UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDO DO SUL
INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS

BACHARELADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

TRABALHO DE CONCLUSÃO DE CURSO

PEDRO LUCAS DE BARROS PRUCIANO

COMENTÁRIOS SOBRE A ANATOMIA CRÂNIO-DENTÁRIA DE *Tiarajudens eccentricus* e *Anomocephalus africanus* (Therapsida, Anomodontia), DO MESOPERMIANO DO BRASIL E DA ÁFRICA DO SUL

Porto Alegre
2024

Pedro Lucas De Barros Pruciano

COMENTÁRIOS SOBRE A ANATOMIA CRÂNIO-DENTÁRIA DE *Tiarajudens eccentricus* e *Anomocephalus africanus* (Therapsida, Anomodontia), DO MESOPERMIANO DO BRASIL E DA ÁFRICA DO SUL

Trabalho de Conclusão de Curso como requisito parcial à obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Orientador: Prof. Dr. Heitor Francischini

Aprovado em: 05 / 02 / 2024

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dra. Ana Maria Ribeiro
Museu de Ciencias Naturais, SEMA-RS

Dr. Francesco Battista
Programa de Pós Graduação em Geociências (UFRGS)

Prof. Dr. Heitor Francischini
Departamento de Paleontologia e Estratigrafia (UFRGS)

Porto Alegre
2024

Pedro Lucas De Barros Pruciano

COMENTÁRIOS SOBRE A ANATOMIA CRÂNIO-DENTÁRIA DE *Tiarajudens eccentricus* e *Anomocephalus africanus* (Therapsida, Anomodontia), DO MESOPERMIANO DO BRASIL E DA ÁFRICA DO SUL

Este trabalho de conclusão será apresentado na forma de artigo científico de acordo com as normas para submissão da Revista Brasileira de Paleontologia.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dra. Ana Maria Ribeiro
Museu de Ciencias Naturais, SEMA-RS

Dr. Francesco Battista
Programa de Pós Graduação em Geociências(UFRGS)

Prof. Dr. Heitor Francischini
Departamento de Paleontologia e Estratigrafia (UFRGS)

CIP - Catalogação na Publicação

Pruciano , Pedro Lucas de Barros
COMENTÁRIOS SOBRE A ANATOMIA CRÂNIO-DENTÁRIA DE Tiarajudens eccentricus e Anomocephalus africanus (Therapsida, Anomodontia), DO MESOPERMIANO DO BRASIL E DA ÁFRICA DO SUL / Pedro Lucas de Barros Pruciano . -- 2024.
58 f.
Orientador: Heitor Francischini.

Trabalho de conclusão de curso (Graduação) -- Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Biociências, Bacharelado em Ciências Biológicas, Porto Alegre, BR-RS, 2024.

1. Synapsida. 2. Anomodontia. 3. Tomografia computadorizada. 4. Anatomia comparada. 5. Permiano. I. Francischini, Heitor, orient. II. Título.

Elaborada pelo Sistema de Geração Automática de Ficha Catalográfica da UFRGS com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, agradeço a Deus, fonte primária de tudo que há. Em seguida, aos meus pais, Luís Fernando e Hosana, os maiores incentivadores e apoiadores da minha jornada, sendo fonte de segurança e inspiração para mim. Outra grande fonte de apoio e ajuda para superar os desafios da graduação e elaboração de um TCC foram meus amigos e colegas de curso, em especial o grupo formado por Elisa, Guilherme, Isadora, Letícia, Natalia, Paula e Vitória, que estiveram particularmente próximos durante essa jornada e foram fundamentais em momentos difíceis. Além desse grupo, também devo um agradecimento especial aos meus colegas e amigos Camila, Joaquim e João Pedro.

Desde meu ingresso na universidade, estive ligado ao Laboratório de Paleovertebrados, o qual integrou e moldou a minha jornada no curso. Dessa forma, sinto a obrigação de agradecer a todos os integrantes que fazem parte desse laboratório ou já fizeram. Gostaria de destacar o Prof. Cesar Leandro Schultz, que me orientou durante a Iniciação Científica, e ao meu orientador de TCC, Prof. Heitor Francischini. Além disso, duas figuras que passaram pelo laboratório foram particularmente importantes: meu grande amigo Rauan, fonte de incentivo e apoio para o que der e vier, e a minha grande amiga Tainara, fonte de inspiração e ajuda em diversas situações.

Fora da universidade, também encontrei apoio e incentivo de diversas pessoas, mas com certeza Eduarda, Eduardo M. e Gustavo foram os amigos que me acompanharam mais de perto, tentando ajudar mesmo sendo de áreas distintas. Agradeço também aos meus familiares, em particular, minha dinda e meus dindos.

COMENTÁRIOS SOBRE A ANATOMIA CRÂNIO-DENTÁRIA DE *Tiarajudens eccentricus* e *Anomocephalus africanus* (Therapsida, Anomodontia), DO MESOPERMIANO DO BRASIL E DA ÁFRICA DO SUL

PEDRO LUCAS DE BARROS PRUCIANO (0009-0002-2085-767X)

Laboratório de Paleontologia de Vertebrados, Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Av. Bento Gonçalves, 9500, Agronomia, CEP 91209-900, Porto Alegre, Brazil

plpruciano@gmail.com (Autor correspondente)

CESAR LEANDRO SCHULTZ (0000-0001-7121-0409), TOMAZ PANCERI MELO (0000-0002-6203-560X)

Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Av. Bento Gonçalves, 9500, Agronomia, CEP 91209-900, Porto Alegre, Brazil

cesar.schultz@ufrgs.br, tomaz.melo@gmail.com

HEITOR FRANCISCHINI (ORCID: 0000-0001-9809-7784)

Laboratório de Paleontologia de Vertebrados, Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Av. Bento Gonçalves, 9500, Agronomia, CEP 91209-900, Porto Alegre, Brazil

heitor.francischini@ufrgs.br

Título abreviado: Anatomia crânio-mandibular de Anomocephaloidea

ABSTRACT – **Comments on the cranio-dental anatomy of *Tiarajudens eccentricus* and *Anomocephalus africanus*, from the middle Permian of Brazil and South Africa**

Tiarajudens eccentricus and *Anomocephalus africanus* are two basal anomodonts that have remarkable cranio-dental features among the synapsids, with certain characters typically associated with mammals, such as a complex dentition (with incisiforms, caniniforms and molariforms), occlusion of the teeth and secondary occlusal surfaces caused by wear. However, these taxa also have characteristics associated with less derived groups, such as polyphyodonty (where the animal keeps changing teeth indefinitely). In this paper, we re-examine the teeth and the bones associated with them, using medical CT scans and the specimen itself (in the case of *Tiarajudens*), and compare our findings with previous descriptions. Some of the results obtained differ from those in the specialized literature, such as the location of the molariform teeth in the maxilla posterior to the maxillary arch that culminates in the zygomatic, a number of six incisiforms in the premaxilla, the presence of a precaniniform and a caniniform in *Anomocephalus*, the same dental formula between *Tiarajudens* and *Anomocephalus* except for the number of molariforms, the description of the replacement paths ("labio-vertical path" for the incisiforms and "labio-distal path" for the molariforms) and the description of the arrangement of the teeth (which is the same in both species). Finally, we discussed the main causes of high tooth wear, where vegetation, the semi-arid/arid environment and the influence of volcanism could not be ruled out.

Keywords: Synapsida, Anomodontia, computed tomography, comparative anatomy, Permian, Brazil

RESUMO – **Anatomia crânio-mandibular de Anomocephaloidea** *Tiarajudens eccentricus* e *Anomocephalus africanus* são dois anomodontes basais que apresentam características crânio-dentárias notáveis entre os sinápsidos, com certos caracteres tipicamente associados a mamíferos, como uma dentição complexa (com incisiviformes, caniniformes e molariformes),

oclusão dos dentes e superfícies oclusais secundárias causadas por desgaste. Entretanto, esses táxons também possuem características associadas a grupos menos derivados, como a polifiodontia (onde o animal permanece trocando de dentes indeterminadamente). Neste trabalho, examinamos novamente os dentes e os ossos associados a eles, utilizando tomografias médicas e o próprio espécime (no caso de *Tiarajudens*), e comparamos nossos achados com as descrições prévias. Alguns resultados obtidos são distintos dos que constam na literatura especializada, como a localização dos dentes molariformes no maxilar posteriores ao arco da maxila que culmina no zigomático, uma quantidade de seis incisiviformes no pré-maxilar, a presença de um pré-caniniforme e um caniniforme em *Anomocephalus*, a mesma fórmula dentária entre *Tiarajudens* e *Anomocephalus* exceto o número de molariformes, a descrição das vias de substituição ("via lábio-vertical" para os incisiviformes e "via lábio-distovestical" para os molariformes) e a descrição do arranjo dos dentes (o qual é igual em ambas as espécies). Por fim, discutimos quais seriam as principais causas relacionadas ao alto desgaste dos dentes, onde não foi possível excluir a vegetação, o ambiente semiárido/árido e a influência de vulcanismo.

Palavras-chave: Synapsida, Anomodontia, tomografia computadorizada, anatomia comparada, Permiano, Brasil

INTRODUÇÃO

Tiarajudens eccentricus Cisneros *et al*., 2011 e *Anomocephalus africanus* Modesto *et al*., 1999 pertencem ao clado Synapsida, mais especificamente a um grupo monofilético chamado Therapsida, do qual os mamíferos são os últimos representantes (Figura 1). Entretanto, a linhagem das duas espécies a serem tratadas nesse trabalho (denominada Anomodontia) não deixou descendentes modernos, contando somente com registro nos períodos Permiano e Triássico. Mais especificamente, *T. eccentricus* e *A. africanus* formam um clado ao qual apenas os dois fazem parte, chamado de Anomocephaloidea. O clado dos anomodontes é normalmente subdividido em dois grandes grupos; o dos "anomodontes basais", que é um grupo parafilético que inclui todas as formas menos derivadas de anomodontes, e os dicinodontes (Dicynodontia), grupo monofilético cujo membro mais basal é *Eodicynodon oelofseni* Barry, 1974*,* característico da Zona de Associação de *Eodicynodon* típica da base da Formação Abrahamskraal da Bacia do Karoo, na África do Sul (Smith *et al*., 2020).

Os Anomocephaloidea pertencem ao grupo dos "anomodontes basais", cujo táxon mais basal e mais antigo desse grupo é *Biseridens quilianicus* Li & Cheng, 1997 (Figura 2). Sucessivamente a *Biseridens,* existem dois grupos monofiléticos: Venyukovioidea e Chainosauria. O primeiro inclui as espécies mesopermianas russas *Suminia getmanovi* Ivachnenko, 1994; *Parasuminia ivakhnenkoi* Kurkin, 2017; *Otsheria netzvetajevi* Tchudinov, 1960; *Ulemica invisa* (Efremov, 1940) Ivakhnenko, 1996; *U. efremovi* Ivakhnenko, 1996 e *Venyukovia prima* Amalitskii, 1922 que são caracterizadas por terem caracteres menos derivados (plesiomórficos), se assemelhando mais a *Biseridens* e a outros terápsidos não-anomodontes (como biarmossúquios, *Syodon* e eutitanossúquios), por terem uma porção pré-

orbital mais longa em relação à porção pós-orbital e pela disposição dos ossos de seu rostro (Liu *et al*., 2010; Angielczyk & Kammerer, 2017). O segundo grupo abrange todos os demais "anomodontes basais" e os dicinodontes. Chainosauria compreende as espécies *Galepus jouberti* Broom, 1910; *Patranomodon nyaphulii* Rubidge & Hopson, 1990; *Galechirus scholtzi* Broom, 1907; *Galeops whaitsi* Broom, 1912 e os Anomocephaloidea, *Tiarajudens* e *Anomocephalus,* além dos Dicynodontia (Angielczyk & Kammerer, 2017).

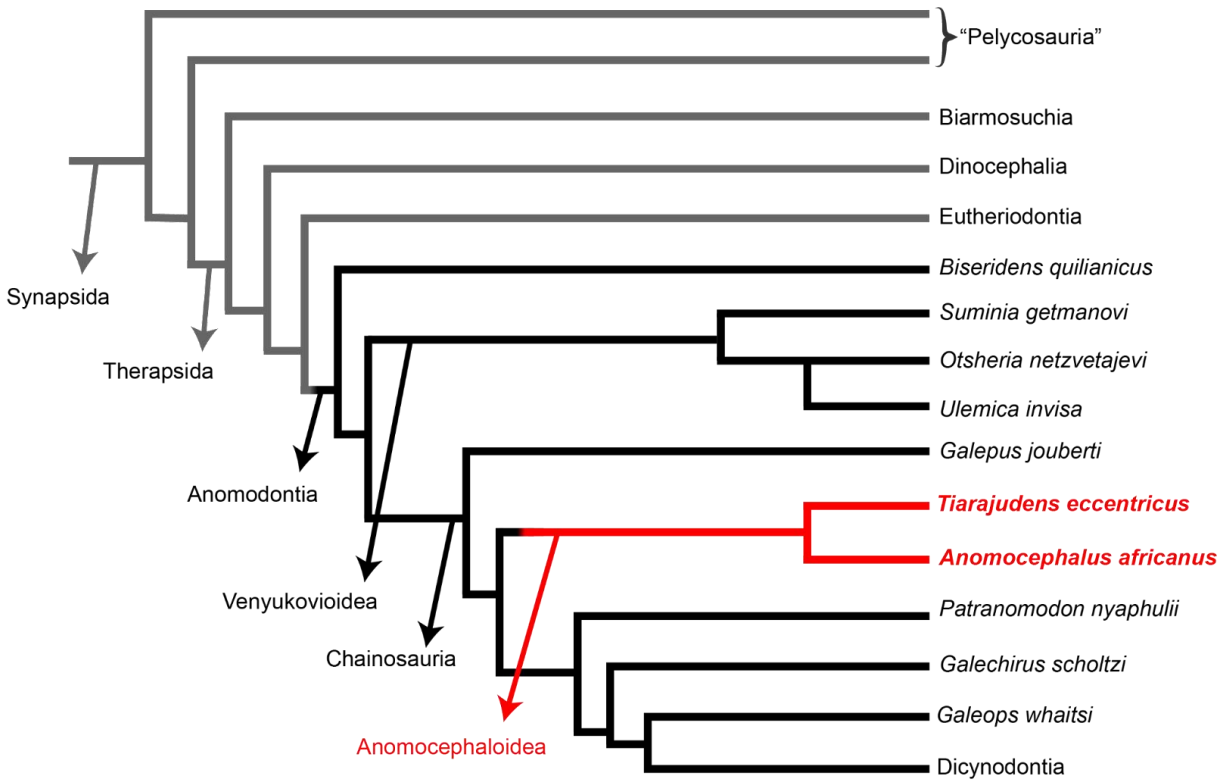


Figura 1. Relação filogenética dos sinápsidos com foco nos anomodontes não-dicinodontes. Baseado em Angielczyk & Kammerer (2017) e Zachos & Asher (2018). A concepção original de Cisneros *et al.* (2011) é retratada em vermelho (mas vide texto para comentários). *Parasuminia ivakhnenkoi* e *Venyukovia prima* não estão representados.

