

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

Rodrigo Carrilho do Rêgo Barros

**OS PROCESSOS HETEROCRÔNICOS NOS VERTEBRADOS: O
EXEMPLO DOS RHYNCHOSAURIA (REPTILIA,
ARCHOSAUMORPHA) DO ESTADO DO RIO GRANDE DO SUL,
BRASIL**

Porto Alegre
2009

Rodrigo Carrilho do Rêgo Barros

**OS PROCESSOS HETEROCRÔNICOS NOS VERTEBRADOS: O
EXEMPLO DOS RHYNCHOSAURIA (REPTILIA,
ARCHOSAURIFORMIA) DO ESTADO DO RIO GRANDE DO SUL,
BRASIL**

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Geociências do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como requisito parcial para obtenção do Título de Doutor em Ciências.

Orientador: Prof. Dr. Jorge Ferigolo

Co-orientador: Prof. Dr. Max Cardoso Langer

Porto Alegre
2009

Rodrigo Carrilho do Rêgo Barros

**OS PROCESSOS HETEROCRÔNICOS NOS VERTEBRADOS: O
EXEMPLO DOS RHYNCHOSAURIA (REPTILIA,
ARCHOSAUFOMORPHA) DO ESTADO DO RIO GRANDE DO SUL,
BRASIL**

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Geociências do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como requisito parcial para a obtenção do Título de Doutor em Ciências.

Aprovada em:

Prof. Dr. Jorge Ferigolo – Orientador

Prof. Dr. Max Cardoso Langer – Co-orientador

Prof^a. Dr^a. Vera Lúcia da Silva Valente Gaiesky

Prof^a. Dr^a. Cibele Schwanke

Prof. Dr. César Jaeger Drehmer

Para um homem que preservar sua integridade, nenhum dano real, duradouro poderá jamais ocorrer. Contanto que nossa alma permaneça intacta, nossos infortúnios serão relativamente triviais. A verdadeira catástrofe pessoal consiste na corrupção da alma. Por isso é muitíssimo mais prejudicial a alguém cometer do que sofrer injustiça. Devemos ter pena do perpetrador da injustiça, não da vítima dela.

Sócrates

Dedico esta tese a uma pessoa gentil, sensível e educada, minha mãe, Marlise Carrilho do Rêgo Barros, a melhor pessoa que eu conheço.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao amigo e orientador Prof. Dr. Jorge Ferigolo, pela dedicação e qualificação na orientação deste estudo, e principalmente por sua amizade.

Ao CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico), pelo financiamento destes quatro anos de trabalho.

Ao meu estimado amigo Prof. Ms. Marcos Machado, pelo grande auxílio prestado na correção desta tese, e principalmente pela sua sincera amizade desde os idos de 1996.

Ao Prof. Dr. Max Cardoso Langer, pela dedicação na co-orientação deste trabalho.

À Prof^a. Dr^a. Jandyra Fachel, e os bolsistas Gilberto Beuren e Renam Xavier pela grande contribuição na análise estatística multivariada e no cálculo da equação de alometria.

Ao Prof. Dr. Victor Hugo Contreras, pelos artigos enviados.

À Prof^a Dr^a. Cristina Vargas Cademartóri, pelas sugestões de correções na tese.

Ao Prof. Dr. Aldo Mellender de Araújo, pelos esclarecimentos sobre biologia evolutiva.

À Prof^a. Dr^a. Vera Lúcia da Silva Valente Gaiesky, pelos esclarecimentos sobre biologia do desenvolvimento.

Ao Prof. Dr. Ubirajara Martins, pelo auxílio em questões taxonômicas.

À Prof^a. Dr^a. Simone Echeveste, pelo auxílio na parte estatística.

Pela liberação de material para estudo, aos Profs. Drs.: Cesar Leandro Schultz; Átila Augusto Stock da Rosa; Deise Henriques; Maria Cláudia Malabarba; Cibele Schwanke e Rita de Cássia Tardin Cassab.

Pelas sugestões sobre a tese, aos Profs. Drs. Cesar Leandro Schultz; Márcio Borges Martins e Marina Bento Soares.

Às instituições que permitiram o estudo do material: Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul; Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul; Museu Nacional – Universidade Federal do Rio de Janeiro; Museu Vicente Pallotti; Universidade Federal do Rio Grande do Sul; Universidade Federal de Santa Maria.

À Danieli Sanches e Antoninha Brutti, pelo atendimento durante a visita ao Museu Vicente Pallotti.

Aos funcionários da Secretaria do Programa de Pós-Graduação em Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Elen Lima e Roberto Pereira.

Aos meus estimados amigos Fernando Lisboa e Mariela Castro por seus ensinamentos acerca da língua inglesa.

Aos meus estimados amigos Eduardo de Moura e Jorge Fabrício Haesbaert, pela sincera amizade desde os idos de 1982.

Aos meus amigos da Paleontologia da UFRGS: Sérgio Cabreira; Sara Nascimento e Tiago Raugust, pela convivência agradável desde os tempos do mestrado.

Aos meus amigos e colegas do Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul: Luciano Maciel; Ricardo Negri; Maria da Glória Demamann; Ronaldo Gemerasca; Gabrielli Gadens; Annie Hsiou; Vanessa Pitana; Elizete Holanda; Carolina Scherer; Ana Maria Ribeiro; Patrícia Rodrigues; Renato Pereira; Paulo Oliveira e Ednair Nascimento.

Aos meus estimados amigos pontualistas Isabela Schmidt e Leonardo Kerber.

Aos meus amigos e colegas da UFRGS: Greice Martinelli; Etienne Fabbrin; Pablo Gusmão; Juan Cisneros e Téo Veiga.

