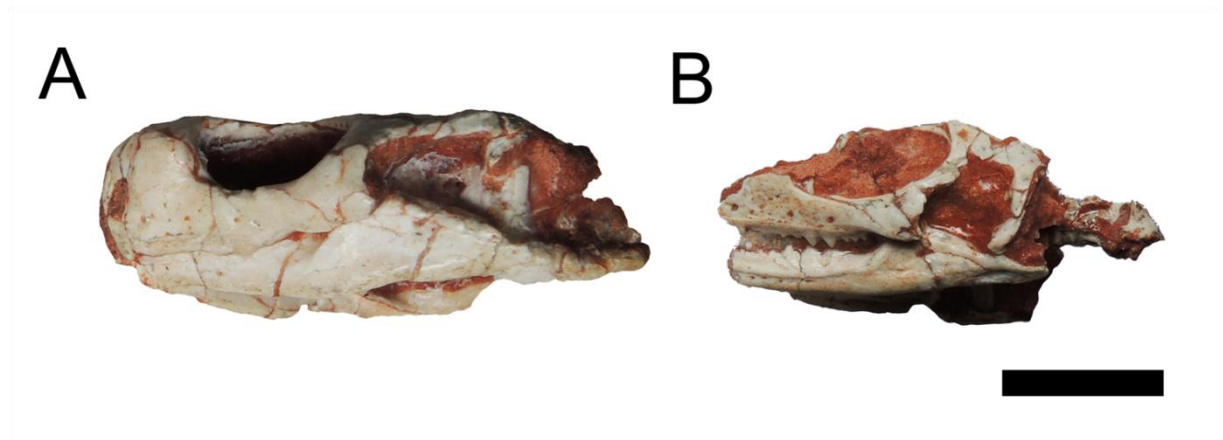
Atualmente Rhynchocephalia se restringe ao clado Sphenodontia, contando com apenas uma espécie *Sphenodon punctatus*. Sphenodontia Willinston, 1925 é considerado como um agrupamento menos inclusivo, excluindo gêneros basais como *Gephyrosaurus*, e incluindo *Sphenodon*.

### 5.1.2 *Clevosaurus brasiliensis*

A primeira menção sobre a presença de um rincocefálio em rochas triássicas do Rio Grande do Sul foi feita por Ferigolo (2000), o qual analisou um crânio, associado a uma mandíbula, proveniente de um afloramento localizado no município de Faxinal do Soturno (ver 4. CONTEXTO GEOLÓGICO), e o atribuiu a *Sphenodontia*.

Bonaparte & Sues (2006), através da análise de dois sín-crânios provenientes de afloramentos pertencentes à mesma região, propuseram que o material seria uma nova espécie, *Clevosaurus brasiliensis* (Fig. 7), e formalizaram a família Clevosauridae (Tabela 1), que já havia sido proposta como grupo informal por Wu (1994) e Reynoso (1996).

Posteriormente, Arantes *et al.* (2009) descreveram a anatomia pós-craniana do táxon, e realizaram uma análise mais refinada sobre as suas relações filogenéticas.

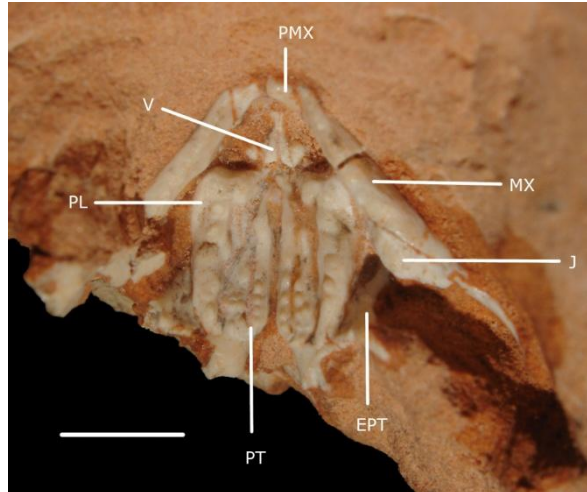


**Figura 7:** Sincrânios de *C. brasiliensis* presentes na coleção do Laboratório de Paleontologia de Vertebrados do IGEO-UFRGS, analisados por Bonaparte & Sues (2006). (A) Holótipo – UFRGS-PV-0748-T; (B) UFRGS-PV-0613-T. Escala 1 cm. Fotografias da autora.

A família Cleosauridae (Bonaparte & Sues, 2006), composta também por *Brachyrhinodon* e *Polysphenodon* (Tabela 1), é diagnosticada por possuir a região anterorbital com um quarto ou menos do comprimento lateral total do crânio, fenestra temporal inferior com pelo menos um quarto do comprimento total do crânio, processo pré-maxilar da maxila pequeno ou ausente e uma fileira de dentes palatinos (Fig. 8), mais um dente isolado.

*Cleosaurus* foi um gênero cosmopolita. Para o Triássico Superior, ocorrem registros no Brasil, Inglaterra, Estados Unidos e Bélgica; para o Jurássico Inferior os registros estão na Inglaterra, País de Gales, Canadá, Zimbábue, África do Sul e China. Seu crânio apresenta barra temporal inferior completa, diferente de outros esfenodontes do Triássico Superior (Arantes, 2011). Bonaparte & Sues diagnosticaram *C. brasiliensis* com base nas seguintes características: o comprimento da região ântero-orbital um quarto ou menos do comprimento total do crânio; Comprimento da fenestra temporal maior que um quarto do comprimento do crânio; processo anterior da maxila pequeno ou ausente.





**Figura 8:** Espécime UFRGS-PV-0746-T, em vista ventral. Escala = 5mm. Abreviações: EPT - ectopterigoide; ESQ - esquamosal; J - jugal; MX - maxila; PMX - pré-maxila; PL - palatino; PT - pterigoide; V - vômer (retirado de Arantes, 2011).

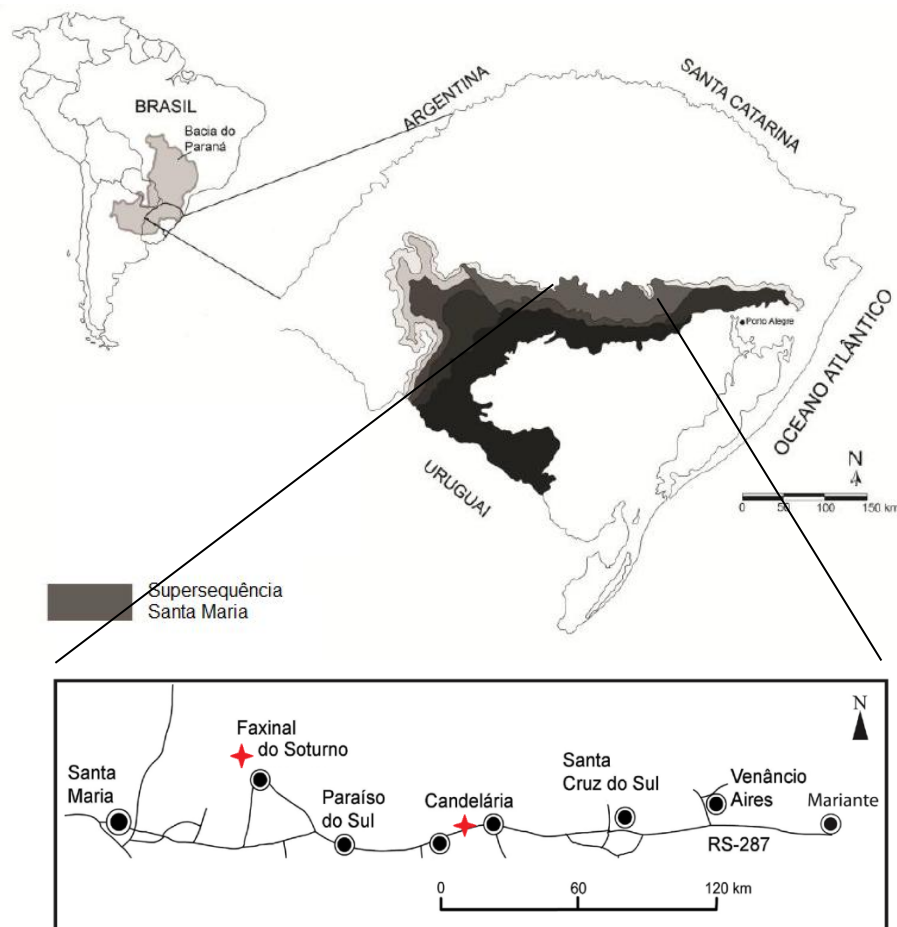
**Tabela 1:** Família Clevosauridae Bonaparte & Sues, 2006 (modificado de Arantes, 2011).

<b>Família Clevosauridae</b>	Bonaparte & Sues, 2006
<b>Gênero <i>Clevosaurus</i></b>	Swinton, 1939
<i>C. hudsoni</i>	Swinton, 1939
<i>C. minor</i>	Fraser & Walkden, 1983
<i>C. petilus</i>	Young, 1982
<i>C. latidens</i>	Fraser, 1993
<i>C. mcgilli</i>	Wu, 1994
<i>C. bairdi</i>	Sues, Shubin & Olsen, 1994
<i>C. convalis</i>	Säilä, 2005
<i>C. brasiliensis</i>	Bonaparte & Sues, 2006
<b>Gênero <i>Brachyrhinodon</i></b>	Huene, 1910
<i>B. taylori</i>	Fraser & Benton, 1989
<b>Gênero <i>Polysphenodon</i></b>	Jaekel, 1911
<i>P. mulleri</i>	Fraser & Benton, 1989

Arantes (2011) revisou a diagnose de Bonaparte & Sues (2006) e concluiu que *C. brasiliensis* é diagnosticado de acordo com apenas três sinapomorfias: órbita com um terço do comprimento total do crânio ou maior; fenestra supratemporal com um quarto ou menos do comprimento total do crânio; cristas dentárias ausentes.