Tiarajudens compreende um único indivíduo, o espécime UFRGS-PV-0393-P, que está representado por um crânio parcialmente preservado e comprimido sagitalmente, além de parte do esqueleto pós-cranial, sendo parte da gastrália, uma clavícula, um escapulocoracoide, um úmero, um rádio, uma ulna, dois dígitos da mão, uma tíbia, um astrágalo, um calcâneo, um tarsal, quatro metatarsais e quatro dígitos do pé (todos os elementos do lado esquerdo do animal). É interessante notarmos que *Anomocephalus* também só é conhecido por um exemplar (BP/1/5582) e apresenta um padrão de preservação semelhante ao de *Tiarajudens*, também possuindo um crânio parcialmente preservado e comprimido sagitalmente; mas não há descrição de seu pós-crânio, que é fragmentário (Modesto *et al*., 1999). Ambas as espécies viveram durante o Mesopermiano (Guadalupiano), mas *Tiarajudens* foi encontrado no distrito de Tiarajú, em São Gabriel (RS, Brasil), enquanto *Anomocephalus* foi encontrado na fazenda Vleikraal próxima a cidade de Williston na província do Cabo Setentrional (África do Sul). Esses dois membros do clado Anomocephaloidea são muito semelhantes entre si, apresentando um tamanho estimado muito próximo. *Tiarajudens* possui um crânio com 22,5 cm de comprimento e *Anomocephalus* apresenta um crânio ligeiramente menor com 21 cm de comprimento, mas dadas as alterações tafonômicas essa diferença de tamanho pode ser desconsiderada. Suas diferenças mais marcantes são a presença de uma mandíbula preservada em *Anomocephalus* e a presença de dentes caniniformes muito longos em *Tiarajudens* (Cisneros *et al*., 2015). (Figura 2)

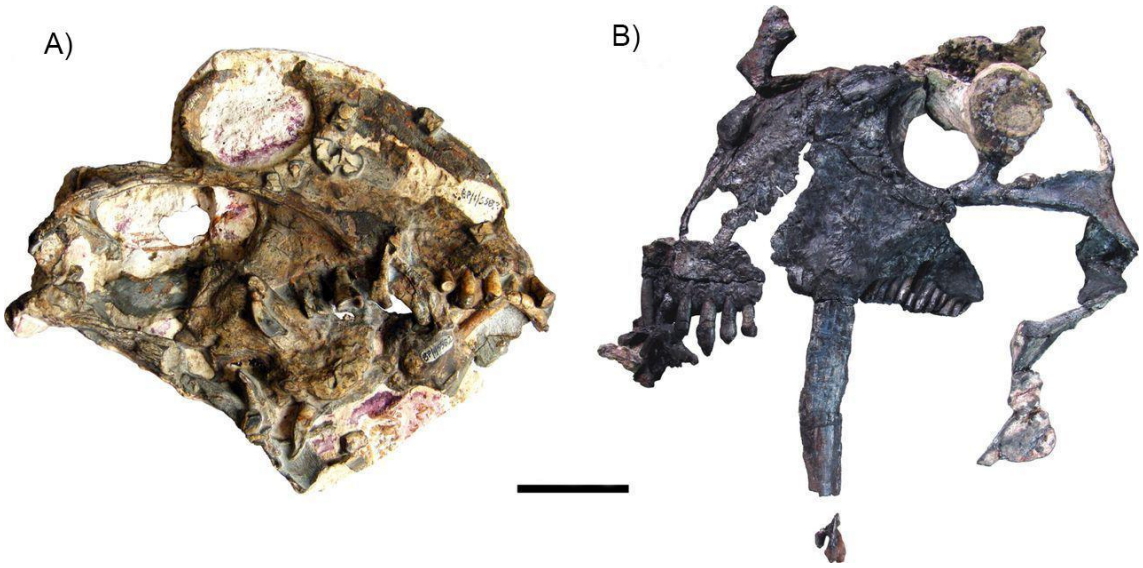


Figura 2. Crânios dos Anomocephaloidea estudados neste trabalho. **A,** Espécime BP/1/5582, crânio de *Anomocephalus africanus* Modesto *et al.*, 1999 em vista lateral direita. **B,** Espécime UFRGS-PV-0393-P, crânio de *Tiarajudens eccentricus* Cisneros *et al*., 2011 em vista lateral esquerda. Retirado de Cisneros *et al*. (2015). Escala = 50 mm.

No que se refere à paleoautoecologia de *Tiarajudens* e *Anomocephalus*, acredita-se que eles eram herbívoros (Modesto *et al*., 1999; Modesto & Rubidge, 2000; Cisneros *et al*., 2011), tendo evoluído em associação com a flora de *Glossopteris* (Modesto *et al.*, 1999), típica do continente Gondwana e cujos principais membros eram gimnospermas (destacando-se a presença de diversas espécies do gênero *Glossopteris*), assim como membros dos clados Lycopsida, Sphenopsida e Filicopsida (Goswami, 2014). Quando observamos o registro macroflorístico do Mesopermiano brasileiro é possível notar que, com a progressiva continentalização e aridização dessa região, o registro de licófitas acaba e esfenófitas, como *Schizoneura* (Rohn & Rösler, 2000) (também encontrada nas associações fossilíferas associadas a *Anomocephalus;* Day & Rubidge, 2014) assumem o papel de plantas herbáceas características. Entretanto, quando evidências paleopalinológicas são levadas em conta, nota-

se que o registro de esporos de licófitas permanece e a principal mudança observada é um aumento expressivo da proporção de pólen de gimnospermas em relação a esporos dos demais grupos (Beri, *et al*. 2020; Martínez-Blanco, 2024). Apesar de não se conhecerem os grupos vegetais que eram a principal fonte de alimento para os Anomocephaloidea, algumas características de sua dentição indicam uma alta eficiência no processamento do alimento. A oclusão dentária bem desenvolvida é a principal delas (Modesto & Rubidge, 2000; Cisneros *et al*., 2011). Também é esperado que esses animais apresentassem uma mastigação eficaz; entretanto, a biomecânica desse processo ainda não foi descrita.

Além dos mencionados aspectos, também há muitas especulações a respeito do uso dos dentes sabreformes de *T. eccentricus*, onde a hipótese principal é que sua função primária seria de *display*, podendo ser usado para reconhecimento intraespecífico, atrair parceiros do sexo oposto ou lutar com outros indivíduos do mesmo sexo; e como função secundária serviria para a defesa contra predadores (Cisneros *et al*., 2015).

Dessa forma, o aprofundamento dos estudos sobre *Tiarajudens* e *Anomocephalus* é fundamental para entendermos mais sobre alguns dos primeiros animais com "mastigação intensa" (a qual leva a um alto desgaste dos dentes envolvidos no processamento do alimento) e as origens de um dos principais grupos de sinápsidos herbívoros do Permiano-Triássico.

Esse trabalho se propõe a discutir alguns pontos relevantes da anatomia crânio-dentária de *Tiarajudens* e *Anomocephalus* e da comparação entre *Tiarajudens* e o "pelicossauro" *Edaphosaurus* feita por Cisneros *et al*. (2015), bem como das diagnoses utilizadas para diferenciar os Anomocephaloidea entre si e dos demais Anomodontes (Cisneros *et al*., 2011, 2015). Em conjunto a esses pontos, também se busca aprofundar o conhecimento sobre estes peculiares animais.

CONTEXTO GEOLÓGICO E PALEONTOLÓGICO

Segundo Cisneros *et al*. (2015), o espécime UFRGS-PV-0393-P foi coletado no afloramento Barro Alto (21J 0747043 / 6656355), distrito de Tiarajú (município de São Gabriel, estado do Rio Grande Sul, Brasil), cujos estratos correspondem ao Membro Morro Pelado da Formação Rio do Rasto (Cisneros *et al*., 2011, 2015). Esta unidade corresponde a um pacote de rochas depositadas entre 274,6 ± 6,3 e 266,7 ± 5,4 Ma de anos, cujas cinzas vulcânicas foram datadas por U-Pb (Rocha-Campos *et al*., 2019). Essa formação é subdividida em dois membros, sendo o inferior chamado de Serrinha e o superior, Morro Pelado. Estes membros são caracterizados litologicamente por argilitos avermelhados característicos do Membro Serrinha, intercalados e seguidos (de modo transicional) pelos arenitos de granulação fina a média do Membro Morro Pelado (Schneider *et al*., 1974). Essa formação representa a progradação de sistemas fluviais distributivos, onde são encontrados ambientes deposicionais de canais fluviais, lobos terminais, "crevasse splays", dunas eólicas e associações de fácies de interdunas, além de alguns raros depósitos deltaicos e lacustres rasos (Scherer *et al.*, 2023). Mais especificamente, o afloramento Barro Alto é interpretado como um ambiente deposicional de planície de inundação drenada por pequenos canais fluviais (Cisneros *et al*., 2011, 2015).

Deste mesmo afloramento, além do espécime UFRGS-PV-0393-P, também foram coletados outros materiais fósseis em distintos níveis do afloramento. Atualmente são conhecidos cinco níveis fossilíferos. O nível de *Tiarajudens* se encontra em uma posição intermediária e abaixo dele há três níveis fossilíferos: o mais inferior apresenta escamas e dentes de peixes paleonisciformes, o nível fossilífero seguinte apresenta escamas e dentes de peixes paleonisciformes, dentes de tubarões Xenacanthiformes (em particular do gênero *Triodus,* descrito por Pauliv *et al*., 2017), dentes de tubarões Hybodontiformes (Francischini

et al., 2017), dentes de anfíbios temnospôndilos e um úmero fragmentado de arcossauromorfo (Martinelli *et al*., 2017). Além dos restos de vertebrados, neste nível também são encontrados restos de *charcoal* (lenho carbonizado; Manfroi *et al*., 2015) e folhas (Francischini *et al*., 2017). Acima deste nível e abaixo do nível de *Tiarajudens* há mais fósseis de Xenacanthiformes e Paleonisciformes. O nível seguinte é o de *Tiarajudens* onde não há registro de fósseis de outros táxons. Por fim, no nível acima de *Tiarajudens* há registro de paleonisciformes, tetrápodes e restos vegetais.

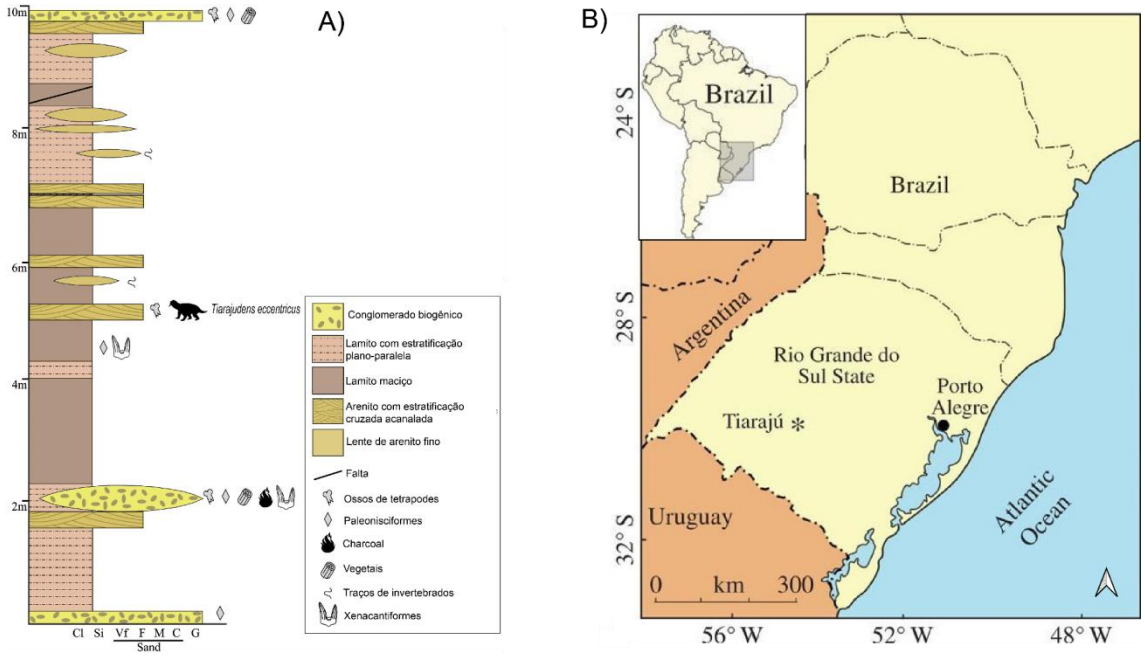


Figura 4. A, Coluna estratigráfica do afloramento Barro Alto no distrito de Tiarajú, município de São Gabriel, RS, Brasil (Modificado de Pauliv *et al*., 2017 e Martinelli *et al*., 2017). **B,** Mapa com localização do Distrito de Tiarajú onde se encontra o afloramento Barro Alto.

Ampliando o panorama, e observando os afloramentos próximos (também localizados no município de São Gabriel), temos outros tetrápodes notáveis da mesma formação, como o

temnospôndilo *Konzhukovia sangabrielensis* Pacheco *et al*., 2016; o pararréptil *Provelosaurus americanus* Araújo, 1985; o dinocefálio *Pampaphoneus biccai* Cisneros *et al*., 2012 e dentes e restos indeterminados de dinocefálios dos clados Titanosuchidae, Anteosauroidea, Brithopodinae e Tapinocephalidae (Langer, 2000); além do dicinodonte *Rastodon procurvidens* Boos *et al*., 2016. Para o resto da formação são conhecidos outros espécimes e/ou espécies dos clados Chondrichthyes, Actinopterygii, Sarcopterygii, Temnospondyli, Dinocephalia e Anomodontia.

Além dos vertebrados, outros grupos são muito relevantes para a Formação Rio do Rasto, principalmente no que diz respeito à bioestratigrafia. São conhecidas seis assembleias de bivalves, duas fitozonas de macro-vegetais e uma biozona de palinomorfos, Figura 5 (baseada em Mori & Souza, 2012).