Às Bibliotecas da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS) e Universidade do Vale do Rio dos Sinos (UNISINOS).

Ao Programa de Pós-Graduação em Geociências da UFRGS e à Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul.

Ao meu pai Joaquim Carrilho do Rêgo Barros, minha mãe Marlise Carrilho do Rêgo Barros e meu irmão Diogo Carrilho do Rêgo Barros pelo amor e apoio emocional durante todos estes anos de doutorado.

RESUMO

Aspectos heterocrônicos encontrados na evolução do crânio dos Rhynchosauria foram estudados como uma contribuição ao melhor entendimento da evolução deste grupo, bem como dos vertebrados em geral; para o que partiu-se do material Triássico do estado Rio Grande do Sul. A Análise dos Componentes Principais incluiu 22 crânios e foi utilizada para estabelecer classes de idades; a Equação de Alometria para estabelecer as modificações alométricas durante a ontogenia. Uma análise incluiu espécimes de *Hyperodapedon* sp., *Scaphonyx sulcognathus* e o “Rincossauro de Mariante”; e outra apenas espécimes de *Hyperodapedon* sp. A Análise Estatística Multivariada indicou que a alteração da forma craniana depende fortemente do tamanho. As alterações nas diferentes regiões do crânio, refletidas nos coeficientes alométricos, são uma consequência da alteração do tamanho dos indivíduos. Na primeira análise, 73% das medidas apresentaram crescimento alométrico negativo em relação à medida comparativa padrão, enquanto que apenas 27% das medidas apresentaram crescimento alométrico positivo (em nenhuma foi isométrico). Na segunda análise, 91% das medidas apresentaram crescimento alométrico negativo, enquanto que apenas 9% do crescimento alométrico foi positivo (em nenhuma foi isométrico). Encontrou-se um mosaico heterocrônico nos caracteres cranianos, com processos pedomórficos e peramórficos. A análise que inclui o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus* permite concluir que durante a ontogenia dos espécimes, o crânio apresentava um crescimento alométrico positivo do rostro e do teto da região craniana propriamente dita, quando comparados com o comprimento total do crânio; indicando uma peramorfoclinal. Exceto as do rostro e do teto da região craniana, todas as demais medidas apresentaram alometria negativa quando comparadas ao comprimento total do crânio, refletindo uma pedomorfoclinal. A análise que exclui o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx*

sulcognathus indica que, durante a ontogenia, o crânio apresentava um crescimento alométrico positivo apenas no rosto, evidenciado pelo aumento na pré-maxila. Duas das heterocronoclinais encontradas na evolução dos rincossauros são as mais usuais nos vertebrados como um todo, e devidas à progênese por um lado e à hipermorfose por outro. A neotenia no rosto, associada a uma provável progênese na mandíbula levou à formação do aspecto mais característico dos rincossauros, a pré-maxila curvada ventralmente e verticalizada. A peramorfoclinal por hipermorfose pode ter contribuído para a extinção do grupo. Nos vertebrados provavelmente estão sempre associados dois processos (progênese e hipermorfose), ou mais, como neotenia e aceleração no caso dos rincossauros. Os processos não são fenômenos isolados, mas sempre parte de heterocronoclinais; as quais podem resultar de respostas a diferentes solicitações ambientais, possibilitadas pela flexibilidade genotípica. As respostas podem ser aprofundadas, canalizadas e fixadas, levando ou ao surgimento de grupos novos (pedomorfoclinais por progênese) ou à extinção de outros (peramorfoclinais por hipermorfose). Processos heterocrônicos podem originar mudanças graduais, mas não necessariamente; o que permite concluir que nem sempre o registro fóssil é realmente “incompleto”, mas sim por vezes reflexo de algum tipo de evolução não gradual. Heterocronia não é uma teoria científica, mas uma metodologia que permite reconhecer padrões fenotípicos complexos resultantes da ontogenia.

Palavras-chave: Heterocronia, Rhynchosauria, Evolução, Alometria, Epigênese

ABSTRACT

Heterochronic aspects in the evolution of the Rhynchosauria skull were studied as a contribution to a better understanding of the evolution of this group, as well as of vertebrates as a whole; for what Triassic material from Rio Grande do Sul State was used. The Principal Components Analysis on 22 skulls sample was accomplished to establish age classes; and Allometry Equation to establish allometric changes during ontogeny. One analysis included *Hyperodapedon* sp., *Scaphonyx sulcognathus* and the “Rincossauro de Mariante” specimens, and the other only *Hyperodapedon* sp. Specimens. Multivariate Statistic Analysis showed that the skull shape changes was in accordance with size. The morphologic changes in the different skull regions reflected in the allometric coefficients are a consequence of individual size changes. In the first analysis, 73% of measurements showed a negative allometric growth when compared to the total skull length, whereas only 27% showed positive allometric growth (no one was isometric). In the second analysis, 91% of the measurements showed negative allometric growth when compared to the total skull length, whereas only 9% showed positive allometric growth (no one was isometric). The study showed a heterochronic mosaic of skull characters due to the association of paedomorphic and peramorphic heterochronic processes. The data taken from the analysis including the “Rincossauro de Mariante” and *Scaphonyx sulcognathus*, led to conclude that during ontogeny the skull presented a positive allometric growth of the rostrum and superior skull region compared to total skull length. This morphologic pattern, when analyzed in phylogenetic terms, reflects a peramorphocline. Excepting from rostrum and the superior skull region, every measurement showed negative allometric growth when compared to total length skull. This pattern reflects a paedomorphocline. The data taken on the analysis excluding “Rincossauro de Mariante” and *Scaphonyx sulcognathus*, allowed to conclude that during ontogeny the skull has had a