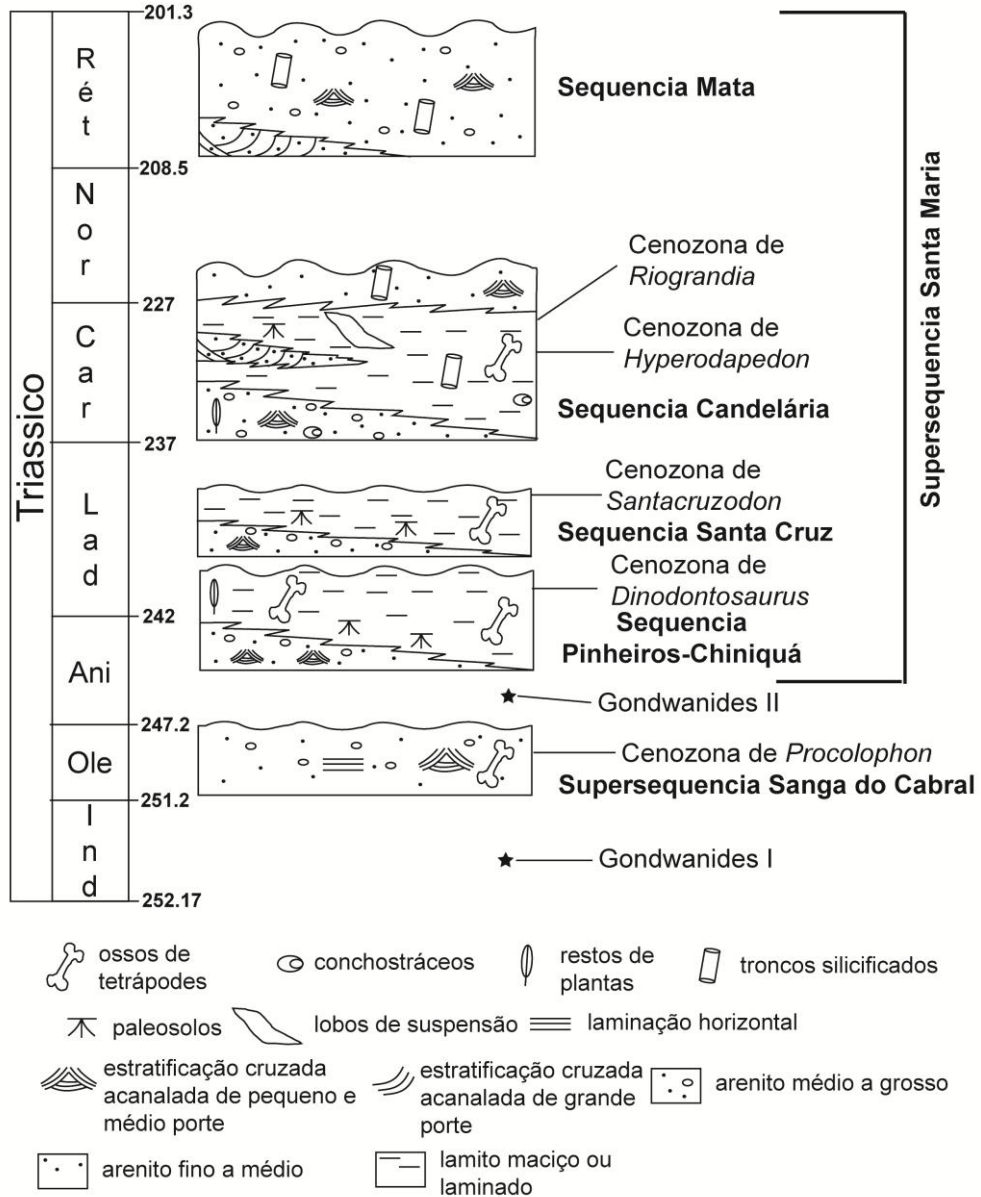
## 5.2 CONTEXTO GEOLÓGICO

*Clevosaurus brasiliensis* é o táxon mais frequentemente encontrado no afloramento Linha São Luiz, no município de Faxinal do Soturno. Também é encontrado, com menos frequência, em Sesmaria do Pinhal 1, afloramento à beira da rodovia BR-287, cerca de 8 km a oeste do município de Candelária (Bonaparte *et al.* 2010) (Fig. 9). Ambos os afloramentos estão inseridos na Sequência Candelária, unidade integrante da Supersequência Santa Maria (Zerfass *et al.*, 2003; Horn *et al.*, 2014).



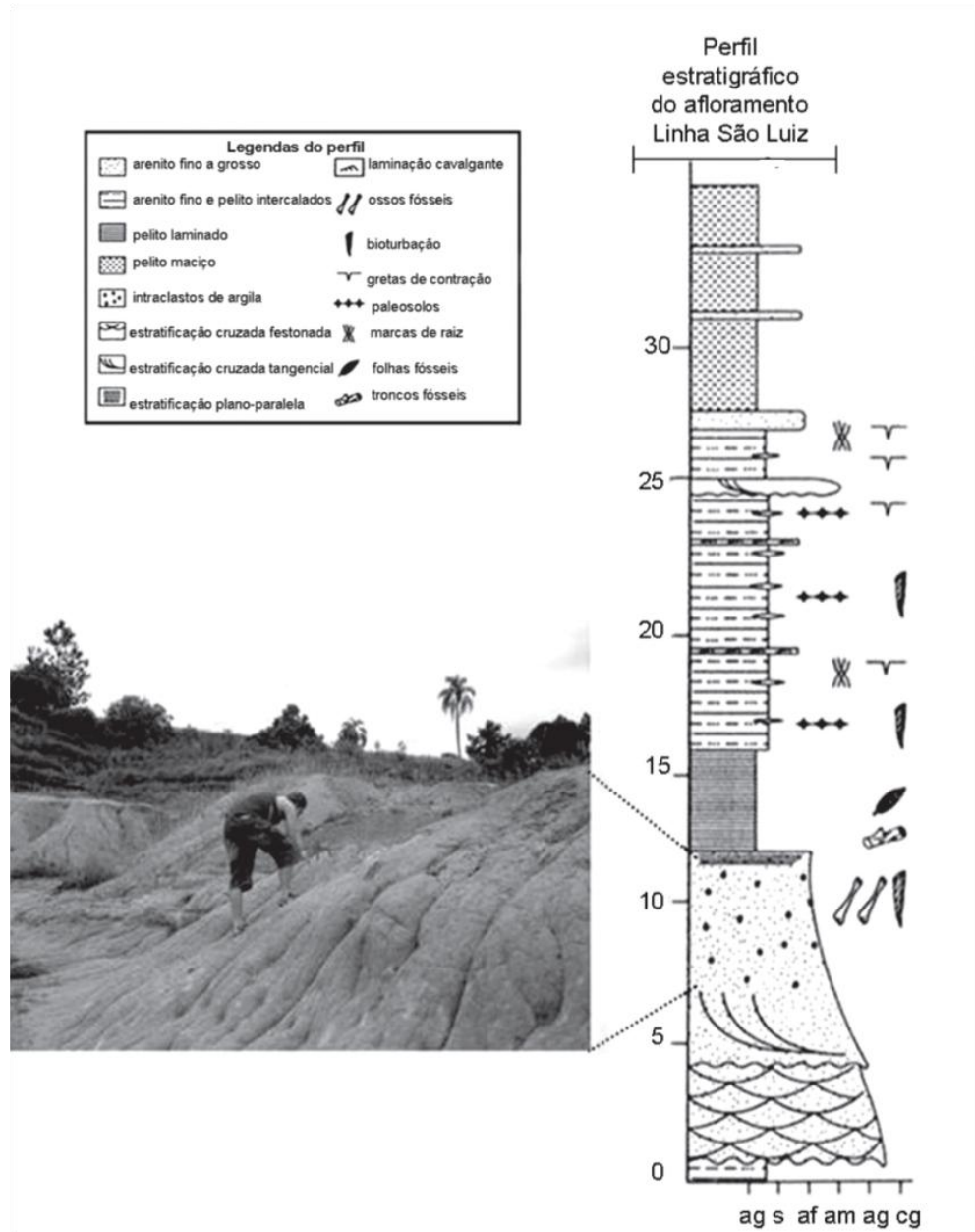
**Figura 9:** Mapa indicando localização da Supersequência Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil. No quadro, em vermelho, a localização dos afloramentos da Sequência Candelária com ocorrência de *C. brasiliensis*. (modificado de Horn *et al.* 2014).

Bioestratigraficamente os fósseis destas localidades estão relacionados à Cenozona de *Riograndia* (Soares *et al.*, 2011), de idade eonoriana (Fig 10).



**Figura 10:** Coluna crono, lito e bioestratigráfica para rochas triássicas do Rio Grande do Sul (Horn *et al.*, 2014).

Linha São Luiz e Sesmaria do Pinhal representam a parte superior da Sequência Candelária, que é formada por uma sucessão granocrescente composta por lentes de arenito com estratificação cruzada de pequeno porte, ritmos e corpos de arenito com estratificação cruzada cavalgante ou maciços, interpretados como pertencentes a um sistema fluvial/deltaico/lacustre (Horn, 2013) (Fig. 11).



**Figura 11:** Perfil estratigráfico e fotografia do afloramento Linha São Luiz, em Faxinal do Soturno (modificado de Bonaparte *et al.*, 2003).