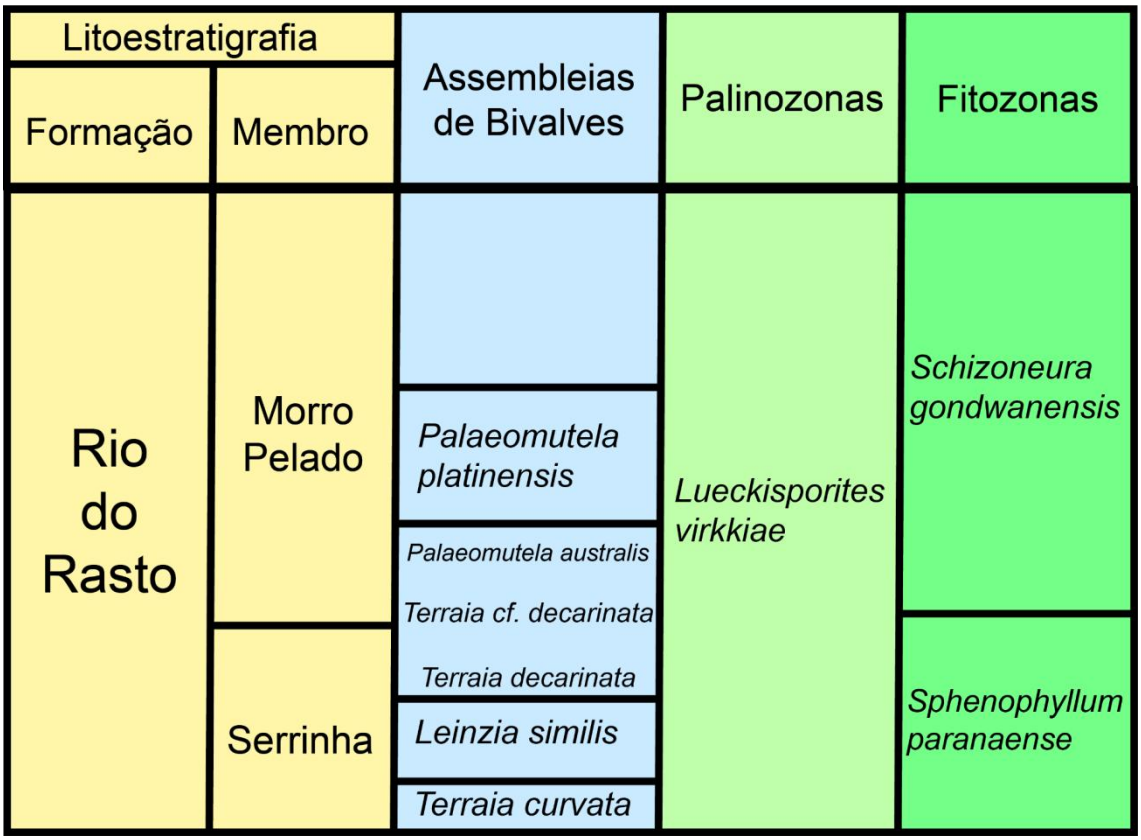


Figura 5. Distribuição vertical das assembleias de bivalves (Guerrini *et al*., 2020), palinozonas (Mori & Souza, 2012) e fitozonas (Rohn & Rösler, 2000) da Formação Rio do Rasto e seus membros.

Já BP/1/5582 foi coletado na fazenda Vleikraal (34J 452467.098 / 6525958.582) (município de Williston, na província do Cabo Setentrional, África do Sul; Figura 6) que, provavelmente, corresponde à Zona de Associação de *Tapinocephalus*, mais especificamente com a Subzona *Eosimops-Glanosuchus* (Day & Rubidge, 2014). Esta subzona ocorre aproximadamente no meio da Formação Abrahamskraal (topo do Membro Leeuvlei e a totalidade do Membro Kornplaats), caracterizada litologicamente por ciclos de depósitos argilosos e arenosos. Segundo datações de U-Pb, o intervalo entre a porção inferior do Membro Leeuvlei até o topo do Membro Swaerskraal foi depositado entre 260,40 e 262,03 Ma de anos (Capitaniano) (Day *et al*., 2022).

O ambiente onde BP/1/5582 foi encontrado foi descrito como extensas planícies aluviais que se estendiam ao norte e ao leste das montanhas Cape Fold, uma parte da cadeia de montanhas Gondwanides situada ao longo da margem sul de Gondwana. Os rios que fluíam das montanhas formavam canais fluviais de baixa e alta sinuosidade e depositaram sedimentos dentro dos canais e, com menos frequência, a depósitos de "overbank crevasse splays" (Day & Rubidge, 2020).

No que diz respeito aos táxons integrantes da Subzona *Eosimops-Glanosuchus*[1] podemos destacar os principais clados de vertebrados, os quais são Paleonisciformes,

[1] A poucos dias da submissão deste trabalho foi publicado um artigo por Rubidge et al. (2023) que muda o posicionamento bioestratigráfico de Anomocephalus africanus da Subzona Eosimops-Glanosuchus para a zona inferior, chamada Zona de Associação Eodicynodon. Dessa forma os estratos de onde o fóssil saiu são provenientes do andar Wordiano ao invés do Capitaniano.

Temnospondyli, Parareptilia e, entre os sinápsidos, temos representados Biarmosuchia, Dinocephalia, Anomodontia e Therocephalia. Além dos vertebrados, há moluscos bivalves do gênero *Palaeomutela* e plantas do gênero *Schizoneura* (Day & Rubidge, 2020), ambos os gêneros também ocorrem na Formação Rio do Rasto (Rohn & Rösler, 2000; Guerrini *et al*., 2020).



Figura 6. Mapa com localização do município de Williston, província do Cabo Setentrional, África do Sul; onde se localiza a fazenda Vleikraal, de onde provém o espécime BP/1/5582.

MATERIAIS E MÉTODOS

O espécime UFRGS-PV-0393-P está alocado na Coleção de Vertebrados Permianos do Museu de Paleontologia da UFRGS Irajá Damiani Pinto, em Porto Alegre, RS, Brasil. Este

espécime foi analisado de forma direta. Já o espécime BP/1/5582 está alocado no Bernard Price Institute for Palaeontological Research da University of the Witwatersrand, em Joanesburgo, África do Sul.

Para o estudo dos crânios de *Tiarajudens* e *Anomocephalus*, foram utilizadas tomografias computadorizadas dos materiais UFRGS-PV-0393-P e BP/1/5582 (os mesmos arquivos usados por Cisneros *et al*., 2015), possibilitando a melhor visualização dos espécimes e de suas estruturas internas. Segundo Cisneros *et al*. (2015), os arquivos são referentes a uma tomografia computadorizada (TC) de raios-X realizada pelo Dr. Sulman e colegas na clínica Rosebank em Joanesburgo, usando um *scanner* Toshiba-MEC CT3. Os espécimes foram escaneados juntos usando tamanho de *slices* de 0,5 mm e protocolo Open SKULL 0.5 sob energia de 120 mAs, tempo de exposição de 1000 e uma corrente do tubo de raios-X de 400 (Cisneiros *et al*., 2015). Os dados brutos foram reconstruídos usando o kernel 'Bone'. As imagens Dicom foram registradas em 16 bits por pixel e matriz baseada em 512 bits. As imagens reconstruídas correspondem a 0,53 × 0,53 mm. Para a segmentação e geração de modelos 3D a partir dos arquivos foi utilizado o *software* Avizo 7.1. Após a segmentação e geração de modelos 3D das estruturas investigadas foi utilizada a base teórica da anatomia comparada para descrevê-las. Além disso, com a morfologia dos elementos anatômicos estudados, foram feitas inferências quanto à função das estruturas, aspectos do desenvolvimento das mesmas e a relação delas com o comportamento dos animais.

Abreviaturas institucionais: BP, Bernard Price Institute for Palaeontological Research, University of the Witwatersrand, Joanesburgo, África do Sul; **UFRGS-PV-P**, Coleção de Vertebrados Permianos do Museu de Paleontologia da UFRGS Irajá Damiani Pinto, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brasil.

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

SYNAPSIDA Osborn, 1903

THERAPSIDA Broom, 1905

ANOMODONTIA Owen, 1859

ANOMOCEPHALOIDEA Cisneros *et al*., 2011

Definição original (*sensu* Cisneros et al., 2011): Todos os táxons mais relacionados a *Anomocephalus africanus* Modesto *et al*., 1999 que a *Otsheria* (*Venyukovia*) *netzvetajevi* Tchudinov, 1960.

Discussão: Tal definição não se adequa às filogenias mais recentes do clado Anomodontia (vide, por exemplo, Angieczyk & Kammerer, 2017). Sendo assim, uma possível solução seria redefinir o grupo de forma a compreender o ancestral comum de *Anomocephalus africanus* Modesto *et al*., 1999 e *Tiarajudens eccentricus* Cisneros *et al*., 2011 e todos seus descendentes.

Anomocephalus Modesto, Rubidge & Welman, 1999

Anomocephalus africanus Modesto, Rubidge & Welman, 1999

Holótipo: BP/1/5582 crânio e pós-crânio (não descrito e fragmentário).

Localidade tipo: Fazenda Vleikraal (34J 452467.098 / 6525958.582), perto de Williston, Cabo Setentrional, África do Sul.

Idade e horizonte: O horizonte de arenito, que produziu o fóssil, é provavelmente referido como o Membro informal Kopjesfontein da Formação Abrahamskraal, Grupo Beaufort. Parte inferior da Zona de Associação de *Tapinocephalus* (Subzona *Eosimops-Glanosuchus*), Permiano Médio (Guadalupiano).

Diagnose revisada: Grande anomodonte basal que se distingue de outros anomodontes pela presença de uma eminência coronoide alta e em forma de língua. Difere da maioria dos outros anomodontes (com exceção de *T. eccentricus*) pela presença de uma série de dentes expandidos transversalmente (a proporção média do comprimento labiolingual-mesiodistal = 3:1) e pela ausência de caniniformes superiores hipertrofiados.

Descrição: A pré-maxila, em vista lateral, apresenta um formato semelhante a um triângulo retângulo, com seis alvéolos e cinco incisiviformes. A margem anterior superior forma a borda ântero-ventral da narina externa. A porção superior deste osso não encontra-se preservada. Na porção posterior ela contacta o maxilar. A maxila, em vista lateral, faz contato com a pré-maxila na sua porção ântero-ventral e com o nasal na região ântero-dorsal. Na porção superior está em contato inferior ao osso pré-frontal. Posteriormente, a porção superior da maxila contacta o lacrimal e a porção média se estende posterolateralmente para formar o arco zigomático, onde entra em contato com o jugal inferiormente. A metade posterior da maxila se curva medialmente a partir do alvéolo do caniniforme. Em vista lateral, esta região é subtriangular, estando os dentes molariformes implantados na borda ventral. Ao todo há 11 dentes na maxila, o mais anterior é um pré-caniniforme não-incisiforme, seguido de um caniniforme, e posicionados mais medialmente há uma fileira de nove alvéolos que correspondem a dentes molariformes, sendo que há quatro dentes implantados e um semi-deslocado. O dentário, em vista lateral, apresenta um formato retangular, na porção anterior há três alvéolos preservados e dois incisiviformes, posterior a esses alvéolos há uma fratura (Figura 7), e na porção posterior há mais seis alvéolos (que se assemelha aos alvéolos dos molariformes da maxila).

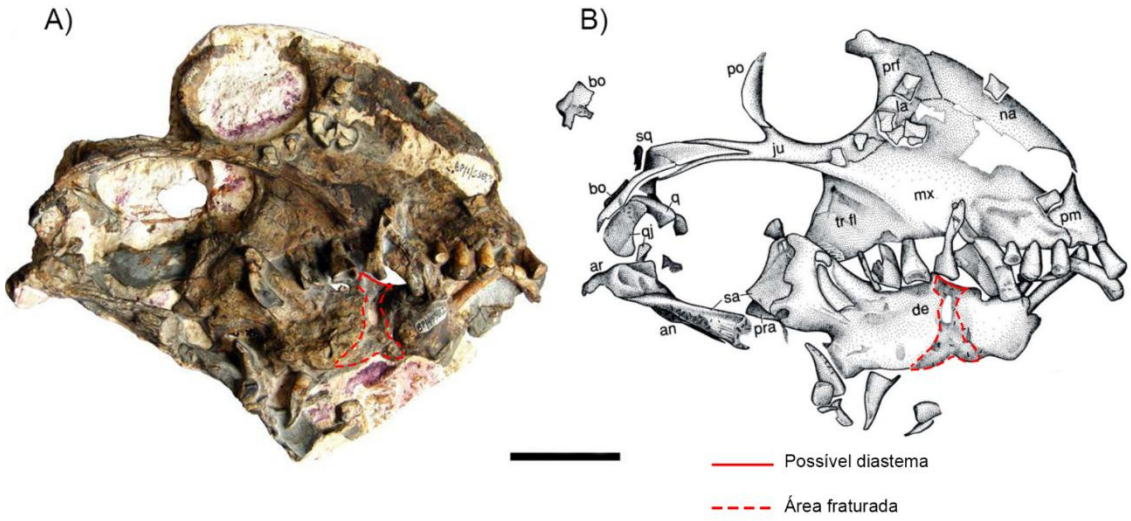


Figura 7. Foto (**A**) e desenho esquemático seguindo a interpretação de Modesto & Rubidge (2000) (**B**) do crânio de *Anomocephalus* em vista lateral, evidenciando a área fraturada no dentário e a região em que poderia estar presente um possível diastema. Modificado de Cisneros *et al*. (2015) e Modesto & Rubidge (2000).

Os incisiviformes superiores são grandes e longos, voltados para frente e com um decréscimo no tamanho dos dentes a partir do primeiro (dente mais medial). Em BP/1/5582 há cinco incisiviformes (da pré-maxila direita) preservados e o alvéolo de um sexto, com um possível fragmento de dente em seu interior, sem nenhum dente de reposição aparente. O dentário direito, apesar de ter sua extremidade anterior danificada, abriga dois incisiviformes, os quais são seguidos por um terceiro alvéolo vazio, que por sua vez, é seguido por uma fratura. As coroas dos incisiviformes são boleadas (com extremidades desgastadas sem superfícies pontiagudas ou laminadas). Posteriormente aos incisiviformes da pré-maxila, há um pré-caniniforme não-incisiviforme na maxila, anterior ao caniniforme. Este dente é diminuto, tendo aproximadamente 2 mm de diâmetro na base, e sua coroa não está preservada. O exemplar BP/1/5582 apresenta um pequeno caniniforme circular em corte transversal e ainda incluso no maxilar, com comprimento de ~1,5 cm e diâmetro de ~0,35 cm na parte mais

larga. Esse dente aparenta estar plenamente desenvolvido, com sua raiz inteiramente formada. Os dentes molariformes, os quais seguem o caniniforme, são lábio-lingualmente expandidos, revestidos por esmalte e possuindo longas raízes (Tabela 1). Ao observarmos mais atentamente suas raízes, vemos que elas começam ovais em um corte transversal e se tornam progressivamente mais circulares e de menor diâmetro à medida que avançamos em direção ao ápice. Além disso, elas são levemente curvadas para a face labial. Já quanto à coroa dos molariformes, encontramos duas morfologias, uma nos dentes em uso (causada pelo desgaste) e outra nos dentes recém-erupcionados ou que ainda estão em erupção e não foram expostos. Os dentes em uso apresentam uma superfície oclusal elíptica côncava, onde as extremidades lingual e labial são mais elevadas e o meio mais escavado. Neste caso, a região central do dente está desgastada ao ponto de expor a dentina. Enquanto isso, os dentes ainda não desgastados apresentam uma coroa "em formato de lâmina" (Cisneros *et al*., 2015) sendo expandidas lábio-lingualmente e finas mesio-distalmente. Nestes dentes, a face labial é praticamente reta e a face lingual é convexa (Figura 8, B).

Tabela 1. Medidas dos dentes molariformes de *Anomocephalus africanus e Tiarajudens eccentricus* (± representa a variação média entre os dentes).