positive allometric growth only in the rostrum, as showed mostly by the increasing of the premaxilla. Two of the heterochronoclines recognized in the evolution of rhynchosaurs are as well the most frequent among vertebrates as a whole; and due to progenesis for one hand, and hypermorphosis for the other. Neoteny in the rostrum, associated to a probable progenesis in mandible has led to the formation of the most characteristic aspect of upper Triassic rhynchosaurs, a premaxilla verticalized and ventrally bent. The peramorphocline due to hypermorphosis may have contributed to the extinction of the group. In vertebrates probably there are always associated at least two processes (progenesis and hypermorphosis), or even more; such as neoteny and acceleration in the case of rhynchosaurs. Processes are not isolated phenomena but always part of heterochronoclines, which may result of environmental solicitations, made possible thanks to the genotypic flexibility. Responses may be deepened, canalized and fixed, leading sometimes to the origin of new groups (paedomorphoclines due to progenesis); whereas in others may lead to extinction (peramorphoclines due to hypermorphosis). Heterochronic processes may give rise to gradual changes but not necessarily; so that the fossil record not always is “incomplete”, but actually may reflect some kind of not gradual evolution. Heterochrony should be understood not as a scientific theory, but as a methodology permitting to recognize complex phenotypic patterns resulting from ontogeny.

Key-words: Heterochrony, Rhynchosauria, Evolution, Allometry, Epigenesis

SUMÁRIO

Dedicatória	4
Agradecimentos	5
Resumo.....	8
Abstract	10
1. Introdução.....	15
2. Objetivos	22
3. Material e Métodos	23
3.1. Material.....	23
3.2. Métodos	24
3.2.1. Abreviaturas utilizadas	24
3.2.2. Classificação e procedência do material.....	25
3.2.3. Medidas e fotografias efetuadas nos crânios de Rhynchosauria.....	29
3.2.4. Análise de componentes principais	32
3.2.5. Análise estatística multivariada.....	33
3.2.5.1. Termos utilizados na análise estatística multivariada.....	34
3.2.6. Equação de alometria.....	41
3.2.7. Morfometria geométrica	42
4. Bioestratigrafia do Triássico do Rio Grande do Sul	45
5. Os Rhynchosauria	61
6. A heterocronia	77
6.1. A heterocronia e os processos heterocrônicos	77
6.2. Heterocronia nos cordados e vertebrados	82

6.2.1. Origem dos vertebrados	82
6.2.2. Tetrápodes.....	85
6.2.3. Anfíbios	89
6.2.4. Dinossauros saurísquios.....	95
6.2.5. Dinossauros ornitísquios.....	100
6.2.6. Aves	105
6.2.7. Mamíferos (cinodontes mamalianos)	107
6.3. Dados publicados sobre a heterocronia nos Rhynchosauria.....	113
7. Resultados sobre os rincossauros do Rio Grande do Sul	116
7.1. Análise dos componentes principais incluindo o “Rincossauro de Mariante” e <i>Scaphonyx sulcognathus</i>	116
7.2. Cálculo da equação de alometria incluindo o “Rincossauro de Mariante” e <i>Scaphonyx sulcognathus</i>	119
7.3. Análise dos componentes principais excluindo o “Rincossauro de Mariante” e <i>Scaphonyx sulcognathus</i>	127
7.4. Cálculo da equação de alometria excluindo o “Rincossauro de Mariante” e <i>Scaphonyx sulcognathus</i>	131
7.5. Caracteres heterocrônicos em Rhynchosauria.....	139
7.5.1. Os caracteres.....	139
7.6. Interpretação dos dados estatísticos e alométricos	148
8. Discussão.....	174
8.1. Problemas metodológicos	174
8.2. Heterocronia nos rincossauros	179
8.3. Heterocronia nos vertebrados.....	188
8.4. Heterocronia e o meio ambiente	191

8.5. Heterocronia e o gradualismo	193
8.6. Modificações estruturais	194
8.7. Hipermorfose: O processo peramórfico mais frequente.....	196
8.8. O mosaico heterocrônico	198
8.9. O papel dos processos heterocrônicos na evolução dos vertebrados	199
8.10. Heterocronia: Aspectos epistemológicos.....	200
9. Conclusões.....	202
9.1. Problemas.....	202
9.2. Processos heterocrônicos nos rincossauros estudados	202
9.3. Heterocronia, evolução e extinção nos vertebrados	206
9.4. Aspectos epistemológicos.....	208
10. Referências bibliográficas	209
11. Anexos.....	220