Os materiais de *C. brasiliensis* utilizados neste estudo são provenientes do afloramento de Linha São Luiz, que também registra fósseis do procolofonídeo *Soturnia caliodon* Cisneros & Schultz, 2003, do dinossauro *Guaibasaurus candelariense* Bonaparte *et al.*, 1999 e de cinodontes não-mamaliaformes (*Riograndia guaibensis* Bonaparte *et al.* 2001; *Brasilitherium riograndensis* e *Brasilodon quadrangularis* Bonaparte *et al.* 2003; *Irajatherium hernandezzi* Martinelli *et al.* 2005; *Minicynodon maieri* Bonaparte *et al.* 2010).

## 5.3 PALEOHISTOLOGIA ÓSSEA

### 5.3.1 Estrutura e formação de ossos longos

Para os estudos em paleohistologia recomenda-se a utilização de ossos longos. Por esse motivo só estes serão mencionados no presente trabalho. Ossos longos são aqueles que estão relacionados com os membros. Duas regiões são chamadas de (Junqueira, 2007) (Fig. 12):

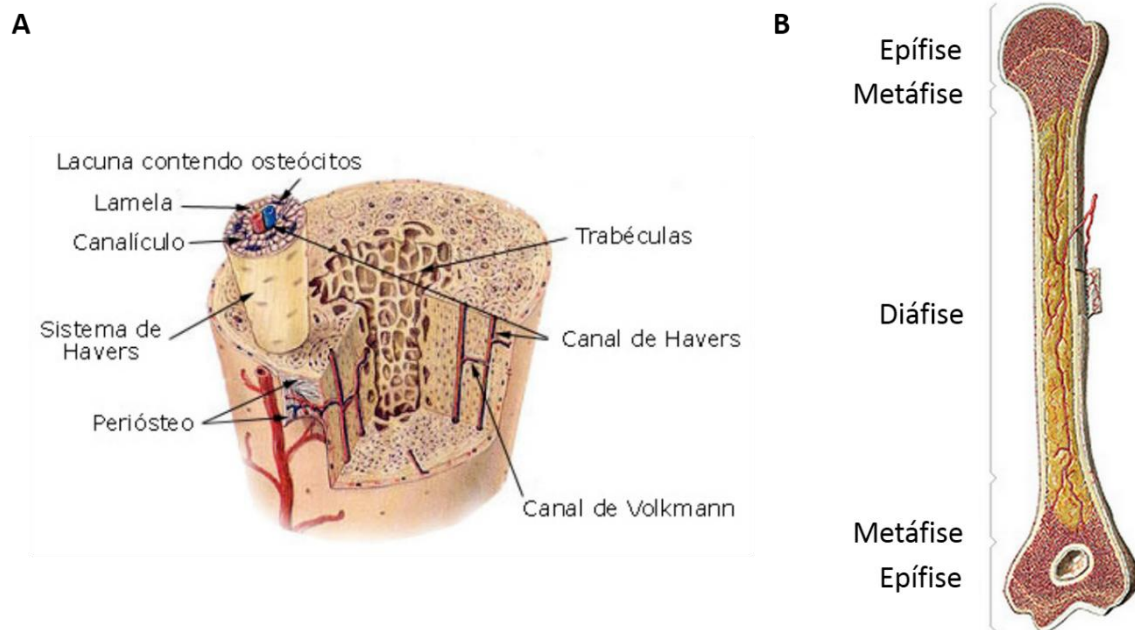
Epífise: é a extremidade alargada de um osso longo. A epífise de um osso o articula, ou o une, a um segundo osso, em uma articulação. Cada epífise consiste de uma fina camada de osso compacto que reveste o osso esponjoso, e é recoberta por cartilagem.

Metáfise: parte dilatada da diáfise, mais próxima da epífise.

Diáfise: é a haste longa do osso. Ela é constituída principalmente de tecido ósseo compacto, proporcionando considerável resistência ao osso longo.

#### 5.3.1.1 Crescimento em comprimento

Os ossos endocondrais, que correspondem à grande maioria dos ossos do esqueleto pós-cranial de um vertebrado, são formados de uma cartilagem precursora, com fibras externas chamadas pericôndrio, que, por sua vez, se transforma em periósteo, com células osteoprogenitoras que se diferenciam em osteoblastos. Os osteoblastos são os responsáveis pela produção do tecido ósseo, formando um colar ósseo ao redor da diáfise. Posteriormente, os osteoclastos perfuram esse tecido ósseo para permitir a entrada de vasos sanguíneos e nervos. Então, forma-se o centro primário de ossificação, a partir do qual o tecido ósseo substitui a cartilagem. Osteoblastos, quando ficam aprisionados na matriz óssea, se diferenciam em osteócitos; os mesmos estão envolvidos na síntese de substâncias essenciais à manutenção da matriz e, através de seus canaliculos (projeções de citoplasma), nutrem o tecido ósseo juntamente com canais vasculares. Quando os vasos sanguíneos penetram as epífises, formam-se os centros secundários de ossificação. (Chinsamy-Turan, 2005; Montanari, 2006).

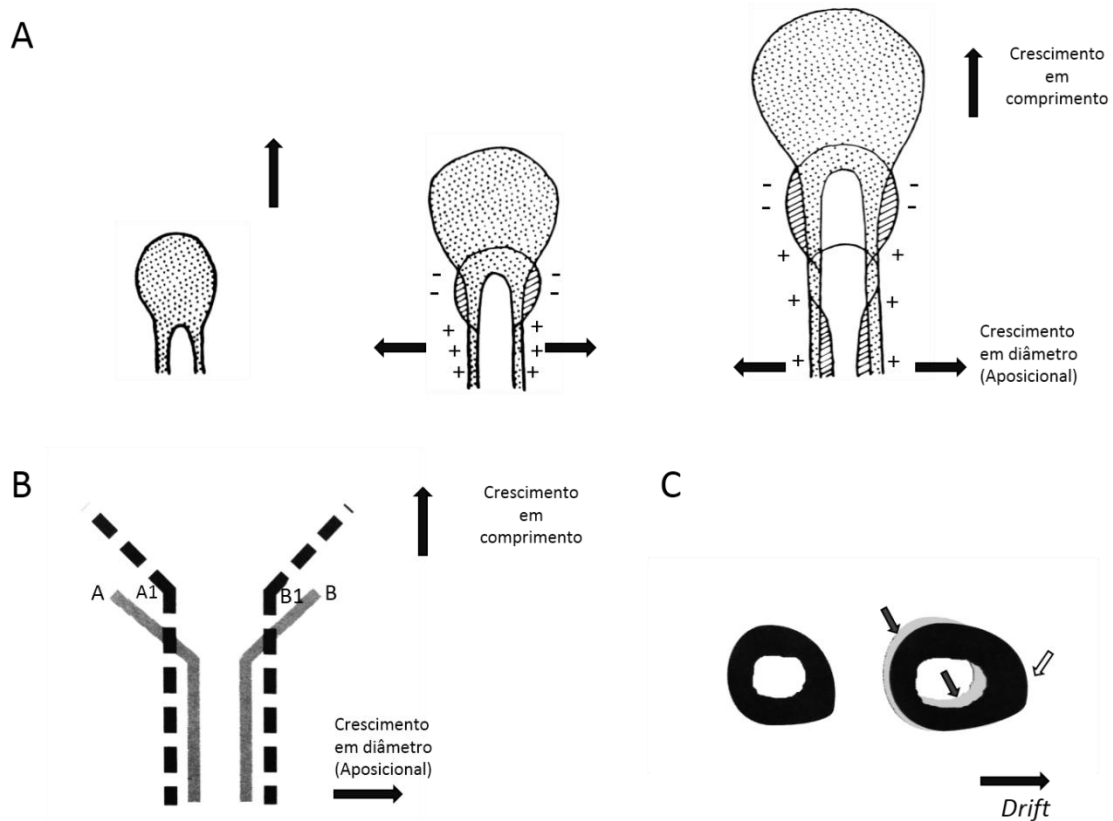


**Figura 12:** Desenho esquemático (A) da estrutura de um osso longo endocondral (encontrado em <http://cienciahoje.uol.com.br/colunas/cacadores-de-fosseis/segredos-ocultos-em-ossos-fossilizados> acessado em 10/11/2014); (B) ilustrando as partes de um osso longo (modificado de Avancini & Favaretto, 1997).

Ossos longos crescem através de deposições e reabsorções do tecido ósseo. Esses remodelamentos envolvem reestruturação longitudinal e aposicional. O crescimento em comprimento é iniciado por desenvolvimento endocondral, enquanto o crescimento em diâmetro envolve a deposição de tecido nas superfícies periosteal (externa) e endosteal (interna). Mudanças de forma ocorrem enquanto o osso é depositado em uma superfície e é reabsorvido na outra, processo que recebe o nome de *drift* (Fig. 13 C).

Remodelamento metafiseal, acontece em ossos longos, visto que a metáfise nesses ossos de indivíduos jovens é mais extensa que o eixo do osso em crescimento. Assim, é preciso que aconteçam processos de diminuição do diâmetro da região de metáfise para que o osso se torne do mesmo diâmetro que o eixo; então tecido da superfície periosteal é reabsorvido e depositado na superfície endosteal (Chinsamy-Turan, 2005; Enlow, 1963) (Fig. 13 B).

O crescimento de tecido endosteal pode ser encontrado depositado na região da diáfise, que por ser tubular é a região que sofre menos remodelamento. Este tecido é relacionado às mudanças de forma que o osso sofre em processos de remodelamento, por isso, se encontrado na região da diáfise podem inferir informações sobre a ontogenia de fósseis como será visto adiante.



