

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS**

**DESCRIÇÃO OSTEO-HISTOLÓGICA DE ELEMENTOS FÓSSEIS DE
DINODONTOSAURUS TURPIOR (THERAPSIDA, DICYNODONTIA),
MESOTRIÁSSICO DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL**

ANA DE OLIVEIRA BUENO

ORIENTADOR: Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz

Porto Alegre, 2015

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS**

**DESCRIÇÃO OSTEO-HISTOLÓGICA DE ELEMENTOS FÓSSEIS DE
DINODONTOSAURUS TURPIOR (THERAPSIDA, DICYNODONTIA),
MESOTRIÁSSICO DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL**

ANA DE OLIVEIRA BUENO

ORIENTADOR: Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz

BANCA EXAMINADORA:

Prof^a Dra. Marina Bento Soares – Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Prof^a Dra. Cristina Silveira Vega – Universidade Federal do Paraná

Prof^a Dra. Julia Brenda Desojo – Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino
Rivadavia/CONICET

**Dissertação de Mestrado
apresentada como requisito parcial
para a obtenção do Título de Mestre
em Geociências.**

Porto Alegre, 2015

Bueno, Ana de Oliveira

Descrição ósteo-histológica de elementos fósseis de Dinodontosaurus turpior (Therapsida, Dicynodontia), Mesotriássico do Rio Grande do Sul, Brasil . / Ana de Oliveira Bueno. - Porto Alegre: IGEO/UFRGS, 2016.

[89 f.] il.

Dissertação (Mestrado).- Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Programa de Pós-Graduação em Geociências. Instituto de Geociências. Porto Alegre, RS - BR, 2016.

Orientador(es): Cesar Leandro Schultz

1. Dicynodontia 2. Paleohistologia 3. Dinodontosaurus turpior 4. Padrões de crescimento I. Título.

CDU 562/569

Catálogo na Publicação

Biblioteca Instituto de Geociências - UFRGS

Renata Cristina Grun

CRB 10/1113

Sobre a Estrutura desta Dissertação

Esta Dissertação de Mestrado está estruturada em torno de um artigo a ser publicado em periódico científico, conforme a Norma 103 do PPGGEO-UFRGS, cuja organização compreende as seguintes partes principais:

- I) Introdução sobre o tema e descrição do objeto de pesquisa de Mestrado, onde estão sumarizados os objetivos, a filosofia de pesquisa desenvolvida, o estado da arte sobre o tema e as respectivas referências bibliográficas;
- II) Artigo submetido em periódico com corpo editorial permanente e revisores independentes, escrito pelo autor durante o desenvolvimento do Mestrado;

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer primeiramente ao meu orientador, Cesar Schultz, pelo incentivo, paciência e orientação ao longo da produção deste trabalho, e também à prof^a Marina Soares, pela orientação ainda na minha graduação no meu primeiro contato com a histologia de fósseis.

Agradeço também aos colegas Fábio Veiga, pela ajuda na confecção das lâminas e troca de conhecimento da área, Bruno Horn, pelos primeiros ensinamentos sobre a confecção das lâminas, Juliano Rodrigues, pela ajuda na produção das lâminas, e aos demais colegas de laboratório nestes anos de convivência. Igualmente agradeço ao CNPq pelo apoio financeiro.

Enfim, agradeço à minha família, principalmente à minha tia Vânia, minha mãe Marina, e ao meu namorado Lúcio, por todo o apoio nesta jornada.

RESUMO

Estudos relacionados à microestrutura óssea de elementos fósseis surgiram no século XVIII, porém começaram a desenvolver-se mais profundamente somente nas últimas décadas. Hoje, a Paleohistologia é uma das áreas mais promissoras dentro da Paleontologia, pois nos possibilita acessar uma série de características do espécime fóssil que complementam nosso conhecimento sobre o animal. Assim como outros clados, os Dicynodontia vêm sendo estudados por esse viés há muito tempo, e hoje conhecemos os padrões ósseos e de crescimento de um grande número de espécies. A presente dissertação traz a descrição ósteo-histológica de alguns elementos fósseis de *Dinodontosaurus turpior*, uma espécie de dicinodonte de grande porte do Mesotriássico, encontrada em afloramentos da Formação Santa Maria. Os ossos analisados apresentam majoritariamente uma matriz do tipo fibrolamelar, com alguns subtipos da matriz em dois fragmentos, ausência de linhas de crescimento nos espécimes juvenis e presença destas em fragmentos de espécimes adultos, possibilidade de EFS em um fragmento de adulto, reconstrução secundária surgindo apenas em estágios mais avançados e córtex razoavelmente espesso. Tais características não divergem do padrão já descrito para o grupo como um todo, cujas interpretações para a biologia do animal incluem um metabolismo mais acelerado e uma rápida osteogênese, quando comparada com a de terápsidos mais basais.

Palavras-chave: Dicynodontia; paleohistologia; *Dinodontosaurus turpior*; Triássico Médio, padrões de crescimento.

ABSTRACT

Studies related to bone microstructure of fossil elements started about the 18th century, however, they began to significantly grow only in the past few decades. Today, paleohistology is one of the most promising areas inside paleontology, because permits to access several characteristics of the fossil specimen which complement our knowledge about the animal. As in other clades, Dicynodontia has been studied in this subject for long time, and now we know about bone growth and microstructure patterns in a variety of species. The present study shows a osteohistological description of some fossil elements of *Dinodontosaurus turpior*, a medium-to-large size dicynodont species from Middle Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil, founded in outcrops of the Santa Maria Formation. The bones analyzed present a fibrolamellar type of bone tissue as major matrix, with some subtypes appearing in a couple of fragments. Growth lines are absent in all juvenile fragments, but appears in the adult ones. One of the adult fragments seems to have an EFS. Also, it was observed secondary reconstruction in adult sample and a thick cortex in all slides that RBT can be calculated. All these features were already been observed in the Dicynodontia clade, whose biological interpretations include an accelerated metabolism and rapid osteogenesis, when compared with basal therapsids.

Key-words: Dicynodontia; paleohistology, *Dinodontosaurus turpior*, Middle Triassic, growth patterns.

SUMÁRIO

PARTE I – Texto Integrador

1. INTRODUÇÃO	9
1.1. Estudos ósteo-histológicos em Synapsida.....	10
1.2. Estudos ósteo-histológicos em Dicynodontia.....	10
1.3. Justificativa.....	12
2. OBJETIVOS	12
2.1. Geral.....	12
2.2. Específico.....	12
3. CONTEXTUALIZAÇÃO	13
3.1. Sistemática.....	18
3.2. Contexto bioestratigráfico.....	22
4. ESTADO DA ARTE	25
4.1. Histórico de estudos ósteo-histológicos em fósseis.....	25
4.2. Estrutura do osso.....	29
4.3. Crescimento ósseo.....	34
4.4. Ciclicidade do crescimento ósseo.....	36
4.5. Crescimento determinado <i>versus</i> Indeterminado.....	38
4.6. Controvérsia sobre linhas de crescimento.....	39
4.7. Tipos de tecido ósseo.....	40
5. ANÁLISE INTEGRADORA	43
5.1. Sobre o estudo ósteo-histológico.....	43
5.2. Materiais estudados e método de análise.....	44
5.3. Interpretações paleobiológicas.....	46
5.4. Padrões ósteo-histológicos encontrados em Dicyodontia.....	53
5.5. Padrões ósteo-histológicos encontrados em <i>Dinodontosaurus</i>	55
5.6. Conclusões.....	60
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	61

PARTE II - Artigo

Artigo submetido ao periódico GEOBIOS.....	69
--	----

PARTE I
Texto Integrador

1. INTRODUÇÃO

O desenvolvimento e aprimoramento do estudo de fósseis de animais vertebrados se deram majoritariamente através de análises morfológicas dos elementos preservados. Ao longo de sua história, a paleontologia de vertebrados elucidou diversos aspectos biológicos das formas de vida já extintas e até hoje desenvolve áreas como a sistemática, filogenia, locomoção, adaptações biomecânicas, processamento de alimento e outras características fisiológicas. Entretanto, um aspecto dos fósseis que por muito tempo não foi explorado foi sua microestrutura óssea.

A Paleohistologia, atualmente, é um dos ramos mais promissores dentro da Paleontologia de Vertebrados. Ela nos traz informações valiosas, como, por exemplo, dados referentes às taxas de crescimento de um indivíduo, sua possível idade, eventos que pontuaram sua vida, os padrões de crescimento adotados por um clado, possíveis mudanças ao longo da ontogenia de uma espécie e estratégias fisiológicas, além de outros aspectos relativos ao estilo de vida do animal, sua biomecânica e relações filogenéticas (RAY *et al.*, 2004, 2009, 2010; CHINSAMY-TURAN, 2005; BOTHA-BRINK & ANGIELCZYK, 2010; GREEN *et al.*, 2010).

As pesquisas acerca da microestrutura óssea com elementos fósseis começaram no final do século XVIII (PADIAN, 2011), e se desenvolveram ao longo do século XIX, com um grande foco em dinossauros, cujas descrições se baseavam em comparações com as microestruturas ósseas de vertebrados atuais (CHINSAMY-TURAN, 2005), seguidas de um período muito escasso de estudos, para então renascer através de estudos de Enlow e Brown, por exemplo (HORNER *et al.*, 2000). Mas foi a partir do século XX que essa área tomou impulso, quando ocorreu o primeiro workshop internacional sobre ossos fósseis (*First Workshop on Fossil Bone*), na Universidade de Oxford, Inglaterra, em 1988. Deste resultou um importante trabalho, compilado por Schwarcz e colaboradores (1989), que reuniu uma série de artigos que abordaram questões e metodologias referentes ao estudo da ósteo-histologia fóssil.

1.1. Estudos ósteo-histológicos em Synapsida

Atualmente, há diversos estudos que abordam a histologia óssea de fósseis de vários clados, desde dinossauros, outros arcossauros e terápsidos não-mamalianos (CHINSAMY-TURAN, 2012). Trabalhos paleohistológicos específicos sobre o clado Synapsida (linhagem que inclui os mamíferos), apesar de não receberem a mesma atenção dedicada aos estudos com dinossauros, são tão antigos quanto e tem crescido muito nos últimos anos. Os resultados destes estudos tem demonstrado que o grupo desenvolveu uma grande diversidade em relação às estratégias de crescimento e desenvolvimento, além de apresentar uma ampla gama de características ósteo-histológicas que parecem ser dependentes de uma variedade de fatores, como ontogenia, ambiente e biomecânica (RAY *et al.*, 2004, 2009).

De maneira geral, a evolução dessas estratégias sugere uma tendência no aumento das taxas metabólicas. Sinápsidos basais (conhecidos informalmente como “pelicossauros”) possuem um crescimento ósseo cíclico e lento, similar ao de tetrápodes basais - indicado pela presença de um córtex (parte compacta do osso) pobremente vascularizado. Entretanto, ossos com uma matriz altamente vascularizada, que são relacionados a uma rápida osteogênese, são comuns em ossos longos de terápsidos não-mamalianos. Embora a deposição óssea seja ciclicamente interrompida em muitos grupos, a taxa geral de osteogênese em terápsidos não-mamalianos é mais comparável à estratégia de crescimento de mamíferos que tetrápodes basais (GREEN *et al.*, 2010; RAY *et al.*, 2004).

1.2. Estudos ósteo-histológicos em Dicynodontia

O grupo Dicynodontia já foi, e ainda é, amplamente estudado no que concerne aos seus aspectos filogenéticos, taxonômicos e morfológicos (CHINSAMY & RUBIDGE, 1993; BOTHA-BRINK & ANGIELCZYK, 2010), mas foi somente depois de descobertas de abrigos subterrâneos em rochas do Grupo Beaufort, na África do Sul, feitas por dicinodontes, que os estudos ósteo-histológicos ganharam mais força dentro do clado, visto que tais achados ergueram diversas especulações sobre seus estilos de vida (CHINSAMY & RUBIDGE, 1993).

Trabalhos como os de Gross (1934), Enlow e Brown (1957), Ricqlès (1972, 1976, 1991) e Chinsamy & Rubidge (1993) (*apud* CHINSAMY-TURAN, 2012), forneceram muitas informações sobre o padrão geral da microestrutura óssea de dicinodontes. Porém, segundo Botha (2003) e Chinsamy-Turan (2012), tais estudos (com exceção de Chinsamy & Rubidge 1993) são razoavelmente limitados, geralmente por examinar apenas elementos ósseos isolados. Conforme novos materiais foram sendo descobertos, muitos estudos passaram a ser publicados, com uma quantidade maior de espécies e amostras (CHINSAMY-TURAN, 2012).

Todos os trabalhos feitos até hoje reportaram resultados semelhantes para diversas espécies do clado, de variados tamanhos, relatando a presença de tecido fibrolamelar (matriz óssea relacionada à rápida osteogênese), uma incidência variável de linhas de crescimento (indicativas de períodos de desaceleração de crescimento), e córtices (região compacta do osso) espessos. Além disso, reconstrução secundária (remodelação do osso) foi observada em dicinodontes mais derivados e de grande porte. O grupo como um todo também apresenta um padrão no desenvolvimento ontogenético: crescimento acelerado nos estágios juvenis e desaceleração deste com a maturidade sexual, possivelmente (CHINSAMY-TURAN, 2012).

Os estudos abrangem diversos *taxa* do grupo, incluindo representantes do Permiano (p. ex. *Diictodon*), do Triássico (p. ex. *Wadiasaurus*) e o gênero sobrevivente da extinção Permo-Triássica *Lystrosaurus*. A matriz do tipo fibrolamelar surge já nas formas mais basais do clado Dicynodontia, indicando que a estratégia de um crescimento mais acelerado foi adotada cedo, mas parece haver uma tendência no desenvolvimento desta característica ao longo da existência do grupo. Com exceção do gênero *Eodicynodon*, a partir de *Bidentalía* (*ver* Fig.1) é possível observar um aumento considerável no tamanho dos canais vasculares – responsáveis pela nutrição do osso e com um papel importante no aumento da taxa metabólica. Dentre os possuidores dessa característica (p. ex. *Aulacephalodon*, *Dicynodon*, *Kannemeyeria*) está o gênero *Lystrosaurus*, cuja capacidade de crescer rapidamente pode ter sido um dos contribuintes no seu sucesso e na recuperação do clado no início do Triássico (CHINSAMY-TURAN, 2012).

1.3. Justificativa

Sendo um clado importante devido à sua ampla distribuição geográfica e temporal, existem muitos estudos que descrevem e discutem a microestrutura de uma vasta quantidade de espécies de dicinodontes. O estudo ósteo-histológico do grupo fornece uma oportunidade ideal para estudar mudanças nas taxas de crescimento dentro de uma linhagem com uma existência relativamente longa e com variados tamanhos (BOTHÁ-BRINK & ANGIELCZYK, 2010).

Entretanto, os gêneros do sul do Brasil ainda não receberam tal atenção, apesar de bem estudados em outros aspectos. Há uma relativa abundância de material fóssil da espécie *Dinodontosaurus turpior* proveniente do Triássico do Rio Grande do Sul, propiciando então uma oportunidade de realizar um estudo de aspectos microestruturais e paleobiológicos deste gênero e consequente contribuição para o conhecimento da histologia óssea dos dicinodontes.

2. OBJETIVOS

2.1. Geral

O principal objetivo deste trabalho é realizar um estudo descritivo focado na espécie *Dinodontosaurus turpior*, do clado Dicynodontia, proveniente do Triássico Médio do Rio Grande do Sul, através de alguns elementos ósseos disponíveis, pertencentes a diferentes indivíduos, sendo a maioria juvenil. Os resultados fornecerão novas informações que contribuirão para o conhecimento da microestrutura óssea de fósseis do clado Dicynodontia.

2.2. Específico

- Descrever as estruturas ósteo-histológicas de elementos fósseis da espécie *Dinodontosaurus turpior*;
- Comparar o padrão ósteo-histológico deste com dados bibliográficos de outras taxa de dicinodontes;
- Inferir aspectos fisiológicos do gênero;
- Contribuir com informações acerca dos padrões de crescimento e metabolismo teorizados para o clado Dicynodontia;

3. CONTEXTUALIZAÇÃO

Dicynodontia Huxley, 1859, é um clado monofilético (Fig.1) formado pelos representantes mais derivados do grupo Anomodontia, reunindo cerca de 60 gêneros (FRÖBISCH, 2009). É uma linhagem extinta de terápsidos, que possui um registro estratigráfico que se inicia no Mesopermiano (Wordiano) e vai até o Neotriássico (Rético), com uma distribuição cosmopolita (WALTHER & FRÖBISCH, 2013; BOTHA-BRINK & ANGIELCZYK, 2010; RAY *et al.*, 2010; RUBIDGE & SIDOR, 2001). Uma polêmica ocorrência em rochas cretáceas da Austrália, descrita como um dicinodonte por Thulborn e Turner em 2003, foi mais tarde redefinida por Agnolin *et al.*, em 2010, como sendo um crocodilo baurussuquídeo.

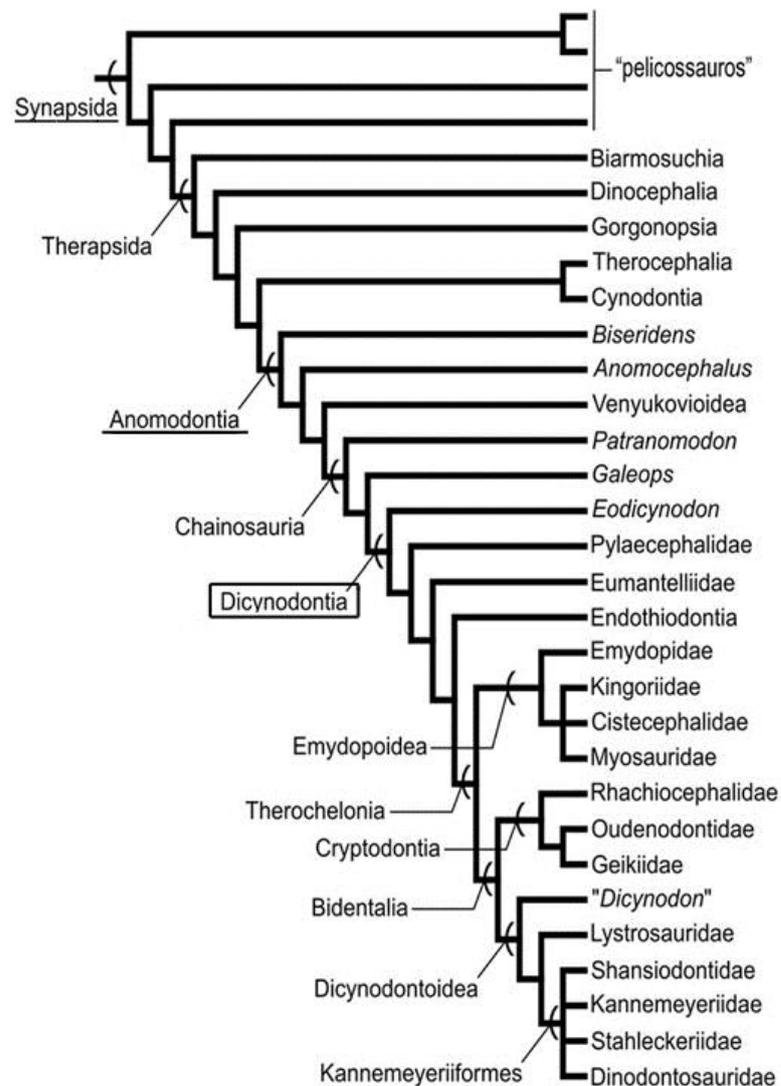


Figura 1. Cladograma geral de Synapsida, mostrando a posição de Dicynodontia dentro do clado Anomodontia e seu monofilismo. Modificado de Kammerer *et al.* (2011).

Sua ampla distribuição paleogeográfica estende-se em bacias sedimentares atualmente localizadas na África, América do Norte, América do Sul, Europa, Ásia e Antártida (MORATO, 2006; FRÖBISCH, 2009), o que lhes confere uma grande significância na bioestratigrafia terrestre (BOTHABRINK & ANGIELCZYK, 2010). Adquiriram um alto nível de diversidade e abundância durante o Permiano, sofrendo uma grande redução com a extinção Permo-triássica e recuperando-a em parte até sua extinção total no Neotriássico (RUBIDGE & SIDOR, 2001).

Considerados como os herbívoros dominantes dentre os vertebrados durante todo o seu período de existência (BOTHABRINK & ANGIELCZYK, 2010), caracterizavam-se basicamente pela extrema redução dentária, com a pré-maxila, a região anterior da maxila e do dentário formando um bico, provavelmente recoberto por processos córneos em vida (MORATO, 2006). Além disso, na maioria das formas, possuíam duas proeminentes presas caniniformes - que dão nome ao grupo - e grandes fenestras temporais, que abrigavam poderosos músculos mandibulares que eram utilizados para promover um movimento propalinal da mandíbula. Esta mecânica mastigatória é uma das principais explicações para seu sucesso evolutivo (GREEN *et al.*, 2010; MORATO, 2006). Estudos com materiais pós-cranianos sugerem que eram animais poderosos, com o membro anterior mantendo uma postura aduzida (*sprawling*) enquanto o membro posterior podia adotar ambas as posições, aduzida ou abduzida (*upright*), dependendo do táxon (RUBIDGE & SIDOR, 2001).

De maneira geral, dicinodontes permianos eram pequenos e altamente diversos (com cerca de 70 espécies), enquanto os triássicos tinham uma menor diversidade (aproximadamente 50 espécies) e grande tamanho (FRÖBISCH, 2009). Os fatores envolvidos no desenvolvimento do porte ao longo da evolução do grupo (sejam ambientais ou genéticos) ainda são pouco conhecidos, devido à menor atenção que os dicinodontes triássicos recebem comparativamente aos permianos (GREEN *et al.*, 2010).

O porte das espécies do grupo podia variar desde 20 centímetros (por exemplo, o gênero *Robertia*) a mais de 3 metros de comprimento, como no caso dos kannemeyeriídeos (RAY *et al.*, 2010), um dos maiores grupos de dicinodontes triássicos, e os hábitos de vida incluíam desde formas semiaquáticas (para algumas espécies do gênero *Lystrosaurus*, porém ainda em discussão), pequenos escavadores (como *Diictodon*) e grandes pastadores (como *Placerias*) (FRÖBISCH,

2009). Estes últimos, muito provavelmente, viviam em grupos, comportamento evidenciado por registros de concentrações de pegadas (MARSICANO *et al.*, 2010), tafocenoses incluindo associações de indivíduos com estágios ontogenéticos distintos e abundância de coprólitos (DA ROSA *et al.*, 2004). Além disso, há a possibilidade de que mesmo as espécies de grande porte tenham preservado o comportamento escavador observado nas espécies permianas de pequeno porte, devido a evidências de concentrações específicas de indivíduos que parecem ter sido soterrados juntos, provavelmente dentro de uma toca, além de possíveis indícios ósteo-histológicos (como o córtex espesso) (BUENO, 2012).

Dinodontosaurus turpior (Huene, 1935; Cox, 1965 *apud* MORATO, 2006) é uma espécie de grande porte, atingindo cerca de 2 metros (estima-se que pesava por volta de 300 quilos), possuindo dentes caniniformes bem desenvolvidos (Fig.2). É encontrada em depósitos sedimentares do Mesotriássico, em afloramentos da Argentina e, principalmente, do Brasil (MORATO, 2006).

Com relação à paleoecologia proposta para a espécie, há diversas questões que ainda não foram plenamente esclarecidas. Mesmo para uma faceta teoricamente clara – a herbivoria – restam dúvidas acerca do modo como estes animais se alimentavam. Morato (2006) traz em seu trabalho os conceitos de alimentação do tipo pastadora e do tipo ramoneadora utilizados na classificação de animais atuais (Jarman, 1974 *apud* Morato, 2006), e discute sua aplicação à espécies extintas. Por exemplo, o conceito de pastador se baseia no consumo de gramíneas, um grupo vegetal que ainda não havia surgido no Triássico. Mas, de uma maneira geral, pode-se utilizar tais classificações aplicando o tipo pastador aos animais que se alimentariam de vegetais rasteiros, enquanto que ramoneadores consumiriam uma vegetação mais alta, provavelmente arbustiva. Ainda assim, não há um consenso sobre qual destas estratégias era utilizada por *Dinodontosaurus* (e mesmo para outros dicinodontes de grande porte).

Há discussões que tentam utilizar critérios para chegar a uma resposta, como o trabalho de Cruickshank (1978, *apud* Morato, 2006), que procura estabelecer uma relação entre o ângulo do occiput e o palato dos dicinodontes, comparando com estas mesmas características em animais atuais (no caso, com suídeos). As espécies com o occiput em ângulo reto, em relação ao palato, seriam do tipo ramoneadores, visto que teriam o rostro voltado para a frente, enquanto que as que possuísem o occiput oblíquo seriam pastadoras, com o rostro voltado ventralmente.

Dinodontosaurus se encaixaria no primeiro tipo mencionado, considerado então como um animal ramoneador.