1. INTRODUÇÃO

Os Rhynchosauria têm sua denominação formal derivada do grego *rhynchus* = bico + *saurus* = lagarto, réptil em referência ao “bico” formado pelas pré-maxilas, ventralmente dirigidas e verticalizadas (Figura 1). São répteis Archosauromorpha basais de porte médio encontrados nas Américas do Sul e do Norte, África, Madagascar, Índia e Europa. Filogeneticamente são mais proximamente aparentados aos Prolacertiformes, *Trilophosaurus* e Archosauriformes. Quatro cladogramas foram propostos com relações de parentesco para o grupo. Segundo Benton (1985), *Trilophosaurus* seria considerado grupo irmão de Rhynchosauria + Prolacertiformes + Archosauria, entretanto para Chatterjee (1986) *Trilophosaurus* + Rhynchosauria seria o grupo irmão de Prolacertiformes + Archosauria. Evans (1988) e Gauthier *et al.* (1988) propõem Rhynchosauria como grupo irmão de *Trilophosaurus* + Prolacertiformes + Archosauria. Finalmente, segundo Gauthier (1994) Prolacertiformes seria grupo irmão de Rhynchosauria + *Trilophosaurus* + Archosauriformes (Figura 2). Os Rhynchosauria se caracterizam por uma alta especialização na dentição, com várias fileiras de dentes na maxila; pela presença de uma única abertura externa das narinas, delimitada anteriormente pelas pré-maxilas e posteriormente pelos nasais; e pelo contato entre a pré-maxila e o pré-frontal (Figura 3), sendo estas duas últimas consideradas apomorfias de Rhynchosauria. O grupo é registrado exclusivamente em rochas sedimentares do Triássico (Figura 4). As espécies do Triássico superior foram caracterizadas como herbívoras, com a alimentação baseada na flora de *Dicroidium*. Segundo Langer & Schultz (2000) *Scaphonyx fischeri* teria sido o primeiro vertebrado descrito para o Mesozóico brasileiro e o primeiro réptil Triássico descrito para a América do Sul. Devido à importância histórica, ao grande número de espécimes coletados, à grande variabilidade anatômica craniana, ao aparelho maxilo-mandibular peculiar (de difícil comparação com grupos recentes), a distribuição cosmopolita, serem exclusivos do Triássico, e finalmente por terem se extinguido sem dar origem a nenhum outro grupo, os Rhynchosauria são um grupo de especial interesse e relevância para a paleontologia de vertebrados.

Atualmente sabe-se que grande parte da evolução morfológica pode ser descrita em termos das alterações na forma de um ou mais elementos individuais. O alongamento de falanges explica a forma das asas de morcegos, por exemplo, enquanto que um aumento no comprimento e espessura do dedo central (dedo III) em relação aos dedos laterais descreve uma importante mudança evolucionária na filogenia dos cavalos. Entretanto, esta é apenas a

identificação de um padrão apresentado pelos seres vivos, mas em biologia evolutiva, talvez, o mais interessante seja o estabelecimento de processos que expliquem tais padrões morfológicos observados. Em 1859, Charles Robert Darwin em seu *A Origem das Espécies*, identificou a Seleção Natural como o principal, mas não o único, mecanismo de mudança evolutiva. Na última edição de *A Origem das Espécies* (1872), Darwin escreveu:

“Como as minhas conclusões têm sido ultimamente muito mal apresentadas, e se tem dito que atribuo a modificação das espécies exclusivamente à seleção natural, quero observar que, na primeira edição deste trabalho e subsequentemente, coloquei em uma posição muito conspícua – nomeadamente, no fecho da introdução – as seguintes palavras: Estou convencido de que a seleção natural tem sido o principal, mas não o exclusivo, meio da modificação. Isso de nada valeu. Grande é o poder da deturpação constante”.

A partir do Século XX, o Neodarwinismo e a Teoria Sintética da Evolução atribuíram uma importância muito maior, e às vezes até única, à Seleção Natural. Após a aceitação da Seleção Natural como o principal mecanismo de mudança evolutiva, os biólogos evolucionistas passaram a ter uma explicação do processo pelo qual os diversos planos biológicos encontrados nos seres vivos surgiram e evoluíram. Então, a evolução morfológica, com a alteração na forma e tamanho de uma ou mais estruturas em um organismo passou a ter uma explicação. Através de pequenas mudanças, lentas e graduais, que se acumulariam por longos períodos de tempo, e passando continuamente pela “malha” da Seleção Natural, estruturas biológicas presentes nos seres vivos, tinham agora uma razoável explicação nos moldes do que era proposto pela Teoria Sintética da Evolução com o modelo que ficou conhecido como Gradualismo Filético.

A Teoria Sintética da Evolução possui em linhas gerais, três princípios fundamentais: 1) gradualismo; 2) seleção natural; e 3) microevolução explica a macroevolução. O primeiro princípio refere-se à proposição de que a evolução é lenta e gradual, o segundo refere-se à proposição de que a seleção natural é o principal fator de mudança evolutiva, e o terceiro refere-se à proposição de que a macroevolução pode ser explicada mediante o acúmulo de processos microevolutivos.

Ou seja, seguindo os postulados do Darwinismo, do Neodarwinismo e da Teoria Sintética da Evolução, a natureza não faria saltos, e o esperado no registro fóssil seria uma série de organismos intermediários entre um estágio evolutivo e outro. Entretanto,

surpreendentemente os intermediários quase nunca eram encontrados no registro, e as explicações por parte dos seguidores de tais teorias era a de que o registro fóssil era falho e não refletia o modo como a evolução procede. Mas tal explicação era pouco convincente e trazia problemas para seus defensores desde os tempos de Charles Darwin, como podemos notar em duas citações de Thomas Henry Huxley:

“A posição do Sr. Darwin, segundo nossa opinião, poderia ter sido ainda mais firme do que ela é, se ele não se tivesse enredado com o aforisma “*natura non facit saltum*”, que aparece tão frequentemente nas suas páginas. Acreditamos que a natureza faz saltos, tanto agora como então, e o reconhecimento desse fato é de não pequena importância”. *Times* (abril de 1860).