**Figura 13:** Crescimento ósseo (A) em comprimento e em diâmetro; (B) Remodelamento metafiseal; (C) *Drift*. (modificado de Chinsamy-Turan, 2005).

Linhas de crescimento (*Lines of arrested growth* - LAGs) podem estar presentes em todos os tecidos ósseos e indicam ciclos de deposição, com períodos de parada da taxa de crescimento. As LAGs podem estar relacionadas às mudanças climáticas sazonais, como períodos de frio, seca ou mudança de fotoperíodo.

### 5.3.2 Tipos de tecido ósseo

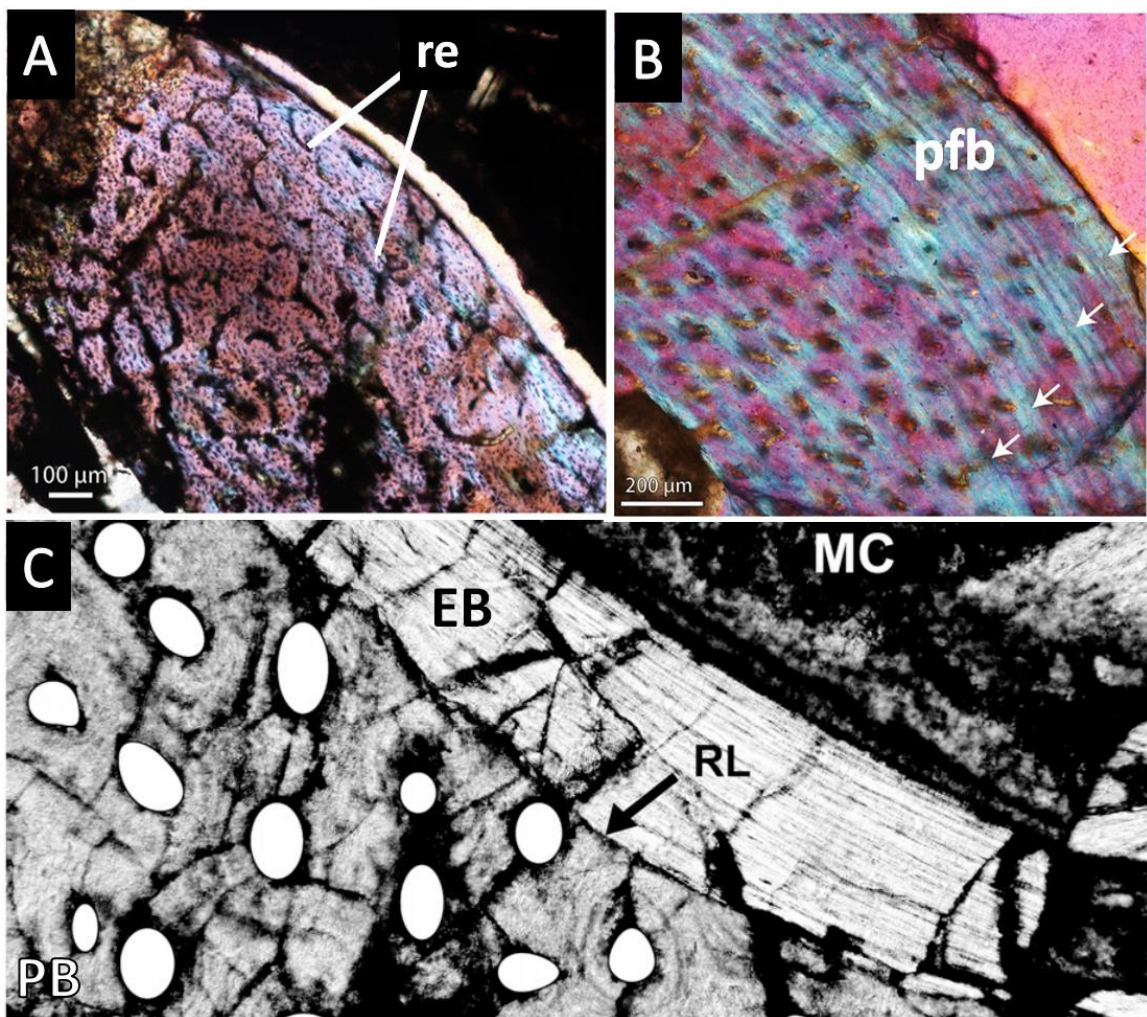
Existem três principais classificações quanto ao tipo de tecido ósseo primário dos vertebrados. São elas: fibrolamelar, paralelo-fibroso e lamelar (Padian & Lamm, 2013) (Fig. 14).

O tecido Fibrolamelar é caracterizado pela falta de organização das fibras, e por possuir uma taxa de deposição muito elevada em comparação à dos outros tecidos. É encontrado principalmente em mamíferos e, em geral, em animais jovens de outros grupos de tetrápodes. Pode estar associado a outros tecidos (como paralelo-fibroso e lamelar) quando o animal possui uma alta taxa de deposição quando filhote, mas diminui seu crescimento quando adulto.

O tecido Paralelo-fibroso possui crescimento ordenado e as suas fibras ficam organizadas paralelas umas às outras. Geralmente está associado aos répteis.

Lamelar é um tecido de deposição muito lenta e pode ser encontrado junto a outros tecidos, e em torno de osteócitos secundários. Também pode estar presente como crescimento endosteal ou ainda como o único constituinte ósseo, como ocorre em anfíbios.

Além desses três tipos principais, existe também o Tecido secundário, que ocorre quando o tecido primário passa por remodelamentos, sendo formado por sobreposição de ósteons secundários.

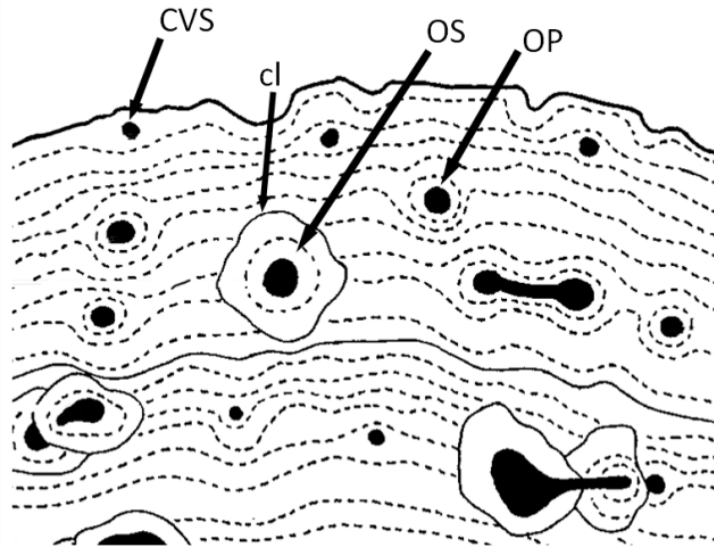


**Figura 14:** Tipos de tecido (A) Fêmur de *Microgomphodon* (Therapsida), com Tecido Fibrolamelar. (B) Fêmur de *Mirotenthes* (Reptilia) exibindo Tecido Paralelo-fibroso. (C) *Rhinesuchus* (Temnospondyli) com Tecido Lamelar. Setas brancas = LAGs; re = Osso fibrolamelar reticular; prb = Osso paralelo-fibroso; EB = Osso endosteal; RL = Linha de reabsorção; MC = Cavidade medular PB = Osso periosteal (retirado de Huttenlocker & Brink, 2014; McHugh, 2014).



### 5.3.3 Canais vasculares

Os canais vasculares podem ser simples, compor ósteons primários ou ósteons secundários (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990) (Fig. 15).



**Figura 15:** Desenho esquemático da estrutura de canais vasculares. CVS = canal vascular simples; OP = ósteon primário; OS = ósteon secundário; cl = linha de cimento (modificado de Francillon-Vieillot *et al.*, 1990).

Canais simples estão presentes geralmente em tecidos com fibras bem organizadas (tecido paralelo-fibroso ou lamelar). São comuns em tartarugas e crocodilos.

Ósteons primários são formados por canais vasculares simples, que ficam envoltos por uma lacuna quando a deposição de tecido é muito rápida. Essa lacuna é, então, preenchida por tecido lamelar. O conjunto de tecido lamelar mais o canal vascular passa a ser chamado ósteon primário, e é frequente em indivíduos jovens e em tecidos de deposição rápida.

Ósteons secundários são resultados da reabsorção de tecido e posterior deposição. A remodelação pode ser para reparar microfraturas, mobilizar o cálcio até o sangue ou modificar a forma do osso. Essas reabsorções formam longos canais em volta de vasos sanguíneos, que são preenchidas por tecido lamelar. Com a deposição de novo tecido, em volta do vaso sanguíneo, é possível observar uma linha de descontinuidade chamada linha de cimento ou “*cement line*”, que marca a diferenciação do tecido previamente depositado para o novo.

Tecidos avasculares utilizam somente os canalículos que partem dos osteócitos para realizar sua nutrição, e geralmente são encontrados em peixes, lagartos e serpentes.