Este mesmo trabalho, de Cruickshank, também faz comparações entre dicinodontes vistos como ramoneadores e preguiças gigantes, com relação à capacidade de erguer-se nos membros traseiros, adotando uma postura bípede, para alcançar vegetações mais altas. Porém, Morato questiona uma série de características que parecem não se encaixar plenamente, mantendo a questão ainda longe de ser resolvida. Dentre as questões averiguadas estão o ângulo do occiput do animal (se seria capaz de permitir o reposicionamento do rostro na postura bípede), e a capacidade biomecânica da postura bípede (dicinodontes não teriam características claras desta capacidade, como o centro de massa mais próximo da região posterior e patas traseiras maiores, por exemplo).

Assim, Morato conclui que, ao menos no que concerne a espécie *Dinodontosaurus tupior*, não há evidências que suportem a capacidade para um bipedalismo, mesmo que eventual, análogo ao de xenarthos. A autora desta dissertação concorda com esta visão. Entretanto, seria aconselhável um estudo mais extenso acerca da biomecânica para se averiguar com uma maior segurança as capacidades máximas de execução de movimentos e posturas por parte do animal, visto que, como brevemente comentado por Morato, é possível que este execute uma ação que está além da capacidade média do corpo e de seu cotidiano.

Além do modo de alimentação, outra questão bastante discutida para o gênero *Dinodontosaurus* é o emprego das presas caniniformes. Em função de seu grande tamanho e formato transversalmente circular, a hipótese mais aceita, ainda que problemática, é o uso destas como *display* sexual e comunicação intra-específica.

O uso como *display* sexual, especificamente, é descartado, visto que até hoje todos os indivíduos encontrados, independente de faixa etária, possuem presas, indicando que ambos os sexos as possuíam. Dentro as outras hipóteses sobre o uso dos caninos estão o uso “ativo” na alimentação (onde as presas teriam papel importante na captação do alimento), descartado pela falta de evidências, como desgastes claros nas faces internas, e o uso “passivo” na alimentação (por exemplo, na escavação do solo em busca de raízes). Esta última hipótese foi erguida principalmente pela observação de desgaste na ponta da presa, deixando-a levemente arredondada. Porém, análises biomecânicas demonstraram que não era possível para o animal abrir a mandíbula o suficiente para usar as pontas dos

caninos, assim como também não era possível de utilizá-las para escavação devido à angulação ventralizada destas com relação ao rostro, que acabaria por ser um empecilho. Seria mais plausível que o desgaste distal do canino tivesse sido causado no ato de descascar troncos ou infrutescências. Ainda assim, se as presas ocupassem um papel importante na alimentação, isto deveria ser compensado de alguma forma nas formas mais juvenis – que possuem os caninos, porém os desenvolvem ao longo do crescimento –, seja de forma ativa (os filhotes tendo uma alimentação diferenciada) ou passiva (através de cuidado parental) (MORATO, 2006).

Como uma espécie considerada gregária (devido ao grande tamanho, achados fósseis de diversos indivíduos próximos e concentrações de coprólitos e pegadas), *Dinodontosaurus* possivelmente tinha em seu comportamento o cuidado parental, hipótese evidenciada também por uma concentração fóssil de juvenis do mesmo estágio ontogenético, que provavelmente estavam juntos por motivos de proteção (BUENO, 2012).

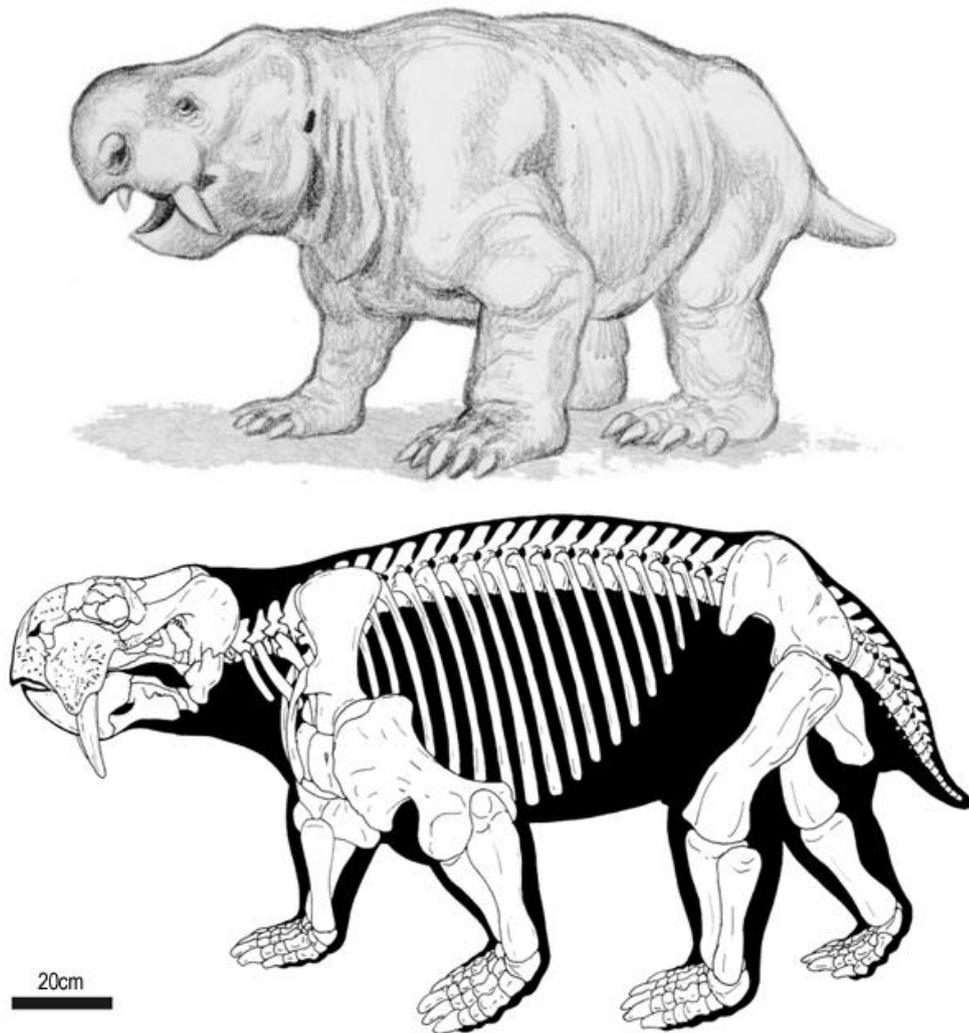


Figura 2. Representação artística de um indivíduo de *Dinodontosaurus turpior* (topo) (modificado de <http://willemsvdmerwe.deviantart.com/art/Dicynodonts-1-362106822>, acessado em 09/05/2015); abaixo, ilustração esquemática do esqueleto de um adulto da mesma espécie, (MORATO, 2006). As figuras não estão em escala com relação uma à outra.

3.1. Sistemática

Mesmo com o avanço e acúmulo de conhecimento acerca da sistemática, as classificações de clados e espécies dentro de Dicynodontia continuam sendo muito subjetivas, principalmente para dicinodontes triássicos, pois as análises estritamente cladísticas se voltam preferencialmente para as espécies permianas (MORATO, 2006; CHINSAMY-TURAN, 2012). Esta dificuldade em sistematizar as relações filogenéticas do grupo como um todo provavelmente se deve ao fato de que vários dos caracteres adaptativos (como formato da mandíbula, occiput e arco temporal) podem ser convergentes em mais de uma linhagem, levando a um alto índice de

homoplasias. Pegando como exemplo adaptações a um hábito alimentar, o desenvolvimento da propalinia é considerado como uma das características únicas na evolução dos anomodontes, mas mesmo este pode ter-se desenvolvido independentemente em várias ocasiões dentro do clado (MORATO, 2006; ANGIELCZYK, 2004). Para os clados triássicos, o consenso atual é de que figuram no táxon Kannemeyeriiformes e Lystrosauridae (MAISCH, 2001; VEGA-DIAS *et al.*, 2004).

Contrária à análise de Kammemer (2011), Vega-Dias *et al.* (2004), cuja análise baseia-se tanto em caracteres cranianos quanto pós-cranianos, o gênero *Dinodontosaurus* Romer, 1943, está entre os kannemeyeriiformes (Fig. 3A). Já no trabalho de Surkov *et al.* (2005), cuja análise baseia-se apenas em caracteres pós-cranianos, *Dinodontosaurus* está em uma politomia terminal com *Stahleckeria* e *Ischigualastia*, tendo como grupo-irmão outra politomia, entre *Wadisasaurus* e *Placerias* (Fig.3B).

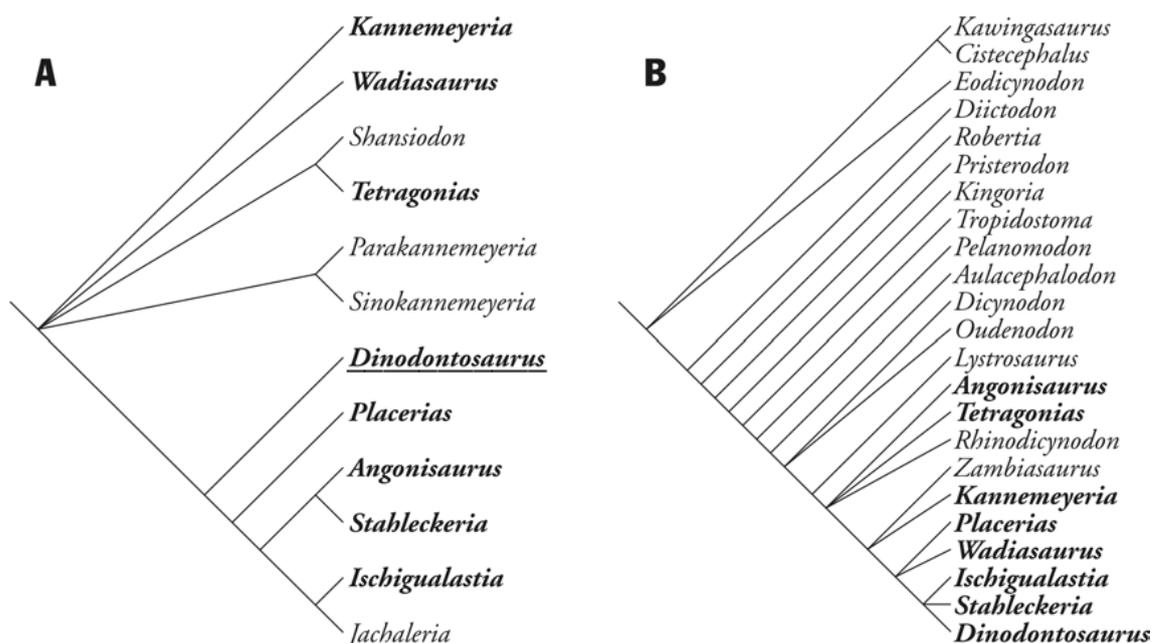


Figura 3. Cladograma mostrando as relações filogenéticas entre alguns dicinodontes triássicos. A: consenso estrito para kannemeyeriiformes, modificado de Vega-Dias *et al.* (2004) (*apud* Morato, 2006); B: consenso estrito baseado em 18 caracteres pós-cranianos, modificado de Surkov *et al.* (2005) (*apud* Morato, 2006); Os nomes em negrito são comuns às duas análises, com destaque para a posição de *Dinodontosaurus*.

Com relação a espécies, o gênero *Dinodontosaurus*, assim como muitos outros, possui uma história complexa, com diversas interpretações e revisões que

sinonimizaram diversos *taxa*. A dificuldade de se classificar as possíveis espécies do gênero se encontra no grande número de materiais com deformações que são difíceis de discernir se são resultado de processos tafonômicos e também pelo fato de haver uma razoável variabilidade intra-específica entre os indivíduos.

Na tentativa de elucidar essa questão, o trabalho de Machado, de 1992, utilizou uma técnica de análise morfométrica (especificamente, uma análise discriminante canônica independente de tamanho) para tentar discernir as diferenças morfológicas entre espécies mais claramente. Na época da elaboração do trabalho, os materiais que o autor utilizou eram classificados em três espécies distintas, que possuíam as presas caniniformes como característica comum (e que foram posteriormente designados como exemplares de *Dinodontosaurus*): *Chanaria sp*, *D. brevirostris* e *D. turpior*. Para a análise, Machado selecionou uma série de crânios de vários tamanhos, pois a técnica, excluindo a variante tamanho, permitia a inclusão tanto de espécimes adultos quanto de juvenis. Os resultados obtidos mostraram agrupamentos distintos para três espécies. Entretanto, tais agrupamentos não estavam suficientemente separados para se confirmar as três espécies como diferentes, ou sobrepostos para se considerar uma única apenas. Assim, o autor conclui o trabalho com a questão ainda em aberto, argumentando que as relações obtidas seriam reflexo de proximidade entre espécies (no caso destas serem realmente distintas) ou então de um alto grau de variações intra-específicas (no caso de ser uma única espécie).

Atualmente, as espécies citadas acima foram agregadas ao gênero *Dinodontosaurus*, sendo plausível considerar os resultados do trabalho de Machado (1992) como indício de que o gênero possui uma razoável variação interna de características. Possivelmente um novo trabalho, agregando uma amostra maior e novas técnicas morfométricas de análise, possa elucidar melhor as relações filogenéticas do gênero, definindo então se as divergências encontradas por Machado são referentes a variações morfológicas de uma única espécie, ou entre espécies distintas dentro de um mesmo gênero.

Portanto, mesmo atualmente, a designação da espécie *Dinodontosaurus turpior* é confusa. Desde os primeiros materiais, descritos por Huene como *Dicynodon turpior* e *Dicynodon tener* em 1935 (mais tarde renomeados para *Dinodontosaurus* por Cox, 1965), várias revisões foram feitas. Morato (2006), em seu estudo sobre a biomecânica de *Dinodontosaurus*, faz uma pequena revisão do histórico nomenclatural do gênero. O autor assume como correto o epíteto “*turpior*”,

levando em conta as revisões feitas por Cox (1965) e Lucas & Harris (1996), porém discordando deste último trabalho, que classificou o epíteto como sinonímia de *D. oliveirai* (descrito originalmente por Romer em 1943). Morato argumenta que o epíteto “*oliveira*” praticamente não foi usado desde sua publicação e apoia-se no trabalho de Lucas (1992), que traz uma lista de mais de 20 artigos demonstrando o uso do epíteto “*turpior*”.

A autora deste trabalho concorda com a visão de Morato, de manter o epíteto “*turpior*”, devido ao amplo uso deste. Ainda assim, é comum encontrar estudos mais atuais que utilizam o epíteto “*oliveira*”, como, por exemplo, o trabalho de Fröbisch (2008, 2009).

Um pequeno resumo da história nomenclatural do gênero é apresentado aqui, baseando-se nos trabalhos de Morato (2006) e Vega-Dias *et al.* (2004).

- Gênero *Dinodontosaurus* Romer, 1943

Diagnose: Dicinodonte kannemeyeriforme que apresenta as seguintes características: parietais amplamente expostos no teto craniano; forâmen pineal localizado anteriormente; pós-orbital possui processos parietais bem curtos e com pouca expansão além da borda anterior da fenestra temporal; região intertemporal relativamente larga; rostro direcionado ventralmente; lâmina reflexa do angular separada do articular por sulco estreito; duas presas caniniformes bem desenvolvidas na maxila; expansão ântero-ventral do processo maxilar ascendente anteriormente de forma retilínea; maxila não faz contato com a borda ventral da órbita; crista sagital não se eleva substancialmente, sendo menor que o diâmetro dorso-ventral da órbita; fêmur apresenta comumente nos adultos o trocânter maior com formato sinuoso em vistas dorso-ventrais.

- *Dinodontosaurus turpior* (Huene, 1935) Cox, 1965.

Sinonímias:

1935 *Dicynodon tener* Huene

1935 *Dicynodon turpior* Huene

1936 *Diodontosaurus pedroanun* Tupi-Caldas (suprimido pela International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN), 1995, Opinião 1802)

1943 *Dinodontosaurus oliveirai* Romer

1965 *Dinodontosaurus turpior* (Huene) Cox

- 1965 *Dinodontosaurus tener* (Huene) Cox
- 1968 *Chanaria platyceps* Cox
- 1968 *Dinodontosaurus brevirostris* Cox
- 1981 *Chanaria* sp. Araújo
- 1988 *Dinodontosaurus platyceps* (Cox) King

3.2. Contexto bioestratigráfico

O intervalo associado ao Meso e Neotriássico do Rio Grande do Sul aflora em uma estreita e alongada faixa leste-oeste, na região central do Estado (Supersequência Santa Maria, Fig.4) (e sobre o Escudo Sul-rio-grandense de forma pontual). Neste pacote ocorrem, nos estratos relativos às suas épocas de ocorrência, dinossauros, rincossauros, tecodontes, cinodontes, dicinodontes, esfenodontídeos e ainda apresenta registros da flora *Dicroidium*, troncos silicificados de *Conipherales*, insetos, conchostráceos e peixes (ZERFASS, 2003).

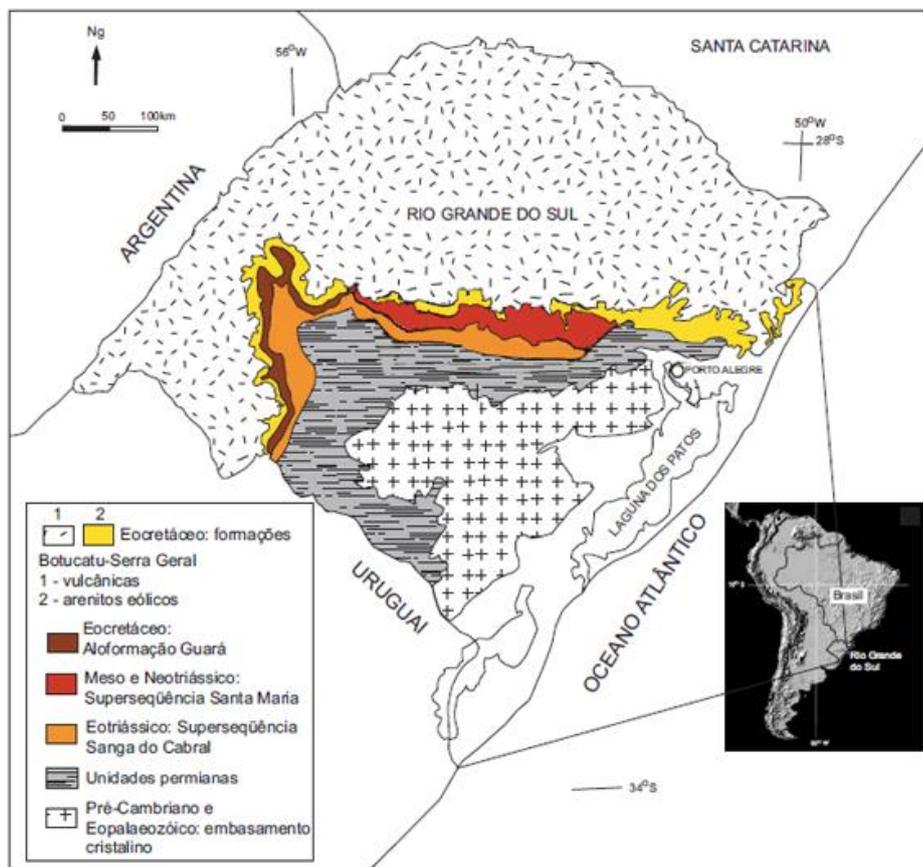


Figura 4. Mapa geológico do Rio Grande do Sul, com a Supersequência Santa Maria em vermelho. Modificado de Zerfass (2003).

O Triássico caracterizou-se pela profusão da sedimentação – devido ao soerguimento generalizado da massa continental gerado pela consolidação do Pangea durante o Paleozóico. O interior deste gigantesco continente era composto por vastas planícies submetidas a um clima árido ou semiárido, com um contexto paleogeográfico que favoreceu a irradiação de grupos bem adaptados à aridez, como os répteis, os mamíferos e as coníferas (ZERFASS, 2003).

Em termos litoestratigráficos, o pacote Meso-Neotriássico da Bacia do Paraná é composto pelas formações Santa Maria e Caturrita. A primeira, na qual ocorre *D. turpior*, é subdividida em dois membros: Passo das Tropas, caracterizado por arenitos médios a finos, e Alemoa, predominantemente constituído por pelitos maciços a laminados, avermelhados, com localizadas intercalações areníticas finas. Estes depósitos são interpretados como um sistema fluvial – variando de anastomosado a meandrante – onde os siltitos se depositariam na planície de inundação enquanto as lentes arenosas representam depósitos de canal (MORATO, 2006; BERTONI-MACHADO *et al.*, 2008; BERTONI-MACHADO, 2008). Juntamente com as Formações Sanga do Cabral (Permiano Superior – Triássico Inferior), e Caturrita (Triássico Superior), sobrejacente, compõem o Grupo Rosário do Sul (DA ROSA *et al.*, 2004).

Os principais afloramentos de onde se coletam materiais associáveis a *D. turpior* ocorrem próximos ao município de Candelária (região de Pinheiros) e entre os municípios de São Pedro do Sul e Mata (região de Chiniquá). Nestes locais, afloram as camadas basais da Formação Santa Maria (Sequência Pinheiros-Chiniquá) (Fig.5), de idade mesotriássica (Ladiniano), sendo que as paleofaunas ali encontradas foram denominadas, por Barberena *et al.* (1985b), respectivamente, como Faunas Locais de Pinheiros e Chiniquá, com equivalência bioestratigráfica com a Fauna de Los Chañares, na Argentina.

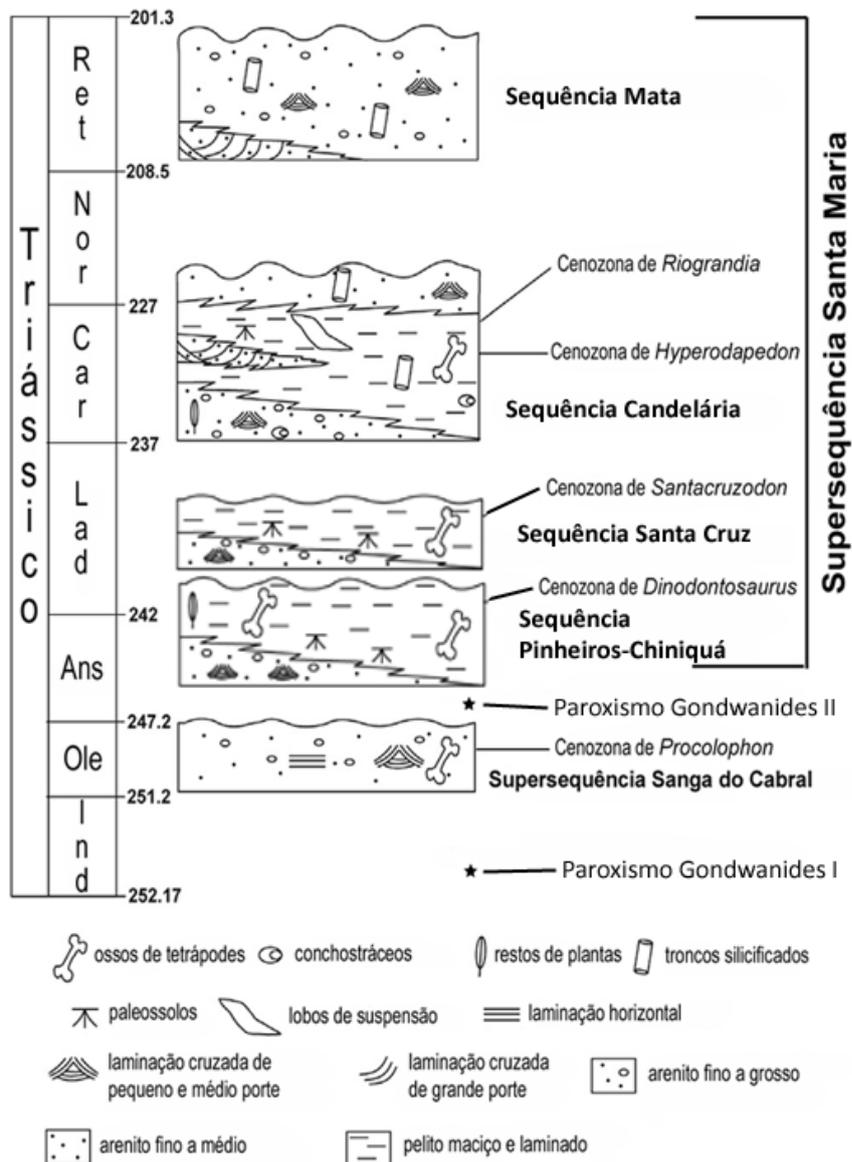


Figura 5. Cronoestratigrafia do Triássico do Sul do Brasil, mostrando as seqüências deposicionais com suas respectivas biozonas incluídas. Modificado de Horn *et al.* 2014.

As faunas locais de Pinheiros e Chiniquá também são, em vários trabalhos, reunidas numa mesma unidade bioestratigráfica formal, denominada Cenozona de Therapsida (BARBERENA *et al.*, 1985b; SCHERER *et al.*, 1995) ou ainda Zona-Associação de *Dinodontosaurus* (LUCAS, 2001) (Fig. 5). No Brasil, o registro de dicinodontes triássicos inclui, além de *Dinodontosaurus*, os gêneros *Stahleckeria* Huene, 1935, também do Mesotriássico (Formação Santa Maria), e *Jachaleria* Bonaparte, 1971, do Neotriássico (Formação Caturrita) (MORATO, 2006).