Medidas	*Anomocephalus africanus* (BP/1/5582)	*Tiarajudens eccentricus* (UFRGS-PV-0393-P)

Comprimento lábio-lingual	9,92 ±0,92 mm	11,03 ± 0,39 mm
Comprimento mesiodistal	3,63 ±0,8 mm	3,74 ± 0,07 mm
Relação média do comprimento labiolingual-mesiodistal	2,73	2,95
Comprimento oclusal-apical	Não desgastado: 31,09 mm Desgastado: 21,93 ± 0,29 mm	Desgastado: 23,89 mm

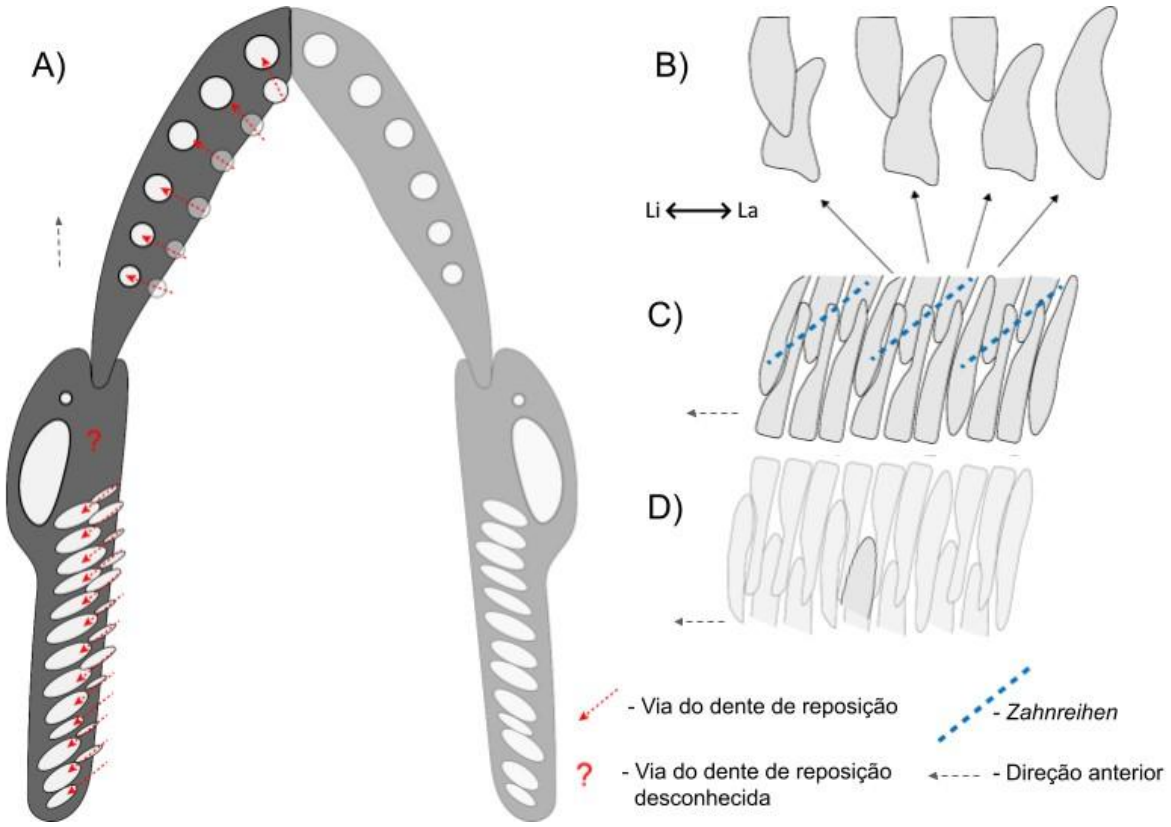


Figura 8. Representações do processo de substituição em *Tiarajudens*. **A**, Ossos pré-maxilares e maxilares de em corte transversal, mostrando a direção em que ocorre a

substituição dos dentes; **B,** Dentes em distintos estágios do processo de substituição em vista coronal; **C**, Fileira de dentes passando por substituição, mostrando a extensão do *Zahnreihen* e sentido (ântero-posterior), em vista lateral; **D,** Modelo proposto para o dentário, com base no dentário de *Anomocephalus*. **Abreviações: Li**, lingual; **La**, Labial.

No exemplar BP/1/5582 há cinco molariformes de reposição na maxila e um no dentário (Figura 8, D), os quatro molariformes de reposição mais anteriores da maxila são de famílias dentárias adjacentes, sendo o mais anterior/mesial mais desenvolvido, e em sentido distal os outros dentes são progressivamente menores e menos desenvolvidos, até o quarto dente, o qual é maior que o terceiro. Dessa forma o modo de substituição é em onda (com sentido ântero-posterior) e o *Zahnreihen* provavelmente é composto por três famílias dentárias (Figura 8, C). Só foi possível verificar a "via do dente de reposição", para os molariformes, pois eles são os únicos que estão passando por reposição. Nos molariforme os dentes de reposição entram em contato com a face mesial dos dentes funcionais, o que é uma característica da "via lábio-distovertical".

Os dentes incisiviformes e molariformes superiores estão alinhados seguindo o contorno dos ossos marginais do crânio com a arcada dentária formando um arco ou "U" invertido. Entretanto, há dois dentes na maxila (o pré-caniniforme e o caniniforme) que se encontram deslocados (em uma direção labial) da linha principal formada pelos molariformes e incisiviformes.

Outro ponto importante é a organização dos molariformes, pois quando observamos a fileira de dentes em um corte transversal vemos que os molariformes (que são alargados lábio-lingualmente, formando uma elipse) possuem a porção mais labial levemente rotacionada em direção mesial, de forma que os dentes estejam com seu eixo mais longo

oblíquo ao eixo ântero-posterior da maxila, em soma, nota-se que esses dentes estão implantados levemente inclinados (em um corte sagital), com suas raízes voltadas em direção distal (Figura 8, C). No dentário há um molariforme de reposição, o qual está inclinado na direção oposta dos dentes da arcada superior, com as raízes voltadas em direção mesial(Figura 8, D).

Comentários: Segundo Modesto *et al*. (1999), *Anomocephalus* apresenta dentes isodontes desgastados, sendo dois deles no pré-maxilar e uma quantia incerta no maxilar, o qual começa logo abaixo da narina e termina em uma curva que culminará no arco zigomático. Após a maxila, na região posterior, estão o ectopterigoide e o pterigoide. Entretanto, não é possível diferenciá-los pela ausência de uma sutura; apenas é possível identificar uma superfície triangular rugosa (*torosus transiliens*) no osso pterigoide. Alguns caracteres de *Anomocephalus* foram revistos por Modesto & Rubidge (2000): o número de dentes no maxilar foi estimado entre seis e sete, sendo três na sua porção anterior e, na parte posterior, haveria espaço para mais três ou quatro dentes. Os dentes maxilares são distintos dos dentes cilíndricos de ponta espessa do pré-maxilar, por apresentarem forma de sela (superfície oclusal elíptica com escavação larga e rasa correndo longitudinalmente). Em Cisneros *et al.* (2015) propõe-se uma mudança na interpretação do pré-maxilar de *Anomocephalus*, indicando que este se estende posteriormente até a altura do quarto incisiviforme, e o contato com o maxilar não é claro. O primeiro dente maxilar é descrito como inserido na sequência do último dente pré-maxilar, possuindo forma de pino, possivelmente homólogo ao pré-caniniforme encontrado em *Tiarajudens.* Cisneros *et al*. (2015) afirmam não haver evidências de um caniniforme em *Anomocephalus*. Na região posterior aos dentes maxilares, observa-se uma sequência de pelo menos 10 dentes molariformes de raízes longas e curvas, implantados nos ossos ectopterigoide e pterigoide, sem uma sutura demarcando o limite de cada osso. A descrição da substituição dos dentes foi estendida por Cisneros *et al*. (2015) em

Anomocephalus. São identificados sete dentes de substituição, representando duas ondas de substituição. Após o primeiro incisiviforme, há um alvéolo vazio que contém um dente de substituição em seu interior.

Diferentemente das interpretações anteriores propomos que a pré-maxila abriga seis dentes (nem dois Modesto *et al*. (1999), nem quatro Cisneros *et al*. (2015)); o dente pré-caniniforme homólogo ao pré-caniniforme encontrado em *Tiarajudens* é na verdade um incisiviforme. Na maxila o dente mais anterior é um pré-caniniforme não incisiviforme (não descrito pelos trabalhos prévios) o qual é homólogo ao pré-caniniforme de *Tiarajudens*, há um pequeno caniniforme incluso na maxila e os molariformes não se encontram na porção anterior da maxila como em Modesto *et al*. (1999), nem no ectopterigoide e pterigoide como em Cisneros *et al*. (2015), mas sim na porção posterior da maxila, que se estende posteriormente, após o alvéolo do caniniforme, até o último molariforme.

Tiarajudens Cisneros, Abdala, Rubidge, Dentzien-Dias & Bueno, 2011

Tiarajudens eccentricus Cisneros, Abdala, Rubidge, Dentzien-Dias & Bueno, 2011

Holótipo: UFRGS-PV-0393-P crânio e pós-crânio (parcialmente preservado).

Localidade tipo: Afloramento Barro Alto (21J 0747043 / 6656355), distrito de Tiarajú, município de São Gabriel, estado do Rio Grande Sul, Brasil

Idade e horizonte: O horizonte de arenito com estratificações cruzadas, onde o fóssil foi encontrado, é referido como parte do Membro Morro Pelado da Formação Rio do Rasto, Permiano Médio (Guadalupiano).

Diagnose revisada: Anomodonte basal grande que se distingue dos demais Anomodontia pela presença de caniniformes maxilares hipertrofiados, compreendendo mais de 120% da altura máxima do focinho (antorbital) e mais de 60% do comprimento total do crânio, reniforme na seção transversal basal proximal e apresentando esmalte. Difere de outros

anomodontes (exceto de *A. africanus*) por possuir uma fileira de dentes expandidos transversalmente (relação média do comprimento labiolingual-mesiodistal = 3:1), e raízes longas.

Descrição: Em vista lateral esquerda é possível apenas ver um fragmento da pré-maxila direita, o qual abriga apenas um dente incisiviforme. A porção posterior desse fragmento está em contato com a pré-maxila esquerda. Já a pré-maxila esquerda, possui cinco dentes incisiviformes. A porção mais anterior da pré-maxila forma um processo ascendente que encontra o nasal dorsalmente, formando toda a borda anterior da narina externa. A porção superior da pré-maxila forma a borda inferior da narina externa e contacta a septo-maxila, mas não é possível identificar com certeza a sutura devido a fatores preservacionais e a alta quantidade de fraturas no local. O contato entre a pré-maxila e a maxila não é visível no espécime UFRGS-PV-0393-P e, muito possivelmente, se encontra obliterado por uma fratura localizada entre o último incisiviforme e o caniniforme. Tal como em *Anomocephalus,* o primeiro dente maxilar é o pré-caniniforme não-incisiviforme, que em *Tiarajudens* encontra-se com a coroa quebrada, sendo possível visualizar apenas a base. Em vista lateral, verifica-se a presença de fratura na porção anterior inferior e média da maxila, com a porção anterior superior estabelecendo contato com o osso nasal. Na região dorsal, a maxila mantém contato inferior com o osso pré-frontal. Subsequentemente, a porção pôstero-dorsal da maxila entra em contato com o osso lacrimal, enquanto a porção média se estende posterolateralmente, formando o arco zigomático e estabelecendo contato inferior com o osso jugal. A metade posterior da maxila assume uma curvatura medial a partir do alvéolo do caniniforme. Quando observada lateralmente, essa região adquire uma configuração subtriangular, com os dentes molariformes implantados ao longo da borda ventral. No total, a maxila apresenta 15 dentes, sendo o mais anterior um pré-caniniforme não-incisiforme, seguido por um caniniforme, e uma fileira mais medial composta por 13 dentes molariformes.

Os incisiviformes superiores são grandes e longos, voltados para frente e com um decréscimo no tamanho dos dentes a partir do primeiro (dente mais medial). Em UFRGS-PV-0393-P estão preservados cinco incisiviformes esquerdos e um direito, além de um possível dente de reposição atrás do dente direito, todos incisiviformes encontram-se nas pré-maxilas. Esses dentes apresentam coroas lanceoladas com ondulações em suas bordas (*leaf-shaped*, segundo Cisneros *et al*., 2011, 2015) se assemelhando em certa forma aos incisiviformes de *Suminia getmanovi* (Rybczynski & Reisz, 2001). Também há um pequeno dente na maxila imediatamente antes do caniniforme, com apenas 2 mm de diâmetro na base, cuja coroa não foi preservada, esse pré-caniniforme não-incisiviforme pequeno, semelhante aos pré-caniniformes não-incisiviformes posteriores de *Ulemica invisa* (Ivakhnenko, 2001). O caniniforme sabreforme (= em forma de sabre). Tem como principais características uma coroa recoberta por esmalte, sem marcas de desgaste (mostrando um crescimento livre, sem entrar em oclusão com outros dentes) e raízes plenamente desenvolvidas (marcando o final do período de desenvolvimento desse dente). Considerando estas características, podemos classificá-lo, dadas as devidas proporções, como um dente hipsodonte unicúspide de crescimento livre, seguindo o sistema de Koenigswald (2011). Os dentes molariformes são lábio-lingualmente expandidos, revestidos por esmalte e possuindo longas raízes. Ao observarmos mais atentamente suas raízes, vemos que elas começam ovais em um corte transversal e se tornam progressivamente mais circulares e de menor diâmetro à medida que avançamos em direção ao ápice. Além disso, elas são levemente curvadas para a face labial. Já quanto à coroa dos molariformes, encontramos duas morfologias, uma nos dentes em uso (causada pelo desgaste) e outra nos dentes recém-erupcionados ou que ainda estão em erupção e não foram expostos. Os dentes em uso apresentam uma superfície oclusal elíptica côncava, onde as extremidades lingual e labial são mais elevadas e o meio mais escavado. Neste caso, a região central do dente está desgastada ao ponto de expor a dentina. Enquanto isso, os dentes

ainda não desgastados apresentam uma coroa “em formato de lâmina" (Cisneros *et al*., 2015) sendo expandidas lábio-lingualmente e finas mesio-distalmente. Nestes dentes, a face labial é praticamente reta e a face lingual é convexa (Figura 8, B).

No exemplar UFRGS-PV-0393-P há quatro dentes molariformes de reposição (ou recentemente erupcionados) na maxila e um dente incisiviforme na pré-maxila (apontados na Figura 9: I^{sd}, m^{e1}, m^{e4}, m^{e7}, m^{e10} e m^{e13}). Na porção posterior da maxila em vista lateral é possível observar os molariformes de reposição espaçados de três em três famílias dentárias, evidenciando um modo de substituição em onda com *Zahnreihen* composto por três famílias dentárias (Figura 8, C). Há especializações ligadas à “via do dente de reposição”, para os diferentes tipos de dentes encontrados em *Tiarajudens*. Nos incisiviformes o dente de reposição está posicionado em contato com a face lingual do dente funcional, esta característica é própria da “via lábio-vertical” (Figura 8, A); o caniniformes não está passando por substituição portanto sua via é desconhecida. Por fim, os molariformes apresentam os dentes de reposição em contato com a face mesial dos dentes funcionais, o que é uma característica da “via lábio-distovestical” (Figura 8, A). Os dentes incisiviformes e molariformes superiores estão alinhados seguindo o contorno dos ossos marginais do crânio com a arcada dentária formando um arco ou “U” invertido. Entretanto, há dois dentes da maxila (o pré-caniniforme e o caniniforme) que se encontram deslocados (em uma direção labial) da linha principal formada pelos molariformes e incisiviformes (Figura 8, A).