### 5.3.4 Análises paleohistológicas em Lepidosauria

Os primeiros trabalhos com histologia óssea em animais fósseis datam do século XIX, como o trabalho de Owen (1861), onde ele seccionou um osso de *Scelidosaurus* (Padian &

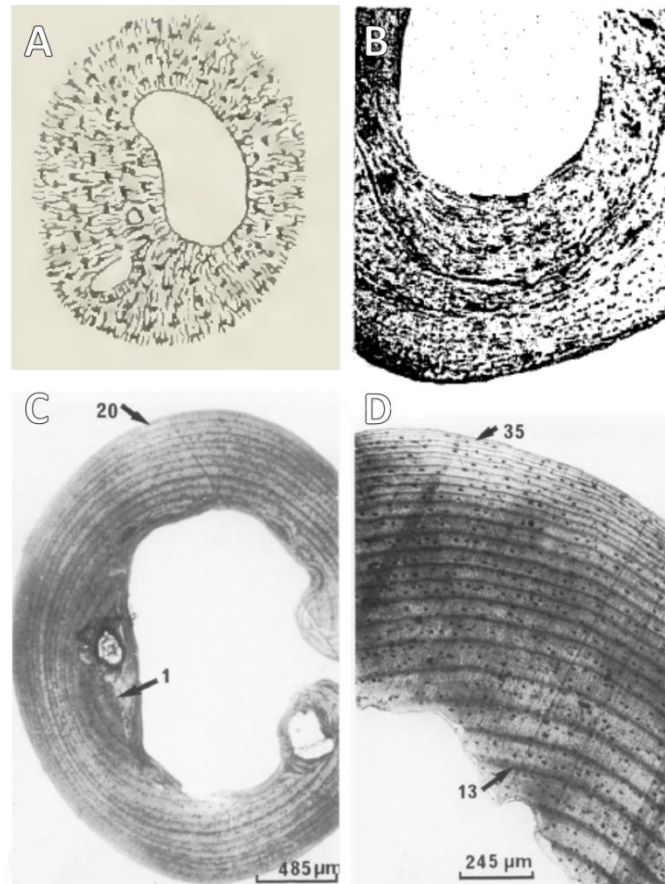
Lamm, 2013). Mas somente no século XX, Foote (1916) reportou que os ossos compactos de animais modernos não são sempre iguais aos de humanos. No mesmo trabalho Foote comparou a histologia de espécies atuais com espécimes fósseis.

Um dos exemplares estudados por Foote (1916) foi um fêmur de *Sphenodon punctatus* que foi classificado por ele como composto de lamelas concêntricas, com lacunas ovais e com espesso canalículo em volta do canal medular. Notou a presença de um grande canal vascular e, ainda, observou que existia uma variação muito pequena na diferenciação de estruturas, ou seja, o tecido era uniforme.

Enlow & Brown (1957) descreveram uma costela desta mesma espécie e, segundo eles, a costela de *Sphenodon* é composta inteiramente por tecido lamelar, não vascular. Propuseram, também, que o crescimento do osso se dá somente por reabsorção endosteal e deposição periosteal, e que as taxas de crescimento, assim como áreas de recente deposição, poderiam ser distinguidas através da diferença de densidades. Tecido esponjoso não estava presente na costela examinada por eles.

Ricqlés (1976) também analisou um fêmur de *S. punctatus*, e o descreveu como contendo somente tecido primário, sendo o tecido da região periosteal lamelar ou paralelo-fibroso e avascular, ou contendo poucos canais vasculares primários.

Análises de esqueletocronologia, que utilizam as marcas de crescimento presentes nos ossos para inferir a idade aproximada de animais, são frequentes em Lepidosauria, pois estes apresentam tecido com pouca remodelação (Castanet, 1994). Castanet *et al.* (1988) realizaram um trabalho sobre esqueletocronologia em *S. punctatus*, onde utilizaram fêmures e falanges, fazendo uma descrição mais detalhada, constatando a presença de diversas LAGs, osso embrionário e tecido endosteal (Fig. 16).



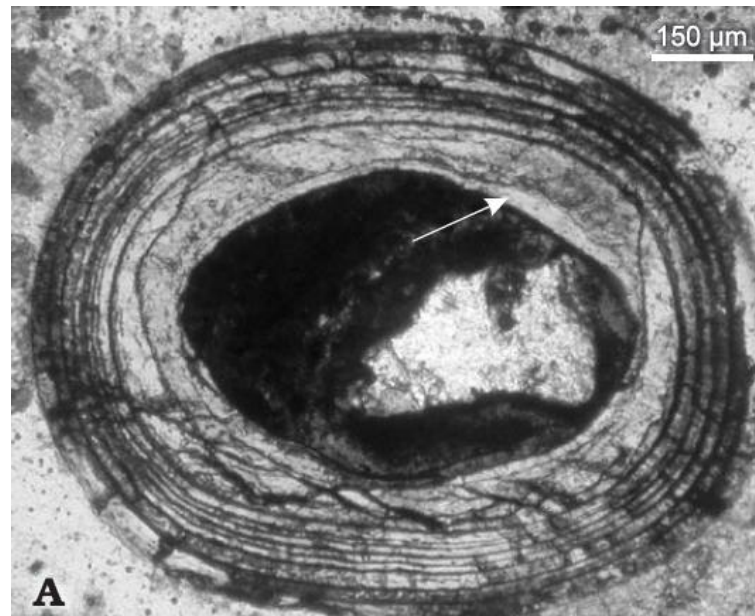
**Figura 16:** Cortes histológicos de *Sphenodon punctatus* (A) Fêmur (Foote, 1916); (B) Costela (Enlow & Bronw, 1957); (C, D) Fêmur (Castanet *et al.*, 1988). Observar as LAGs bem marcadas na fotografias C e D.

A maioria dos estudos sobre esqueletocronologia com Squamata é feita com animais atuais (Patnaik & Behera, 1981; Pal *et al.*, 2009; Kumas & Ayaz, 2014; Buffrénil *et al.*, 2008; Üzümlü *et al.*, 2014; Castanet & Baesz, 1991; Duarte-Varela & Cabreira, 2000), e alguns têm comprovado a eficiência do método para lagartos, já que foi utilizada a análise em animais com idade conhecida, demonstrando que as linhas de crescimento realmente são marcações anuais. Além disso, estes estudos estabelecem correlações para estudos utilizando espécimes fósseis. As linhas de crescimento estão ligadas à sazonalidade climática, mais marcante em animais de clima temperado (Castanet, 1978), contudo também marcam ciclos sazonais em animais de clima tropical (Patnaik & Behera, 1981).

Em *Sphenodon punctatus* foram encontradas até 35 LAGs, contudo sabe-se que a espécie vive até 60 anos (Dawbin, 1982), o que seria compatível com este número elevado de linhas.

Além da espécie atual, o único Rhynchocephalia que possui registro em trabalhos de histologia é *Gephyrosaurus* sp., do Jurássico Inferior do País de Gales. Este foi citado no

trabalho de Ricqlès (1976), contudo sem descrição de seu padrão de tecido ósseo, e em um trabalho de Chinsamy & Hurun (2006), onde um fêmur foi descrito como apresentando nove LAGs (Fig. 17), caracterizando-se como um tecido de crescimento lento e com osso embrionário preservado na região perimedular, o que indica baixo remodelamento.

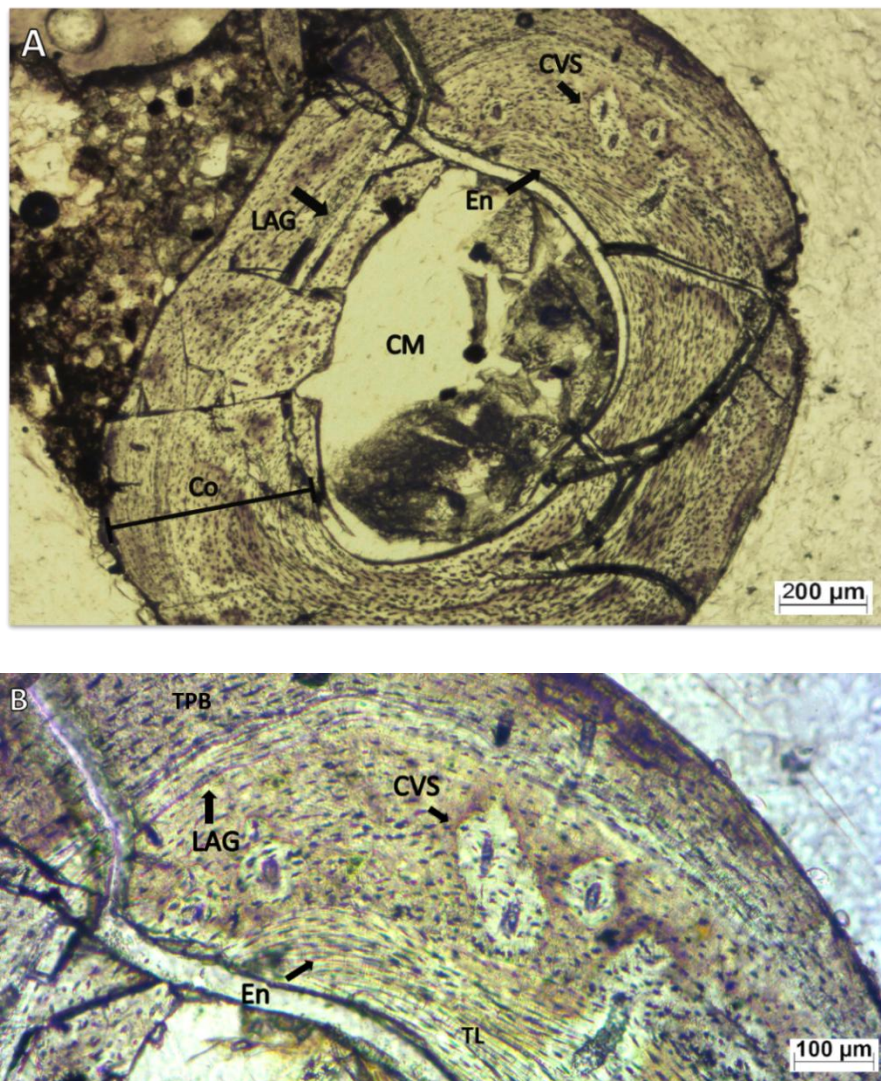


**Figura 17:** Seção de fêmur de *Gephyrosaurus* sp. (retirado de Chinsamy & Hurun, 2006).

Sobre os padrões de tecido ósseo de Rhynchocephalia (Castanet *et al.*, 1988; Chinsamy & Hurun, 2006) e Squamata (Patnaik & Behera, 1981; Pal *et al.*, 2009; Kumas & Ayaz, 2014; Buffrénil *et al.*, 2008; Üzüim *et al.*, 2014; Castanet & Baesz, 1991), é reconhecido que o tecido ósseo destes geralmente é avascular ou com pouca vascularização, indo ao encontro do que foi observado em *Sphenodon* (Enlow & Brown, 1957; Ricqlès, 1976).