4. ESTADO DA ARTE

4.1. Histórico de estudos ósteo-histológicos em fósseis

Os estudos com histologia óssea começaram com a análise de tecidos de animais atuais. Um dos primeiros trabalhos onde se pode observar isso é o de Clopton Havers, de 1691, que foi o descobridor das estruturas hoje conhecidas como Canais de Havers (FRANCILLON-VIEILLOT *et al.*, 1990; CHINSAMY-TURAN, 2005; DE RICQLÈS *et al.*, 2004). Tais estudos começaram muito antes das análises com ossos fósseis e seu desenvolvimento foi concomitante ao do microscópio óptico, ao longo do século XVII (DE RICQLÈS *et al.*, 2004). Graças a estes e outro trabalhos, feitos durante o século seguinte, os primeiros paleontólogos que voltaram sua atenção à paleohistologia já possuíam o conhecimento acerca da microestrutura óssea de um animal, assim como sobre os processos de deposição e reabsorção óssea (CHINSAMY-TURAN, 2005).

Foi ao longo do século XVIII que a paleohistologia começou a crescer, graças ao aumento das descobertas de plantas e animais fósseis, gerado pelo também crescente desenvolvimento da paleontologia. Era comum que os pesquisadores da área de ciências naturais realizassem cortes histológicos para estudar as estruturas de plantas e animais, já que a tradição dos estudos anatômicos visava a observação em todos os seus aspectos, e assim o conhecimento histológico de fósseis se desenvolveu conjuntamente aos que se concentravam em formas de vida viventes (PADIAN, 2011).

A história da paleohistologia possui duas fases de desenvolvimento (CUBO & LAURIN, 2011), que se distinguem tanto pelo foco dos estudos quanto pelo interesse. A primeira fase foi o seu surgimento, no século XVIII e início do século XIX, e seu aprimoramento ao longo de todo o século XIX e os primeiros anos do século XX. Aqui, a principal abordagem dos estudos era taxonômica, com os paleohistologistas procurando determinações sistemáticas entre espécies e classificações de fragmentos, tanto ósseos quanto icnológicos. Após um período escasso de qualquer estudo desse tipo, a paleohistologia voltou a chamar a atenção na segunda metade do século XX, e a partir dali os pesquisadores começaram a utilizar os dados obtidos das observações histológicas fósseis para tentar inferir outras características que não unicamente sistemáticas, como idade do animal, taxas e padrões de crescimento, metabolismo e outros (HORNER *et al.*, 2001).

Segundo Janvier (1996), os primeiros trabalhos feitos na área foram realizados por paleoictiologistas, onde o primeiro estudo paleohistológico publicado foi feito por Agassiz, em 1833-1844. Entretanto, o material analisado foi polido e examinado em um microscópio de dissecação, que tinha menor poder de iluminação, se comparado a um microscópio de luz transmitida. Assim, os trabalhos que se seguiram foram importantes não só pelo aprofundamento de uma nova abordagem de análise óssea, mas também pelo avanço tecnológico da microscopia, que propiciou que estes fossem mais detalhados. Podemos citar como trabalhos importantes feitos ao longo dos séculos XIX e XX, por exemplo, os de Richard Owen (1840-1845), Williamson (1849-1851), Queckett (1849), Walter Gross (1934, 1935) e Orvig (1951) (DE RICQLÈS *et al.*, 2004). Basicamente tais trabalhos estavam focados em “peixes” primitivos, procurando descrever características microestruturais de escamas, dentes e endoesqueleto, assumindo que as estruturas ósteo-histológicas conteriam informações diagnósticas para se discernir hierarquias taxonômicas (JANVIER, 1996; DE RICQLÈS *et al.*, 2004).

Com relação aos estudos com tetrápodes fósseis, estes iniciaram em meados do século XIX e, assim como foi feito com os primeiros trabalhos com “peixes” primitivos, a abordagem consistia em definir caracteres diagnósticos nos tecidos ósseos para que se pudesse classificar fragmentos fósseis corretamente. Porém, viu-se com o tempo que as características histológicas dos ossos não tinham muita influência na sistemática (DE RICQLÈS *et al.*, 2004). Além disso, os primeiros trabalhos focados em tetrápodes eram razoavelmente superficiais, sem muito detalhamento da microestrutura observada. Porém, foram de grande importância para os primeiros passos para as análises dentro desse grande clado. Por exemplo, Queckett (1849) notou semelhanças entre os ossos fósseis do dinossauro *Iguanodon* e ossos de répteis modernos, e Owen (1859) propôs que saurópodes teriam hábitos de vida aquáticos a partir de observações da microestrutura óssea, sendo um dos primeiros trabalhos a ter um viés fora da sistemática (CHINSAMY-TURAN, 2005).

No final do século XIX e primeira metade do século XX é que foram feitos diversos estudos que mergulharam mais detalhadamente nas descrições histológicas de ossos fósseis. Apesar da maioria ter utilizado fragmentos difíceis de classificar filogeneticamente, estes trabalhos trouxeram grande contribuição para a área, principalmente em comparações entre ossos fósseis e de animais vivos, mas também comparando entre várias espécies extintas. Um dos primeiros foi o de Kiprijanoff (1881-1883), com materiais de ictiossauros e plesiossauros, além de Seitz

(1907), que fez comparações entre fósseis e animais vivos e estabeleceu diferenças entre canais vasculares primários e secundários, e Broili (1922) e Moodie (1924), que descreveram a microestrutura de tendões ossificados em dinossauros. Além destes, podemos citar o trabalho de Nopsca & Heidsieck (1933), que distinguiu diversas classes ontogenéticas entre juvenis de hadrossauros através da histologia óssea, e Gross (1934), que desenvolveu o conceito de osso laminar (referente à deposição laminar de matriz óssea em torno da medula) e estabeleceu as diferenças entre osteons (matriz óssea concêntrica aos canais vasculares) primários e secundários (CHINSAMY-TURAN, 2005).

A segunda fase de desenvolvimento da paleohistologia começou em meados do século XX, após um período escasso de publicações. Os trabalhos de Amprino (1947) e Enlow (1963) retomaram as análises ósteo-histológicas de uma maneira mais profunda, ampliando o entendimento da formação óssea e os padrões que se encontram nos fósseis. Por exemplo, verificou-se que a taxa de deposição óssea é uma das principais peças para se entender a diversidade de tecidos ósseos, mas que esta podia variar tanto entre espécies, quanto entre elementos de um mesmo esqueleto. Além disso, viu-se a influência do estágio ontogenético do indivíduo, podendo diferenciar-se bastante entre juvenis e adultos (DE RICQLÈS, 2007).

Outros trabalhos importantes no início dessa segunda fase foram os de Enlow e Brown, publicados entre 1956 e 1958, nos quais estão extensas análises comparativas, tanto entre animais vivos e extintos quanto entre peixes e mamíferos. Os resultados mostraram uma grande variabilidade da histologia óssea, mas os autores demonstraram frustrações em suas conclusões, pois não indicavam nenhuma relação aparente que pudesse elucidar questões taxonômicas. Depois, nos trabalhos de Enlow, houve uma mudança de foco, agora voltada para o significado biológico da diversidade observada nos trabalhos anteriores. Em seu mais famoso livro, *Principles of Bone Remodeling*, de 1963, Enlow aborda aspectos mais funcionais para as características ósseas dos fósseis, relacionando estrutura e função, esmiuçando a dinâmica da remodelação no crescimento, e também a influência da ontogenia na diversidade (DE RICQLÈS, 2007).

Em 1962, Currey descreveu o tecido ósseo de dois prossaurópodes e observou que a vascularização destes era muito maior do que a observada em répteis modernos, sendo mais semelhantes à de mamíferos, e concluiu que tal especialização seria relacionada a adaptações fisiológicas que não eram

observadas em répteis (CHINSAMY-TUAN, 2005), abrindo caminho para as discussões acerca das mudanças de metabolismos em grupos extintos.

No final da década de 60 e início dos anos 70, Armand De Ricqlès, famoso anatomista francês, iniciou seus estudos no campo da histologia óssea fóssil, e publicou uma série de trabalhos (publicados entre 1969 e 1981) sobre paleohistologia com uma grande quantidade e variedade de tetrápodes extintos, decorrentes de sua tese de doutorado (PADIAN, 2011). Uma das questões mais importantes que os trabalhos de Ricqlès trouxeram à tona foi a relação entre a taxa de deposição óssea e a fisiologia. Ele argumentou que uma alta vascularização representaria taxas de crescimento mais altas, devido ao aporte maior de sangue levado ao tecido, refletindo então um metabolismo mais acelerado, se comparado aos tecidos de animais com metabolismo lento. Além disso, observou a presença de tecido fibrolamelar (matriz óssea de deposição acelerada) em dinossauros, diferente do típico tecido lamelar-zonal (cuja deposição é lenta) encontrado em répteis não-avianos, sendo semelhante ao tipo encontrado em mamíferos e aves (CHINSAMY-TURAN, 2005). Posteriormente, a ideia de que o tecido ósseo em dinossauros não-avianos refletiria altas taxas de deposição, tal como observado em animais endotérmicos, foi contestada por Reid, em 1981, depois que este autor encontrou tecido lamelar-zonal em dinossauros saurópodes (CHINSAMY-TURAN, 2005).

Em 1989, foi publicado um volume especial da revista *Applied Geochemistry* (SCHWARCZ *et al.*, 1989), que reuniu uma série de artigos de diversos pesquisadores de diferentes áreas (paleontólogos, arqueólogos, geoquímicos e químicos), referente ao primeiro workshop internacional sobre ossos fósseis (*First Workshop on Fossil Bone*), que ocorreu no ano anterior na Universidade de Oxford, Inglaterra. Tais trabalhos abordavam técnicas e metodologias variadas em prol de análises das microestruturas de ossos fósseis. Este evento foi o que pontuou definitivamente a ascensão da paleohistologia.

Nessa época, uma importante parceria foi feita, entre Ricqlès e John Horner. Este descobriu uma série ontogenética de esqueletos de um dinossauro e ambos decidiram analisar a esqueletocronologia (evolução óssea referente ao crescimento do indivíduo) desse material, além de outras feições (como idade, por exemplo), visto que havia indivíduos que variavam de embriões a adultos, permitindo abordar as questões de desenvolvimento do tecido ósseo dentro de uma espécie com grande fidelidade e controle (HORNER & GORMAN, 1988). A partir dessa época, a dupla passou a focar suas pesquisas na evolução do tecido ósseo, ampliando as

análises de espécies para grupos distintos e comparações entre clados (por exemplo, Ricqlès et al., 2003 e Horner et al., 2000 e 2001).

Horner fundou um dos maiores laboratórios de preparação e análise de lâminas histológicas, o Laboratório de Paleontologia Celular e Molecular, em Montana, EUA, que conta com uma imensa coleção de material histológico. Tanto Horner quanto Ricqlès são responsáveis pela formação de diversos paleohistologias importantes de épocas recentes, como, por exemplo, Jacques Castanet, Vivienne de Buffrénil e Helene Francillon-Vieillot. Esta última é autora de um importante trabalho (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990), em que normatizou a nomenclatura e as classificações do tecido ósseo. Além destes, importantes autores atuais que têm contribuído fortemente na paleohistologia são Kevin Padian, David Varricchio, Kristi Currey-Rogers, Greg Erickson, Jennifer Botha-Brink e Anusuya Chinsamy.

4.2. Estrutura do osso

Basicamente, o esqueleto de um animal vertebrado desempenha três funções: mecânica (ancoragem de músculos e tendões, atuando na locomoção e alimentação do animal); de proteção (a órgãos internos, como o cérebro, o coração e os pulmões, por exemplo); e metabólica (armazenamento e liberação de cálcio e fósforo) (FRANCILLON-VIEILLOT *et al.*, 1990; JUNQUEIRA & CARNEIRO, 2004).

O tecido de um osso é um tipo de tecido conjuntivo mineralizado, e quase todos os vertebrados possuem seu esqueleto formado basicamente pelos mesmos componentes: uma matriz orgânica constituída por fibras de colágeno, células e vasos sanguíneos e linfáticos; e uma matriz inorgânica, formada por microcristais de hidroxiapatita ($\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$). Embora os componentes orgânicos se decomponham quando o animal morre, os componentes inorgânicos se preservam e podem manter a organização estrutural intacta, dependendo das condições de fossilização. É possível que tanto a morfologia geral quanto a microestrutura se preservem, possibilitando que esta última seja comparada com a de animais vivos, orientada pela interpretação dos variados aspectos que esta estrutura pode apresentar (RAY *et al.*, 2010, 2009; CHINSAMY-TURAN, 2005; JUNQUEIRA & CARNEIRO, 2004).

Observando a olho nu uma seção transversal de um osso, é possível distinguir duas regiões de morfologias distintas: o córtex, parte mais densa e

externa, também chamado de osso compacto, onde se localizam as células e canais vasculares, e a medula, que é a parte central, interna e menos densa, também chamada de esponjosa, por ser formada por grandes cavidades (Fig.6) (JUNQUEIRA & CARNEIRO, 2004).

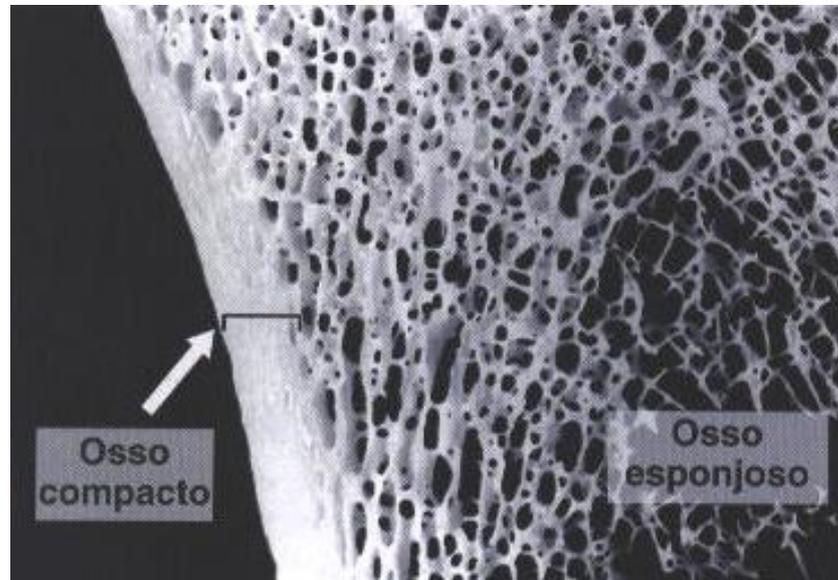


Figura 6. Foto da seção de um osso longo, indicando a região do osso compacto (córte) e do osso esponjoso. Modificado de Junqueira & Carneiro (2004).

Num olhar mais detalhado, através de um microscópio óptico, é possível observar a microestrutura básica de um osso compacto (a região medular, por ser constituída basicamente por grandes cavidades, não recebe tanta atenção quanto). Diminutos pontos que permeiam, de maneira geral, todo o córtex, são as lacunas onde ficam as células ósseas – osteócitos –, responsáveis pela manutenção da matriz. Os osteócitos se comunicam uns com os outros através de canalículos, por onde expandem seus citoplasmas (Fig7).

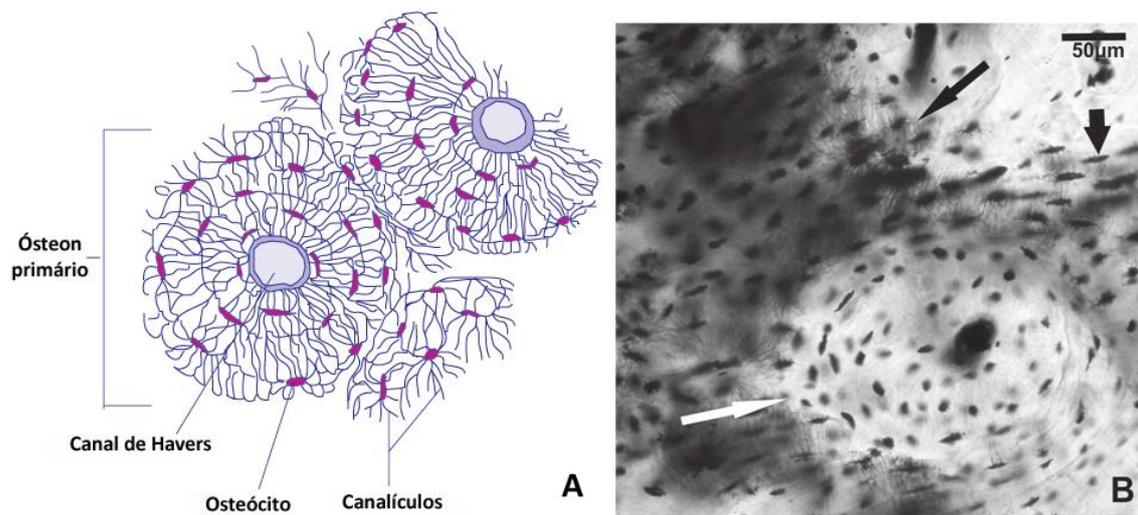


Figura 7. A: Ilustração esquematizando a estrutura formada pelos osteócitos e seus canalículos. Modificado de <http://en.wikipedia.org/wiki/Osteon> (acessado em 01/05/2015). Em um osso fóssil é possível observar a matriz inorgânica com o mesmo padrão, porém com as lacunas deixadas pelas células e suas projeções. **B:** Foto de uma seção transversal de um osso recente. A seta branca aponta para um anel ósseo (ósteon) em torno de uma cavidade central; A seta preta curta aponta para a lacuna onde fica localizada a célula óssea (osteócito); A seta preta longa aponta para a rede de canalículos que comunicam cada lacuna. Modificado de Chinsamy-Turan (2012).

Outra característica importante é o grau de vascularização. Isto se refere aos canais por onde passam vasos sanguíneos e linfáticos na matriz óssea. Dependendo da necessidade do tecido, haverá uma maior ou menor quantidade de canais vasculares, assim como a sua organização no córtex. Geralmente o que mais se observa são lacunas, referentes ao corte transversal de um canal longitudinal ao osso, chamados de Canais de Havers, mas também se observam os canais adjacentes, que conectam os canais longitudinais, e são chamados de Canais de Volkmann. Estes canais se formam durante a osteogênese, pela deposição da matriz em seu redor (Fig.8) (CHINSAMY-TURAN, 2005; JUNQUEIRA & CARNEIRO, 2004; CURREY, 2002).

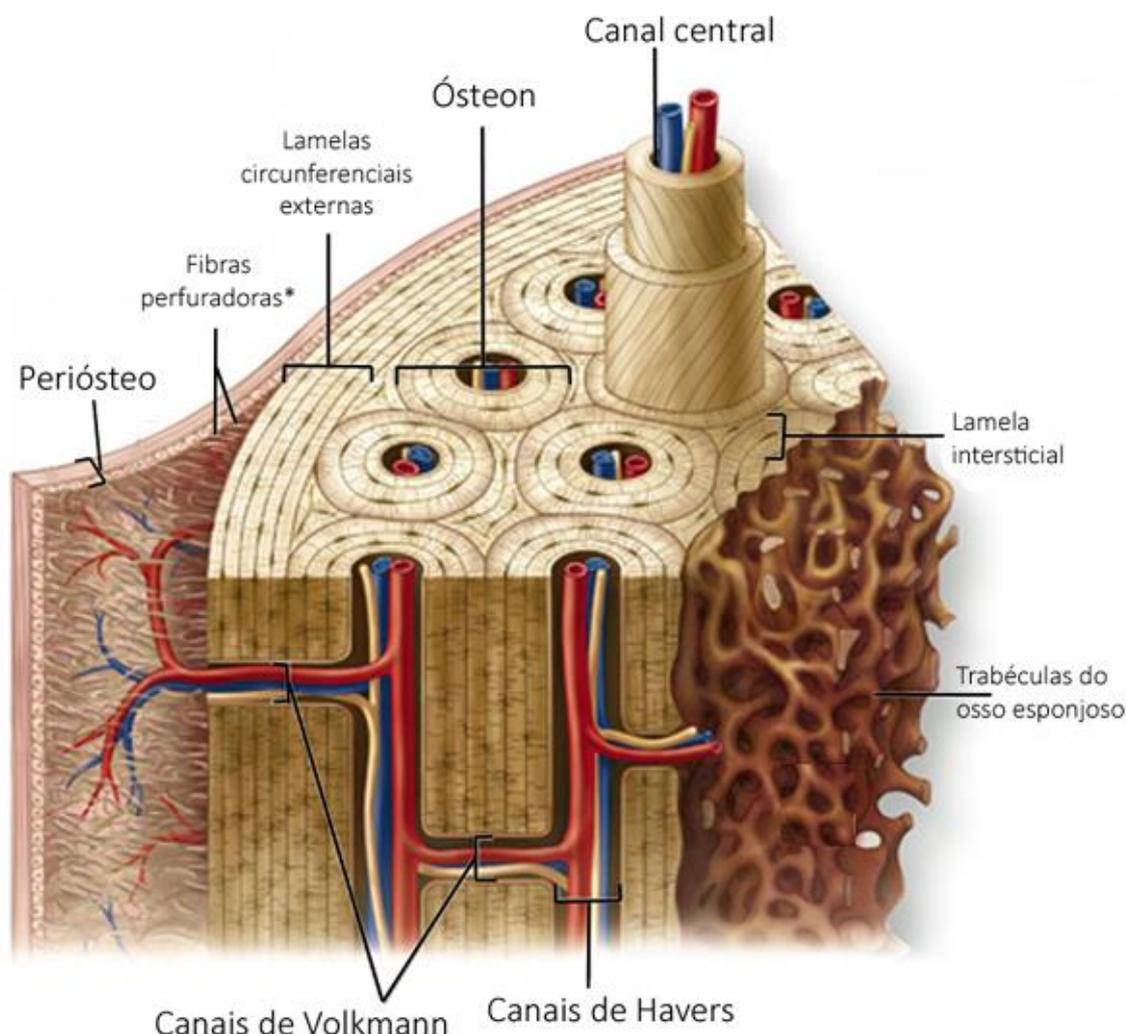


Figura 8. Esquema ilustrando os principais componentes estruturais da região do córtex de um osso. Modificado de <http://nutters.com/old/livwithosteo.html> (acessado em 1/05/2015). O Canal central refere-se ao duto haversiano, em torno do qual a matriz inorgânica se deposita, formando as estruturas chamadas ósteons; o Perióstio é uma camada fibrosa e celular que fica no entorno externo do osso, e, como matriz orgânica, dificilmente se preserva em ossos fósseis. Entretanto, é comum o uso do termo para se referir às camadas mais externas da matriz inorgânica em ossos fósseis; As Fibras perforadoras, em destaque com o asterisco, referem-se às fibras que penetram no osso, ancorando-o aos músculos, e relacionam-se às chamadas Fibras de Sharpey, estruturas observadas em ossos fósseis e que variam em tamanho e quantidade dependendo da função mecânica do membro (FRANCILLON-VIEILLOT, 1990).

Num primeiro momento, os canais aprisionados na matriz são chamados de canais vasculares simples. Posteriormente, o tecido ósseo propriamente dito vai sendo depositado de maneira centrípeta ao canal, formando uma estrutura anelar chamada de ósteon primário. Por fim, conforme o animal vai envelhecendo, pode ocorrer o processo de reconstrução secundária, onde o tecido prévio é erodido e um

novo é depositado, formando-se assim os ósteons secundários. Neste caso, é possível observar casos em que a reconstrução secundária substitui praticamente todo tecido primário, formando um padrão conhecido como osso Haversiano denso (Fig.9) (CHINSAMY-TURAN, 2005; JUNQUEIRA & CARNEIRO, 2004; CURREY, 2002).