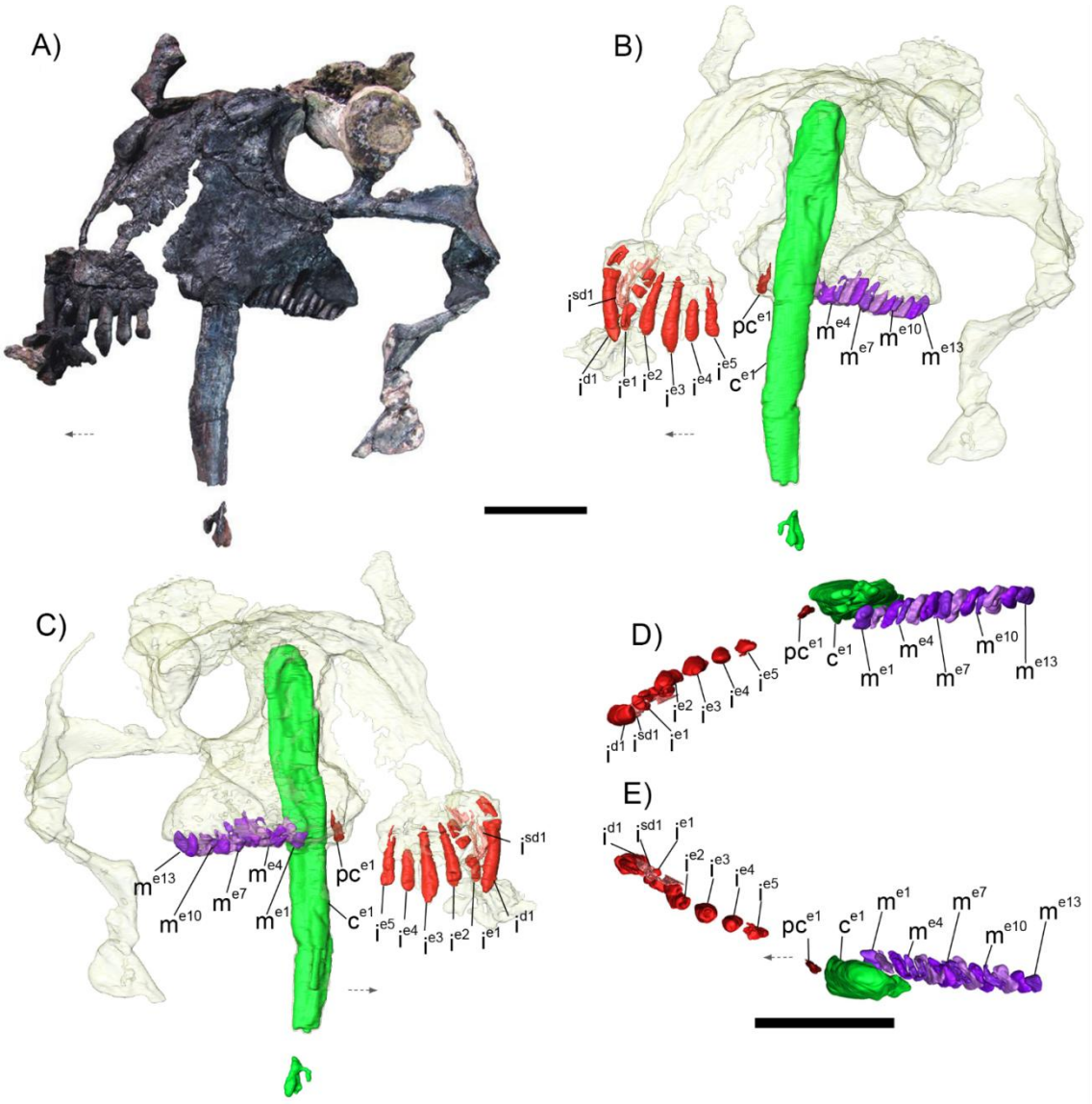


Figura 9. Crânio e modelos 3D do crânio e dentes de *Tiarajudens eccentricus*. **A**, Foto do crânio em vista lateral (modificado de Cisneros *et al*., 2015); **B**, Crânio transparente em vista lateral; **C**, Dentes em vista medial; **D**, Dentes em vista oclusal; **E**, Dentes em vista apical. **Abreviações:** $\mathbf{c^e}$, caniniforme esquerdo, $\mathbf{I^d}$, incisiviforme direito), $\mathbf{I^e}$, incisiviforme esquerdo), $\mathbf{I^{sd}}$, incisiviforme de substituição direito, $\mathbf{m^e}$, molariforme esquerdo), $\mathbf{pc^e}$, pré-caniniforme esquerdo. Escala = 50 mm.

Outro ponto importante é a organização dos molariformes, pois quando observamos a fileira de dentes em um corte transversal vemos que os molariformes (que são alargados lábio-lingualmente, formando uma elipse) possuem a porção mais labial levemente rotacionada em direção mesial, de forma que os dentes estejam com seu eixo mais longo oblíquo ao eixo ântero-posterior da maxila (Figura 8, A). Ademais, nota-se que esses dentes estão implantados levemente inclinados (em um corte sagital), com suas raízes voltadas em direção distal (Figura 8, C).

Comentários: Cisneros *et al*. (2011) descreveram *Tiarajudens* pela primeira vez. Neste táxon, a pré-maxila se estende posteriormente até o contato com a maxila, que se situa mais posteriormente que a borda ventral da narina. Na pré-maxila, há cinco incisiviformes. Associada à pré-maxila, há um fragmento da maxila que abriga mais um incisiviforme. Após essa parte, há uma grande fratura na face posterior separando a maxila em dois fragmentos. No fragmento da maxila posterior à fratura, há ainda um caniniforme sabreforme. A maxila se estende póstero-dorsalmente até a porção anterior do arco zigomático. Segundo Cisneros *et al*. (2011), existe uma fileira de treze grandes dentes palatais expandidos transversalmente ocupando o ectopterigoide e pterigoide. Os dentes não desgastados são altos e em forma de cinzel, enquanto os dentes velhos e desgastados apresentam amplas superfícies oclusais, subdivididas em duas plataformas de desgaste. Tais dentes apresentariam um padrão de substituição póstero-anterior. Por fim, o artigo de Cisneros *et al*. (2015) tentou conciliar as interpretações prévias de *Anomocephalus* com o que havia sido descrito para *Tiarajudens*, expandindo alguns conceitos e modificando outros. No caso de *Tiarajudens*, o dente incisiviforme mais anterior está implantado na pré-maxila direita. Na pré-maxila esquerda, há pelo menos quatro incisiviformes; esse osso poderia ser distinguido da maxila por uma fissura que percorre o local onde deveria ser a sutura. Além de um incisiviforme localizado imediatamente posterior aos dentes da pré-maxila, também há um pequeno pré-caniniforme

com a coroa quebrada anterior ao caniniforme sabreforme (ambos posteriores à fratura que separa os dois fragmentos da maxila). A região anterior do ectopterigoide se encontra medialmente posicionada em relação à maxila, e sua extremidade posterior faz contato com o pterigoide, que é marcado por uma sutura bem evidente. Há seis dentes molariformes no ectopterigoide, sendo dois deles ocultos em vista lateral pelo caniniforme, e no pterigoide, o qual só possui a região anterior preservada, há sete dentes molariformes, onde os três mais posteriores estão inseridos na margem lateral do osso por uma pequena plataforma. Além desses caracteres, a descrição da substituição dos dentes foi estendida por Cisneros *et al*. (2015). O quarto, o sétimo, o décimo e o décimo terceiro molariformes de *Tiarajudens* estariam próximos de serem substituídos ou passaram por esse processo recentemente.

Diferentemente das interpretações anteriores propomos que a pré-maxila direita abrange os cinco incisiviformes, e no local da fratura que separa a pré-maxila da maxila é provável que houvesse mais um incisiviforme, com isso, *Tiarajudens* possuiria o mesmo número de pré-caninos que *Anomocephalus* (sete). No caso dos molariformes, eles não se encontram no ectopterigoide e pterigoide, como em Cisneros *et al*. (2011, 2015), mas sim na porção posterior da maxila, que se estende posteriormente, após o alvéolo do caniniforme, até o último molariforme. A onda de substituição dos molariformes não segue o sentido póstero-anterior e sim ântero-posterior; e a superfície dos molariformes gerada pelo desgaste não é de duas plataformas, mas sim, semelhante à de *Anomocephalus*, ou seja, côncava.

DISCUSSÃO

Sobre os ossos dentígeros e análogos prévios

A partir da reanálise dos espécimes UFRGS-PV-0393-P e BP/1/5582 a interpretação anterior, de que a maxila terminaria após o caniniforme e os molariformes estariam no

ectopterigoide e pterigoide, em ambos anomocefaloides (Cisneros *et al*., 2015), não foi corroborada. Não há nenhuma evidência de sutura separando a porção do osso com os molariformes, da porção que contem o caniniforme. Ainda mais, a topografia da lacuna, a qual foi referida como a sutura entre o ectopterigoide e o pterigoide em *Tiarajudens* por Cisneros *et al*. (2011, 2015), provavelmente se trate de uma fratura *post-mortem* e não de uma sutura. Outro ponto que corrobora a interpretação de que o osso onde os molariformes estão inseridos seja a maxila é de que em Anomodontia vemos uma perda dos dentes palatais, os quais só estão presentes no táxon mais basal *Biseridens qilianicus* (Jinling & Zhengwu, 1997; Liu *et al*., 2010). No entanto, mesmo nesse táxon não são encontrados dentes no ectopterigoide e o pterigoide só apresenta pequenos dentículos esparsos e pouco desenvolvidos, também é válido questionarmos quanto o desenvolvimento de uma fileira de dentes molariformes expandidos lábio-lingualmente no ectopterigoide e pterigoide afetaria a inserção e funcionamento dos músculos adutores internos (*musculus pseudotemporalis* e divisões anterior e posterior do *musculus pterygoideus*). Além dos dentes concorrerem por espaço com os músculos nesses ossos, é necessário levar em conta que tais ossos não estão previamente preparados para suportarem o estresse mecânico derivado da mastigação, principalmente se considerarmos que se trata de um herbívoro. E devido ao alto desgaste dos dentes é plausível supor que esse animal mastigava com uma alta frequência e intensidade.

Podemos inferir a dificuldade estrutural que os ossos ectopterigoide e pterigoide tem em suportar o estresse e a pressão durante a mordida, devido a esses mesmos ossos não terem sido selecionados em outros grupos de vertebrados para tal função (Matsumoto & Evans, 2017). Há dois exemplos de vertebrados que se destacam, os quais apresentam fileiras de dentes palatais que se opõem com uma outra fileira de dentes mandibulares. O primeiro seria o peixe-lobo (*Anarhichas lupus* Linnaeus, 1758, um actinopterígeo moderno), que possui duas fileiras de dentes molariformes no dermopalatino e no vômer que se opõem a outras fileiras

(de uma a três) de dentes molariformes no dentário, formando um "moedor em forma de W" (Cabellec *et al*., 2011; Bemis & Bemis, 2015). O segundo seria o placodonte *Placodus inexpectatus* Jiang *et al*., 2008 (sauropterígio do Anisiano), que possui duas fileiras de dentes "em forma de placa", uma no palatino e outra na maxila, as quais entram em oclusão com uma fileira de dentes no dentário (Diedrich, 2010; Neenan *et al*., 2013, 2014).

Cisneros *et al*. (2011) utilizaram o "pelicossauro" Carbonífero-Permiano *Edaphosaurus* como um análogo a *Tiarajudens* no que diz respeito à presença de dentes palatais que se ocluiriam com dentes mandibulares. No entanto, apesar de utilizar os ossos ectopterigoide e pterigoide, além do palatino, para a implantação de seus dentes palatais (os quais também se ocluem com dentes mandibulares) a oclusão e arranjo dos dentes em *Edaphosaurus* é muito distinta ao padrão apresentado por *Tiarajudens*. Diferente dos exemplos trazidos no parágrafo anterior, os dentes de *Edaphosaurus* são pequenos, globosos e não se encontram arranjados na forma de fileiras, e sim na forma de aglomerados (os chamados campos dentários, do original *dental fields*, de Reisz, 2006), que formam uma superfície "moedora". Estes campos dentários entram em oclusão com outros campos dentários implantados na face interna da mandíbula, mais precisamente nos ossos pré-articular, coronoide anterior e coronoide posterior. Ademais, para que os dois campos dentários possam ter contato um com o outro é necessário que o campo palatino esteja inclinado para corresponder ao campo mandibular, sendo assim, a oclusão desses aglomerados de dentes acaba sendo em ângulo e não na vertical (Reisz, 2006), o que também é diferente dos exemplos trazidos neste artigo.

Essas diferenças na forma, arranjo e modo de oclusão dos dentes palatais de *Edaphosaurus* podem ser a chave para que esse táxon tenha conseguido usar os ossos ectopterigoide e pterigoide para a mastigação. Além disso, esses ossos apresentam mais

adaptações, como a perda do processo transverso do pterigoide, que em geral está relacionado com a fixação de músculos pterigoideos, que dá espaço aos dentes (Reisz, 2006). Neste caso, os músculos adutores da mandíbula se inserem na lâmina dorsal inferior do pterigoide (Modesto, 1995).