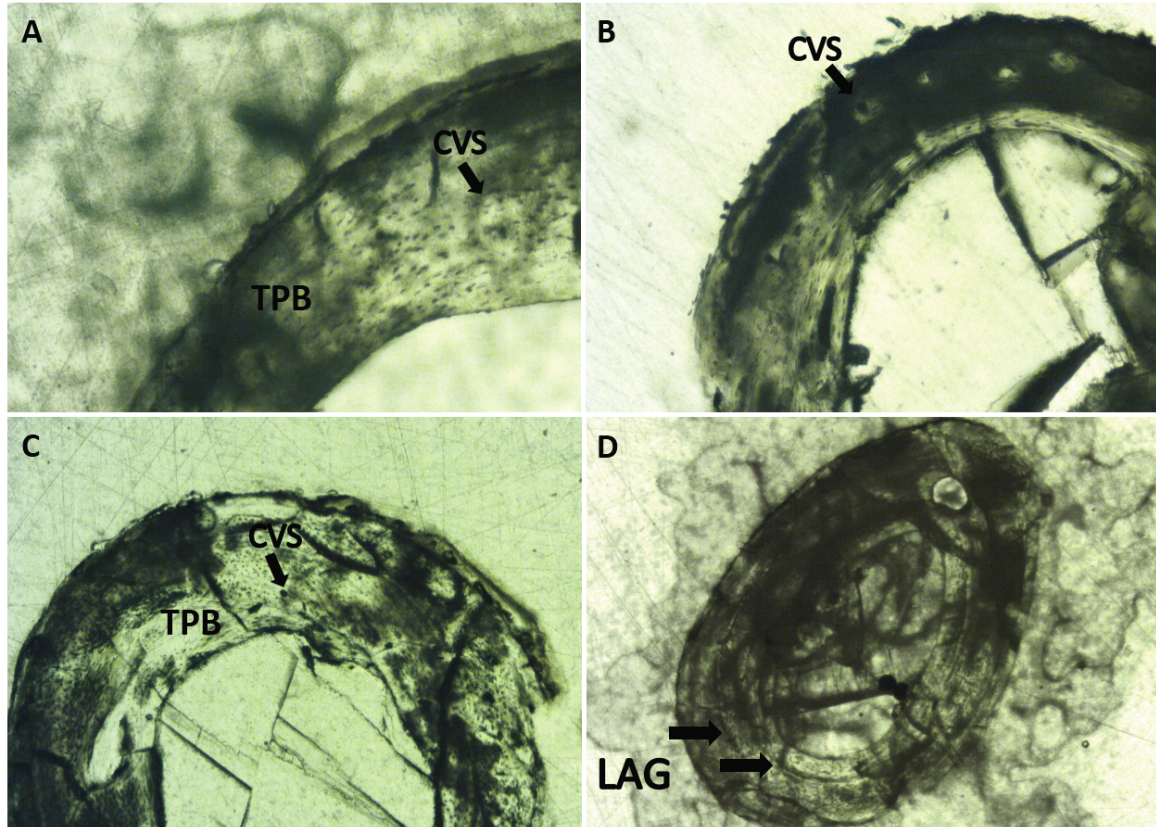
## 6 RESULTADOS

O tecido ósseo depositado em todos os ossos de *Clevosaurus brasiliensis* analisados é bastante similar, sendo a cavidade medular extensiva e o córtex estreito. Na região perimedular do fêmur UFRGS-PV-0754-T é possível observar a ocorrência de deposição de tecido lamelar na superfície endosteal, indicando, com base neste indivíduo, que esta espécie apresenta um crescimento reverso. O restante do córtex é pouco vascularizado, com apenas alguns canais vasculares simples arranjados longitudinalmente. As lacunas dos osteócitos estão organizadas paralelamente e possuem formato achatado, assim o tecido em *C. brasiliensis* é descrito como paralelo-fibroso a lamelar (ou seja, de crescimento lento) (Fig. 18).



**Figura 18:** (A) Fêmur UFRGS-PV-0754-T. (B) Detalhe da mesma amostra. Co: Córtex; CM: Cavidade Medular; LAG: Linha de crescimento; CVS: Canais vasculares simples; En: Tecido Endosteal; TPB: Tecido Paralelo Fibroso; TL: Tecido Lamelar.

Linhas de crescimento (LAGs) interrompem o córtex em toda a sua extensão, sendo encontradas uma no fêmur UFRGS-PV-0754-T (fig. 18) e, também, duas na tíbia UFRGS-PV-0754-T (fig. 19D).



**Figura 19:** Amostras de *Clevosaurus brasiliensis*. (A) Fêmur UFRGS-PV-1067-T; (B) Fêmur UFRGS-PV-0752-T; (C) Outra amostra do fêmur UFRGS-PV-0752-T; (D) Tíbia UFRGS-PV-0754-T. Co: Córtex; CM: Cavidade Medular; LAG: Linha de crescimento; CVS: Canais vasculares simples; TPB: Tecido Paralelo Fibroso.

A amostra do rádio UFRGS-PV-0757-T não pôde ser analisada. Devido à fragilidade e ao tamanho diminuto do material, a secção se deu em uma região muito próxima à epífise, e foram identificados somente restos de sedimento nas análises microscópicas, evidenciando perda total do material ósseo durante a confecção da lâmina. Além disso, também por problemas na confecção da lâmina, a amostra do fêmur UFRGS-PV-0752-T foi parcialmente perdida, entretanto foi possível identificar o padrão ósseo no pequeno fragmento conservado (Fig. 19 B e C).

## 7 DISCUSSÃO

O tecido paralelo-fibroso, com os osteócitos organizados paralelamente em todo o córtex, observado em todas as lâminas analisadas, indica que *Clevosaurus brasiliensis* é um animal de crescimento lento, semelhante à maioria dos Squamata e Rhynchocephalia. Este é considerado o padrão esperado para Lepidosauria (Enlow, 1969).

Buffrénil *et al.* (2008) perceberam que a diferença de densidade de canais vasculares entre lagartos do gênero *Varanus* está relacionada ao tamanho destes. Espécies de pequeno porte apresentam tecido avascular, enquanto espécies médias e grandes possuem canais vasculares no córtex. Outro exemplo dessa correlação é *Salvator merianae*, maior lagarto do sul do Brasil (Borges-Martins *et al.*, 2007), que também apresenta vascularização em seu córtex (Duarte-Varela & Cabreira, 2000). Isso está relacionado ao fato de que espécies de porte pequeno conseguem substituir fisiologicamente o sistema vascular pelo desenvolvimento de mais canalículos que partem dos osteócitos (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990). Assim a presença de poucos canais vasculares em *C. brasiliensis* é explicada pelo seu pequeno tamanho.

Francillon-Vieillot *et al.* (1990) observaram que os osteócitos se tornam mais achatados à medida que envelhecem. Patnaik & Behera (1981) e Pal *et al.* (2009) mostraram que isso é verdade para alguns lagartos, onde os osteócitos variam na forma e quantidade, de acordo com a idade do animal. Indivíduos mais jovens têm osteócitos de formato arredondado, enquanto os mais velhos possuem osteócitos elípticos. Todas as amostras de *Clevosaurus brasiliensis* apresentaram osteócitos elípticos, indicando que esses indivíduos não eram jovens.

A partir da análise do fêmur e da tíbia UFRGS-PV-0754-T, a princípio interpretados como pertencentes a um mesmo indivíduo, por compartilharem o mesmo número de registro, um problema emergiu. Enquanto o fêmur apresenta uma LAG, a tíbia mostra duas. Aplicando os princípios da esqueletocronologia (bem testados em Lepidosauria), presumi-se que a tíbia seria de um animal que ainda não atingiu o terceiro ano de vida, enquanto o fêmur seria de um indivíduo com menos de dois anos. Visto que o material fóssil é geralmente preparado no laboratório a partir de blocos de rocha trazidos do campo, se os ossos não estão articulados, estes não podem ser atribuídos, com certeza, a um mesmo indivíduo. Apesar disso, às vezes, pela proximidade dos elementos na amostra original, dois ossos não articulados podem receber um mesmo número de registro. Deve ter sido o caso do fêmur e da tíbia analisados, que estão catalogados na coleção do laboratório de Paleontologia de Vertebrados da UFRGS

sob o mesmo número de registro: UFRGS-PV-0754-T. Com base nos dados paleohistológicos obtidos, sugere-se aqui que os ossos não são do mesmo indivíduo e que foram registrados equivocadamente sob o mesmo número de registro. Mas cabe salientar que estes dois ossos são os únicos materiais analisados neste estudo que possuem LAGs em seu córtex. Assim, uma alternativa seria manter a premissa inicial de que se trata de elementos de um mesmo indivíduo e que as diferenças observadas decorrem de variações nas taxas de deposição óssea em cada osso. Castanet *et al.* (1988) observaram que geralmente, quando existem divergências entre o número de LAGs em ossos de um mesmo indivíduo, encontram mais LAGs no fêmur do que em outros ossos.