“Você se sobrecarrega com uma dificuldade desnecessária ao adotar *Natura non facit saltum* de forma tão integral”. (carta a Darwin; 23.XI.1859)

Entretanto, em 1972, Eldredge e Gould, propuseram o modelo do Equilíbrio Pontuado, como uma alternativa ao Gradualismo Filético. Os autores listaram 11 itens como um breve resumo e implicações do novo modelo: **1** – Novas espécies podem surgir somente quando uma pequena população local torna-se isolada, na margem da distribuição geográfica da espécie progenitora. Esta população denomina-se isolado periférico; **2** – Um isolado periférico transforma-se em novas espécies se o mecanismo de isolamento desenvolver-se a ponto de obstruir o reinício do fluxo gênico quando o descendente reencontrar-se com seu ancestral, em um tempo futuro; **3** – Como uma consequência da teoria parapátrica, novas espécies não se originam no lugar onde seus ancestrais viveram. Portanto, é extremamente improvável que nós sejamos capazes de traçar a linha de uma gradual separação (*splitting*), meramente pela observação de uma certa espécie ao longo de uma coluna geológica local; **4** – Uma vez que a seleção natural sempre mantém um equilíbrio entre as populações e seu ambiente local, as feições morfológicas que distinguem a espécie descendente da espécie ancestral estão presentes imediatamente após se, de fato não antes, do estabelecimento, do isolamento genético; **5** – Essas diferenças são frequentemente acentuadas se as duas espécies tornam-se simpátricas em tempo posterior. Em qualquer instância, a maior divergência morfológica de uma espécie descendente ocorre muito cedo na sua diferenciação, quando a

população é pequena e ainda em estágio inicial de ajustamento às condições locais; **6** – Depois de totalmente estabelecida uma espécie descendente, é improvável que mostre uma mudança gradual e progressiva desde a sua espécie progenitora; **7** – Desta forma, no registro fóssil não deve ser esperada uma gradual divergência entre as duas populações ancestral – descendente; **8** – O traçado de uma espécie fóssil, através de uma coluna estratigráfica local, uma vez que drásticas mudanças não ocorram no ambiente, não deve produzir um padrão de mudança constante, mas apenas oscilações em torno de valores medianos; **9** – Uma vez que a especiação ocorra rapidamente em pequenas áreas, muito distantes do centro em que o ancestral é mais abundante, muito raramente poderemos encontrar uma evidência real do registro fossilífero; **10** – Portanto, muitas falhas no registro fossilífero são reais: expressam a forma pela qual a evolução ocorre e não fragmentos de um registro imperfeito. A evolução *in situ*, gradual e progressiva é um fenômeno raro; **11** – A especiação acumulada pela malha do sucesso diferencial ao nível de espécie é a raiz da maioria das mudanças evolutivas maiores e o que chamamos de anagênese, comumente nada mais é do que repetidas cladogêneses filtradas pela malha do sucesso diferencial ao nível de espécie.

O modelo do Equilíbrio Pontuado foi uma grande contribuição da Paleontologia à Biologia Evolutiva com uma explicação do processo responsável pelo surgimento do padrão encontrado na natureza. Ou seja, o registro fóssil reflete o tempo e o modo como a evolução opera. E como sabiamente resumiu Barberena em 1984:

“Concordo, pois, com Gould e Eldredge em que estase e pontuações são dados reais. O registro geológico fica, assim, na maior parte das ocorrências, isento de “culpabilidade” por perturbar as evidências do gradualismo filético”.

Mas se muitas aparentes “falhas” no registro fóssil não representam um problema de fossilização, nem de preservação das respectivas rochas, mas sim expressam a evolução como ela realmente é, que metodologia permite descobrir e estudar tais padrões? Segundo Gould (1977) a neotenia (um dos processos pedomórficos da heterocronia) é um processo importante para os estudos macroevolutivos porque fornece uma das poucas justificativas darwinianas para transições evolutivas simples e rápidas, permitindo grandes mudanças na morfologia sem grande reorganização genética. Mas a neotenia é apenas um dos processos heterocrônicos, e nem mesmo o mais importante. Progênese e hipermorfose são padrões que quando

reconhecidos permitem até mesmo previsões sobre os grupos como um todo. Assim, este estudo através de uma abordagem heterocrônica tem o sentido de contribuir para um melhor entendimento da evolução dos rincossauros, partindo-se do material do Estado do Rio Grande do Sul, e através deste também uma melhor compreensão dos vertebrados como um todo, tanto quanto possível.



Figura 1 – Representação da provável aparência de *Scaphonyx sulcognathus*, um Rhynchosauria do Triássico superior do Rio Grande do Sul, no qual se destaca o “bico”, formado pelas pré-maxilas (pm), o que inspirou o nome do grupo. Abreviações: pm, pré-maxila. Modificado de www.ufrgs.br/geociencias/paleo/projeto.htm.

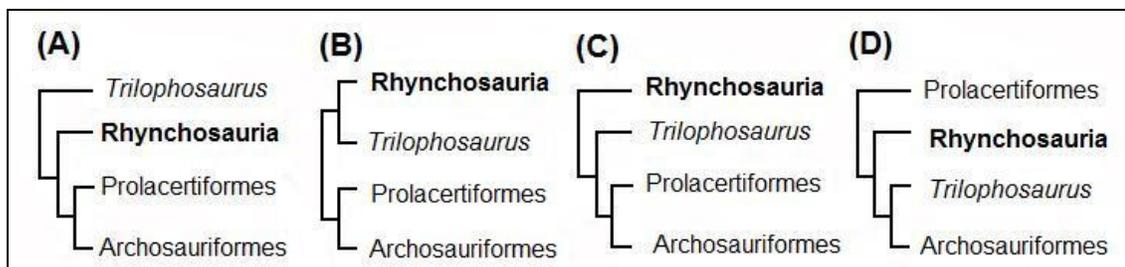


Figura 2 - Quatro hipóteses de relações filogenéticas de Archosauromorpha basais segundo (A) Benton (1985); (B) Chatterjee (1986); (C) Evans (1988) e Gauthier *et al.* (1988); e (D) Gauthier (1994). Os Rhynchosauria estão em negrito. Modificado de Dilkes (1998).