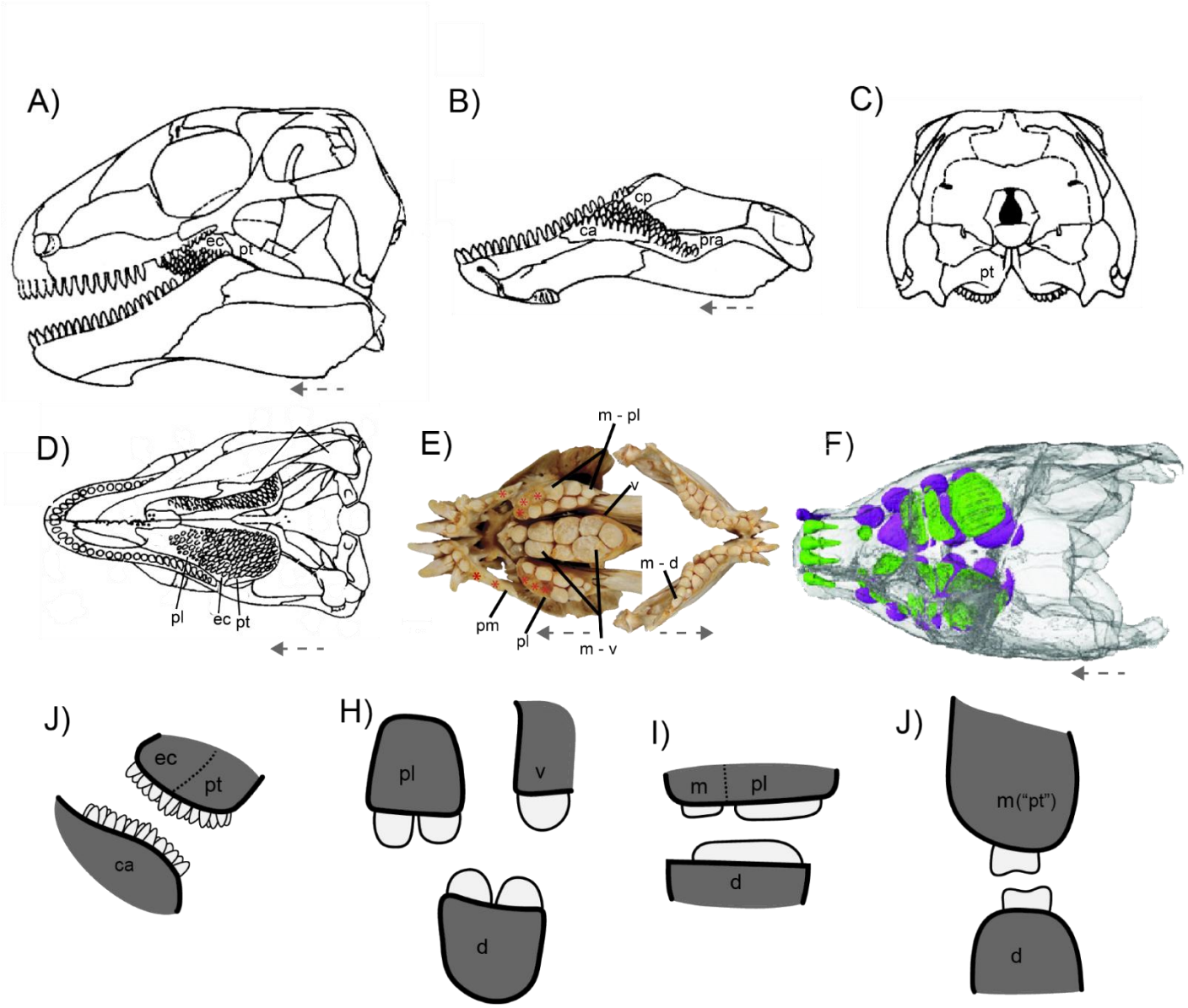


Figura 10. Exemplos de vertebrados com dentes palatais. **A-D,** Crânio e mandíbula de *Edaphosaurus* em vista lateral (A), em vista medial (B), em vista occipital (C) e em vista ventral. **E,** Crânio de peixe-lobo (*Anarhichas lupus*). **F,** Crânio de placodonte (*Placodus inexpectatus*). Modelos esquemáticos (em vista coronal) de como os dentes palatais da metade

direita do crânio de *Edaphosaurus* (G), *A. lupus* (H), *P. inexpectatus* (I), e *T. eccentricus* (J) se opõem e os respectivos ossos em que estão implantados. **Abreviações: ca**, coronoide anterior, **cp**, coronoide posterior, **d**, dentário, **ec,** ectopterigoide, **m**, maxila, **m("pt")**, maxila, descrita como pterigoide por Cisneros *et al*. (2011, 2015), **m – v**, molariformes do vômer, **m – pl**, molariforme do palatino, **m – d**, molariformes do dentário, **pl**, palatino, **pra**, pré-articular, **pt**, pterigoide, **v**, vômer, →, direção anterior. Sem escala. Modificado de, Modesto (1995), Neenan *et al*. (2014) e Bemis & Bemis (2015).

Sobre os dentes caniniformes em Anomocephaloidea

Uma das principais características de *Tiarajudens eccentricus* é seu caniniforme superior hipsodonte, unicúspide e de crescimento livre, segundo a classificação de Koenigswald (2011). Outro exemplo bastante conhecido que se enquadra nessa mesma categoria é o canino sabreforme dos membros do gênero *Smilodon* Lund, 1842 (tigres-dentes-de-sabre). Em contraste, os caniniformes dos dicinodontes mais derivados, como por exemplo *Lystrosaurus*, não possuem esmalte em suas coroas, tem raízes curtas e crescimento contínuo (Whitney *et al*. 2021), sendo melhor classificados como dentes euhipsodontes de dentina com crescimento livre (Koenigswald, 2011). É interessante citar que há outros herbívoros e onívoros que também apresentam dentes hipsodontes, unicúspides e com crescimento livre, como o uintatério (*Uintatherium anceps* Marsh, 1871; dinocerato do Eoceno), o corifodonte (*Coryphodon eocaenus* Owen, 1845; pantodonte do Paleoceno), o porco-do-inferno (*Daeodon shoshonensis* Cope, 1878; entelodonte da transição Oligoceno-Mioceno), o veado-almiscareiro moderno (*Moschus moschiferus* Linnaeus, 1758) e o babuíno-do-cabo moderno (*Papio ursinus* Kerr, 1792) (Koenigswald, 2011). Nesses animais, os caninos longos são ou

teriam sido utilizados como *display* sexual, ferramenta para a obtenção de alimentos e em combates intra-específicos ou interespecíficos.

No caso de *Anomocephalus* seu pequeno pequeno caniniforme circular em corte transversal e ainda incluso no maxilar, aparenta já ter terminado seu processo de desenvolvimento com a formação da raiz, o que pode ser um caso parecido com o que ocorre na zebra-de-grevy moderna (*Equus grevyi* Oustalet, 1882), onde os caninos decíduos não erupcionam e, nas fêmeas, os caninos permanentes podem não se formar, não erupcionar ou apenas serem vestigiais, dentre outras possibilidades (Churcher, 1993).

Substituição dentária em Anomocephaloidea

No que se refere à substituição dentária, é importante sabermos que durante o desenvolvimento dos amniotas há uma invaginação da ectoderme que leva à formação de uma lâmina dentária, a qual dará origem a tecidos formadores de dentes. Esta lâmina dentária circunda a região mais externa da cavidade oral (a qual abrigará os ossos marginais), sendo inclinada com o seu ápice (parte mais profunda) voltado para a região lingual. Os dentes se formam no ápice da invaginação e, conforme se desenvolvem, migram para a base da lâmina que é mais labial, sendo assim, o movimento dos dentes em um plano transversal é lingual-labial; e, em um plano sagital, o vetor de erupção se dá de cima para baixo (na maxila e pré-maxila) ou de baixo para cima (no dentário) (Whitlock & Richman, 2013; Bertin *et al*., 2018). Usando a nomenclatura proposta por Bertin *et al*. (2018) podemos chamar o conjunto de movimentos que um dente faz para substituir outro como “via do dente de reposição” (do original *path of the replacement tooth*), sendo que o padrão descrito no parágrafo acima (plesiomórfico para os amniotas) é nomeado de “via lábio-vertical”. Além dessa via, há outros dois tipos de vias descritas:

- "Via lábio-mesial", onde o dente de reposição migra de uma posição disto-lingual para uma posição mesio-labial em um plano transversal. Já em um plano sagital, o vetor principal de movimento é em direção mesial. Esse tipo de via foi descrita para alguns tipos de Squamata, como os varanídeos;
- "Sistema tipo esteira" (tradução livre do inglês *treadmill-like system*), onde a família dentária mais distal permanece produzindo novos dentes indefinidamente e os mesmos têm como vetor principal de movimento a direção mesial, tanto em um plano transversal, quanto em um plano sagital. Esse tipo de via pode ser encontrada em algumas espécies de mamíferos (Whitney *et al*., 2021), além de cinodontes Tritylodontidae e Traversodontidae (Melo *et al*., 2019).

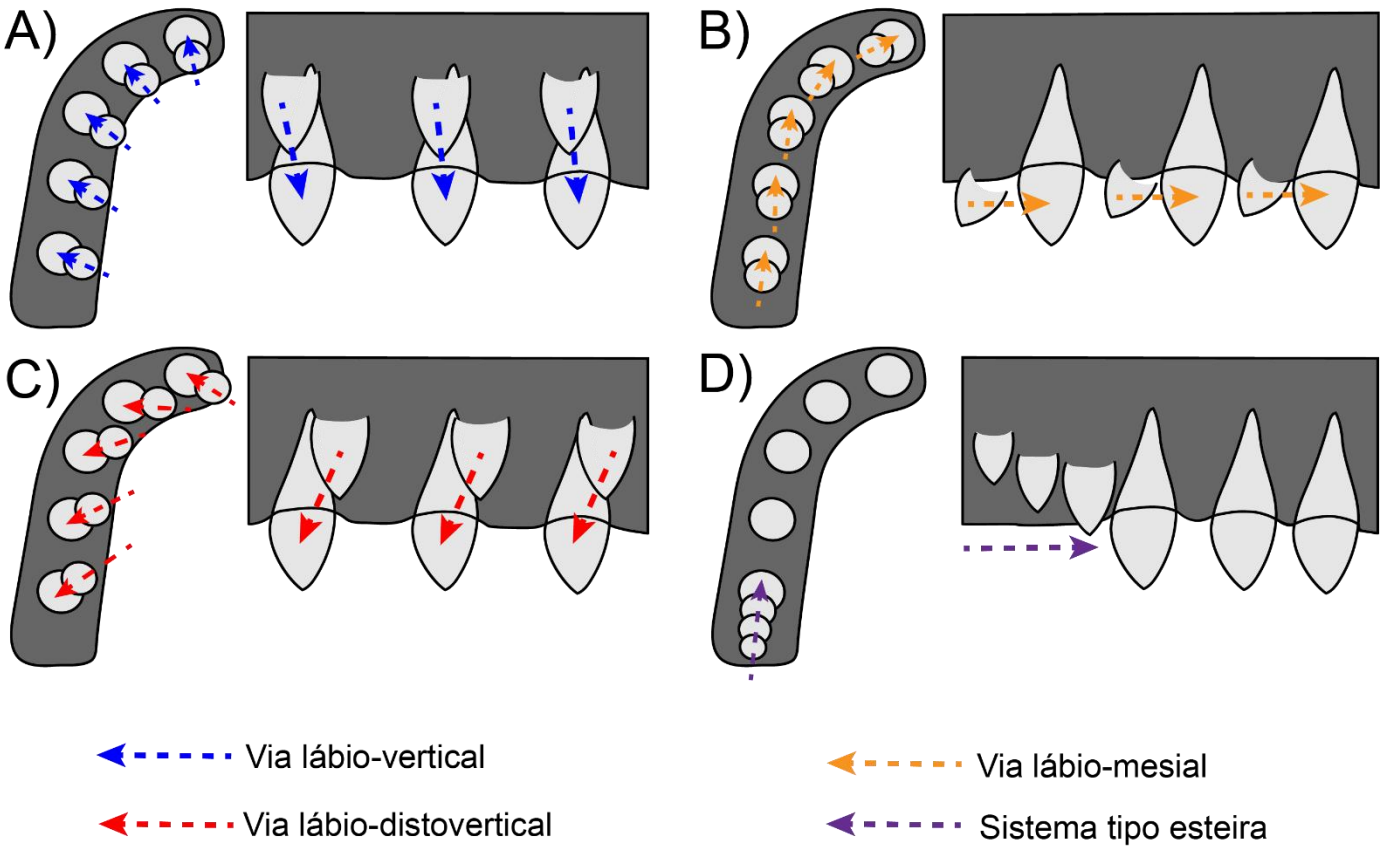


Figura 11. Representações das "vias do dente de reposição" propostas por Bertin *et al*. (2018) e por este trabalho, setas tracejadas coloridas indicam o vetor principal do movimento do

dente de substituição. **A**, “Via lábio-vertical”; **B,** “Via lábio-mesial”; **C**, “Sistema tipo esteira”; **D**, “Via lábio-distovestical”.

Além das vias aqui mencionadas, é importante citar que os dentes posicionados nos ossos palatais possuem vias distintas, e que as mesmas não são conhecidas em detalhes no grupo dos sinápsidos, mas são muito bem conhecidas nos Squamata. Neste grupo, os dentes palatais seguem uma via oposta à dos dentes marginais, onde o movimento dos dentes em um plano transversal é labial-lingual (Kearney & Mahler, 2011).

Adicionalmente aos conhecimentos advindos do desenvolvimento e das vias dos dentes de reposição, há outros dois conceitos fundamentais que nos permitem classificar os tipos de substituição dentária seguindo a nomenclatura de Bertin *et al*. (2018), que são conceitos ligados à regulação da substituição e ao modo como essa substituição ocorre.

No que se refere à regulação, as famílias dentárias podem apresentar números determinados ou indeterminados de dentes que irão ocupá-las: monofiodonte (um dente), difiodonte (dois dentes) e polifiodonte (número indeterminado de dentes). A condição polifiodonte é considerada plesiomórfica para Amniota (Hariharan *et al*., 2016; Bertin *et al*., 2018). Por outro lado, quanto ao modo como essa substituição se dá, tem-se a organização espacial e temporal em que os dentes são substituídos, com três padrões mais comuns: o padrão alternado/ondas (plesiomórfico e presente na maioria dos amniotas); o padrão em sequência (mamíferos); e o padrão em esteira (alguns cinodontes e mamíferos) (Whitlock & Richman, 2013; Bertin *et al*., 2018).

Ao observarmos os Anomocephaloidea vemos que além dos dentes terem especializações morfológicas, sendo divididos em três tipos (incisiviformes, caniniformes e molariformes), esses diferentes tipos dentários também apresentam especializações ligadas à sua substituição, com a via dos incisiviformes (“via lábio-vertical”) sendo distinta da via dos

molariformes (“via lábio-distovestical”)(Figura 8, A). Entretanto, a via de substituição dos molariformes não se enquadra perfeitamente em nenhum dos padrões descritos por Bertin *et al*. (2018). Nos molariformes dos anomocefaloideos, o movimento do dente de reposição em um plano transversal é lingual-labial, e no plano sagital o vetor de erupção é vertical. Até esse ponto, a via se assemelha muito à “via lábio-vertical”, entretanto o dente de reposição não se posiciona em contato com a face lingual do dente funcional, e sim com sua face mesial. Dessa forma, para ocupar sua posição final o dente terá de se deslocar levemente em direção distal, sendo assim, a via foi nomeada de “via lábio-distovestical”.

O modo de substituição alternada ou em onda proposto para *Tiarajudens*, com um *Zahnreihen* (dentes em estágios decrescentes de desenvolvimento entre famílias dentárias; Whitlock & Richman, 2013) composto por três famílias dentárias no caso dos molariformes, foi inferido com base nos molariformes que vão ou foram recentemente substituídos, os quais são espaçados de três em três. Já em *Anomocephalus,* podemos observar três molariformes de reposição adjacentes progressivamente mais desenvolvidos em um sentido mesial, entretanto não é possível ter certeza se esse padrão se repete, pois há famílias dentárias onde os dentes de reposição não foram bem preservados.