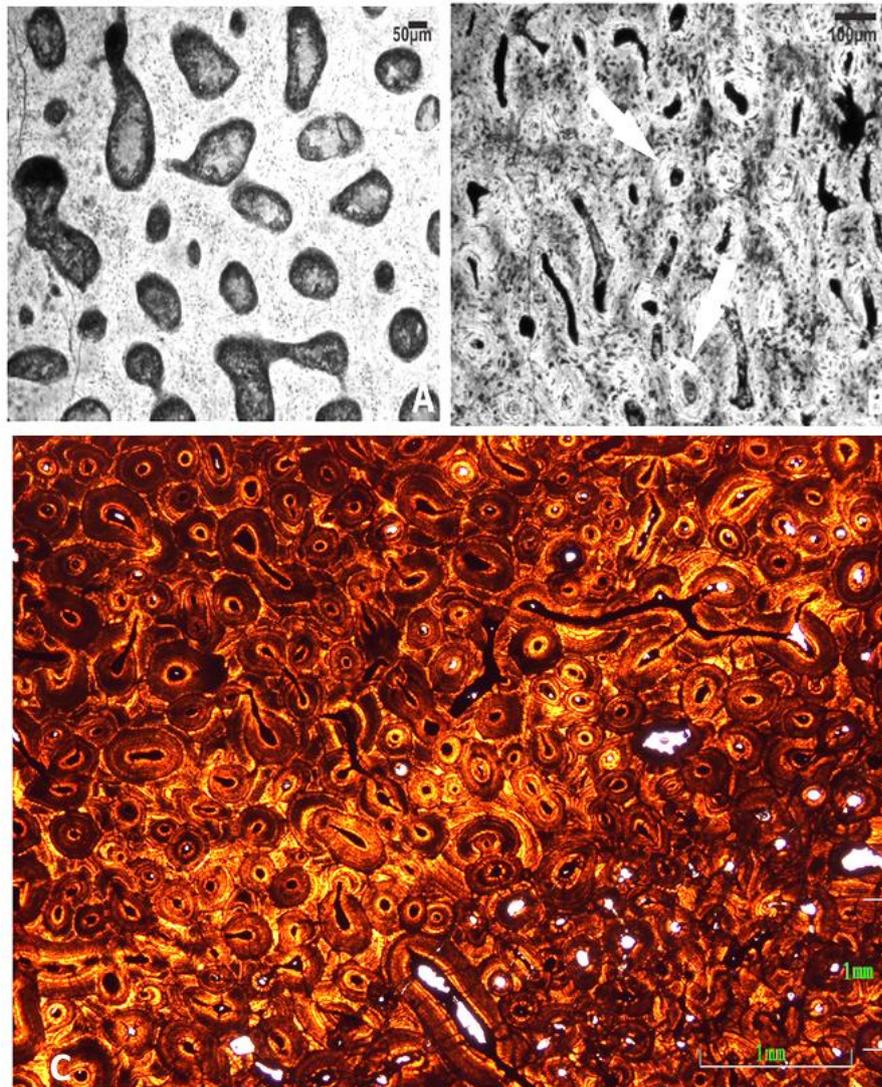


Figura 9. Fotos ilustrando diferentes estágios de desenvolvimento de um tecido ósseo do tipo fibrolamelar, culminando em um tecido haversiano denso. **A:** estágio inicial de formação de tecido fibrolamelar em *Dicynodon* (dicinodonte). Notar a homogeneidade da matriz ao redor dos canais vasculares simples (regiões escuras). **B:** setas indicando ósteons primários em tecido fibrolamelar de *Tropidostoma* (dicinodonte) (CHINSAMY-TURAN, 2012). **C:** tecido Haversiano denso, encontrado em um chifre pós-orbital de um indivíduo adulto de *Triceratops* (SCANNELLA & HORNER, 2011). Indicativo de reconstrução secundária e geralmente associado a estágios ontogenéticos mais avançados, mostra a superposição de diversas gerações de ósteons.

4.3. Crescimento ósseo

O processo de deposição óssea ocorre nas variadas superfícies existentes da estrutura do osso como, por exemplo, no perióstio (externa), no endóstio (interna), e no interior de ósteons e cavidades de reabsorção. Entretanto, como vários ossos de um mesmo esqueleto possuem formatos e funções distintas, o crescimento é diferenciado. Neste aspecto, existem dois tipos de ossos: os chatos (como ossos do crânio e cintura escapular e pélvica) e longos (como fêmures, úmeros, raios, ulnas, fíbulas e tíbias) (JUNQUEIRA & CARNEIRO, 2004). Nos ossos chatos, a matriz é secretada diretamente por osteoblastos (células precursoras do mesênquima), e seu crescimento é conhecido como ossificação intramembranosa. Já os ossos longos crescem a partir de uma cartilagem pré-existente, chamada de ossificação endocondral (CHINSAMY-TURAN, 2005; JUNQUEIRA & CARNEIRO, 2004).

Existe um grande foco dos estudos ósteo-histológicos em ossos longos, referentes aos membros de um animal, pois estes são os elementos que menos sofrem remodelação secundária – dando um melhor panorama sobre o crescimento do animal –, e as descrições esquemáticas acerca do crescimento de um osso longo são tipicamente feitas com mamíferos, visto que é o desenvolvimento mais complexo conhecido (CHINSAMY-TURAN, 2005; JUNQUEIRA & CARNEIRO, 2004).

Assim sendo, um osso longo típico inicia seu processo de crescimento através de uma matriz cartilaginosa pré-existente, formada por um tecido chamado “pericôndrio”, que contém as células que o forma, os condroblastos. A ossificação desta é conhecida como “ossificação endocondral”, e se dá tanto longitudinalmente quanto diametralmente. Mais ou menos ao mesmo tempo, começam dois processos: na superfície externa do pericôndrio surgem osteoblastos, que começam a depositar a matriz óssea, formando uma estrutura chamada de “colar ósseo”; e no centro da diáfise (região central) a matriz cartilaginosa começa a ser reabsorvida por condroclastos (células degenerativas), enquanto osteoblastos passam a depositar matriz óssea, formando o centro de ossificação primário. Conforme esse processo vai se espalhando na direção das extremidades, são formados mais dois centros de ossificação, um em cada epífise da cartilagem, chamados de centro de ossificação secundário. Ambos os centros irão produzir cavidades durante a expansão do osso, que será preenchida por medula óssea. Por fim, praticamente toda a cartilagem é substituída por osso, exceto pelas regiões articulares das epífises (cartilagem articular) e pela cartilagem epifiseal, que consiste numa placa cartilaginosa que

conecta os centros de ossificação e é responsável pelo crescimento longitudinal. Esta última desaparece quando o indivíduo atinge a maturidade, parando de crescer (Fig.10) (CHINSAMY-TURAN, 2005; JUNQUEIRA & CARNEIRO, 2004).

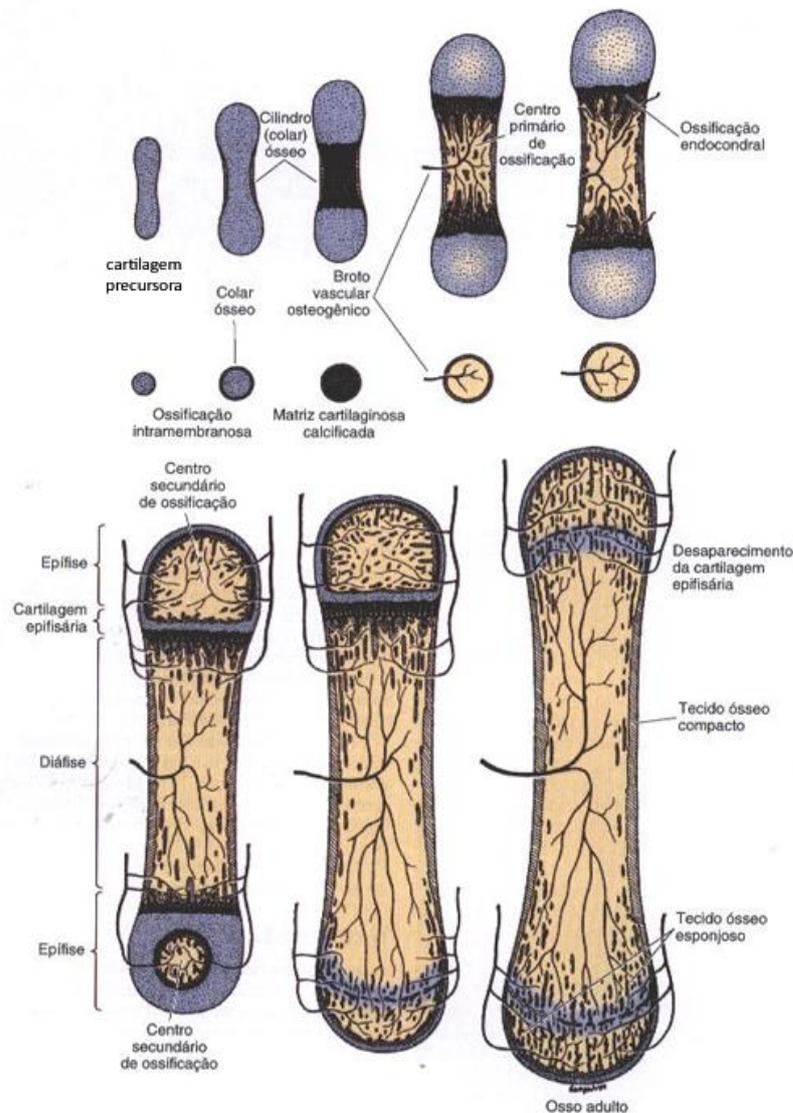


Figura 10. Esquema de formação e crescimento de um osso longo. Modificado de Junqueira & Carneiro (2004).

Além disso, o crescimento em diâmetro possui uma dinâmica própria: a chamada “deposição aposicional de superfície”. Esta envolve um processo chamado “drift”, que implica na deposição de tecido ósseo numa superfície e consequente remoção deste na superfície oposta. No caso, as superfícies em questão são a periosteal (externa, onde se deposita) e a endosteal (interna, onde se remove). Através desse processo, é possível que o osso se remodele conforme cresce,

adquirindo o formato e características necessários à sua função. Como consequência, o córtex fica com uma estrutura estratificada, e que tem um potencial grande de preservar informações acerca do crescimento do animal. Entretanto, devido à remodelação do endóstio ao longo da vida do indivíduo, dependendo da dinâmica do metabolismo e do tipo de osso, muito se perde sobre os primeiros estágios de vida. Em geral, os ossos longos tubulares são os mais indicados para um estudo, visto que são os que menos sofrem remodelação (CHINSAMY-TURAN, 2005; JUNQUEIRA & CARNEIRO, 2004).

4.4. Ciclicidade do crescimento ósseo

Ao se observar a estrutura estratificada do córtex, se percebe que em muitos casos o osso apresenta algum tipo de descontinuidade – os chamados “anéis de crescimento”, ou “linhas de crescimento” – que refletem uma interrupção ou desaceleração do crescimento (Fig.11). Existem dois tipos que são assumidos como anuais, embora ainda haja discussão sobre o porquê de sua formação: as LAGs (*lines of arrested growth*) e as *annuli* (no singular, *annulus*). Ambas indicam períodos de deposição óssea lenta (*annuli*) ou nula (LAGs), e entre elas se foram as chamadas zonas ósseas, áreas que demonstram o crescimento normal ou mais acelerado do indivíduo (CHINSAMY-TURAN, 2005, 2012; RAY *et al.*, 2004, 2009).

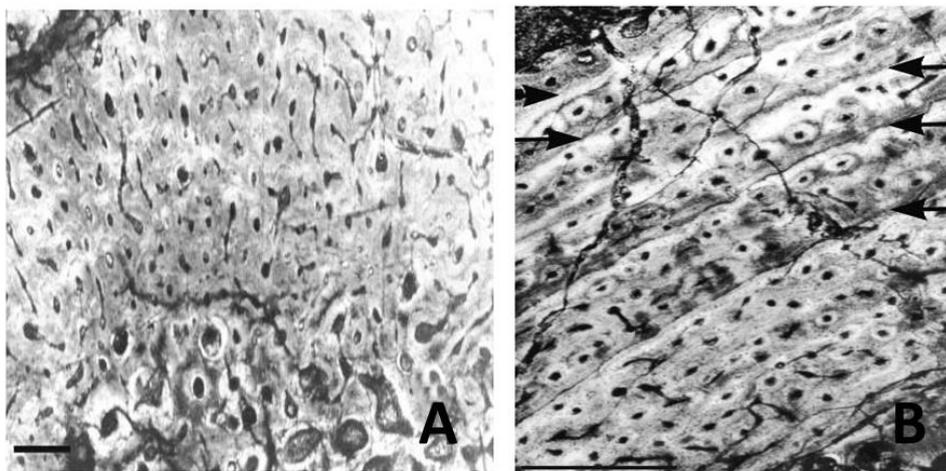


Figura 11. Foto de seções histológicas de ossos fósseis ilustrando a ausência e presença de linhas de crescimento. **A:** fíbula de *Pristerognathus* (terocefálio) com tecido fibrolamelar e linhas de crescimento ausentes. **B:** fíbula de *Scylacops* (gorgonopsídeo) com tecido fibrolamelar e presença de *annuli* e LAGs. Escalas de 400 μ . Modificado de Ray *et al.* 2004.

Existem ainda outros tipos de discontinuidades que não são anuais: as linhas reversas (*reverse lines*), que surgem em regiões de reabsorção ou remodelação óssea e geralmente encontradas ao redor da medula; as linhas de cimento (*cement lines*), que ocorrem ao redor de ósteons secundários, sendo então também consideradas como linhas reversas; e as linhas de descanso (*rest lines*), que representam o cessar do crescimento devido à maturidade do animal, por chegar ao seu tamanho máximo. Estas últimas aparecem como um grupo de linhas bastante próximas, que se localizam na margem mais externa do córtex. São também conhecidas como EFS (*External Fundamental System*), e consideradas como definidoras de um crescimento do tipo determinado (Fig.12) (CHINSAMY-TURAN, 2005, 2012; RAY *et al.*, 2004, 2009).

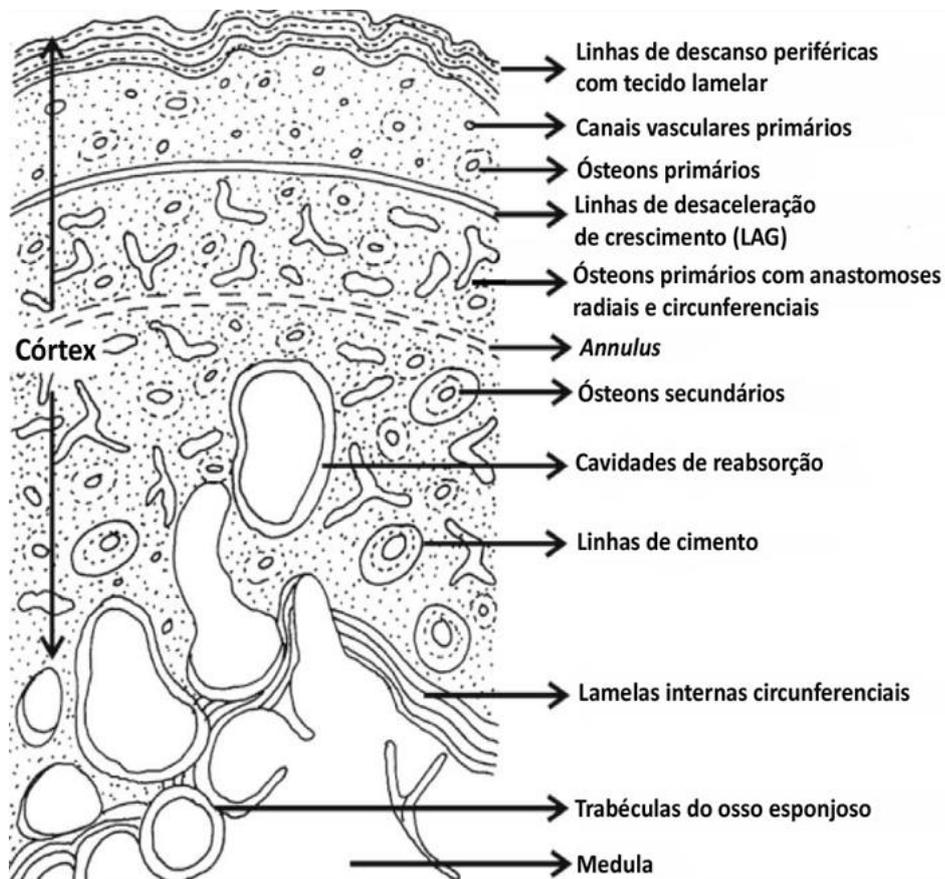


Figura 12. Representação esquemática de uma seção transversal de um osso longo, ilustrando os diversos componentes da microestrutura óssea. Modificado de Ray *et al.* 2009.

4.5. Crescimento determinado *versus* Indeterminado

Os conceitos de crescimento determinado e indeterminado, tradicionalmente, são definidos da seguinte maneira: crescimento determinado significa que o animal cresce de maneira contínua e para somente quando atinge a maturidade (geralmente associada à maturidade sexual), e é observado em aves e quase todos os mamíferos; crescimento indeterminado significa que o animal cresce durante toda a vida, mesmo após a maturidade, e de maneira lenta, sendo o mesmo observado comumente em peixes, anfíbios e répteis. Como veremos mais a seguir, tais classificações são deveras abrangentes, pois, independente da estratégia adotada pelo animal, as taxas de crescimento podem ser inconstantes.

Sebens (1987) postula que o tamanho corporal é uma característica influenciada tanto pela genética quanto pelo contexto ambiental da espécie, mas com uma característica se sobrepondo à outra. Por exemplo, animais que tem crescimento determinado não seriam tão suscetíveis à influência ambiental, e sim à genética, pois esta determinaria previamente a taxa de crescimento e seu máximo desenvolvimento, havendo pouca chance de mudança de tamanho após atingir este ponto. Ao contrário, espécies com crescimento indeterminado seriam muito mais influenciadas pelas condições externas que pela genética, onde a disponibilidade de recursos e condições no ambiente iria ditar a velocidade do crescimento.

Partindo deste modelo de definição, só se observariam, teoricamente, linhas de crescimento como LAGs e *annuli* em animais de crescimento indeterminado. Entretanto, estes conceitos têm sido bastante discutidos e reinterpretados, em função da observação destas linhas em espécies definidas como de crescimento determinado. Woodward *et al.* (2014), em seu estudo com o crescimento anual de crocodilos atuais, ergue a questão de que o crescimento dos vertebrados seria representado por uma curva assintótica, ou seja, mesmo animais de crescimento indeterminado, se vivessem tempo suficiente, atingiriam o tamanho máximo e parariam de crescer, sendo classificados como de crescimento determinado. Na realidade, por este modelo, não mais existiria tal dicotomia. De fato, a presença de um EFS em espécies de “répteis” atuais e diversas fósseis, ou seja, que teriam o típico crescimento indeterminado, corrobora essa nova visão do crescimento dos vertebrados.

4.6. Controvérsia sobre linhas de crescimento

Além do modelo que relaciona LAGs e *annuli* ao crescimento indeterminado, há outra correlação que é controversa: de que estes dois tipos de linhas de crescimento se formam anualmente no desenvolvimento do animal, o que permitiria o acesso à possível idade do animal. Atualmente, há duas correntes de pensamento: uma defende que estas linhas se formam graças à influência ambiental sazonal (por exemplo, a interrupção na deposição em períodos com poucos recursos nutricionais) e outra que defende que estas linhas não possuem nenhuma influência do ambiente, e sim de ritmos endógenos, hormonais (KÖHLER *et al.*, 2012).

A hipótese da influência ambiental é baseada em observações da presença de linhas de crescimento em vertebrados mais basais (ectotérmicos), que são mais sujeitos a variações climáticas e em experimentos que demonstraram a formação de linhas coincidentemente à influência sazonal (por exemplo, o estudo de Buffrénil e Castanet, de 2000, com “répteis” atuais). Entretanto, como se observa a presença de linhas de crescimento em vários mamíferos de grande porte e pelo fato de que muitos mamíferos atingem a maturidade em menos de um ano, isto demonstra que o ambiente ou não é o responsável pelo fenômeno, ou não é o único envolvido. O trabalho de Köhler *et al.* de 2012 examinou uma série de animais ruminantes, provenientes de diferentes pontos do planeta com ambientes distintos, e observou que todos os indivíduos desenvolveram linhas de crescimento, concluindo que estas são controladas por fatores genéticos e não ambientais.

Como mencionado anteriormente, De Ricqlés, em alguns de seus trabalhos (1974, 1976, 1980), defendeu o uso das análises histológicas para inferir sobre o metabolismo de espécies fósseis. Nestes estudos, focados em dinossauros, os resultados apresentavam a ausência de linhas de crescimento e a presença de tecido fibrolamelar, inferindo-se então altas taxas metabólicas e possivelmente a endotermia. Entretanto, Reid (1981) contrariou as ideias de De Ricqlés ao encontrar linhas de crescimento em saurópodes e argumentou que a presença de tecido fibrolamelar indica altas taxas de crescimento, mas não necessariamente altas taxas metabólicas (CHINSAMY-TURAN, 2005).

Em resumo, há um consenso de que a presença de tecido fibrolamelar é evidência de altas taxas de crescimento, independente da presença ou não de linhas de crescimento. A controvérsia inicia-se nas condições que formam estas linhas e no significado delas, visto que sua presença já foi indicada em diversas situações e nos

mais variados clados. O presente estudo apoia-se no ponto de vista de que a paleohistologia é uma ótima ferramenta para acessar informações sobre a dinâmica de crescimento de um animal e os fatores que o influenciam (como ontogenia, sazonalidade e estilo de vida), e que inferências acerca do metabolismo da espécie são apenas especulativas.

4.7. Tipos de tecido ósseo

Como dito anteriormente, mesmo com a decomposição dos componentes orgânicos, a matriz inorgânica óssea permanece e preserva a organização estrutural do tecido. Portanto, é possível averiguar como a matriz foi depositada e que tipo de tecido predomina (CHINSAMY-TURAN, 2005). Existem quatro fatores “universais” que irão influenciar a formação óssea e sua estrutura final: a fisiologia, a ontogenia, a biomecânica e o ambiente. Há também fatores secundários, como injúrias, doenças ou diferenças genéticas individuais, que podem contribuir no surgimento de características pontuais no animal, mas que não representariam o todo da espécie (HORNER *et al.*, 2000).

O trabalho de Amprino (1947) (*apud* CHINSAMY-TURAN, 2005) define que um osso cuja taxa de deposição seja lenta produziria uma matriz lamelar, mais organizada e achatada, enquanto que uma taxa mais alta produziria uma matriz fibrolamelar, de organização mais aleatória (Fig.13).

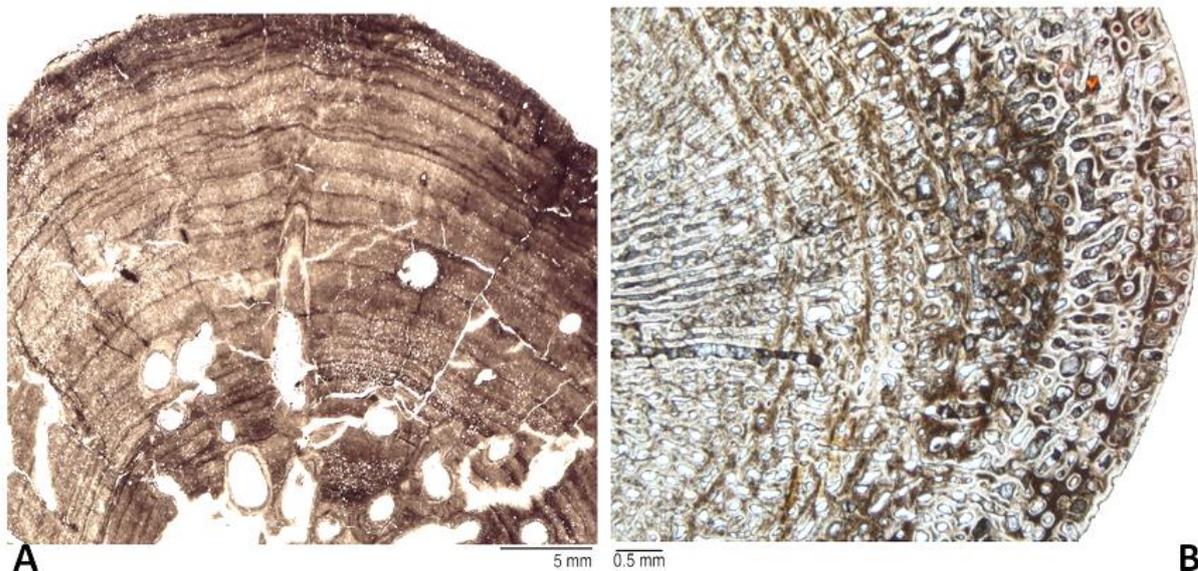


Figura 13. Fotos de seções transversais de ossos fósseis de placodontes. **A:** úmero de *Psephoderma*, ilustrando um exemplo de tecido lamelar-zonal; **B:** úmero de *Cyamodus*, como exemplo de tecido fibrolamelar. Modificado de Klein *et al.* (2015). Note que em A o tecido é pobremente vascularizado, enquanto B possui uma grande quantidade de largos canais vasculares.

Três tipos distintos de tecido ósseo foram identificados e que representam diferentes taxas de crescimento: o fibrolamelar, que sugere uma rápida deposição óssea e pode ser subdividido em quatro tipos (laminar, plexiforme, radial e reticular); o lamelar (ou lamelar-zonal), que sugere uma lenta taxa de deposição (Fig.14); e o paralelo-fibroso, que representa uma condição intermediária aos dois tecidos anteriores, porém ainda considerado de deposição lenta (RAY *et al.*, 2009; CHINSAMY-TURAN, 2005).