Patnaik & Behera (1981) observaram que somente os indivíduos mais velhos de *Calotes versicolor* apresentavam tecido endosteal. Informação semelhante foi observada para outros Squamata, como *Sitana ponticeriana* (Pal *et al.*, 2009) que apresenta tecido endosteal somente em indivíduos adultos. *Acanthodactylus boskianus* (Üzüm *et al.*, 2014) apresenta tecido endosteal em machos com mais de oito LAGs, ou seja, adultos. No gênero *Gallotia* (Castanet & Baez, 1991) também o tecido endosteal só está presente em indivíduos mais velhos. Em *Stellagama stellio* (Kumas & Ayaz, 2014) o tecido endosteal está presente somente em indivíduos com mais de três LAGs. Segundo os autores, e após a terceira LAG o tecido cresce em menores taxas, indicando que, talvez, os indivíduos de *S. stellio* alcancem a maturidade sexual após o terceiro ano de vida, e que esse evento esteja relacionado com o aparecimento do tecido endosteal. O tecido também está presente nos Rhynchocephalia *Gephyrosaurus* sp. (Chinsamy & Hurum, 2006) e *Sphenodon punctatus* (Castanet *et al.*, 1988). Nessa última espécie, o tecido endosteal aparece somente após a quarta LAG.

Se comparado aos materiais de Rhynchocephalia utilizados em estudos de histologia, *C. brasiliensis* apresenta poucas linhas de crescimento, em contraste com *Gephyrosaurus* sp. que apresenta nove (Chinsamy & Hurum, 2006) e *S. punctatus* com até 35 LAGs (Castanet *et al.*, 1988), o que leva a conclusão de tratar-se de indivíduos com poucos anos de vida. No caso dos espécimes UFRGS-PV-0752-T e UFRGS-PV-1067-T, pela ausência de LAGs, pode-se inferir menos de um ano de vida.



## 8 CONCLUSÃO

Tendo em vista os dados apresentados nesta monografia, conclui-se que *Clevosaurus brasiliensis* apresenta o mesmo padrão de deposição óssea observado em *Gephyrosaurus* sp, do Jurássico Inferior, e em *Sphenodon punctatus*. Isso corrobora a ideia de que Rhynchocephalia é um dos grupos de amniotas mais conservativos em sua biologia, mantendo seus padrões anatômicos e fisiológicos desde o Triássico.

Assume-se que os dois ossos registrados sob a numeração UFRGS-PV-0754-T, um fêmur e uma tíbia, não pertençam a um mesmo indivíduo, uma vez que não seria esperado, com base ao padrão apresentado por outros Lepidosauria, encontrar-se um maior número de LAGs na tíbia do que no fêmur. O número desigual de LAGs na região cortical, uma e duas, respectivamente, indica idades diferentes.

Presume-se que os indivíduos de *C. brasiliensis* se tornavam adultos antes de completar o segundo ano de vida. Isso é evidenciado pela presença de tecido endosteal no fêmur UFRGS-PV-0754-T. Assim, somente a dois materiais pode ser atribuída a condição de indivíduos adultos: a este fêmur, que apresenta uma LAG e tecido endosteal; e à tíbia de mesmo número, com duas linhas de crescimento.

A ausência de LAGs nos espécimes UFRGS-PV-0752-T e UFRGS-PV-1067-T indica que estes não haviam completado um ano quando do momento da morte.

Apesar de serem observadas linhas de crescimento em dois ossos, estas estão relacionadas a indivíduos adultos jovens. Somente com esse estudo não foi possível determinar a idade máxima que *Clevosaurus brasiliensis* era capaz de alcançar.

Este estudo preliminar abre perspectivas de investigação sobre os padrões de crescimento ósseo apresentados por Rhynchocephalia mesozoicos, demonstrando que os materiais fósseis, apesar da idade e dos processos diagenéticos inerentes à preservação, reúnem um bom potencial para inferências fisiológicas e ontogenéticas.

## 9 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- APESTEGUIA, S.; GOMEZ, R. O.; ROUGIER, G. W. A basal sphenodontian (Lepidosauria) from the Jurassic of Patagonia: new insights on the phylogeny and biogeography of Gondwanan rhynchocephalians. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 166, n. 2, p. 342-360, Oct 2012.
- APESTEGUIA, S.; JONES, M. E. H. A Late Cretaceous "tuatara" (Lepidosauria: Sphenodontinae) from South America. **Cretaceous Research**, v. 34, p. 154-160, Apr 2012.
- APESTEGUIA, S.; NOVAS, F. E. Large Cretaceous sphenodontian from Patagonia provides insight into lepidosaur evolution in Gondwana. **Nature**, v. 425, n. 6958, p. 609-612, Oct 9 2003.
- ARANTES, B. Novos materiais de Rhynchocephalia da formação Caturrita (Triássico Superior) do Rio Grande do Sul, Brasil: estudo anatômico e implicações filogenéticas. 94. Tese de Doutorado – Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, 2011.
- ARANTES, B. D. A.; SOARES, M. B.; SCHULTZ, C. L. *Clevosaurus brasiliensis* (lepidosauria, sphenodontia) from the upper triassic of rio grande do sul: post-cranial anatomy and phylogenetic relationships. **Revista Brasileira De Paleontologia**, v. 12, n. 1, p. 43-54, Jan-Apr 2009.
- AVANCINI & FAVARETTO. *Biologia – Uma abordagem evolutiva e ecológica*. Vol. 2. São Paulo, Ed. Moderna, 1997.
- BENTON, M. J. Classification and phylogeny of the diapsid reptiles. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 84, n. 2, p. 97-164, 1985.
- BONAPARTE, J.F.; FERIGOLO, J. & RIBEIRO, A.M. A primitive Late Triassic 'ictidosaur' from Rio Grande do Sul, Brazil. **Palaeontology**. v. 44, n. 4, p. 623-635. 2001.
- BONAPARTE, J.F.; MARTINELLI, A.G.; SCHULTZ, C.L.; RUPERT, R. The sister group of mammals: small cynodonts from the late Triassic of southern Brazil. **Revista brasileira de paleontologia**, 5:5-27. 2003.

- BONAPARTE, J. F.; SCHULTZ, C.L.; SOARES, M.B.; MARTINELLI, A. The faxinal do soturno local fauna, late triassic of rio grande do sul, BRAZIL. **Revista Brasileira De Paleontologia**, v. 13, n. 3, p. 233-246, Sep-Dec 2010.
- BONAPARTE, J. F.; SUES, H. D. A new species of Clevosaurus (Lepidosauria : Rhynchocephalia) from the Upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. **Palaeontology**, v. 49, p. 917-923, Jul 2006.
- BORGES-MARTINS, M.; ALVES, M.L.M.; ARAUJO, M.L. de; OLIVEIRA, R.B. de & ANÉS, A.C. Répteis p. 292-315. *In*: BECKER, F.G.; R.A. RAMOS & L.A. MOURA (orgs.) **Biodiversidade**: Regiões da Lagoa do Casamento e dos Butiazais de Tapes, Planície Costeira do Rio Grande do Sul. Ministério do Meio Ambiente, Brasília. 2007. 385 p.
- BUFFRENIL, V.; HOUSSAYE, A.; BOEHME, W. Bone vascular supply in monitor lizards (Squamata : Varanidae): Influence of size, growth, and phylogeny. **Journal of Morphology**, v. 269, n. 5, p. 533-543, May 2008.
- CASTANET, J. Les marques de croissance osseuse comme indicateur de l'âge chez les lézards. **Acta Zoologica** 59: 35–48. 1978.
- CASTANET, J. Age estimation and longevity in reptiles. **Gerontology**, v. 40, n. 2-4, p. 174-192, Mar-Aug 1994.
- CASTANET, J., BAEZ, M. Adaptation and evolution in Gallotia lizards from the Canary Islands: age, growth, maturity and longevity. **Amphibia-Reptilia**, 1991. 12: 81-102, 1991.
- CASTANET, J.; NEWMAN, D. G.; SAINTGIRONS, H. Skeletochronological data on the growth, age, and population-structure of the tuatara, *sphenodon-punctatus*, on stephens island and lady-alice island, new-zealand. **Herpetologica**, v. 44, n. 1, p. 25-37, Mar 1988.
- CHINSAMY-TURAN, A. The Microstructure of Dinosaur Bone: Deciphering Biology with Fine-Scale Techniques, **Johns Hopkins University Press**, 216. Jun 2005.
- CHINSAMY, A.; HURUM, J. H. Bone microstructure and growth patterns of early mammals. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 51, n. 2, p. 325-338, Jun 2006.