O último ponto investigado se refere à regulação da substituição dentária, onde apesar de não serem conhecidos mais espécimes de ambos os táxons e, por isso, não ser possível precisar quantas vezes esses animais trocavam de dentição durante a vida, é plausível supor que eles apresentassem um padrão polifiodonte, que é o padrão plesiomórfico para Amniota. É possível fazer uma inferência qualitativa, partindo do princípio de que os incisiformes e os molariformes possuem taxas de desenvolvimento dentário semelhantes. Dessa forma, os molariformes apresentariam uma taxa de substituição mais elevada; pois há vários dentes de reposição em formação (em ambos espécimes), enquanto só há registro de um possível dente

de substituição entre os incisiviformes de *Tiarajudens*. Além disso, não seria uma extrapolação muito grande supor que os caniniformes em forma de sabre tivessem uma taxa de substituição menor do que os outros tipos dentários, pois são muito maiores e exigem quantidade elevada de minerais para se formarem. Ademais, também se observou que tanto em gorgonopsídeos (Kermack, 1956), quanto em dicinodontes (Whitney *et al*., 2021) há uma tendência de diminuição na taxa de substituição desse tipo dentário.

Arranjo da arcada dentária de *Tiarajudens* e *Anomocephalus*

Em geral, os dentes posicionados nos ossos marginais do crânio dos Amniota estão dispostos em uma fileira que segue a topografia da face ventral desses ossos. Entretanto alguns animais apresentam variações nessa disposição, seja pela interrupção da fileira de dentes por um espaço vazio (chamado diastema) o qual costuma estar relacionado ao acúmulo e à armazenagem de alimento na boca antes do mesmo ser processado ou apenas dar espaço para que dentes muito grandes possam se acomodar (Sachdev, 2021), como é o caso de vários animais que tem grandes presas ou caniniformes, a exemplo dos cavalos-domésticos (*Equus caballus* Linnaeus, 1758) e dos lobos-cinzentos (*Canis lupus* Linnaeus, 1758). Outra variação do arranjo dentário está ligada ao deslocamento de dentes para fora da linha onde os demais se encontram. Esse caso normalmente ocorre com dentes muito grandes que impossibilitariam o correto fechamento da boca, a oclusão dos demais dentes e a execução dos movimentos ligados à mastigação (Cobb, 1933), como ocorre com a morsa moderna (*Odobenus rosmarus* Linnaeus, 1758) e o dicinodonte Permiano *Endothiodon tolani* Cox, 2014 (Olroyd *et al*., 2021). Em alguns animais onde grandes caninos estão presentes, a mandíbula pode apresentar regiões de estrangulamento (Cobb, 1933), onde as hemi-mandíbulas se aproximam do plano

sagital. Normalmente essas regiões não são ocupadas por dentes e estão associadas a diastemas.

Aplicando esses conceitos na avaliação do arranjo de ambas as espécies conhecidas de anomocefaloides, observa-se que as duas duas possuem dentes (o pré-caniniforme e o caniniforme da maxila) deslocados labialmente da linha formada pelos demais dentes (Figura 9, D e E). Esse arranjo pode ser um caso de evolução convergente com o padrão de morsas e dicinodontes Endothiodontia. Se confirmado, esse padrão suscitaria um questionamento: por que *Anomocephalus*, que não possui caniniformes sabreformes, também apresenta esse mesmo padrão de arranjo dentário? Até o momento não existem dados que permitam a correta resposta.

Já o padrão encontrado na mandíbula (o qual só pode ser observado em *Anomocephalus*) é composto apenas por uma fileira de dentes incisiviformes e molariformes posicionados sobre o dentário. Essa fileira de dentes é interrompida entre o último incisiviforme e o primeiro molariforme, por um espaço que pode representar um diastema ou que é derivado de um problema preservacional, já que essa parte se encontra parcialmente fragmentada (Figura 7). Caso a região de fato seja um diastema, este pode representar um caso de convergência com outras espécies que possuem um estrangulamento na mandíbula ou apenas uma interrupção na fileira de dentes oposta a um grande caniniforme, para abrigá-lo sem prejuízo à oclusão dos demais dentes.

Um último ponto a destacar refere-se a como os dentes molariformes dos anomocefaloides, tem uma organização semelhante a proposta para os pós-caninos dos dicnodontes *Endothiodon tolani* e *Endothiodon bathystoma* (Olroyd *et al*., 2021); onde os dentes enfileirados estão oblíquos ao eixo ântero-posterior da maxila, com sua extremidade labial parcialmente voltada mesialmente. Em conjunto a essa característica, os molariformes

encontram-se implantados com suas raízes voltadas em direção distal na maxila (Cisneros *et al*. 2015) e em direção mesial no dentário (inferido a partir do dente de substituição em *Anomocephalus*) (Figura 8, C e D).

Desgaste dentário e suas possíveis causas

Os dentes molariformes são de fundamental importância na alimentação de muitos animais, pois eles são os protagonistas no processamento (digestão mecânica) dos alimentos durante a mastigação, ficando responsáveis pela quebra e maceração dos mesmos. Em algumas espécies esses dentes são muito desgastados, o que pode mudar a forma do dente ao longo do período de uso do mesmo, como é o caso dos Anomocephaloidea. Nestes animais, a diferença de tamanho entre os dentes recém eclodidos e os desgastados mostra o intenso uso e abrasão que os mesmos sofriam durante o período que estavam em uso (vide Tabela 1), se mantendo na mesma linha que os outros através de um processo de erupção contínua, até serem substituídos. Esse processo de erupção contínua dos molariformes poderia ser possibilitado por uma retenção do estado de gonfose (ligação dente-osso não mineralizada). Nos outros anomodontes, como *Patranomodon* e dicinodontes em geral, é descrito que há a retenção do estado de gonfose nos pós-caninos durante todo o ciclo dos dentes e ao longo da vida do animal (Olroyd *et al*., 2021).

Uma das características mais chamativas na dentição de *Tiarajudens* e *Anomocephalus* são as superfícies oclusais secundárias dos dentes molariformes, causadas pelo desgaste dos mesmos. É muito comum encontrarmos esse tipo de superfície oclusal secundária em mamíferos (Koenigswald, 2020), principalmente nas espécies herbívoras. De forma geral, o desgaste nos dentes tem sido associado a dois tipos de dieta: herbívora, com ingestão de alimentos altamente fibrosos, ou durófaga (Mann *et al*., 2023). Entretanto, alguns outros

fatores podem influenciar no desgaste dos dentes e representarem fatores relevantes na análise da dentição das espécies conhecidas do clado Anomocephaloidea.

O principal fator ligado a um alto desgaste dos dentes em herbívoros é a mastigação de itens ricos em sílica. Estes itens podem ter origens diversas, mas as duas principais são: os fitólitos produzidos pelos próprios vegetais (tal como ocorre nas hepáticas, cavalinhas e gramíneas modernas) ou a sílica disponível em ambientes com baixa cobertura vegetal (Hummel *et al*., 2011). Neste último caso, o vento transporta a poeira e a deposita sobre a vegetação (Hummel *et al*., 2011). Em estudos realizados com distintas populações de zebras-da-planície (*Equus burchelli* Gray, 1824), observou-se que populações que habitavam ambientes áridos apresentavam um maior desgaste em seus dentes (Kaiser & Schulz, 2006). O mesmo foi observado para a espécie de artiodáctilo do Mioceno *Lagomeryx pumilio* Roger, 1896 (Kaiser & Rössner, 2007). Além disso, já se observou que diferenças sazonais podem afetar a taxa de microdesgaste nos dentes de algumas espécies modernas. Um exemplo é o que ocorre com chimpanzés (*Pan troglodytes* Blumenbach, 1776), onde correntes de vento nordeste levam poeira do Deserto do Saara para o oeste da África durante a estação seca; essa poeira é deposita sobre a vegetação causando um aumento no microdesgaste dos dentes e diminui a eficiência da mastigação levando a um estresse dietético nas populações de chimpanzés (Schulz-Kornas *et al*., 2019).

Uma outra fonte de sílica na dieta dos animais está associada com episódios de vulcanismo. Um dos principais registros que mostram a associação de cinzas vulcânicas com aumento no desgaste dos dentes e como uma pressão ambiental relevante foi relatado por Pascual & Jaureguizar (1990), onde eles notaram que durante o Paleoceno da América do Sul houve um aumento no número de linhagens exibindo hipsodontia (uma adaptação muito comum em mamíferos, em resposta a um elevado desgaste dos dentes; Hummel *et al*., 2011)

associados ao aumento na deposição de sedimentos piroclásticos (Pascual & Jaureguizar, 1990). Nesse tipo de situação, as cinzas de eventos vulcânicos funcionam de maneira muito semelhante à poeira de regiões áridas, sendo levada por correntes de vento e se depositando sobre a vegetação e, dessa forma, aumentando o desgaste nos dentes dos animais que se alimentam nos ambientes afetados.

Ao levarmos em consideração as três principais fontes de sílica na dieta de herbívoros, vemos que os membros do clado Anomocephaloidea poderiam estar sendo afetados por todos os fatores mencionados. Durante o Mesopermiano as Sphenophyta (clado das cavalinhas modernas ou *Equisetum*; Rayner, 1992) eram muito diversas e deveriam representar uma parte relevante da dieta de animais herbívoros, mas nem todas apresentavam fitólitos como o *Equisetum* moderno (Rayner, 1992). Desta forma, consideramos necessário um estudo mais aprofundado sobre a flora contemporânea à *Tiarajudens* e *Anomocephalus*, para uma determinação mais exata de quais grupos esses animais provavelmente se alimentavam.

Quanto à aridez, é notório que durante o Permiano há um processo progressivo de continentalização e aridização das bacias do Paraná e Karoo (Beri *et al*., 2020), onde essas espécies foram encontradas. As reconstruções paleoambientais propostas para a Formação Rio do Rasto, baseadas em seus ambientes deposicionais, descrevem a ocorrência de campos de dunas entre áreas mais úmidas com regimes de deposição fluviais e deltaicos (onde correntes de vento facilmente poderiam levar a poeira dos campos de dunas para as áreas mais úmidas e vegetadas).

Por fim, o aumento da abrasão nos dentes por deposição de cinzas sobre a vegetação também não pode ser descartado, pois durante o Guadalupiano há o ápice de atividade da fase média do vulcanismo Choiyoi, o qual impactou o oeste do Gondwana (Rocha-Campos *et al.*, 2011; Scherer *et al*., 2023). Há depósitos de tonstein na Formação Rio do Rasto, na região de

Aceguá (Rio Grande do Sul, Brasil), cujas rochas são consideradas contemporâneas as de São Gabriel, evidenciando que as cinzas vulcânicas alcançavam essa região (Rocha-Campos *et al*., 2019).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A anatomia crânio-dentária dos Anomocephaloidea, *Anomocephalus africanus* e *Tiarajudens eccentricus*, do Permiano da África do Sul e do Brasil, respectivamente, foi analisada neste trabalho. Parte dos resultados obtidos nesta análise conflita com as informações presentes na literatura e, desta forma, modifica o conhecimento sobre a anatomia craniana desses animais e as adaptações relacionadas a uma mastigação intensa e, por consequência, ao seu comportamento alimentar. Segundo as análises aqui apresentadas, os dentes molariformes de *Tiarajudens* e *Anomocephalus* não estão inseridos nos ossos palatais (ectopterigoide e pterigoide), como descrito previamente, mas sim no maxilar, que se estende posteriormente até o último molariforme. Ademais, o "pelicossauro" *Edaphosaurus* não é um bom modelo de comparação com os anomocefaloides, por sua distinta disposição dos ossos palatais, forma dos dentes e arranjo dos mesmos.

Quanto à dentição, é estimado que *Tiarajudens* e *Anomocephalus* possuam a mesma fórmula dentária no que diz respeito aos dentes pré-caniniformes, sendo seis incisiviformes no pré-maxilar e um pré-caniniforme no maxilar. *Tiarajudens* apresenta um dente caniniforme hipertrofiado sabreforme que pode ser classificado como hipsodonte unicúspide de crescimento livre. Já *Anomocephalus* possui um pré-caniniforme e um dente caniniforme não erupcionado, previamente desconhecidos. Ambas as formas apresentam molariformes com raízes longas. Próximo à base do dente elas são ovais em um corte transversal e próximas ao ápice, se tornam circulares. As coroas dos dentes molariformes de *Tiarajudens* e

Anomocephalus apresentam forma muito semelhantes entre si, com os dentes desgastados apresentando uma superfície oclusal elíptica côncava, onde as extremidades lingual e labial são mais elevadas e a porção medial mais escavada. A "via do dente de reposição" para os incisiviformes é chamada "via lábio-vertical" e para os molariformes é a "via lábio-distovestical" (nome proposto neste trabalho). *Tiarajudens* apresenta um *Zahnreihen* de três famílias dentárias e *Anomocephalus* possivelmente possui o mesmo padrão. Os dentes molariformes devem apresentar uma taxa mais elevada de substituição que os incisiviformes, sendo esperado que os caniniformes apresentem a menor taxa. Os incisiviformes e molariformes de *Tiarajudens* e *Anomocephalus* estão enfileirados seguindo o contorno dos ossos marginais do crânio, entretanto o pré-caniniforme e o caniniforme se encontram deslocados lateralmente. Essa característica costuma estar associada a grandes dentes (que estão ausentes em *Anomocephalus*). Os molariformes do maxilar estão implantados levemente inclinados, com suas raízes voltadas em direção distal, enquanto os do dentário (observados em *Anomocephalus*) estão levemente inclinados em direção mesial.