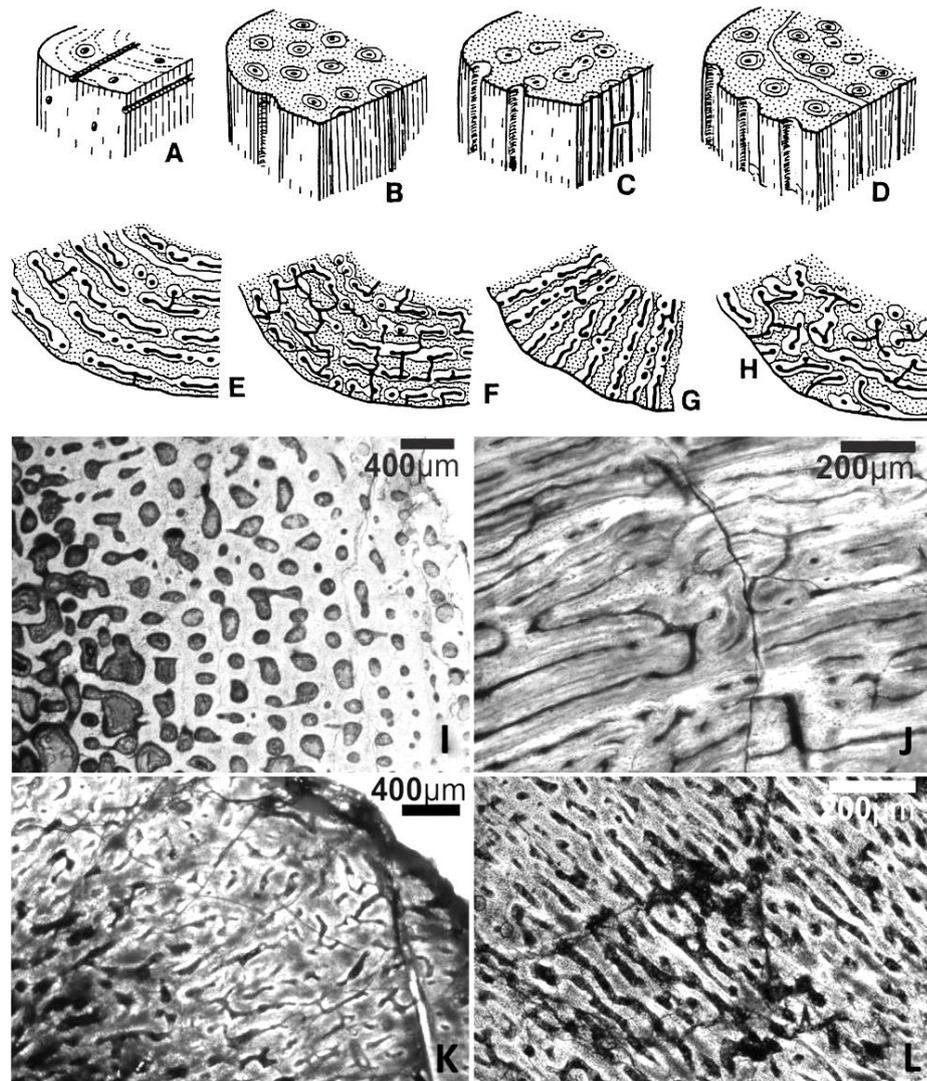


Figura 14. Acima (A-H): Desenhos esquemáticos dos variados tipos de tecido fibrolamelar, em comparação com o lamelar-zonal. **A:** tecido lamelar-zonal com ósteons primários e canais vasculares radiais simples; **B:** tecido fibrolamelar com ósteons primários dispostos longitudinalmente; **C:** tecido fibrolamelar com ósteons primários dispostos radialmente; **D:** tecido fibrolamelar com ósteons primários dispostos de maneira circular; **E:** tecido laminar (tecido fibrolamelar com ósteons primários dispostos circularmente e formando canais circulares); **F:** tecido plexiforme (semelhante ao tecido laminar, mas com a adição de anastomoses radiais); **G:** tecido fibrolamelar radial (semelhante a F, porém com a predominância dos canais radiais); **H:** tecido fibrolamelar reticular, onde as anastomoses são irregulares (FRANCILLON-VIEILLOT *et al.* 1990). **Abaixo (I-L):** fotos de seções histológicas exemplificando os quatro tipos de tecido fibrolamelar: **I:** tipo laminar, em um osso de *Dicynodon* (dicinodonte); **J:** tipo plexiforme, em osso de *Scylacops* (gorgonopsídeo); **K:** tipo reticular, em osso de *Endothiodon* (dicinodonte); **L:** tipo radial, também em osso de *Endothiodon*. Modificado de Chinsamy-Turan (2012).

Assim, o padrão geral do tecido ósseo do animal pode prover dados sobre seu metabolismo, se possuía uma taxa de desenvolvimento acelerada ou não – o

que abriu espaço para discussões até hoje controversas sobre o surgimento da endotermia dentro de grandes clados como Therapsida e Dinosauria. A presença ou ausência de linhas de crescimento podem indicar a influência da condição ambiental em que o animal vivia – ou variações hormonais e ritmos endógenos, outra questão que, como discutido anteriormente, ainda hoje é controversa. E regiões com tipos de tecido ósseo distintos em um mesmo osso podem indicar mudanças de fases ontogenéticas do animal, ou necessidades biomecânicas do osso em questão.

5. ANÁLISE INTEGRADORA

5.1. Sobre o estudo osteo-histológico

Muitos dos trabalhos produzidos nas primeiras décadas de atenção à osteo-histologia fóssil (como os de Gross, Enlow e Ricqlès) trouxeram grande contribuição para o entendimento da microestrutura dos ossos, mas pecaram na metodologia, pois se baseavam principalmente em ossos fósseis isolados, e que frequentemente não eram identificados nem ao nível de gênero (RAY *et al.*, 2009).

Idealmente, a análise osteo-histológica de um táxon envolve o estudo de múltiplos elementos esqueléticos de indivíduos em diferentes estágios ontogenéticos. Isso permitiria um acesso à histovariabilidade tanto de indivíduos como da ontogenia. Entretanto, o registro fóssil raramente preserva esqueletos completos, e a natureza destrutiva da análise histológica faz com que seja virtualmente impossível obter uma amostra ideal para tal tipo de estudo (RAY *et al.*, 2004, 2009).

À parte destes obstáculos, muito se pode analisar com o material disponível. Para observar características biológicas da microestrutura (isto é, não aspectos geológicos ou diagenéticos) é necessária a escolha de elementos esqueléticos com um nível alto de preservação – pois um fóssil que sofreu recristalização, por exemplo, não mais possui sua microestrutura intacta. As regiões médias de diáfises dos ossos longos em geral são as mais indicadas, pois são usualmente os últimos tecidos ósseos a sofrerem remodelação secundária, e as características mais focadas são a matriz principal (com enfoque no córtex), o grau de vascularização, presença ou ausência de anéis lamelares (e seus tipos), espessura do córtex, etc. (RAY *et al.*, 2004; BOTHA-BRINK & ANGIELCZYK, 2010).

É possível, entretanto, realizar um estudo mesmo quando com material pouco e fragmentado, mas deve-se saber as limitações dos resultados a serem obtidos e se saber no mínimo que elemento esquelético se está investigando, assim como a que gênero pertence. Assim evita-se conclusões precipitadas que poderiam corresponder a variações intraespecíficas ou de fatores secundários.

5.2. Materiais estudados e método de análise

Para a análise realizada neste trabalho foi seguido, na medida do possível, o método proposto por Chinsamy e Raath (1992). Os materiais foram escolhidos a partir das coleções paleontológicas do Laboratório de Paleontologia de Vertebrados da UFRGS (UFRGS-PV-Nº-T) e do Laboratório de Paleovertebrados da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (MCN-PV-nº) e selecionados principalmente pelo critério de preservação, visto que, para uma análise ósteo-histológica, a microestrutura do osso deve estar bem preservada.

A relativamente baixa amostragem deste estudo se deve à raridade de elementos com essa preservação disponível, visto que a maioria dos fósseis provenientes de afloramentos da Formação Santa Maria está bastante permineralizada por calcita, o que geralmente destrói as microestruturas do osso (HOLZ & SCHULTZ, 1998). Além disso, elementos ósseos inteiros são mais raros. Assim, apesar de haver, por exemplo, uma razoável quantidade de fragmentos de ossos longos, em geral estes se apresentam majoritariamente como epífises que, para a análise aqui proposta, não são o ideal, devido à dominância de tecido esponjoso.

Os elementos selecionados variam em tamanho e tipo, com representantes de vários estágios ontogenéticos, porém, em sua maioria, pertencentes a espécimes juvenis (Tab.1).

Tabela 1. Materiais selecionados para análise osteo-histológica, com informações de registro, tipo de elemento, dimensões, classe ontogenética e valores de RBT – “*relative bone wall thickness*”, que refere-se à espessura do córtex.

Nº do espécime	Elemento	Comprimento (mm)	Diâmetro da seção* (mm)	Classe ontogenética	RBT** (%)
UFRGS-PV-0076-T	Fêmur	47,0	7,0	Juvenil inicial	18,8
UFRGS-PV-0112-T	Tíbia	99,0	21,5	Juvenil tardio	27,7
UFRGS-PV-0112-T	Fíbula	85,0	10,0	Juvenil tardio	34,7
UFRGS-PV-0113-T	Ulna	99,0	17,9	Juvenil tardio	29,5
UFRGS-PV-0113-T	Rádio	89,0	16,0	Juvenil tardio	22,5
UFRGS-PV-0131-T	Costela	-	9,0	Juvenil tardio	13,0
UFRGS-PV-1231-T	Costela	-	28,7	Adulto	-
MCN-PV-10251	Úmero	-	60,2	Adulto	-
MCN-PV-10248	Costela	-	22,0	Adulto	-

*Medidas referentes ao maior diâmetro da seção de corte (no caso dos ossos longos, da diáfise).

**Medidas aproximadas, visto que a preservação dificultou uma observação confiável do córtex como um todo.

Após a seleção dos materiais, estes foram fotografados e medidos, tendo sido feitos moldes em silicone dos espécimes UFRGS-PV-0112-T e UFRGS-PV-0113-T, para preservar informações tafonômicas. Cortou-se seções medianas das diáfises dos ossos longos inteiros, uma seção da diáfise mais proximal do úmero incompleto do indivíduo adulto (MCN-PV-10251), e, no caso das costelas, já fragmentadas, optou-se por apenas seccionar uma fração cabível à lâmina.

Em seguida, os elementos seccionados foram imersos em resina epóxi (Aradur HY e Araldite GY279), e após esta estar endurecida, uma das faces foi lixada e polida para ser fixada na lâmina petrográfica. Depois de seca, parte do fragmento foi retirada, utilizando-se uma serra, e o restante foi diminuído utilizando-se uma desbastadora Discoplan TS do Laboratório de Preparação de Amostras do Instituto de Geociências da UFRGS. O processo de lixamento final para a obtenção de uma fina película foi feito manualmente, utilizando-se lixas d'água de granulometria fina, e o processo acompanhado de observações em um microscópio óptico simples, para se verificar a espessura desejada, e, quando atingida, as análises foram feitas em um microscópio petrográfico ZEISS AXIO SCOPE A1, e as fotos tiradas com câmera científica Axiocam ERC 5S, acoplada no microscópio e ligada a um computador com o software Axio Vision.

5.3. Interpretações paleobiológicas

As interpretações acerca da fisiologia e paleoecologia dos dicinodontes como um todo são: um aumento nas taxas de crescimento e do metabolismo, visto que o tecido fibrolamelar é indicativo de uma rápida osteogênese e a alta vascularização remete a um maior aporte sanguíneo; a influência do ambiente e/ou de ritmos endógenos no fluxo de crescimento, devido à presença de anéis lamelares, que indicariam uma possível desaceleração no crescimento devido à escassez de recursos, regulação hormonal ou maturidade sexual; hábitos semiaquáticos e/ou escavadores, graças à grande espessura do córtex, que é comumente associada a tais estilos de vida (Fig.15).

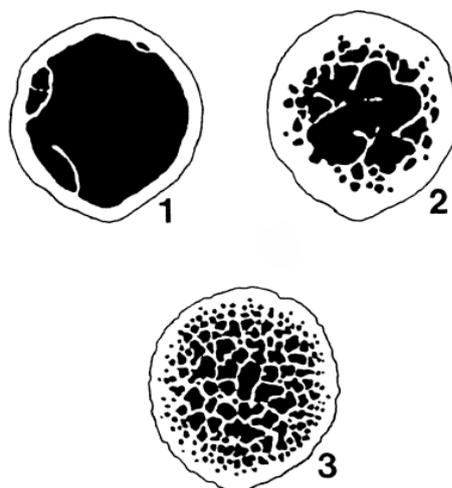


Figura 15. Representações esquemáticas de três tipos genéricos de córtex de ossos longos de tetrápodes, de acordo com adaptações ecológicas. 1: voador; 2: terrestre; 3: aquático. Modificado de Francillon-Vieillot *et al.* 1990.

Wall (1983) notou que animais que possuem um hábito aquático ou semiaquático apresentam um córtex que excede 30% do diâmetro médio do osso. Tal correlação já foi observada em diversas espécies viventes como cetáceos, sirênios, crocodilos e pinguins, como estratégia pra contrapor a flutuação. Botha (2003) percebeu a mesma relação também com animais fossoriais atuais. Assim, o “princípio dos 30%” de Wall é atualmente utilizado para inferir esses tipos de comportamento em espécies fósseis (BOTHÁ-BRINK & ANGIELCZYK, 2010). Mas este índice deve ser considerado como um indicativo de “mínimo aproximado”, visto que alguns estudos com mamíferos fossoriais encontraram taxas de 28% na espessura do córtex destas espécies. Além disso, tal espessura cortical, de aproximadamente 30%, foi também encontrada em lagartos arbóreos, concluindo então que o princípio de Wall pode ser aplicado para inferir hábitos aquáticos, fossoriais e arbóreos. (CHINSAMY-TURAN, 2012).

O trabalho de Laurin *et al.* (2011) traz uma imensa gama de dados e desenhos técnicos de seções transversais de ossos longos de variados clados tetrápodes atuais, com foco na espessura e estrutura do córtex e análises sobre a relação destes com o estilo de vida da espécie. O objetivo do artigo foi de prover dados que foram utilizados em outros estudos estatísticos para possíveis interessados em análises mais quantitativas referentes ao assunto, mas pode-se observar, nos diversos grupos de imagens, alguns padrões de estrutura óssea, sendo que os autores comentam que os ossos de tetrápodes aquáticos são mais

facilmente distinguíveis de ossos de animais terrestres e anfíbios, além de que estes últimos não são tão distintos das espécies terrestres. Também comentam sobre a semelhança em estrutura óssea de ossos de animais aquáticos e fossoriais, recomendando maiores investigações, além de chamar a atenção de diversas espécies que representam exceções à regra.

Botha-Brink e Angielczyk (2010) examinaram dez gêneros de dicinodontes, e, no que concerne a espessura do córtex, os autores observaram que esta excedia os 30% em indivíduos subadultos e adultos, independentemente do tamanho da espécie. Considerando que, em geral, dicinodontes são considerados totalmente terrestres e que há evidências de comportamentos fossoriais para diversas espécies, se interpreta que tal característica provia um suporte extra para o osso durante a escavação.

Entretanto, as espécies de grande porte são comumente consideradas pastadoras, dificilmente sendo escavadores ativos. Ainda assim, considerando estruturas morfológicas como as falanges ungueais (grandes e espatulares), é provável que o hábito escavador tenha permanecido em toda a história do grupo, possivelmente diversificando-se em sua importância no estilo de vida. Outra hipótese sobre esta característica menciona ser reflexo de um afunilamento filogenético, como uma retenção de adaptações ancestrais (CHINSAMY-TURAN, 2012). Mas algumas evidências fósseis poderiam indicar que, em ao menos duas espécies de grande porte, o hábito escavador ainda estava fortemente presente no comportamento. No caso, duas associações monoespecíficas e monotípicas de juvenis de *Dinodontosaurus* (Brasil) e *Parakannemeyeria* (China), cujas interpretações tafonômicas indicam um soterramento abrupto dos indivíduos (BUENO, 2012).

Além desta questão do córtex, as outras características apresentadas pelos dicinodontes (como o aumento da taxa de crescimento), bem como por outros grupos de terápsidos que também as apresentam (por exemplo, gorgonopsídeos, terocefálios e cinodontes (RAY *et al.*, 2004)), podem ter sido impulsionadas por mudanças ambientais que ocorreram no intervalo Permiano Inferior-Médio, que geraram uma pressão seletiva por um padrão de maior eficiência metabólica. Isso é corroborado por evidências de ossos turbinais em algumas espécies triássicas (como *Lystrossaurus*, *Pristerodon* e *Jachaleria*), cuja presença implica numa possível regulação térmica prévia à endotermia, senão já esta (FRANCISCHINI, 2014).

O capítulo cinco do livro *Forerunners of Mammals* (Chinsamy-Turan, 2012), escrito por Ray, Botha-Brink e Chinsamy-Turan, apresenta um resumo conciso de diversos estudos histológicos de seis espécies em maior detalhe (*Endothiodon*, *Diictodon*, *Oudenodon*, *Lystrosaurus*, *Kannemeyeria* e *Wadiasaurus*), provindas de sedimentos da África do Sul e Índia, apresentando também suas descrições morfológicas, além de complementar com informações sobre outras espécies, como *Placerias*.

Este capítulo se mostra muito útil para demonstrar as características gerais e adaptações ósteo-histológicas dos dicinodontes, visto que as seis espécies são representativas da evolução do grupo, por assim dizer: *Endothiodon* é um dos gêneros mais primitivos dentro do subgrupo Dicyodontia, ainda possuindo dentição pós-canina; *Diictodon* e *Oudenodon* são gêneros permianos de pequeno e médio porte, respectivamente, e de hábitos fossoriais; *Lystrosaurus* é um gênero de médio porte e conhecido principalmente pela sobrevivência à extinção Permo-Triássica; *Kannemeyeria* e *Wadiasaurus* são gêneros triássicos de grande porte.

Vários estudos puderam determinar com certa clareza diferentes estágios de crescimento para *Diictodon* (RAY & CHINSAMY, 2004), *Lystrosaurus* (RAY *et.al*, 2005) e *Wadiasaurus* (RAY *et al.*, 2010). Os indivíduos do gênero *Diictodon* tinham um crescimento rápido no início da ontogenia, com *annuli* surgindo no córtex somente quando o indivíduo atingia cerca de 70-90% do tamanho adulto, enquanto LAGs apareciam em estágios ainda mais avançados (Fig.16). Assim, interpreta-se que os animais cresciam rapidamente enquanto juvenis, desacelerando quando atingiam a maturidade sexual e então o crescimento era lento e periodicamente interrompido quando adulto (CHINSAMY-TURAN, 2012).

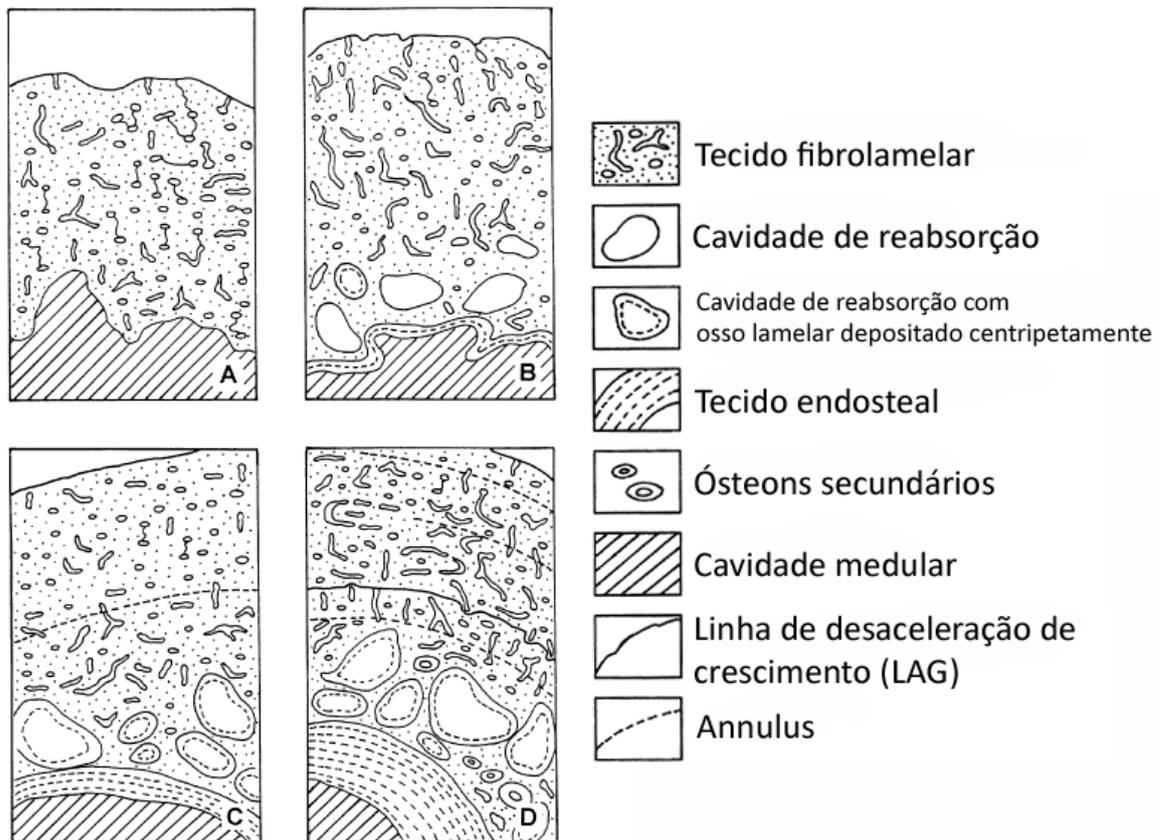


Figura 16. Representação esquemática da microestrutura óssea de quatro estágios ontogenéticos de *Diictodon feliceps*. **A:** juvenil inicial; **B:** juvenil tardio; **C:** subadulto; **D:** adulto. Modificado de Ray & Chinsamy (2004).

Já *Lystrosaurus* apresentava um crescimento contínuo e rápido até cerca de 30% de seu tamanho adulto, indicado pela predominância de tecido fibrolamelar. Após este estágio, a taxa de crescimento se tornava periódica, com intermitentes desacelerações ou cessação de atividade, marcadas pela presença de linhas de crescimento (Fig.17). Os estudos distinguiram quatro estágios de crescimento, onde os dois últimos, referentes a subadultos e adultos, eram caracterizados por uma forte reconstrução secundária e muitas cavidades de reabsorção (CHINSAMY-TURAN, 2012).

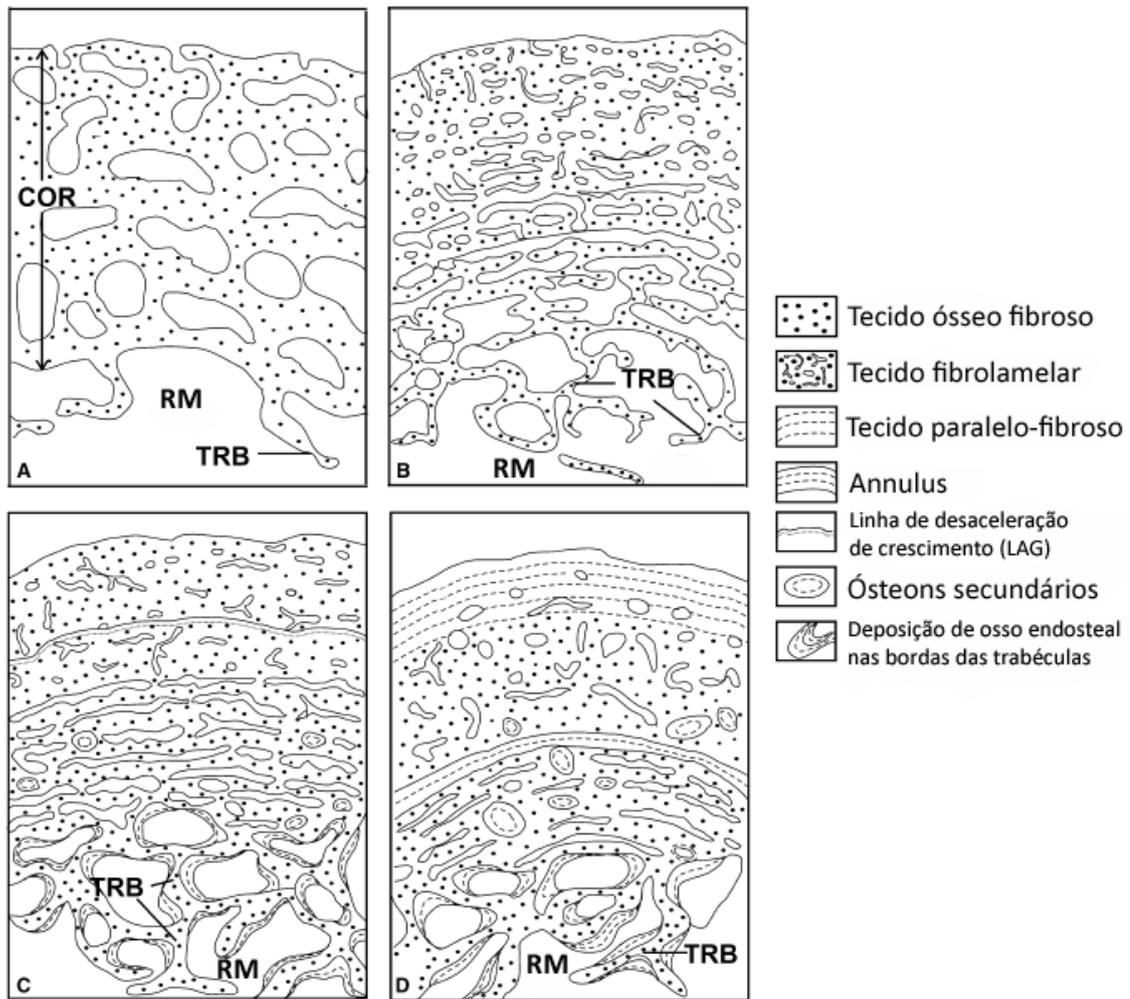


Figura 17. Representação esquemática da microestrutura óssea de quatro estágios ontogenéticos de *Lystrosaurus murrayi*. **A:** juvenil inicial; **B:** juvenil tardio; **C:** subadulto; **D:** adulto. **COR:** córtex; **TRB:** trabéculas da região medular; **RM:** região medular. Modificado de Ray *et al.* (2005).