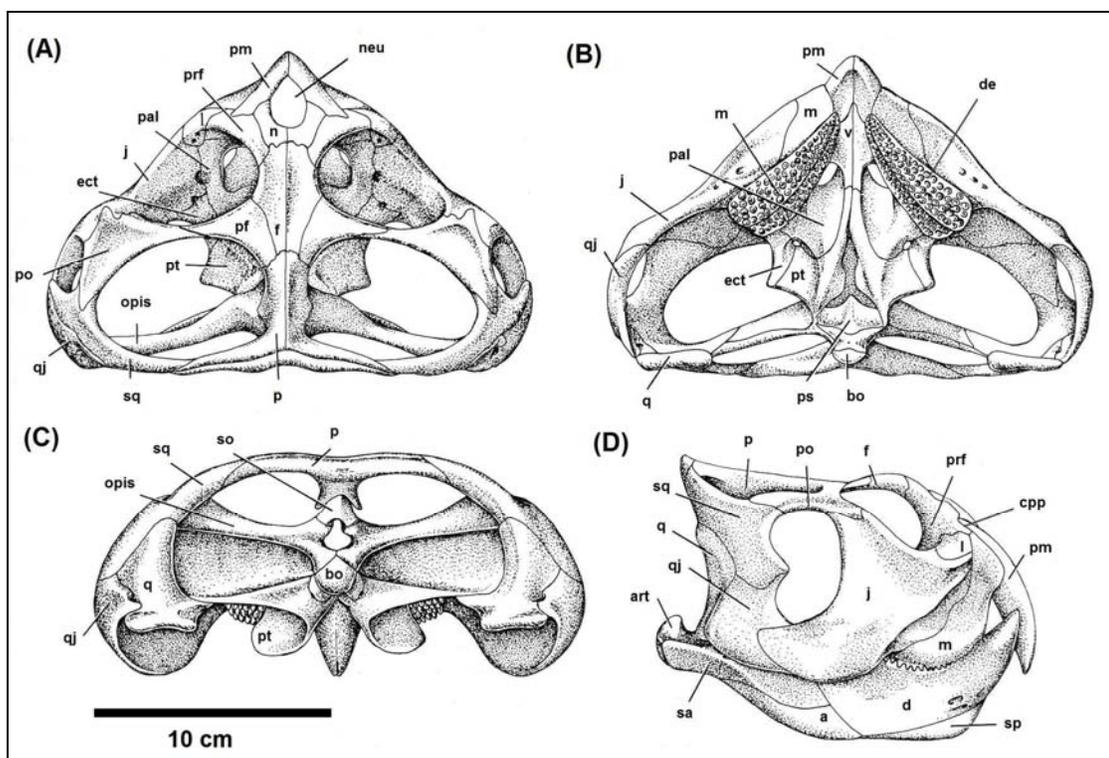


Figura 3 – Diagrama do crânio do Rhynchosauria *Hyperodapedon* sp., em vistas: (a) dorsal, (b) palatal, (c) occipital e (d) lateral direita. Abreviações: a, angular; art, articular; bo, basioccipital; cpp, contato pré-maxila/pré-frontal; d, dentário; de, dentição especializada; ect, ectopterigóide; f, frontal; j, jugal; l, lacrimal; m, maxila; n, nasal; neu, narina externa única; opis, opistótico; p, parietal; pal, palatino; pf, pós-frontal; pm, pré-maxila; po, pós-orbital; prf, pré-frontal; ps, paraesfenóide; pt, pterigóide; q, quadrado; qj, quadradojugal; sa, supra-angular; so, supraoccipital; sp, esplenial; sq, esquamosal; v, vômer. Modificado de Carroll (1988).

SISTEMA PERÍODO	SÉRIE ÉPOCA	ANDAR IDADES	IDADE M. a.
TRIÁSSICO	SUPERIOR	RHETIANO	199.6 ±0.6
		NORIANO	203.6 ±1.5
		CARNIANO	216.5 ±2.0
	MÉDIO	LADINIANO	228.0 ±2.0
		ANISIANO	237.0 ±2.0
	INFERIOR	OLENEKIANO	245.0 ±1.5
			249.7 ±0.7
		INDUANO	251.0 ±0.4

Figura 4 – Esquema evidenciando os andares do período Triássico. Os Rhynchosauria são registrados exclusivamente em rochas sedimentares deste período.

2. OBJETIVOS

Os objetivos principais deste trabalho são, através de uma abordagem heterocrônica, em primeiro lugar contribuir para um melhor entendimento da evolução dos rincossauros; e por outro também uma melhor compreensão dos vertebrados como um todo. Para tal foi necessário antes atingir objetivos mais diretos, entre eles:

- a. identificar modificações isométricas e alométricas durante a evolução do grupo;
- b. determinar caracteres pedomórficos e peramórficos;
- c. determinar possíveis heterocronoclinais durante a evolução do grupo;
- d. determinar que processos foram responsáveis pelas modificações pedomórficas e peramórficas; e
- e. com base nas modificações alométricas determinar padrões de idade relativa para os crânios de *Hyperodapedon* sp.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. MATERIAL

O material utilizado no presente estudo inclui 22 crânios de Rhynchosauria depositados em coleções das seguintes instituições:

Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Estado do Rio Grande do Sul, Brasil; espécime: **MCP – 4103 – PV**

Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Estado do Rio Grande do Sul, Brasil; espécimes: **MCN – PV 1867, MCN – PV 3509**