- CHINSAMY, A.; RAATH, M. A. Preparation of fossil bone for histological examination. **Palaeoontologia africana**, v. 29, p. 39-44, 1992.
- CISNEROS, J.C. & SCHULTZ, C.L. *Soturnia caliodon* n. g. n. sp., a procolophonid reptile from the Upper Triassic of Southern Brazil. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie**, Abhandlungen. v. 227, p. 365-380. 2003.
- DAWBIN, W.H. The tuatara *Sphenodon punctatus* (Reptilia: Rhynchocephalia): A review, p. 149-181, In Newman, D.G. (ed.), **New Zealand Herpetology**. New Zealand: Wildlife Service Occasional Publications 2. 1982.
- DUARTE-VARELA, C.; CABREIRA, M.R.. Testing skeletochronology in black Tegulizards (*Tupinambis merianae*) of known ages. **Herpetol. Review**, **31**, 2000. (4): 224-226.
- ENLOW, D.H. **Principles of bone remodeling**. Thomas, C. C. (Ed). Springfield, Illinois. 1963.
- ENLOW, D.H. The bone of Reptiles. In: Gans, C. (Ed.) *Biology of the Reptilia*, 1, **Academic Press, London**, p. 45–80. 1969.
- ENLOW, D.H.; BROWN, S. O. A comparative histological study of fossil and recent bone tissues. Part II. **Texas Journal of Science** v. 9, p. 185–214, 1957.
- EVANS, S. E. At the feet of the dinosaurs: the early history and radiation of lizards. **Biological Reviews**, v. 78, n. 4, p. 513-551, Nov 2003.
- EVANS, S.E. & JONES M.E.H. The Origin, Early History and Diversification of Lepidosauromorph Reptiles. In *Sswati: New Aspects of Mesozoic Biodiversity*. Kolkata, India: Springer, 2010. p. 27-44.
- FERIGOLO, J. Esfenodontídeos do Neo-triássico/?Jurássico do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. In: HOLZ, M. & ROS, L. F . **Paleontologia do Rio Grande do Sul**. UFRGS/CIGO, Porto Alegre, p. 236-245. 2000.
- FERIGOLO, J. & LANGER, M.C. 2006. A Late Triassic dinosauriform from south Brazil and the origin of the ornithischian predeontary bone. **Historical Biology**, v. 19, n. 1, p. 23-33.
- FOOTE J. S., 1916 - **A contribution to the comparative histology of the femur**. Smiths. Contrib. Knowl. Publication no. 2382, Washington DC.

- FRASER, N.C. The osteology and relationships of Clevosaurus (Reptilia:Sphenodontida). **Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences**. v. 321, n. 1204, p. 125-178, 1988.
- FRANCILLON-VIEILLOT, H.; BUFFRÉNIL, V. DE.; CASTANET, J.; GERANDIE, J.; MEUNIER, F. J.; SIRE, J. Y.; ZYLBERBERG, L. L.; RICQLÈS, A. J. DE. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. In: CARTER, J. G. (Ed). **Skeletal biomineralization: Patterns, process and evolutionary trends**. New York: Van Nostrand Reinhold, 1990. p. 471–530.
- GUARINO, F. M.; DI GIA, I.; SINDACO, R. Age and growth of the sand lizards (*Lacerta agilis*) from a high Alpine population of north-western Italy. **Acta Herpetologica**, v. 5, n. 1, p. 23-29, Jun 2010.
- HUTTENLOCKER, A.K.; BOTHA-BRINK, J. Bone microstructure and the evolution of growth patterns in Permo-Triassic theriocephalians (Amniota, Therapsida) of South Africa. **PeerJ** 2:e325; DOI 10.7717/peerj.325, 2014.
- HORN, B.L.D.; MELO, T.M.; SCHULTZ, C.L.; PHILIPP, R.P.; KLOSS, H.P.; GOLDBERG, K. A new third-order sequence stratigraphic framework applied to the Triassic of the Parana Basin, Rio Grande do Sul, Brazil, based on structural, stratigraphic and paleontological data. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 55, p. 123-132, Nov 2014.
- HORN, B.L.D., PEREIRA, V.P., SCHULTZ, C.L., 2013. Calcretes of the Santa Maria Supersequence, Middle Triassic, Rio Grande do Sul, Brazil: classification, genesis and paleoclimatic implications. **Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.** 376, 39e47.
- JONES, M. E. H. Skull shape and feeding strategy in Sphenodon and other Rhynchocephalia (Diapsida : Lepidosauria). **Journal of Morphology**, v. 269, n. 8, p. 945-966, Aug 2008.
- JONES, M. E. H.; CREE, A. Tuatara. **Current Biology**, v. 22, n. 23, p. R986-R987, 2012. ISSN 0960-9822. Disponível em: <  
<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0960982212013036> >.
- JONES, M. E. H.; TENNYSON, A.J.D.; WORTHY, J.P.; EVANS, S.E; WORTHY, T.H. A sphenodontine (Rhynchocephalia) from the Miocene of New Zealand and

- palaeobiogeography of the tuatara (*Sphenodon*). **Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences**, v. 276, n. 1660, p. 1385-1390, Apr 7 2009.
- JUNQUEIRA, L. C.; CARNEIRO, J. **Basic Histology: text & atlas**. São Paulo: São Paulo, 2007, 554 p.
- KUMAS, M.; AYAZ, D. Age determination and long bone histology in *Stellagama stellio* (Linnaeus, 1758) (Squamata: Sauria: Agamidae) populations in Turkey. **Vertebrate Zoology**, v. 64, n. 1, p. 113-126, May 2014.
- MARTINEZ, R. N. APALDETTI, C.; COLOMBI, C.E.; PRADERIO, A.; FERNANDEZ, E.; MALNIS, P.S; CORREA, G.A.; ABELIN, D.; ALCOBER, O. A new sphenodontian (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the Late Triassic of Argentina and the early origin of the herbivore opisthodontians. **Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences**, v. 280, n. 1772, Dec 7 2013.
- MCHUGH, J. B. Paleohistology and histovariability of the permian stereospondyl *rhinesuchus*. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 34, n. 1, p. 59-68, 2014 2014.
- MONTANARI, T. *Histologia: texto, Atlas e roteiro de aulas práticas*. Porto Alegre: Editora da UFRGS, 2006. 160 p.
- PADIAN, K.; LAMM E.T. *Bone Histology of Fossil Tetrapods*. **University of California Press**, 2013. 298.
- PAL, A; SWAIN, M.M.; RATH, S. Long Bone Histology and Skeletochronology in a Tropical Indian Lizard, *Sitana ponticeriana* (Sauria: Agamidae). **Current Herpetology**, 28(1):13-18. 2009.
- PATNAIK, B. K.; BEHERA, H. N. Age-determination in the tropical agamid garden lizard, *calotes-versicolor* (daudin), based on bone-histology. **Experimental Gerontology**, v. 16, n. 4, p. 295-307, 1981 1981.
- PEABODY, F. E. Annual growth zones in living and fossil vertebrates. **Journal of Morphology**, v. 108, n. 1, p. 11-&, 1961 1961.
- PIANTONI, C; IBARGÜENGOYTÍA, N. R.; CUSSAC, V. E. Age and growth of the Patagonian lizard *Phymaturus patagonicus*. **Amphibia-Reptilia**, 2006. 27 (3): 385-392
- RAUHUT, O. W. M.; HEYNG, A.M.; ARBARELLO, A.L.; HECKER, A. A New Rhynchocephalian from the Late Jurassic of Germany with a Dentition That Is Unique amongst Tetrapods. **Plos One**, v. 7, n. 10, Oct 31 2012.

- REYNOSO, V.-H. A Middle Jurassic Sphenodon-like sphenodontian (Diapsida: Lepidosauria) from Huizachal Canyon, Tamaulipas, Mexico. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 16, p. 210-221. 1996.
- RICQLÈS, A. On bone histology of fossil and living reptiles, with comments on its functional and evolutionary significance; pp. 123–150 in A. d'A. Bellairs and C. B. Cox (eds.), *Morphology and Biology of Reptiles*. **Academic Press**, 1976. London.
- RICQLÈS, A. J. Fifty years after Enlow and Brown's Comparative histological study of fossil and recent bone tissues (1956-1958): A review of Professor Donald H. Enlow's contribution to palaeohistology and comparative histology of bone. **Comptes Rendus Palevol**, v. 6, n. 8, p. 591-601, Dec 2007.
- RUBERT, R; SCHULTZ, C.L. Um novo horizonte de correlação para o Triássico Superior do Rio Grande do Sul. **Pesquisas em Geociências**, 31:71-88, 2004.
- SAILA, L. K. A new species of the sphenodontian reptile *Clevosaurus* from the Lower Jurassic of South Wales. **Palaeontology**, v. 48, p. 817-831, Jul 2005.
- SCHEYER, T. M.; KLEIN, N.; SANDER, P. M. Developmental palaeontology of Reptilia as revealed by histological studies. **Seminars in Cell & Developmental Biology**, v. 21, n. 4, p. 462-470, Jun 2010.
- SOARES, M. B.; SCHULTZ, C. L.; HORN, B. L. D. New information on *Riograndia guaibensis* Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 2001 (Eucynodontia, Tritheledontidae) from the Late Triassic of southern Brazil: anatomical and biostratigraphic implications. **Anais Da Academia Brasileira De Ciencias**, v. 83, n. 1, p. 329-354, Mar 2011.
- SUES, H.D.; SHUBIN, N.H. & OLSEN, P.E. A new sphenodontian (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the McCoy Brook Formation (Lower Jurassic) of Nova Scotia, Canada. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 14(3):327-340, 1994.
- UZUM, N.; ILGAZ, Ç; KUMLUTAS, Y; GÜMÜS, Ç; AVCI, A. The body size, age structure, and growth of Bosc's fringe-toed lizard, *Acanthodactylus boskianus* (Daudin, 1802). **Turkish Journal of Zoology**, v. 38, n. 4, p. 383-388, 2014 2014.
- VEIGA, F. Histologia óssea dos Hyperodapedontinae (Archosauromorpha, Rhynchosauria) do Triássico Superior do Rio Grande do Sul, Brasil. 71. Dissertação de Mestrado – Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, 2013.

WU, X-C. Late Triassic-Early Jurassic sphenodontians from China and the phylogeny of the Sphenodontia: In: *In the Shadow of the Dinosaurs, Early Mesozoic Tetrapods*. Edited by Nicholas C. Fraser and Hans-Dieter Sues, **Cambridge University Press**, p. 38-69, 1994.

ZERFASS, H.; LAVINA, E.L; SCHULTZ, C.L.; GARCIA, A.J.V.; FACCINI, U.F.; JR, F.C. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of Southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. **Sedimentary Geology**, v. 161, n. 1-2, p. 85-105, Sep 1 2003.