Em *Wadiasaurus*, três estágios de crescimento foram distinguidos, onde tecido fibrolamelar predominava nas fases juvenis e subadulta. Já os adultos apresentavam tecido lamelar e paralelo-fibroso na periferia do córtex, sugerindo a desaceleração do crescimento (Fig.18) (CHINSAMY-TURAN, 2012).

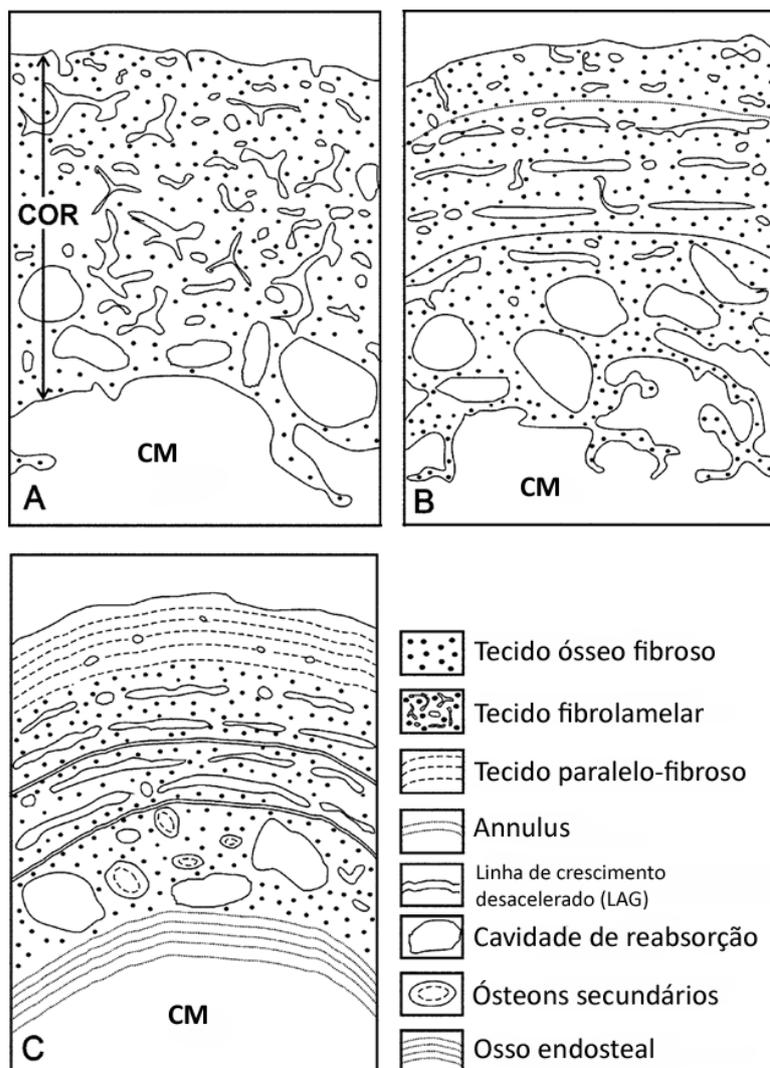


Figura 18: Representação esquemática da microestrutura óssea de três estágios ontogenéticos de *Wadisasaurus*. **A:** juvenil; **B:** subadulto; **C:** adulto. **COR:** córtex; **CM:** cavidade medular. Modificado de Ray *et al.* (2010).

Para os outros táxons mencionados, os trabalhos existentes não possuíam uma amostragem grande e diversa o suficiente para se estabelecer a evolução do tecido ósseo dentro da ontogenia, mas ainda assim pôde-se inferir sobre suas taxas de crescimento. Por exemplo, Botha (2003) determinou para o gênero *Oudenodon* um crescimento rápido inicial e marcadamente desacelerado em fases mais avançadas da ontogenia, devido à presença de tecido lamelar e paralelo-fibroso em regiões periféricas do córtex. No caso de *Endothiodon*, *Kannemeyeria* e *Placerias*, foi observada a presença de tecido fibrolamelar em alguns elementos, além da presença de linhas de crescimento e tecido paralelo-fibroso em regiões periféricas do córtex. Reconstrução secundária, largas cavidades de reabsorção e tecido haversiano denso foram também observadas em espécimes de grande tamanho e

em estágios avançados da ontogenia, como em *Kannemeyeria*, *Stahleckeria*, *Dinodontosaurus* e *Placerias* (CHINSAMY-TURAN, 2012).

5.4. Padrões ósteo-histológicos encontrados em Dicynodontia

A principal característica observada em dicynodontes é a predominância de tecido fibrolamelar bastante vascularizado, apresentando certa variação na ocorrência dos subtipos do tecido (como arranjos laminares, radiais e plexiformes), além de outras características, como, por exemplo, gêneros cujos indivíduos exibem tal tecido ininterrupto nos primeiros estágios ontogenéticos e linhas de crescimento somente em fases mais avançadas (alguns após atingir aproximadamente 50% do tamanho adulto e outros somente após 70%). Algumas espécies também apresentam tecido paralelo-fibroso na periferia do córtex em indivíduos de grande tamanho, sugerindo a desaceleração do crescimento, possivelmente ao atingir a maturidade sexual (CHINSAMY-TURAN, 2012). Independente destas variações, um córtex espesso é marcante no grupo como um todo (BOTHABRINK & ANGIELCZYK, 2010).

Sob um contexto filogenético, algumas mudanças na microestrutura óssea das espécies coincidem com eventos de diversificação na história do grupo. As duas mais importantes refletem os dois momentos de maior diversificação, que são: um aumento na densidade de canais no tecido ósseo (o que implicaria num aumento nas taxas de crescimento) que aparece na base de Dicynodontia, e o aparecimento de canais vasculares mais largos, juntamente com um novo aumento na sua densidade, na base de Bidentalina – clado mais derivado e com maior diversidade (Fig.19) (BOTHABRINK & ANGIELCZYK, 2010).

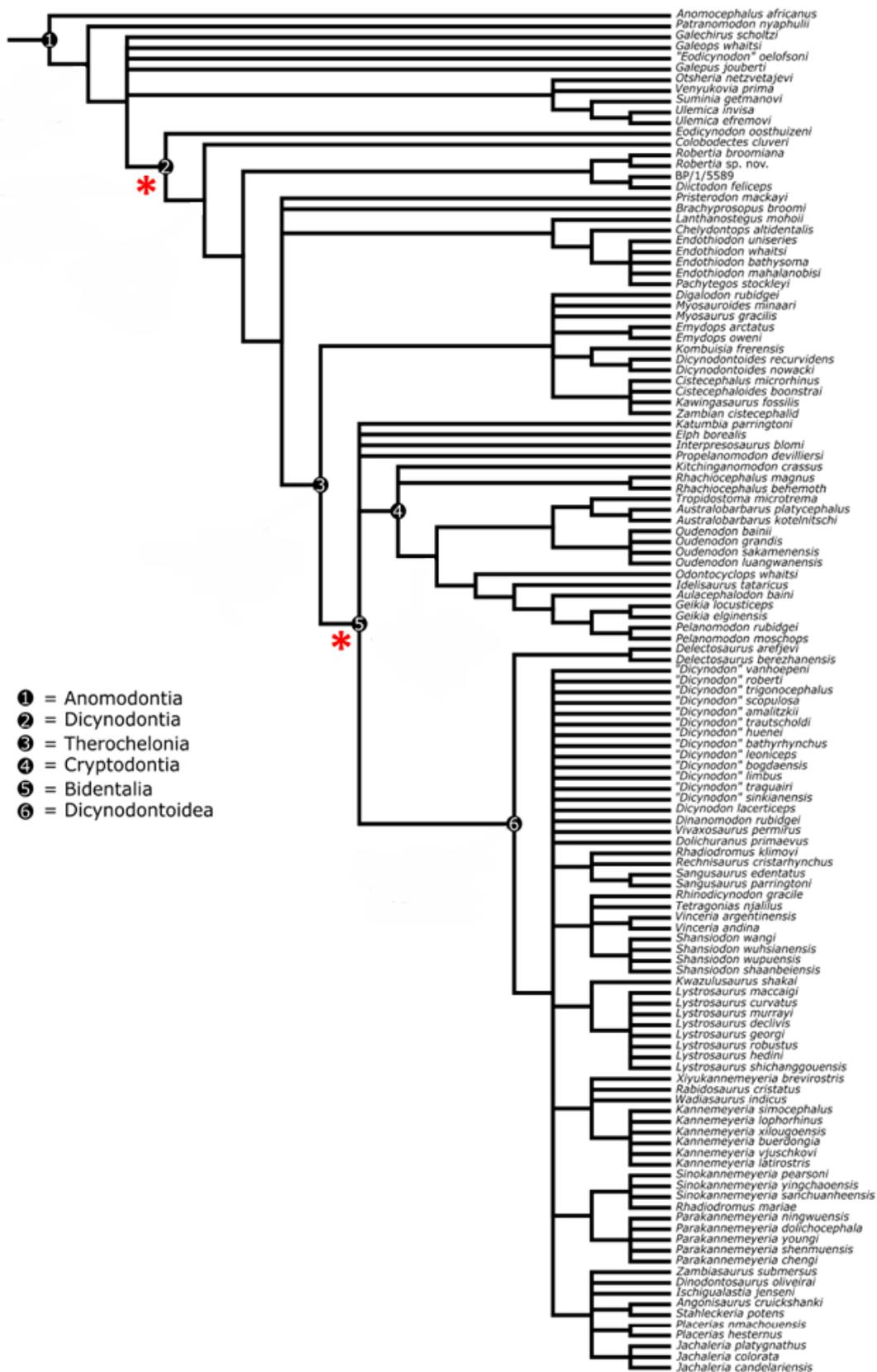


Figura 19. Cladograma composto com as relações hipotéticas entre 127 espécies de anomodontes, com nodos indicando os momentos de mudanças significativas nas taxas de diversificação. Os asteriscos indicam dois dos maiores momentos de diversificação hipotetizados para o grupo. Modificado de Botha-Brink e Angielczyk (2010).

5.5. Padrões ósteo-histológicos encontrados em *Dinodontosaurus*

As características que puderam ser observadas nas lâminas de elementos fósseis de *Dinodontosaurus* apresentadas neste trabalho aparentam ser as mesmas descritas para o grupo Dicynodontia como um todo. Tecido fibrolamelar e alta vascularização estão presentes em todos os exemplares.

A maior parte dos elementos apresentou uma matriz de tecido fibrolamelar do tipo laminar, porém o rádio de juvenil (UFRGS-PV-0113-T) apresentou também o tipo radial na região mais externa do córtex, além de tecido fibrolamelar plexiforme estar presente em uma das costelas de adulto (MCN-PV-10248) (Fig.20).

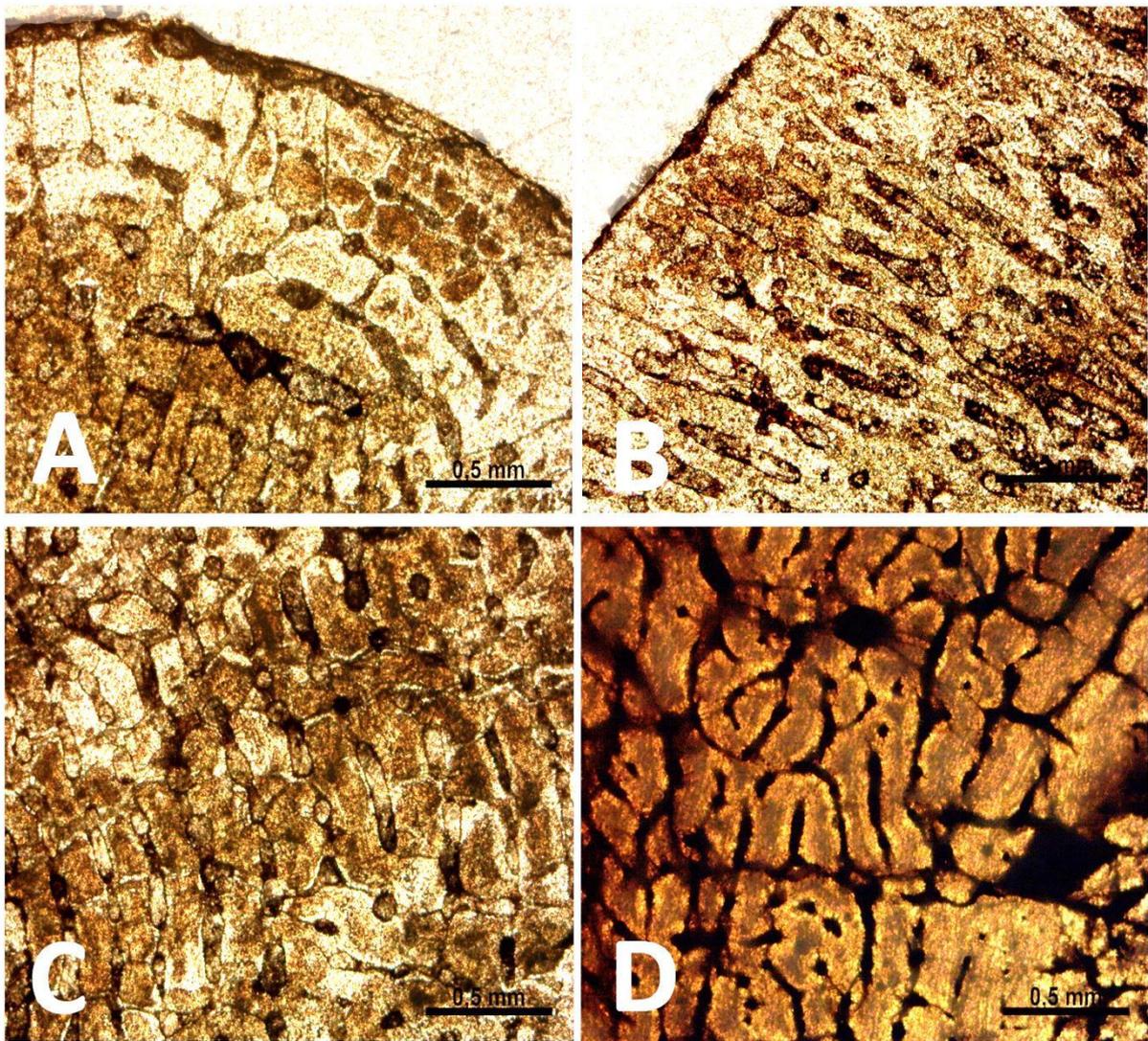


Figura 20. Fotos de lâminas de espécimes fósseis de *Dinodontosaurus*, ilustrando os padrões de matrizes ósseas encontrados nas amostras analisadas. Tecido fibrolamelar do tipo laminar em **A** (tíbia de juvenil – UFRGS-PV-0112-T) e **C** (fíbula de juvenil - UFRGS-PV-0112-T); Fibrolamelar radial em **B** (rádio de juvenil - UFRGS-PV-0113-T) e plexiforme em **D** (costela de adulto – MCN-PV-10248).

Tecido haversiano denso (com muitos ósteons secundários) foi observado no outro exemplar de costela de adulto (UFRGS-PV-1231-T). Linhas de crescimento não foram observadas nas lâminas de indivíduos juvenis. Já as costelas e úmero de indivíduos adultos apresentam tais estruturas (Fig.21).

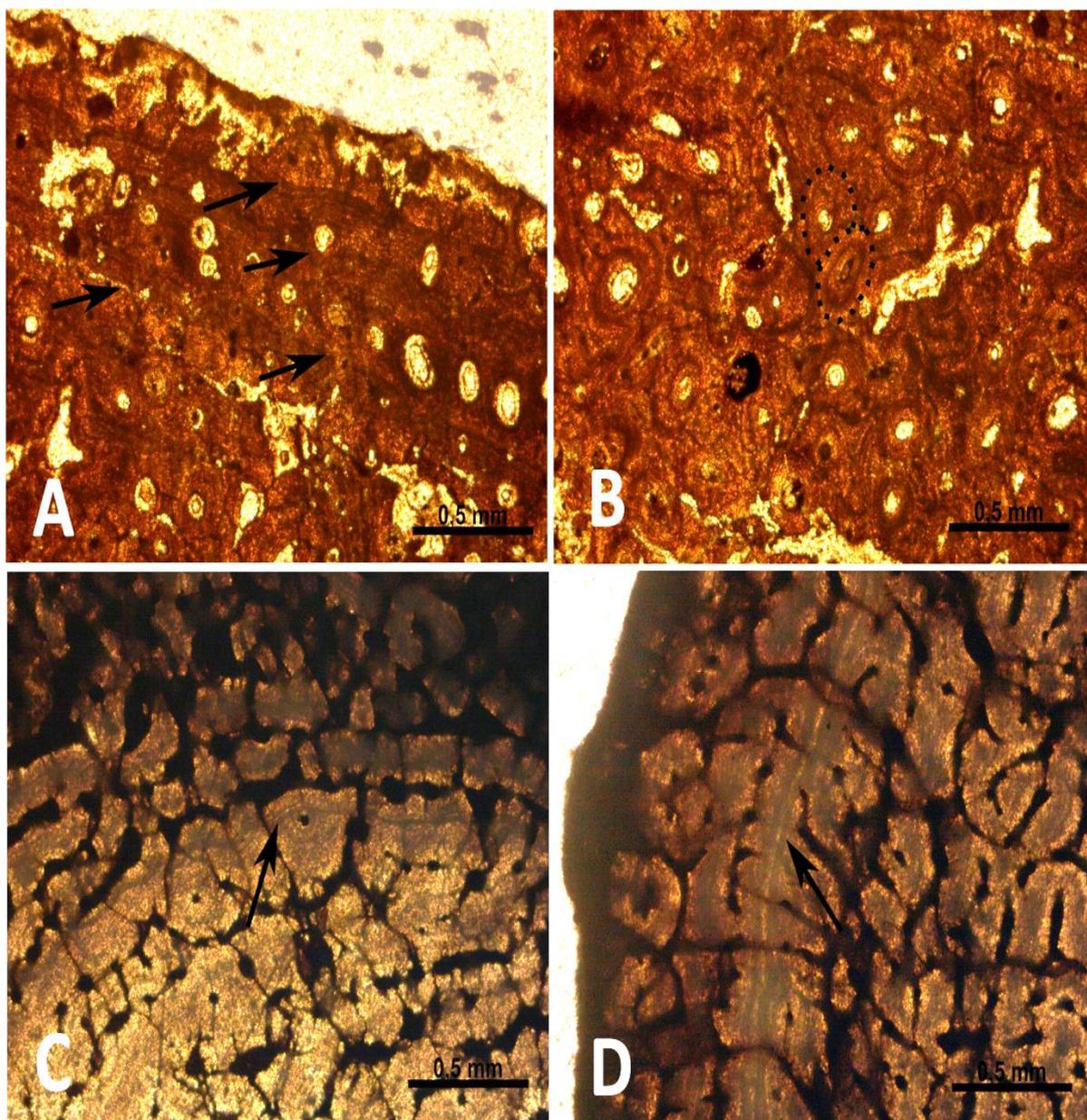


Figura 21. Fotos de lâminas das amostras de *Dinodontosaurus*, ilustrando algumas das estruturas observadas na matriz óssea. Em **A**, **C** e **D** as setas indicam linhas de crescimento e em **B** observa-se tecido haversiano denso, com a matriz formada por ósteons secundários (dois sobrepostos foram destacados pelas linhas). Todas as fotos são provenientes de costelas de indivíduos adultos (A e B - UFRGS-PV-1231-T; C e D - MCN-PV-10248).

Também foi observado no fragmento de úmero (MCN-PV-10251) e numa das costelas de adulto (UFRGS-PV-1231-T) um aparente acúmulo de linhas de

crescimento próximo à camada mais externa do córtex, assim como a diminuição de canais vasculares nessa área (Fig.22). Isso indicaria que o crescimento do animal estava desacelerando e pode condizer com a formação de um EFS (*External Fundamental System*), que está relacionado à cessação completa de crescimento devido à maturidade sexual do animal. Entretanto, esta estrutura não foi observada claramente para afirmar sua presença com segurança, havendo a necessidade de mais amostras de elementos fósseis de adultos, em vários estágios, para se definir se a espécie desenvolvia o EFS ou não.

Esta estrutura já foi observada em pelo menos duas espécies de dicinodontes, *Placérias* (GREEN *et al.*, 2010, *apud* CHINSAMY-TURAN, 2012) e *Kannemeyeria* (CHINSAMY-TURAN, 2012), e parece ocorrer juntamente com uma densa quantidade de Fibras de Sharpey (WOODWARD, 2014). Estas fibras são marcas deixadas no perióstio do osso pela ligação de tendões na matriz óssea, provendo a sustentação muscular, e são observadas em grande quantidade em regiões em que a mineralização do perióstio está estagnada (FRANCILLON-VIEILLOT *et al.*, 1990).

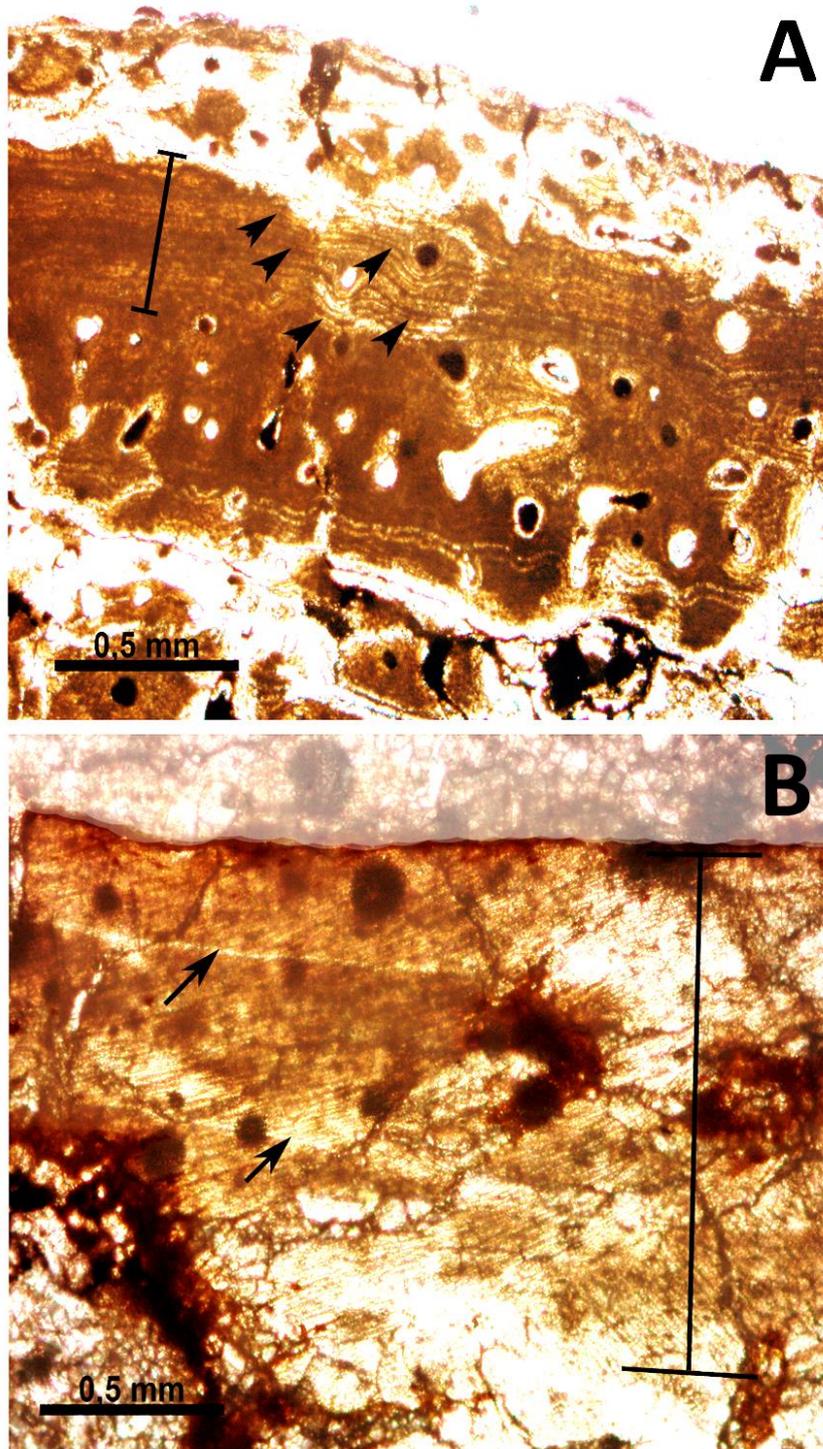
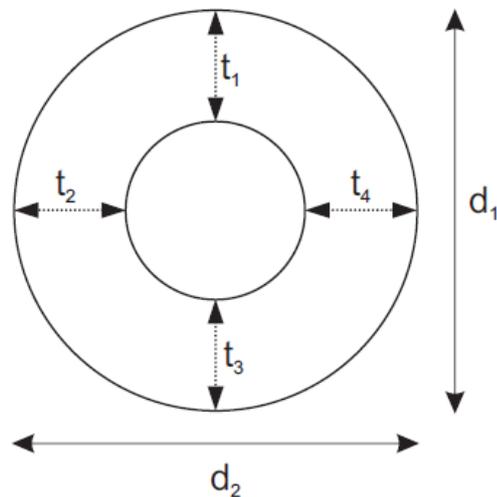


Figura 22. Fotos de lâminas de uma costela (**A** - UFRGS-PV-1231-T) e úmero (**B** - MCN-PV-10251) de indivíduos adultos de *Dinodontosaurus*. A área destacada pelas linhas em ambas as fotos indicam um acúmulo de linhas de crescimento (com algumas destas indicadas pelas setas), podendo ser condizentes com a formação de um EFS. Em **B** também é possível observar uma densa quantidade de Fibras de Sharpey (“ranhuras” oblíquas presentes na área destacada).