Museu Nacional – Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Estado do Rio de Janeiro, Brasil; espécime: **MN – 6755 V**

Museu Vicente Pallotti, Santa Maria, Estado do Rio Grande do Sul, Brasil; espécimes: **MVP.05.2210, MVP.05.2215, MVP.05.2214, MVP.05.2228, MVP.05.2506, MVP.05.2508, MVP.05.2512**

Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, Estado do Rio Grande do Sul, Brasil; espécimes: **UFSM – 11001, UFSM – 11065, UFSM – 11133**

Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Estado do Rio Grande do Sul, Brasil; espécimes: **PV-0132T, PV-0149T, PV-0168T, PV-0232T, PV-0261T, PV-0298T, PV-0313T, PV-0408T**

3.2. MÉTODOS

3.2.1. ABREVIATURAS UTILIZADAS

Abreviaturas das instituições:

MCN-FZB/RS - Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul

MCT-PUC/RS - Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul

MN-UFRJ - Museu Nacional – Universidade Federal do Rio de Janeiro

MVP/RS – Museu Vicente Pallotti

UFRGS - Universidade Federal do Rio Grande do Sul

UFSM - Universidade Federal de Santa Maria

Abreviaturas dos espécimes:

MCN – PV: Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul

MCP – PV: Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul

MN: Museu Nacional – Universidade Federal do Rio de Janeiro

MVP: Museu Vicente Pallotti

UFRGS: Universidade Federal do Rio Grande do Sul

UFSM: Universidade Federal de Santa Maria

3.2.2. CLASSIFICAÇÃO E PROCEDÊNCIA DO MATERIAL

Até o presente foram descritas seis espécies de rincossauros para o Triássico do Rio Grande do Sul. O “Rincossauro de Mariante” Schultz & Azevedo 1990, *Scaphonyx sulcognathus* Azevedo & Schultz 1987, *Hyperodapedon mariensis* (Tupi-Caldas 1933), *Hyperodapedon huenei* Langer & Schultz 2000, *Scaphonyx sanjuanensis* Sill 1970 e *Scaphonyx fischeri* Woodward 1907. Langer & Schultz (2000) consideraram *Scaphonyx*, como *nomen dubium*, mas apesar disto aqui é mantida a espécie *Scaphonyx sulcognathus*, porque o material é muito distinto daquele das demais espécies de *Scaphonyx*, e necessita revisão, inclusive quanto ao gênero. O material das demais espécies propostas para este gênero foi todo ele incluído em *Hyperodapedon* sp.

Dos 22 crânios utilizados no estudo, 19 são do gênero *Hyperodapedon* Huxley 1869, 02 são de *Scaphonyx sulcognathus* Azevedo & Schultz 1987 e apenas 01 é o “Rincossauro de Mariante” Schultz & Azevedo 1990. Para este último, em sua descrição preliminar (Schultz & Azevedo, 1990), não foi proposto um nome formal.

No Rio Grande do Sul estão presentes três espécies do gênero *Hyperodapedon*: *H. mariensis*, *H. huenei* e *H. sanjuanensis*. Neles os dentes linguais no dentário podem estar presentes ou ausentes de acordo com a espécie, sendo que os dentes linguais primários do dentário são sempre ausentes. Em *H. mariensis* e *H. huenei* estes dentes estão presentes, e em *H. sanjuanensis*, ausentes. Entretanto, a identificação de tais estruturas nos rincossauros depende diretamente das condições de fossilização e possibilidade de preparo: 1) presença de dentários associados aos crânios; 2) a possibilidade de boa preparação do dentário para visualização dos dentes superiores e inferiores; de modo que 3) a mandíbula pode estar articulada mas não unida ao crânio por concreção, o que impede o preparo e a visualização das estruturas. Como muitos espécimes disponíveis de *Hyperodapedon* tinham a mandíbula unida ao crânio, sem possibilidade de preparação que preservasse as estruturas, considerou-se todos os espécimes como *Hyperodapedon* sp., sem identificação em nível específico.

A – Classificação dos Rhynchosauria utilizados no estudo (*sensu* Langer, 1996 e Langer & Schultz, 2000), aqui incluído ao nível de espécie, como proposto por estes autores

Classe Reptilia Laurenti, 1769

Subclasse Diapsida Osborn, 1903

Neodiapsida Benton, 1985

Archosauromorpha Huene, 1946

Ordem Rhynchosauria Osborn, 1903

Superfamília Rhynchosauroidea (*nom. trans. ex.* Rhynchosauridae Cope, 1970)

Família Rhynchosauridae Gervais, 1859

Subfamília Stenaulorhynchinae Kuhn, 1933

“Rincossauro de Mariante” Schultz & Azevedo, 1990

Diagnose: Crânio mais longo que largo; côndilo occipital bem à frente da linha dos quadrados; contato entre pré-frontal e pós-frontal; altura máxima da mandíbula menor que $\frac{1}{4}$ do comprimento da mesma; processo basipterigóide alongado e delgado; basisfenóide maior que basioccipital; ausência de cristas no jugal, dentário correspondendo a menos da metade do comprimento total da mandíbula; órbitas com maior presença lateral que dorsal; largura da barra órbita/fenestra temporal ventral menor que 0,4 da largura da órbita.