Os herbívoros *Tiarajudens* e *Anomocephalus* viveram em uma região (sul do Pangeia) em um intervalo temporal (Mesopermiano) onde os três principais fatores ligados a um aumento no desgaste dos dentes coexistiam: plantas contendo fitólitos; clima árido e, consequentemente, áreas pouco vegetadas (fonte de poeira); e intensa atividade vulcânica (fonte de cinzas). Dessa forma, não é possível correlacionar o desgaste dentário a um único fator.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Angielczyk, K. D., & Kammerer, C. F. 2017. The cranial morphology, phylogenetic position and biogeography of the upper Permian dicynodont *Compsodon helmoedi* van Hoepen (Therapsida, Anomodontia). *Papers in Palaeontology*,

3(4): 513–545. https://doi.org/10.1002/SPP2.1087

Bemis, K. E., & Bemis, W. E. 2015. Functional and Developmental Morphology of Tooth Replacement in the Atlantic Wolffish, Anarhichas lupus (Teleostei: Zoarcoidei: Anarhichadidae). Copeia, **103**(4): 886-901. *https://doi.org/10.1643/OT-14-141*

Beri, Á., Martínez-Blanco, X., Varela, L., di Pasquo, M., & de Souza, P. A. 2020. Sampling biases and Paleozoic sporomorphs diversity dynamics in Western Gondwana strata. *Journal of South American Earth Sciences*, **98**: 102457. https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.102457

Bertin, T. J. C., Thivichon-Prince, B., LeBlanc, A. R. H., Caldwell, M. W., & Viriot, L. 2018. Current perspectives on tooth implantation, attachment, and replacement in amniota. *Frontiers in Physiology*, 9(NOV): 1630. https://doi.org/10.3389/FPHYS.2018.01630/BIBTEX

Cabellec, M.-T. Le, Daculsi, G., & Geistdoerfer, P. 2011. Rapports de la morphologie et de l'histologie dentaires d'Anarhichas lupus L. (Poisson Téléostéen Perciforme) avec son mode d'alimentation: apport de la zonemicroradiographie et du marquage par la tetracycline. *Canadian Journal of Zoology*, **56**(5): 1103–1109. https://doi.org/10.1139/Z78-154

Churcher, C. S. 1993. Equus grevyi. *Mammalian Species*, **3**(453): 1–9. https://doi.org/10.2307/3504222

Cisneros, J. C., Abdala, F., Jashashvili, T., Bueno, A. de O., & Dentzien-Dias, P. 2015. Tiarajudens eccentricus and Anomocephalus africanus, two bizarre anomodonts

(synapsida, therapsida) with dental occlusion from the permian of gondwana. *Royal Society Open Science*, **2**(7): 150090. https://doi.org/10.1098/rsos.150090

Cisneros, J. C., Abdala, F., Rubidge, B. S., Dentzien-Dias, P. C., & De Oliveira Bueno, A. 2011. Dental occlusion in a 260-million-year-old therapsid with saber canines from the permian of Brazil. *Science*, **331**(6024): 1603–1605. https://doi.org/10.1126/SCIENCE.1200305

Cobb, W. M. 1933. 34. The Dentition of the Walrus, Odobenus obesus. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **103**(3): 645-668 https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1933.tb01612.x

Day, M. O., & Rubidge, B. S. 2020. Biostratigraphy of the tapinocephalus assemblage zone (Beaufort group, karoo supergroup), south africa. *South African Journal of Geology*, **123**(2): 149-164. https://doi.org/10.25131/sajg.123.0012

Day, Michael O., Ramezani, J., Frazer, R. E., & Rubidge, B. S. 2022. U-Pb zircon age constraints on the vertebrate assemblages and palaeomagnetic record of the Guadalupian Abrahamskraal Formation, Karoo Basin, South Africa. *Journal of African Earth Sciences*, **186**: 104435. https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2021.104435

Day, Michael Oliver, & Rubidge, B. S. 2014. A brief lithostratigraphic review of the Abrahamskraal and Koonap formations of the Beaufort Group, South Africa: Towards a basin-wide stratigraphic scheme for the Middle Permian Karoo. *Journal of African Earth Sciences*, **100**: 227–242. https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2014.07.001

Diedrich, C. G. 2010. Palaeoecology of Placodus gigas (Reptilia) and other placodontids - Middle Triassic macroalgae feeders in the Germanic Basin of central Europe - and evidence for convergent evolution with Sirenia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **285**(3–4): 287–306. https://doi.org/10.1016/J.PALAEO.2009.11.021

Francischini, H.; Leuzinger, L.; Martinelli, A.G.; Soares, M.B.; Schultz, C.L. & Vennemann, T. 2017. New materials from the Barro Alto site (Rio do Rasto Formation, Guadalupian) and preliminary isotopic (δ18o) data. In: REUNIÃO REGIONAL PALEO-RS 2017, 2017, Boletim de resumos, Rio Grande, FURG, p. 35.

Goswami, S. 2014. Glossopteris flora: A review. *Plant Science Research*, **36**: 1–5.

Guerrini, V. B., Matos, S. A., Rohn, R., Varejão, F. G., Warren, L. V., & Simões, M. G. 2020. The last chapter of 30 million years of molluscan evolution: Permian non-marine bivalves of the Rio do Rasto Formation, Paraná Basin, Brazil. *PalZ*, **94**(3): 487–512. https://doi.org/10.1007/s12542-019-00455-0

Hariharan, I. K., Wake, D. B., & Wake, M. H. 2016. Indeterminate growth: Could it represent the ancestral condition? *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, **8**(2). https://doi.org/10.1101/cshperspect.a019174

Hummel, J., Findeisen, E., Südekum, K.-H., Ruf, I., Kaiser, T. M., Bucher, M., Clauss, M., & Codron, D. 2011. Another one bites the dust: faecal silica levels in large herbivores correlate with high-crowned teeth. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **278**(1712): 1742–1747. https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1939

Ivakhnenko, M. F. 2001. Тетраподы Восточно-Европейского плакката - позднепалеозойского ... - Google Livros. In *Труды Палеонтологического института РАН*, 283: 105–112.

Jinling, L., & Zhengwu, C. 1997. FIRST DISCOVERY OF EOTITANOSUCHIAN (THERAPSIDA, SYNAPSIDA) OF CHINA. *Vertebrata Palasiatica*, **35**(04): 268.

Kaiser, T. M., & Rössner, G. E. 2007. Dietary resource partitioning in ruminant communities of Miocene wetland and karst palaeoenvironments in Southern Germany. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **252**(3–4): 424–439. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2007.04.013

Kaiser, T. M., & Schulz, E. 2006. Tooth wear gradients in zebras as an environmental proxy - A pilot study. *Mitteilungen des hamburgischen zoologischen Museums und Institutes*, **103**: 187-210.

Kearney, M., & Mahler, D. L. 2006. The palatal dentition in squamate reptiles : morphology, development, attachment, and replacement. In *The palatal dentition in squamate reptiles : morphology, development, attachment, and replacement / D. Luke Mahler, Maureen Kearney.* Field Museum of Natural History,. https://doi.org/10.5962/bhl.title.3855

Kermack, K. A. 1956. Tooth replacement in mammal-like reptiles of the suborders gorgonopsia and therocephalia. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, **240**(670): 95–133. https://doi.org/10.1098/rstb.1956.0013

Langer, M. C. 2000. The first record of dinocephalians in South America: Late Permian (Rio do Rasto Formation) of the Paraná Basin, Brazil. N Jb Geol Paläont Abh, 215(1): 69-95. DOI:10.1127/njgpa/215/2000/69

Liu, J., Rubidge, B., & Li, J. 2010. A new specimen of Biseridens qilianicus indicates its phylogenetic position as the most basal anomodont. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **277**(1679): 285. https://doi.org/10.1098/RSPB.2009.0883

Manfroi, J., Uhl, D., Guerra-Sommer, M., Francischini, H., Martinelli, A. G., Soares, M. B., & Jasper, A. 2015. Extending the database of permian palaeo-wildfire on Gondwana: charcoal remains from the Rio do Rasto Formation (Paraná Basin), middle permian, Rio Grande do Sul State, Brazil. Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology, **436**: 77-84. DOI:10.1016/j.palaeo.2015.07.003

Mann, A., Henrici, A. C., Sues, H. D., & Pierce, S. E. 2023. A new Carboniferous edaphosaurid and the origin of herbivory in mammal forerunners. *Scientific Reports*, **13**(1): 1–11. https://doi.org/10.1038/s41598-023-30626-8

Martinelli, A. G., Francischini, H., Dentzien-Dias, P. C., Soares, M. B., & Schultz, C. L. 2017. The oldest archosauromorph from South America: postcranial remains from the Guadalupian (mid-Permian) Rio do Rasto Formation (Paraná Basin), southern Brazil. *Historical Biology*, **29**(1): 76–84. https://doi.org/10.1080/08912963.2015.1125897

Martínez-Blanco, X., Gaucher, C., & Beri, Á. 2024. Palynology and palynofacies of the Permian Paso Aguiar and Yaguarí formations (Paraná Basin, Uruguay): Paleoclimatic, paleoenvironmental, and biostratigraphic implications. *Journal of*

South American Earth Sciences, **134**: 104728. https://doi.org/10.1016/j.jsames.2023.104728

Matsumoto, R., & Evans, S. E. 2017. The palatal dentition of tetrapods and its functional significance. *Journal of Anatomy*, **230**(1): 47–65. https://doi.org/10.1111/JOA.12534

Melo, T. P., Ribeiro, A. M., Martinelli, A. G., & Soares, M. B. 2019. Early evidence of molariform hypsodonty in a Triassic stem-mammal. *Nature Communications*, **10**(1): 1–8. https://doi.org/10.1038/s41467-019-10719-7

Modesto, S. 1995. The skull of the herbivorous synapsid Edaphosaurus boanerges from the Lower Permian of Texas. Palaeontology, **38**(1): 213-239

Modesto, S., & Rubidge, B. 2000. *A Basal Anomodont Therapsid from the Lower Beaufort Group, Upper Permian of South Africa*. Journal of Vertebrate Paleontology. https://doi.org/10.1671/0272-4634(2000)020[0515:ABATFT]2.0.CO;2

Modesto, S., Rubidge, B., & Welman, J. 1999. The most basal anomodont therapsid and the primacy of Gondwana in the evolution of the anomodonts. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **266**(1417): 331–337. https://doi.org/10.1098/RSPB.1999.0642

Mori, A. L. O., & Souza, P. A. 2012. Análise Palinoestratigráfica dos Depósitos Permianos (Poços HN-05-RS E HN-25-RS) do sul da Bacia do Paraná. *Ameghiniana*, **49**(3): 319–342. https://doi.org/10.5710/AMGH.v49i3(506)

Neenan, J. M., Klein, N., & Scheyer, T. M. 2013. European origin of placodont marine reptiles and the evolution of crushing dentition in Placodontia. *Nature Communications*, **4**(1): 1621. https://doi.org/10.1038/ncomms2633

Neenan, J. M., Li, C., Rieppel, O., Bernardini, F., Tuniz, C., Muscio, G., & Scheyer, T. M. 2014. Unique method of tooth replacement in durophagous placodont marine reptiles, with new data on the dentition of Chinese taxa. *Journal of Anatomy*, **224**(5): 603–613. https://doi.org/10.1111/joa.12162

Olroyd, S. L., LeBlanc, A. R. H., Araújo, R., Angielczyk, K. D., Duhamel, A., Benoit, J., & Amaral, M. 2021. Histology and μCT reveal the unique evolution and development of multiple tooth rows in the synapsid Endothiodon. *Scientific Reports*, **11**(1). https://doi.org/10.1038/s41598-021-95993-6

Pascual, R., & Jaureguizar, E. O. 1990. Evolving climates and mammal faunas in cenozoic South America. *Journal of Human Evolution*, **19**(1–2): 23–60. https://doi.org/10.1016/0047-2484(90)90011-Y

Pauliv, V. E., Martinelli, A. G., Francischini, H., Dentzien-Dias, P., Soares, M. B., Schultz, C. L., & Ribeiro, A. M. 2017. The first Western Gondwanan species of Triodus Jordan 1849: A new Xenacanthiformes (Chondrichthyes) from the late Paleozoic of Southern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, **80**: 482–493. https://doi.org/10.1016/j.jsames.2017.09.007

Rayner, R. 1992. The pastures of the Late Permian. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **92**(1-2): 31-40 DOI: 10.1016/0031-0182(92)90133-P

Reisz, R. R. 2006. Origin of dental occlusion in tetrapods: Signal for terrestrial vertebrate evolution? *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, **306**(3): 261–277. https://doi.org/10.1002/JEZ.B.21115

Rocha-Campos, A. C., Basei, M. A., Nutman, A. P., Kleiman, L. E., Varela, R., Llambias, E., Canile, F. M., & da Rosa, O. de C. R. 2011. 30 million years of Permian volcanism recorded in the Choiyoi igneous province (W Argentina) and their source for younger ash fall deposits in the Paraná Basin: SHRIMP U–Pb zircon geochronology evidence. *Gondwana Research*, **19**(2): 509–523. https://doi.org/10.1016/j.gr.2010.07.003

Rocha-Campos, A. C., Basei, M. A. S., Nutman, A. P., Santos, P. R., Passarelli, C. R., Canile, F. M., Rosa, O. C. R., Fernandes, M. T., Santa Ana, H., & Veroslavsky, G. 2019. U-Pb Zircon Dating of Ash Fall Deposits from the Paleozoic Paraná Basin of Brazil and Uruguay: A Reevaluation of the Stratigraphic Correlations. *The Journal of Geology*, **127**(2): 167–182. https://doi.org/10.1086/701254

Rohn, R., & Rösler, O. 2000. Middle to Upper Permian phytostratigraphy of the Eastern Paraná Basin. *Revista Universidade Guarulhos*, ***5***: 69–73.

Rybczynski, N., & Reisz, R. R. 2001. Earliest evidence for efficient oral processing in a terrestrial herbivore. *Nature*, **411**(6838): 684–687. https://doi.org/10.1038/35079567

Sachdev, S. and D. Z. and C. T. and A. S. M. and P. V. and D. T. 2021. Characteristic Features and Terminologies of Mammalian Dentition -A Conspectus. *International Journal of Forensic Odontology*, **5**: 23–29. https://doi.org/10.4103/ijfo.ijfo_9_20

Scherer, C. M. S., Reis, A. D., Horn, B. L. D., Bertolini, G., Lavina, E. L. C., Kifumbi, C., & Goso Aguilar, C. 2023. The stratigraphic puzzle of the permo-mesozoic southwestern Gondwana: The Paraná Basin record in geotectonic and palaeoclimatic context. *Earth-Science Reviews*, **240**: 104397. https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2023.104397

Schneider, R.L., Mühlmann, H., Tommasi, E., Medeiros, R.A., Daemon, R.F. & Nogueira, A.A. 1974: Revisão Estratigráfica da Bacia do Paraná. In: XXVIII Congresso Brasileiro de Geologia, 1974, Anais do XXVIII Congresso Brasileiro de Geologia, Porto Alegre, p. 41–65

Schulz-Kornas, E., Stuhlträger, J., Clauss, M., Wittig, R. M., & Kupczik, K. 2019. Dust affects chewing efficiency and tooth wear in forest dwelling Western chimpanzees (<scp> *Pan troglodytes* </scp> *verus*). *American Journal of Physical Anthropology*, **169**(1): 66–77. https://doi.org/10.1002/ajpa.23808

Smith, R. M. H., Rubidge, B. S., Day, M. O., & Botha, J. 2020. Introduction to the tetrapod biozonation of the Karoo Supergroup. *South African Journal of Geology*, **123**(2): 131–140. https://doi.org/10.25131/sajg.123.0009

von Koenigswald, W. 2011. Diversity of hypsodont teeth in mammalian dentitions - construction and classification. *Palaeontographica Abteilung a-Palaozoologie-Stratigraphie*, **294**(1–3): 63–94.

von Koenigswald, Wighart. 2020. *Construction and wear of mammalian teeth in terms of heterochrony*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil. https://doi.org/http://doi.org/10.23788/mammteeth.09

Whitlock, J. A., & Richman, J. M. 2013. Biology of tooth replacement in amniotes. *International Journal of Oral Science*, **5**(2): 66–70. https://doi.org/10.1038/ijos.2013.36

Whitney, M. R., Angielczyk, K. D., Peecook, B. R., & Sidor, C. A. 2021. The evolution of the synapsid tusk: insights from dicynodont therapsid tusk histology. *Proceedings of the Royal Society B*, **288**(1961). https://doi.org/10.1098/RSPB.2021.1670

Zachos, F., & Asher, R. 2018. Mammalian Evolution, Diversity and Systematics. In F. Zachos & R. Asher (Orgs.), Mammalian Evolution, Diversity and Systematics. De Gruyter. https://doi.org/10.1515/9783110341553