A espessura do córtex (RBT) foi calculada, quando possível, seguindo o método de Botha & Chinsamy (2004) (Fig.23), mas não foi possível medir todos os elementos analisados, por alguns estarem fragmentados. Em realidade, mesmo nos que estão inteiros, devido à preservação não estar nas condições ideais, os valores obtidos são aproximados. Apesar disso, pôde-se constatar que todas as amostras de fósseis de indivíduos juvenis possuem valores de RBT aproximados a 30%, obedecendo ao Princípio de Wall, e condizentes com o padrão descrito para Dicynodontia. Este cálculo não pode ser feito nas amostras relacionadas a adultos devido à fragmentação ou má preservação do córtex. Entretanto, considerando o padrão do clado e o resultado aqui obtido com juvenis, é bastante provável que os indivíduos adultos de *Dinodontosaurus* teriam seus córtices com uma espessura aproximada dos 30%.



$$D \text{ (diâmetro)} = (d_1 + d_2)/2$$

$$T \text{ (espessura do córtex)} = (t_1 + t_2 + t_3 + t_4)/4$$

$$\text{(RBT)} = (T/D) \times 100$$

Figura 23. Representação esquemática das medidas para se calcular a espessura do córtex – RBT (Relative Bone Wall Thickness), expresso em porcentagem. Modificado de Botha & Chinsamy (2004).

5.6. Conclusões

A estratégia básica adotada pelos dicinodontes como um todo foi um metabolismo e crescimento mais acelerados (se comparado a tetrápodes mais basais), no mínimo enquanto no estágio juvenil. A partir daqui, as taxas de crescimento diversificam-se conforme o gênero, podendo manter o crescimento acelerado até, possivelmente, a maturidade sexual, ou apresentar uma desaceleração, pontual ou contínua, ao longo da vida adulta. Além disso, possuíam o córtex dos ossos razoavelmente espessos, sendo relacionado a hábitos escavadores, semiaquáticos ou apenas a plesiomorfias dentro do grupo.

Dinodontosaurus turpior não foge à regra, apresentando matriz óssea fibrolamelar, indicativa de metabolismo acelerado; ausência de linhas de crescimento em juvenis; um crescimento do tipo determinado, pela possível presença de EFS em ossos de adultos; e uma espessura cortical aparentemente condizente com o Princípio de Wall.

Mas, devido aos materiais utilizados nesta análise não possuírem uma ótima preservação e pelo fato da amostra ter muito pouco material de indivíduos adultos, estes resultados devem ser vistos como preliminares, havendo a necessidade de uma análise mais profunda e com uma maior amostragem.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGNOLIN, F. L.; EZCURRA, M. D.; PAIS, D. F.; SALISBURY, S. W. 2010. A reappraisal of the Cretaceous non-avian dinosaur faunas from Australia and New Zealand: evidence for their Gondwanan affinities. *Journal of Systematic Palaeontology*, vol. 8, Issue 2, 257-300

AMPRINO, R. 1947. La structure du tissue osseux envisage comme expression de differences dans la vitesse de l'accroissement. *Archives de Biologie*, v. 58, p. 315-330

ANGIELCZYK, K. 2001. Preliminary phylogenetic analysis and stratigraphic congruence of the dicynodont anomodonts (Synapsida: Therapsida). *Palaeontologia Africana*, 37: 53-79.

ANGIELCZYK, K. 2004. Phylogenetic evidence for and implications of a dual origin of propaliny in anomodont therapsids (Synapsida). *Palaeobiology*, 30(2): 268-296

BARBERENA, M. C.; ARAÚJO, D. F.; LAVINA, E. L. 1985a. Late Permian and Triassic tetrapods of Southern Brazil. *National Geographic Research*, 1: 5-20.

_____; _____; _____; AZEVEDO, S. K. 1985b. O estado atual do conhecimento sobre os tetrápodes permianos e triássicos do Brasil meridional. *In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA*, 8, Rio de Janeiro, 1983. *Coletânea de Trabalhos Paleontológicos*, Brasília: DNPM, Série Geologia, 27, Seção de Paleontologia e Estratigrafia, v. 2, p. 21-28.

BERTONI-MACHADO, C. 2008. Tafonomia de Paleovertebrados em Sistemas Continentais do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil e do Departamento de San José, Uruguai. Tese de Doutorado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências, Programa de Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre, RS.

_____; SOARES, M. B.; KISLOWSKI, F. F.; DENTZIEN-DIAS, P. C. 2008. Uma Peculiar Tafocenose Controlada por Ação Biogênica no Triássico Médio do Rio

Grande do Sul, Brasil. Revista Pesquisas em Geociências, 35 (1): 57-69. Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil.

BOTHA, J. 2003. Biological aspects of the Permian dicynodont *Oudenodon* (Therapsida, Dicynodontia), deduced from bone histology and cross-sectional geometry. *Palaeontologia Africana*, 39:37-44

BOTHA, J. & CHINSAMY, A. 2004. Growth and life habits of the Triassic cynodont *Trirachodon*, inferred from bone histology. *Acta Palaeontologica Polonica* 49 (4): 619-627

BOTHA-BRINK, J. & ANGIELCZYK, K. D. 2010. Do extraordinarily high growth rates in Permo-Triassic dicynodonts (Therapsida, Anomodontia) explain their success before and after the end-Permian extinction? *Zoological Journal of the Linnean Society*, 160, 341-365

BUENO, A. O. 2012. Evidências de gregarismo e construção de toca em *Dinodontosaurus turpior* (Therapsida, Anomodontia) do Triássico Médio do Rio Grande do Sul, Brasil. Bacharelado em Ciências Biológicas, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. Trabalho de Conclusão de Curso, 51 p.

BUFFRÉNIL, V. DE & CASTANET, J. 2000. Age estimation by skeletochronology in the Nile Monitor (*Varanus niloticus*), a highly exploited species. *Journal of Herpetology*, v. 34, p. 414-424

CHINSAMY, A. & RAATH, M. A. 1992. Preparation of fossil bone for histological examination. *Palaeontologia Africana* 29: 39-44

CHINSAMY, A. & RUBIDGE, B. S. 1993. Dicynodont (Therapsida) bone histology: phylogenetic and physiological implications. *Palaeontologia Africana* 30: 97-102

CHINSAMY-TURAN, A. 2005. The microstructure of dinosaur bone. Baltimore, Maryland: Johns Hopkins University Press, 195p.

CHINSAMY-TURAN, A. (org.) 2012. Forerunner of mammals. Indiana University Press

CUBO, G. & LAURIN, M. 2011. Perspectives on vertebrate evolution: Topics and problems. *Comptes Rendus Palevol* 10, 285-292

CURREY, J. D. 2002. Bones: structure and mechanics. Princeton University Press, Princeton, N. J. 436p.

DA ROSA, A. A. S.; SCHWANKE, C.; CISNEROS, J. C.; NETO, L. W.; AURÉLIO, P. L. P.; POITEVIN, M. 2004. Sítio Cortado – Uma Nova Assembleia Fossilífera do Triássico Médio do Sul do Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 7(2):289-300

DE RICQLÈS, A.; PADIAN, K.; HORNER, J. R. 2004. The “message” of bone tissue in Palaeoherpetology. *Ital. J. Zool. (suppl. 1)*, 3-12

DE RICQLÈS, A. 2007. 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 of palaeohistology and comparative histology of bone. *C. R. Palevol*. 6, 591-601

FRANCILLON-VIEILLOT, H.; BUFFRÉNIL, V. DE.; CASTANET, J.; GERANDIE, J.; MEUNIER, F. J.; SIRE, J. Y.; ZYLBERBERG, L. L.; DE RICQLÈS, A. J. 1990. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. In: CARTER, J. G. (Ed). *Skeletal biomineralization: Patterns, process and evolutionary trends*. New York: Van Nostrand Reinhold, p. 471-530

FRANCISCHINI, H. R. Filho 2014. Paleobiologia de *Jachaleria candelariensis* Araújo & Gonzaga, 1980 e comentários sobre a termorregulação em Dicynodontia. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. Dissertação de Mestrado, 147p.

FRÖBISCH, J. 2008. Global Taxonomic Diversity of Anomodonts (Tetrapoda, Therapsida) and the Terrestrial Rock Record Across the Permian-Triassic Boundary. PLoS ONE 3(11): e3733. DOI:10.1371/journal.pone.0003733

FRÖBISCH, J. 2009. Composition and similarity of global anomodont-bearing tetrapod faunas. Earth-Sciences Reviews 95: 119-157

GREEN, J. L.; SCHWEITZER, M. H.; LAMM, E. 2010. Limb Bone Histology and Growth in *Placerias hesternus* (Therapsida: Anomodontia) from the Upper Triassic of North America. Palaeontology, vol. 53, part 2, pp. 347-364

HOLZ, M. & SCHULTZ, C. L. 1998. Taphonomy of the Brazilian Triassic paleoherpetofauna: fossilization mode and implications for morphological studies. Lethaia, 31: 335-345

HORN, B. L. D.; MELO, T. M.; SCHULTZ, C. L.; PHILIPP, R. P.; KLOSS, H. P.; GOLDBERG, K. 2014. A new third-order sequence stratigraphic framework applied to the Triassic of the Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil, based on structural, stratigraphic and paleontological data. Journal of South American Earth Sciences 55: 123-132

HORNER, J. R. & GORMAN, J. 1988. Digging Dinosaurs. New York: Workman, 210p.

HORNER, L.; RICQLÈS, A. J. DE; PADIAN, K. 2000. The bone histology of the hadrosaurid dinosaur *Maiasaura peeblesorum*: growth dynamics and physiology based on an ontogenetic series of skeletal elements. Journal of Vertebrate Paleontology, v. 20, p. 15-129.

HORNER, J.; DE RICQLÈS, A. J.; PADIAN, K. 2001. Comparative osteohistology of some embryonic and perinatal archosaurs: developmental and behavioral implications for dinosaurs. Paleobiology, v. 27, p. 39-58

JANVIER, P. 1996. Early vertebrates. Oxford University Press, Oxford, p. 393

JUNQUEIRA, L. C. & CARNEIRO, J. 2004. Histologia Básica: texto & atlas. São Paulo: São Paulo, 10^aed., 554 p.

KAMMERER, C. F., ANGIELCZYK, K. D.; FRÖBISCH, J. 2011. A comprehensive taxonomic revision of *Dicynodon* (Therapsida, Anomodontia) and its implication for dicynodont phylogeny, biogeography and biostratigraphy. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31 (6): 1-158

KLEIN, N.; HOUSSAYE, A.; NEENAN, J. M.; SCHEYER, T. M. 2015. Long bone histology and microanatomy of Placodontia (Diapsida: Sauropterygia). *Contributions to Zoology*, 84 (1)

KÖHLER, M.; MORATALLA, N. M.; AANES, R.; JORDANA, X. 2012. Seasonal bone growth and physiology in endotherms shed light on dinosaur physiology. *Nature*, v.487

LAURIN, M. 2011. A preliminary biography of Armand de Ricqlès (1938-), the great synthesizer of bone histology. *Comptes Rendus Palevol*, vol. 10, Issue 5, pg. 293-301

LUCAS, S. G. 2001. Age and correlation of Triassic tetrapod assemblages from Brazil. *Albertiana*, 26: 13-20.

MACHADO, M. 1992. Estudo taxonômico-populacional dos dicinodontes com presas do RS mediante o emprego da análise discriminante canônica (independente do tamanho). Dissertação (Mestrado em Geociências). Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre/RS

MAISCH, M. W. 2001. Observation on Karoo and Gondwana vertebrates. Part 2: a new skull reconstruction of *Stahleckeria potens* von Huene, 1935 (Dicynodontia, Middle Triassic) and a reconsideration of kannemeyeriiform phylogeny. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 220(1): 127-152

MARSICANO, C. A.; MANCUSO, A. C.; PALMA, R. M.; KRAPOVICKAS, V. 2010. Tetrapod tracks in a marginal lacustrine setting (Middle Triassic, Argentina):

Taphonomy and significance. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 291, 388-399

MORATO, L. 2006. *Dinodontosaurus* (Synapsida, Dicynodontia): reconstituições morfológicas e aspectos biomecânicos. Dissertação (Mestrado). Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências. Programa de Pós-Graduação em Geociências. Porto Alegre, RS.

PADIAN, K. 2011. Vertebrate palaeohistology then and now: A retrospective in the light of the contributions of Armand De Ricqlès. *Comptes Rendus Palevol* 10, 303-309

RAY, S.; BOTHA, J.; CHINSAMY, A. 2004. Bone histology and growth patterns of some nonmammalian therapsids. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24 (3):634-648

RAY, S. & CHINSAMY, A. 2004. *Diictodon feliceps* (Therapsida, Dicynodontia): bone histology, growth, and biomechanics. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 24, n. 1, p. 180-194

RAY, S., CHINSAMY, A.; BANDYOPADHYAY, S. 2005. *Lystrosaurus murrayi* (Therapsida, Dicynodontia): bone histology, growth and lifestyle adaptations. *Palaeontology* 48:1169–1185

_____ ; MUKHERJEE, D.; BANDYOPADHYAY, S. 2009. Growth patterns of fossil vertebrates as deduced from bone microstructure: case studies from India. *Journal of Bioscience* 34, 661-672

_____ ; BANDYOPADHYAY, S.; APPANA, R. 2010. Bone Histology of a Kannemeyeriid Dicynodont *Wadiasaurus*: Paleobiological Implications. Chapter 5: New Aspects of Mesozoic Biodiversity, 73, S. Bandyopadhyay (ed.). Springer-Verlag Berlin Heidelberg.

RICQLÈS, A. J.; PADIAN, K.; HORNER, J. R. 2003. On the bone histology of some Triassic pseudosuchian archosaurs and related taxa. *Annales de Paléontologie*, v. 89, p. 67–101

RUBIDGE, B. & SIDOR, C. A. 2001. Evolutionary Patterns Among Permo-Triassic Therapsids. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32:449-80

SEBENS, K. P. 1987. The ecology of indeterminate growth in animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18:371-407

SCANNELLA, J. B. & HORNER, J. R. 2011. "Nedoceratops": An example of a Transitional Morphology. *PLoS ONE* 6(12): e28705. DOI: 10.1371/journal.pone.0028705

SCHERER, C. M. S.; FACCINI, U. F.; BARBERENA, M. C.; SCHULTZ, C. L.; LAVINA, E. L. 1995. Bioestratigrafia da Formação Santa Maria: utilização das cenozonas como horizontes de correlação. *Comunicações do Museu de Ciência e Tecnologia. UBEA/PUCRS, Série Ciência Terra*, 1:33-42.

SCHWARCZ, H. P.; HEDGES, R. E. M.; IVANOVICH, M. 1989. Editorial comments on the First International Workshop on Fossil Bone. *Applied Geochemistry*, Vol. 4, pp. 211-213

SURKOV, M. V.; KALANDADZE, N. K.; BENTON, M. J. 2005. *Lystrosaurus georgi*, a dicynodont from the Lower Triassic of Russia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25(2): 402-413

THULBORN, T. & TURNER, S. 2003. The last dicynodont: an Australian Cretaceous relict. *51 Proc. R. Soc. Lond. B.* 270, 985-993

VEGA-DIAS, C.; MAISCH, M. W.; SCHULTZ, C. L. 2004. A new phylogenetic analysis of Triassic dicynodonts (Therapsida) and the systematic position of *Jachaleria candelariensis* from the Upper Triassic of Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 231(2): 145-166

WALTHER, M. & FRÖBISCH, J. 2013. The quality of the fossil record of anomodonts (Synapsida, Therapsida). *Comptes Rendus Palevol*, DOI: 10.1016/j.crpv.2013.07.007

WOODWARD, H. N.; HORNER, J. R.; FARLOW, J. O. 2014. Quantification of intraskeletal histovariability in *Alligator mississippiensis* and implications for vertebrate osteohistology. PeerJ 2:e422; DOI 10.7717/peerj.422. 2014.

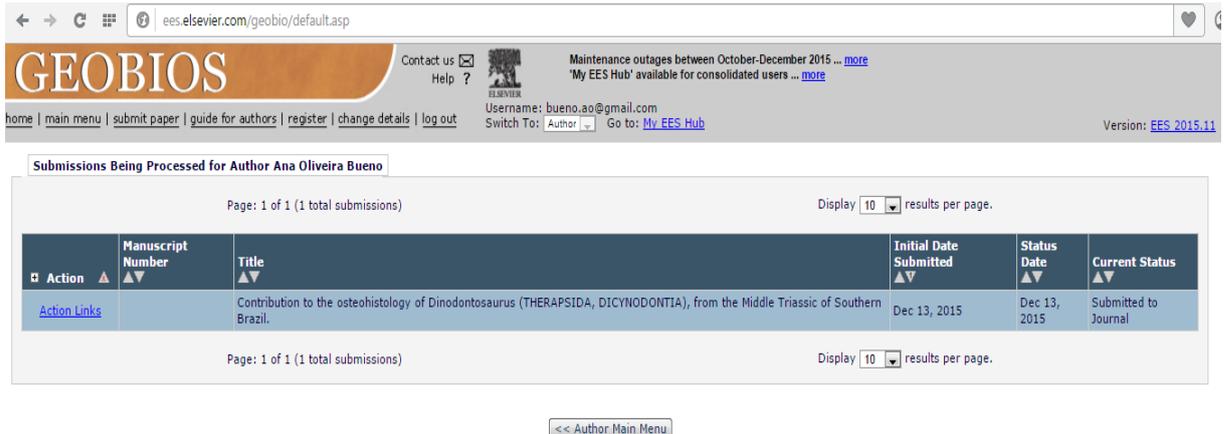
ZERFASS, H. 2003. História Tectônica e Sedimentar do Triássico da Bacia do Paraná (Rio Grande do Sul, Brasil) e Comparação Geológica com as Bacias de Ischigualasto e de Cuyo (Argentina). Tese de Doutorado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências, Programa de Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre, RS.

PARTE II

Artigo

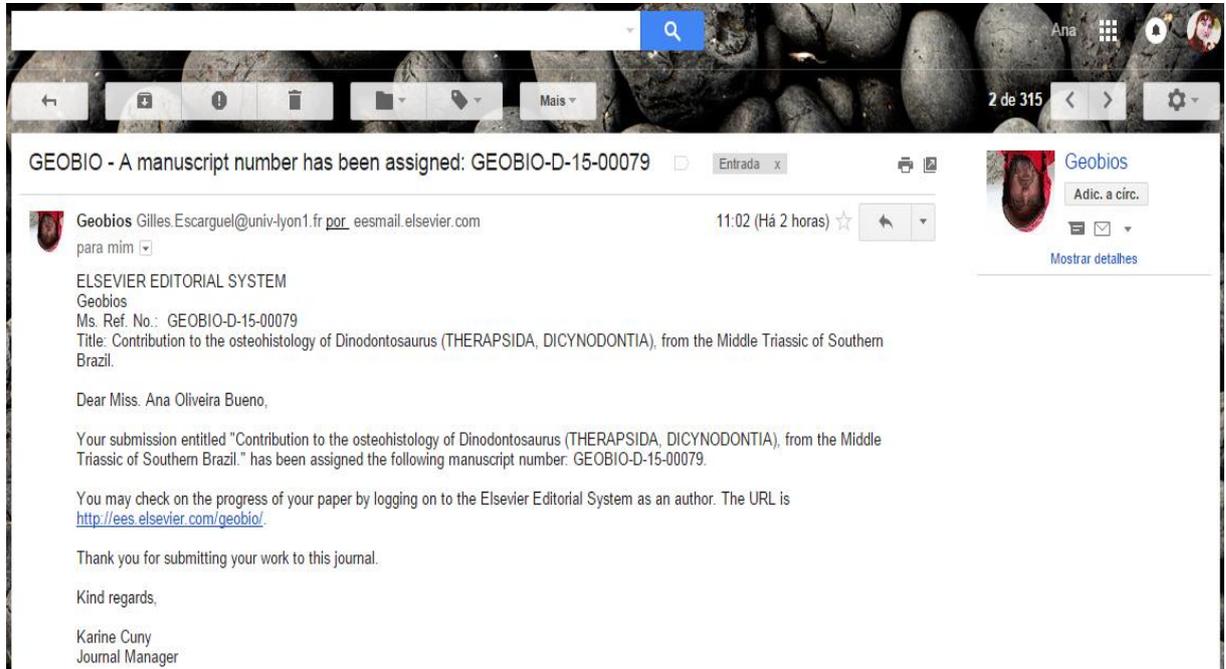
7. ARTIGO

Comprovante de submissão no periódico *Geobios* do artigo *Contribution to the osteohistology of Dinodontosaurus (THERAPSIDA, DICYNODONTIA), from the Middle Triassic of Southern Brazil.*



The screenshot shows the Elsevier EES Hub interface. At the top, there is a navigation bar with the 'GEOBIOS' logo and user information for 'bueno.ao@gmail.com'. Below this, a section titled 'Submissions Being Processed for Author Ana Oliveira Bueno' displays a table of submissions. The table has columns for Action, Manuscript Number, Title, Initial Date Submitted, Status Date, and Current Status. One submission is listed with the title 'Contribution to the osteohistology of Dinodontosaurus (THERAPSIDA, DICYNODONTIA), from the Middle Triassic of Southern Brazil.' and a status of 'Submitted to Journal'. A button '<< Author Main Menu' is located below the table.

Action	Manuscript Number	Title	Initial Date Submitted	Status Date	Current Status
Action Links		Contribution to the osteohistology of Dinodontosaurus (THERAPSIDA, DICYNODONTIA), from the Middle Triassic of Southern Brazil.	Dec 13, 2015	Dec 13, 2015	Submitted to Journal



The screenshot shows an email from Geobios. The subject line is 'GEOBIO - A manuscript number has been assigned: GEOBIO-D-15-00079'. The email body contains the following text:

ELSEVIER EDITORIAL SYSTEM
Geobios
Ms. Ref. No.: GEOBIO-D-15-00079
Title: Contribution to the osteohistology of Dinodontosaurus (THERAPSIDA, DICYNODONTIA), from the Middle Triassic of Southern Brazil.

Dear Miss. Ana Oliveira Bueno,

Your submission entitled "Contribution to the osteohistology of Dinodontosaurus (THERAPSIDA, DICYNODONTIA), from the Middle Triassic of Southern Brazil." has been assigned the following manuscript number: GEOBIO-D-15-00079.

You may check on the progress of your paper by logging on to the Elsevier Editorial System as an author. The URL is <http://ees.elsevier.com/geobio/>.

Thank you for submitting your work to this journal.

Kind regards,
Karine Cuny
Journal Manager

Cover letter

Because of their large geographical distribution and temporal existence, there are many studies that describe and discuss the bone microstructure and physiology of a wide quantity of dicynodonts species. This kind of study provides a great opportunity to explore growth rates changes and strategies inside a lineage with such long existence and varied sizes. However, the southern Brazil dicynodont genera have not received this attention, despite being studied in other aspects, such as morphological and biomechanical. There is a relatively high abundance of fossil materials of *Dinodontosaurus*, from Middle Triassic of Rio Grande do Sul State, providing a chance to realize a paleohistological study and infer about their physiological aspects. This study objective do a preliminary description of a material sample of *Dinodontosaurus*, and compare the structure patterns with other taxa of the clade through bibliography, contributing to the amount of paleohistological knowledge of DICYNODONTIA.

1 **Contribution to the osteohistology of *Dinodontosaurus* (THERAPSIDA,**
2 **DICYNODONTIA), from the Middle Triassic of Southern Brazil.**

3

4 ANA DE OLIVEIRA BUENO* [a] and CESAR LEANDRO SCHULTZ [a]

5 * bueno.ao@gmail.com

6 [a] Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Departamento de Paleontologia e

7 Estratigrafia, Av. Bento Gonçalves 9500, 91540-000, Porto Alegre RS, Brazil

8

9 The present study shows an osteohistological description of some postcranial bones of
10 *Dinodontosaurus*, a medium-to-large size dicynodont species from Middle Triassic
11 (*Dinodontosaurus* Assemblage Zone) of Rio Grande do Sul, Brazil, founded in
12 outcrops of the Santa Maria Formation. The method used was the analysis of
13 histological slides of postcranial bones of a set of *Dinodontosaurus* specimens. The
14 bones analyzed present a fibrolamellar type of bone tissue as major matrix, with some
15 subtypes appearing in some samples. Growth lines are absent in all juvenile fragments,
16 but appears in the adult ones. One of the adult fragments seems to have an External
17 Fundamental System. Also, it was observed secondary reconstruction in adult samples
18 and a thick cortex in all histological slides in which Relative Bone Wall Thickness can
19 be calculated. All these features were already been observed in other species of
20 DICYNODONTIA, indicating that the external morphological similarity presented by
21 the components of the group is also reflected in their bone histology. Physiological
22 interpretations taken from the histological data obtained include an accelerated
23 metabolism and rapid osteogenesis, when compared with basal therapsids. The relative
24 thick cortex, allied to the presence of powerful limbs provided with flattened ungual

25 phalanxes and also taphonomic data indicate that *Dinodontosaurus*, even having a
26 relative great body size, maintained some kind of digger behavior in its lifestyle.

27

28 **Key words:** Osteohistology, DICYNODONTIA, *Dinodontosaurus*, Middle Triassic,
29 growth patterns.

30

31 **1. Introduction**

32

33 Paleohistology, nowadays, is a very promising field, bringing valuable
34 information about some biological aspects of an individual or clade, such as growing
35 rates, age, growing patterns, ontogenetic changes, physiological strategies,
36 biomechanics and phylogenetics relationships (Ray et al., 2004, 2009, 2010, Chinsamy-
37 Turan, 2005, Botha-Brink and Angielczyk, 2010, Green et al., 2010).

38 Paleohistological studies in synapsids has grown tremendously in the past few
39 years. The results of these researches have shown that the clade developed a great
40 diversity of grown strategies and a wide range of osteohistological features (Ray et al.,
41 2004, 2009). These include primarily a tendency on increase metabolic rates. Basal
42 synapsids (known informally by “pelicosaur”) had a cyclical and low bone growth,
43 similar to basal tetrapods, as indicated by a poorly vascularized cortex. However, bones
44 with a highly vascularized matrix, related with rapid osteogenesis, are common in long
45 bones of non-mammalian therapsids (Ray et al., 2004). Although the bone deposition is
46 cyclically interrupted in many groups, the general growth rate in this clade is better
47 comparable to that of mammals than to basal tetrapods (Green et al., 2010).

48 The DICYNODONTIA Owen, 1860a, an extinct therapsid lineage, is widely
49 study in what concern morphological, phylogenetic and taxonomical aspects (Chinsamy

50 and Rubidge, 1993, Botha-Brink and Angielczyk, 2010), because of their cosmopolitan
51 distribution and relevance in biostratigraphy, their long-term existence, phylogenetic
52 diversity and to be Permo-Triassic boundary survivors. Paleohistological studies (e.g.
53 Botha-Brink and Angielczyk, 2010, Green et al., 2010, Chinsamy-Turan, 2012) reported
54 some common characteristics for the entire group, such as the presence of fibrolamellar
55 bone tissue (which indicates rapid osteogenesis), variable incidence of growth lines
56 (pointing to periods of low or arrested growth) and thick cortices. In the ontogenetic
57 development, the juvenile stages have an accelerated growth followed by a slowdown,
58 possibly when they reach sexual maturity (Chinsamy-Turan, 2012).

59 Several taxa have had their microstructure described, including Permian (e.g.
60 *Diictodon*) and Triassic (e.g. *Wadiasaurus* and *Lystrosaurus*.) species. A fibrolamellar
61 matrix already appears in basal forms of dicynodonts (e.g. *Eodicynodon*), indicating
62 that the rapid growth strategy was adopted early in the clade, but apparently exists a
63 tendency to enhance this strategy along the group history. With the exception of genus
64 *Eodicynodon*, it is possible to see a considerable rise in the size of vascular channels,
65 which are responsible for bone nutrition, and related to the increase of metabolic rate.
66 Among the species that have these enlarged vascular channels (e.g. *Aulacephalodon*,
67 *Dicynodon* and *Kannemeyeria*) is *Lystrosaurus*, whose capacity of rapid growing could
68 be one of the responsible for the diversity recovery of the clade in Early Triassic
69 (Chinsamy-Turan, 2012).

70 Despite the substantial quantity of histologic studies within dicynodonts, the
71 southern Brazil genera did not have this attention so far. There is a considerable amount
72 of fossil material assigned to *Dinodontosaurus* Romer, 1943, providing an opportunity
73 of study the bone microstructure of these extinct animals.

74 *Dinodontosaurus* is a medium-to-large size species of dicynodont, reaching
75 approximately 2 meters long and 300 kilos. Their bodies were robust, with the anterior
76 members in a sprawling posture and the posterior members in an upper posture. As all
77 the members of the clade, they had the pre-maxilla and anterior portion of the maxilla in
78 a beak format, which probably was covered with corneal processes. Except for the most
79 basal forms (such as *Endothiodon*), dicynodonts do not have post-canine teeth, but had
80 a well-developed canine, including *Dinodontosaurus* (the most derived forms lost this
81 feature and stay only with the caniniform process of the maxilla). The fossils of this
82 species are found in sediments dated from Middle Triassic (specifically Ladinian) and
83 located in outcrops of Brazil and Argentina. The materials of this study are original
84 from basal layers of the Santa Maria Formation, Brazil (Morato, 2006).

85 The taxonomy of the genus *Dinodontosaurus* is problematic and have a
86 complex history, with several interpretations that difficult a more objective decision
87 about the status of the species (Lucas, 1992, Lucas and Harris, 1996, Morato, 2006).
88 Here we assume that all known specimens of *Dinodontosaurus* constitute a single
89 species (whichever be the species name considered as valid). From that, we also assume
90 that the samples analyzed are representative of this single species.

91

92 **2. Material and Methods**

93

94 The method used to get the histological slides was based on the study of
95 Chinsamy and Raath (1992). The specimens were chosen from the paleontological
96 collection of the Laboratório de Paleontologia de Vertebrados of Universidade Federal
97 do Rio Grande do Sul (UFRGS-PV-nº-T) and Laboratório de Paleovertebrados of
98 Museu de Ciências Naturais of Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (MCN-

99 PV-n°). Despite the great amount of bones assigned to *Dinodontosaurus* in the referred
100 collections, the relatively low sampling here presented is due to the rarity of elements
101 with good microstructure preserved, because of the high level of calcite
102 permineralization founded in fossils of the Santa Maria Formation, which usually
103 destroy the bone internal structure (Holz and Schultz, 1998). The selected elements
104 include different bones in distinct ontogenetic stages, mainly from juvenile specimens.
105 They were photographed with a digital camera Canon Power Shot SX 110S and
106 measured with a caliper rule (Table 1). The cuts were made, in the case of long bones,
107 in the middle of the diaphysis, or in the nearest point from that, with a small saw,
108 manually.

109

110 -----

111 Table 1 near here

112 -----

113

114 The cut fragments were then immersed in resin Aradur HY and Araldite GY279,
115 and, after hardened, one side was sanded and polished to be fixed in a petrographic
116 slide. After this step, the sample was chopped with the machine Discoplan TS, from the
117 Laboratório de Preparação de Amostras do Instituto de Geociências of UFRGS. The
118 final process was made manually, decreasing the thickness of the histological slide with
119 fine sandpaper. The analysis was made with the petrographic microscope Zeiss Axio
120 Scope A1, with zoom of 60x, and the photos taken with an AxioCam ERC 5S, coupled
121 in the microscope and linked to a computer with the software Axio Vision.

122

123 **3. Results**

124

125 The characteristics that could be observed in the histological slides of
126 *Dinodontosaurus* fossils elements is the same described for the DICYNODONTIA
127 clade as a whole. Laminar fibrolamellar bone tissue (Fig.1A,C) and high vascularization
128 are present in all specimens analyzed. Radial and plexiform bone tissues, subtypes of
129 the fibrolamellar matrix, were also found in the juvenile radius (UFRGS-PV-0113-T)
130 (Fig.1B) and one of the adult ribs (MCN-PV-10248) (Fig.1D), respectively.

131

132 -----

133 Figure 1 near here

134 -----

135

136 Dense haversian tissue was observed in the other adult rib specimen (UFRGS-
137 PV-1231-T) (Fig.2B). Growth lines were found in both adult ribs (Fig.2A,C,D), but are
138 absent in all the juvenile specimens.

139

140 -----

141 Figure 2 near here

142 -----

143

144 Unfortunately, the only available adult humerus sample (MCN-PV-10251)
145 didn't have a good internal preservation, which brought some difficulties to the
146 analysis. Nevertheless, it seems to show an accumulation of growth lines in the
147 periosteal region of the cortex (Fig.3B), as well as a decrease in the vascular channels.
148 The adult rib UFRGS-PV-1231-T also presented these features (Fig.3A). It suggests the

149 presence of an EFS (External Fundamental System), which is related to the individual
150 growth slowdown due to sexual maturity. Also, it was observed in the adult humerus a
151 high accumulation of Sharpey's Fibers (Fig.3B). The presence of EFS has already been
152 observed in at least two dicynodont species, *Placerias* (Green et al., 2010 apud
153 Chinsamy-Turan, 2012) and *Kannemeyeria* (Chinsamy-Turan, 2012), and appears to
154 occur together with a dense quantity of Sharpey's Fibers (Woodward, 2014). These
155 fibers are fine marks in the periosteal region of the cortex made by the tendons
156 connections in the bone matrix, providing muscular sustentation, and has been observed
157 in high quantity in regions where the periosteal mineralization is stagnated (Francillon-
158 Vieillot et al. 1990).

159

160 -----

161 Figure 3 near here

162 -----

163

164 The RBT (Relative Bone wall Thickness) is defined by the 30% Wall's Principle
165 (1983), nowadays used to infer life habits such as aquatic, semiaquatic and fossorial in
166 extant and extinct animals (Botha, 2003, Botha-Brinck and Angielczyk, 2010). This
167 feature was calculated in the samples of this study following the method of Botha and
168 Chinsamy (2004), which is obtained by measuring the diameters of the whole section,
169 the thickness of the cortex and put in a mathematical formula ($RBT = T/D \times 100$, where
170 "T" is the sum of four measurements of the cortical thickness, and "D" is the arithmetic
171 sum of the two measurements of sectional diameter). However, because of the non-
172 optimal preservation of the microstructure, the measurements taken were approximated,
173 and in some too fragmentary specimens it was not possible. Nevertheless, it can be seen

174 in Table 1 that in all the samples the measured RBT value was about 30%, obeying the
175 Wall's Principle and befitting with the pattern described to DICYNODONTIA clade.

176

177 **4. Discussion**

178

179 The main physiological and paleoecological interpretations about dicynodonts
180 (sensu Green et al., 2010) as a whole are: an increase of the metabolic and growth rates,
181 both ontogenetic and phylogenetic, because of the large presence of the fibrolamellar
182 bone tissue and high vascularization of the matrix, which indicates a rapid osteogenesis
183 and a bigger blood supply, respectively; the influence of the ambient and/or endogenic
184 rhythms in the osteogenesis, due to the presence of growth lines, which is related to
185 slow or arrested growth for scarcity of resources, hormonal regulation or sexual
186 maturity; semiaquatic and/or fossorial lifestyles, for the relatively high cortical
187 thickness, commonly associated to these behaviors.

188 Among all of this, the most common feature observed in dicynodonts is the
189 predominance of fibrolamellar bone tissue highly vascularized, presenting some
190 variation in its subtypes (like laminar, radial or plexiform arrangement) (Chinsamy-
191 Turan, 2012). The samples of this study show this general pattern, with all the bones
192 having laminar fibrolamellar matrix, and the occasional appearances of subtypes like
193 radial and plexiform bone tissue. The radial type is considered indicative of an even
194 more accelerated growth, commonly observed in juveniles, as the sample presented here
195 (UFRGS-PV-0113-T). Yet the plexiform type is somewhat less accelerated, observed
196 here in an adult rib histological slide (MCN-PV-10248).

197 With respect to the growth lines, the dicynodonts studied in previous works
198 presented uninterrupted bone matrix in the juvenile ontogenetic stages, with the lines

199 appearing only in more advanced stages of life, varying the time of the appearance
200 depending on genera. In most cases these appeared when the individual reached about
201 50% of the adult size (e.g. *Lystrosaurus* and *Kannemeyeria*, sensu Botha-Brinck and
202 Angielczyk, 2010), but in others genera it occurs only after 70% of adult size (e.g.
203 *Diictodon*, sensu Ray and Chinsamy, 2004). Also, it has been observed parallel-fibered
204 bone tissue, related to a slowdown in growth, in the peripheral region of the cortex of
205 large-sizes genera (e.g. *Placerias*, sensu Green et al. 2010), possibly suggesting the
206 reach of sexual maturity (Chinsamy-Turan, 2012). It is possible that the structure
207 observed in the adult humerus sample (MCN-PV-10251), here interpreted as an EFS, is
208 a beginning of parallel-fibered matrix deposit, but it will be necessary a more
209 representative sampling of adult bones to this question.

210 Regarding the 30% Wall's Principle cortical thickness, this measurement must be
211 considerate as an approximate minimum indicative. Magwene (1993, apud Chinsamy-
212 Turan, 2012) examined the cortical thickness of several extant taxa with different life-
213 habits, such as semi-aquatic crocodylians, terrestrial mammals and arboreal/fossorial
214 mammals and lizards, and found, besides the expected results (thick cortex for semi-
215 aquatic and thin for terrestrial), that the arboreal/fossorial mammals and lizards
216 presented cortical thickness around 30%, varying for more or for less (e.g. 28% for
217 some fossorial mammals). The results of this study show that *Dinodontosaurus* remain
218 close to the Wall's Principle, at least for the juvenile samples.

219 Botha-Brink and Angielczyk (2010) examined ten different dicynodont genera,
220 and, in what concern the cortical thickness, they observed that the RBT exceeds the
221 30% both in adult and subadults individuals, independently of the size. Since that there
222 is evidence for fossorial behavior in many genera (for example, articulated individuals
223 found inside burrows, sensu Smith, 1987), this feature is interpreted as an extra support

224 for the bone during excavation. However, the large size species are commonly
225 considered as grazers, possibly not being active diggers. Yet, considering the thick
226 cortex and other morphological features (as the big and wide ungual phalanges) present
227 in both little and large size genera, it is possible suppose that the digger habit have
228 remained in all dicynodont history, diversifying in influence depending on the taxa
229 (Chinsamy-Turan, 2012). However, there are some fossil evidences which could
230 indicate that, in at least two large-size dicynodont genera (*Dinodontosaurus*, from
231 Brazil, and *Parakannemeyeria*, from China), the digger habit still existed in an active
232 way. For both taxa, monotypic and monospecific juvenile associations composed by 10
233 and 9 specimens, respectively, were found, whose individuals are virtually complete,
234 articulated and with dorso-ventral crush. The taphonomic interpretations indicate that
235 these juveniles probably die in an abrupt burial, possibly because the collapse of a
236 subterranean shelter (Bueno, 2012).

237 All these histological features (except, maybe, the thick cortex) are also present
238 in other therapsid groups (such as gorgonopsians, therocephalians and cynodonts) (Ray
239 et al., 2004) so that they can be considered plesiomorphic for therapsida.

240

241 **5. Conclusion**

242

243 The basic physiologic strategy adopted by dicynodonts early in their history was
244 a more accelerated metabolism and rapid growth, if compared with basal tetrapods, at
245 least in the juvenile ontogenetic stages. From here, the growth rates diversify inside de
246 clade. Besides, they had a reasonably thick cortex, related to the life habits, such as
247 aquatic, semiaquatic or fossorial. It is possible that the more derivate and large-sized

248 genera, who also have this feature, maintained it for having one of these behavior or for
249 a plesiomorphy inside the clade.

250 *Dinodontosaurus* doesn't seem to be an exception. The samples presented here
251 shows that the major type of bone matrix is fibrolamellar, well vascularized, the same
252 described to DICYNODONTIA, and it is related to the increase of metabolic rates and
253 rapid growth. This is also supported for the absence of growth lines in the juvenile's
254 samples. As seen in other dicynodont genera, it is possible that the young adult
255 individuals had a growth slowdown, due to appearance of growth lines and possibly an
256 EFS, but this last feature needs additional analyses to be corroborated. Also, the RBT
257 percentage calculated in almost all histological slides is befitting to the 30% Wall's
258 Principle, added to the presence of powerful limbs provided with flattened ungual
259 phalanxes and the occurrence of a taphocoenosis indicative of rapid burial by collapsing
260 of a shelter indicates that *Dinodontosaurus* maintained some kind of digger behavior in
261 its lifestyle.

262

263 **Acknowledgements**

264

265 We thank to Fábio Veiga and Marina Soares, for help and knowledge given
266 along the production of this paper, to Juliano Rodrigues, technician of the samples
267 laboratory of UFRGS who help make the histological slides, and to CNPq for the
268 financial support.

269

270 **References**

271

- 272 Botha, J., 2003. Biological aspects of the Permian dicynodont *Oudenodon* (Therapsida,
273 Dicynodontia), deduced from bone histology and cross-sectional geometry.
274 *Palaeontologia Africana*, 39:37-44
- 275 Botha, J., Chinsamy, A., 2004. Growth and life habits of the Triassic cynodont
276 *Trirachodon*, inferred from bone histology. *Acta Palaeontologica Polonica* 49
277 (4): 619-627
- 278 Botha-Brink, J., Angielczyk, K.D., 2010. Do extraordinarily high growth rates in
279 Permo-Triassic dicynodonts (Therapsida, Anomodontia) explain their success
280 before and after the end-Permian extinction? *Zoological Journal of the Linnean*
281 *Society*, 160, 341-365
- 282 Bueno, A.O., 2012. Evidências de gregarismo e construção de toca em
283 *Dinodontosaurus turpior* (Therapsida, Anomodontia) do Triássico Médio do Rio
284 Grande do Sul, Brasil. Bacharelado em Ciências Biológicas [Evidence of
285 gregarism and underground shelter building in *Dinodontosaurus turpior*
286 (Therapsida, Anomodontia) from Middle Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil].
287 Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. Undergraduate
288 degree Term Paper [in Portuguese] [unpublished].
- 289 Chinsamy, A., Raath, M.A., 1992. Preparation of fossil bone for histological
290 examination. *Palaeontologia Africana* 29: 39-44
- 291 Chinsamy, A., Rubidge, B.S., 1993. Dicynodont (Therapsida) bone histology:
292 phylogenetic and physiological implications. *Palaeontologia Africana* 30: 97-
293 102
- 294 Chinsamy-Turan, A., 2005. The microstructure of dinosaur bone. Baltimore, Maryland:
295 Johns Hopkins University Press
- 296 Chinsamy-Turan, A.(org.), 2012. Forerunner of mammals. Indiana University Press

- 297 Francischini, H.R.Filho, 2014. Paleobiologia de *Jachaleria candelariensis* Araújo &
298 Gonzaga, 1980 e comentários sobre a termorregulação em Dicynodontia
299 [Paleobiology of *Jachaleria candelariensis* Araújo and Gonzaga, 1980, and
300 comments about Dicynodontia thermoregulation]. Programa de Pós-Graduação
301 em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande
302 do Sul, Porto Alegre. Master degree Thesis [in portuguese] [unpublished].
- 303 Green, J.L., Schweitzer, M.H., Lamm, E., 2010. Limb Bone Histology and Growth in
304 *Placerias hesternus* (Therapsida: Anomodontia) from the Upper Triassic of
305 North America. *Palaeontology*, vol. 53, part 2, pp. 347-364
- 306 Holz, M., Schultz, C.L., 1998. Taphonomy of the Brazilian Triassic paleoherpetofauna:
307 fossilization mode and implications for morphological studies. *Lethaia*, 31: 335-
308 345
- 309 Horner, L., Ricqlès, A. J. De, Padian, K., 2000. The bone histology of the hadrosaurid
310 dinosaur *Maiasaura peeblesorum*: growth dynamics and physiology based on an
311 ontogenetic series of skeletal elements. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v.
312 20, p. 15-129.
- 313 Lucas, S. G., 1992. Case 2807: *Dinodontosaurus* Romer, 1943 (Reptilia, Synapsida):
314 proposed conservation. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, 49(1): 52-54
- 315 _____ and Harris, S. K., 1996. Taxonomic and biochronological significance of
316 specimens of the Triassic dicynodont *Dinodontosaurus* Romer 1943 in the
317 Tübingen collection. *Paläontologische Zeitschrift*, 70(3-4): 603-622
- 318 Morato, L., 2006. *Dinodontosaurus* (Synapsida, Dicynodontia): reconstituições
319 morfológicas e aspectos biomecânicos *Dinodontosaurus* (Synapsida,
320 Dicynodontia): morphological reconstructions and biomechanical aspects].
321 Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências. Programa

- 322 de Pós- Graduação em Geociências. Porto Alegre, RS. Master degree
323 Thesis [in Portuguese] [unpublished].
- 324 Padian, K., 2011. Vertebrate palaeohistology then and now: A retrospective in the light
325 of the contributions of Armand De Ricqlès. *Comptes Rendus Palevol* 10, 303-
326 309
- 327 Ray, S., Botha, J., Chinsamy, A., 2004. Bone histology and growth patterns of some
328 nonmammalian therapsids. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24 (3):634-648
- 329 _____, Mukherjee, D., Bandyopadhyay, S., 2009. Growth patterns of fossil vertebrates
330 as deduced from bone microstructure: case studies from India. *Journal of*
331 *Bioscience* 34, 661-672
- 332 _____, Bandyopadhyay, S., Appana, R., 2010. Bone Histology of a Kannemeyeriid
333 Dicynodont *Wadiasaurus*: Paleobiological Implications. Chapter 5: New
334 Aspects of Mesozoic Biodiversity, 73, S. Bandyopadhyay (ed.). Springer-Verlag
335 Berlin Heidelberg
- 336 Schwarcz, H.P., Hedges, R.E.M., Ivanovich, M., 1989. Editorial comments on the First
337 International Workshop on Fossil Bone. *Applied Geochemistry*, Vol. 4, pp. 211-
338 213
- 339 Smith, R., 1987. Helical burrows casts of the therapsid origin from the Beaufort Group
340 (Permian) of South Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*,
341 60: 155-170

342

343 **Table and Figures captions**

344

345 **Table 1.** Selected samples for osteohistological analysis, with information about
346 registration number, type of element, dimensions, ontogenetic stage and RBT values.

347

348 **Figure 1.** Histological photomicrographs of *Dinodontosaurus* fossil elements, showing
349 the bone matrix patterns founded. Laminar fibrolamellar bone tissue is observed in **A**
350 (juvenile tibia, UFRGS-PV-0112-T) and **C** (juvenile fibula, UFRGS-PV-0112-T);
351 Radial type is also present in **B** (juvenile radius, UFRGS-PV-0113-T), and plexiform
352 type in **D** (adult rib, MCN-PV-10248).

353

354 **Figure 2.** Histological photomicrographs of *Dinodontosaurus* fossil elements, showing
355 growth lines in **A**, **C** and **D** (dark arrows) and dense haversian tissue in **B** (two
356 secondary osteons are highlighted by dotted lines). All photos are from adult ribs
357 samples (**A** and **B**: UFRGS-PV-1231-T; **C** and **D**: MCN-PV-10248).

358

359 **Figure 3.** Histological photomicrographs of a rib (**A**, UFRGS-PV-1231-T) and humerus
360 (**B**, MCN-PV-10251) from adult individuals of *Dinodontosaurus*. The highlighted area
361 in both photos indicated growth lines (with some of these marked by dark arrows),
362 which could be an EFS in formation. Also, in **B** it is possible to see a dense quantity of
363 Sharpey's Fibers (the large amount of grooves presented in the highlighted area).

Specimen number	Type of element	Length (mm)	Section diameter (mm)	Ontogenetic stage	RBT (%)
UFRGS-PV-0076-T	femur	47,0	7,0	Early juvenile	18,8
UFRGS-PV-0112-T	tibia	99,0	21,5	Late juvenile	27,7
UFRGS-PV-0112-T	fibula	85,0	10,0	Late juvenile	34,7
UFRGS-PV-0113-T	ulnae	99,0	17,9	Late juvenile	29,5
UFRGS-PV-0113-T	radius	89,0	16,0	Late juvenile	22,5
UFRGS-PV-0131-T	rib	-	9,0	Late juvenile	13,0
UFRGS-PV-1231-T	rib	-	28,7	Adult	-
MCN-PV-10251	humerus	-	60,2	Adult	-
MCN-PV-10248	rib	-	22,0	Adult	-