Família Hyperodapedontidae Lydekker, 1885

Subfamília Hyperodapedontinae (Chatterjee, 1969 *nom. trans. ex.* Hyperodapedontidae Lydekker, 1885)

***Scaphonyx sulcognathus* Azevedo & Schultz, 1987**

Diagnose: Crânio mais largo que longo; frontal não participa da órbita; côndilo occipital em linha com os quadrados; basioccipital maior que basisfenóide; presença de duas cristas no jugal; presença de dentes maxilares linguais; mandíbula mais alta que $\frac{1}{4}$ de seu comprimento; dentário mais longo que metade da mandíbula; maior número de dentes mediais que laterais ao sulco cortante; 1 a 3 linhas de dentes maxilares laterais ao sulco cortante; duas cristas no dentário; crista dentária mandibular medial composta por 3 ou mais linhas de dentes nítidas (dentes linguais do dentário); presença de dentes linguais primários no dentário; órbitas com maior presença dorsal; largura da barra órbita/fenestra temporal ventral maior que 0,4 da largura da órbita.

***Hyperodapedon* Huxley, 1869**

Diagnose: Crânio mais largo que longo; côndilo occipital em linha com os quadrados; basioccipital maior que o basisfenóide; mandíbula mais alta que $\frac{1}{4}$ de seu comprimento; dentário perfazendo mais da metade do comprimento da mandíbula; porções da área portadora de dentes maxilar medial e lateral ao sulco cortante de tamanhos variados; uma crista longitudinal com dentes no dentário; ausência de dentes linguais primários no dentário; dentes do dentário mediais à crista cortante presentes ou não (dentes linguais do dentário); órbitas com maior presença dorsal; largura da barra órbita/fenestra temporal ventral maior que 0,4 da largura da órbita.

B – Procedência dos espécimes utilizados no estudo.

A – Espécimes de *Hyperodapedon* Huxley, 1869; Carniano, Cenozona de Rhynchosauria, Formação Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil.

MCN – PV 1867; Jazigos da Alemoa, Santa Maria

MCN – PV 3509; Várzea do Agudo, Agudo

MCP – 4103 – PV; sem registro de procedência

MN – 6755 V; São João do Polêsine

MVP.05.2210; Santa Maria

MVP.05.2215; Santa Maria

MVP.05.2214; Santa Maria

MVP.05.2228; Santa Maria

MVP.05.2506; Santa Maria

MVP.05.2508; Santa Maria

MVP.05.2512; Santa Maria

PV – 0132 T; São Pedro do Sul?

PV – 0149 T; Vila Kennedy, Santa Maria

PV – 0261 T; Venâncio Aires

PV – 0313 T; Boca do Monte, Santa Maria

PV – 0408 T; Faixa Nova para Camobi, Santa Maria

UFSM – 11001; Sanga da Alemoa, Santa Maria

UFSM – 11065; São João do Polêsine

UFSM – 11133; Vila Kennedy, Santa Maria

B – Espécimes de *Scaphonyx sulcognathus* Azevedo & Schultz, 1987; Carniano, Cenozona de Rhynchosauria, Formação Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil.

PV – 0232 T; Linha Facão, Candelária

PV – 0298 T; Linha Facão, Candelária

C – Espécime do “Rincossauro de Mariante” Schultz & Azevedo, 1990; Ladiniano, Cenozona de Therapsida, Formação Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil.

PV – 0168 T; Porto Mariante

3.2.3. MEDIDAS E FOTOGRAFIAS EFETUADAS NOS CRÂNIOS DE RHYNCHOSAURIA

Visando a obtenção de dados que possibilitassem a aplicação da metodologia estatística da Regressão Linear, para o cálculo da equação alométrica, bem como, a Análise Estatística Multivariada, foram realizadas 12 medidas em vista dorsal nos 22 crânios de Rhynchosauria do Rio Grande do Sul. Foram realizadas somente medidas em vista dorsal, devido principalmente a três fatores: 1) ter sido seguida, com algumas modificações, a metodologia utilizada por Benton & Kirkpatrick (1989); 2) em vista lateral o crânio dos rincossauros apresenta, em geral, mais deformação do que em vista dorsal; 3) medidas em vista ventral não foram possíveis em alguns espécimes por estarem com a mandíbula fixada ao crânio. As medidas foram determinadas com a utilização de um paquímetro marca Mitutoyo, com precisão de 0,02 mm. As figuras 5 e 6 são imagens de crânios de *Scaphonyx sulcognathus* em vista dorsal com o esquema das medições efetuadas, elas estão divididas em duas partes (medidas de 1 a 7 na figura 5, e medidas de 8 a 12 na figura 6) para melhor visualização. O material foi fotografado com câmera digital Olympus 6.0 megapixels.

Medidas realizadas nos crânios de Rhynchosauria

- 1 – comprimento total do crânio, medido sobre a linha média: da extremidade anterior da pré-maxila até a margem posterior do parietal
- 2 – largura da região posterior do crânio entre as margens laterais dos quadrados
- 3 – comprimento da órbita: do limite anterior (formado pelo lacrimal) até o limite posterior (identificado pela sutura entre os ossos pós-orbital e pós-frontal)
- 4 – largura dos frontais, medida ao nível da porção média da margem da órbita
- 5 – comprimento do frontal, medido sobre a linha média
- 6 – largura dos parietais, medida ao nível da porção média da fenestra temporal dorsal
- 7 – comprimento do parietal, medido sobre a linha média
- 8 – comprimento máximo da fenestra temporal dorsal, medido em uma linha parassagital identificada a partir de um limite posterior pela sutura entre os ossos parietal e esquamosal
- 9 – largura máxima da fenestra temporal dorsal
- 10 – largura máxima do rostro, medido da extremidade anterior da pré-maxila até o limite anterior da órbita

11 – comprimento máximo do rostro, medido no limite anterior das órbitas

12 – comprimento parcial do crânio, medido do limite anterior do nasal até o limite posterior do parietal

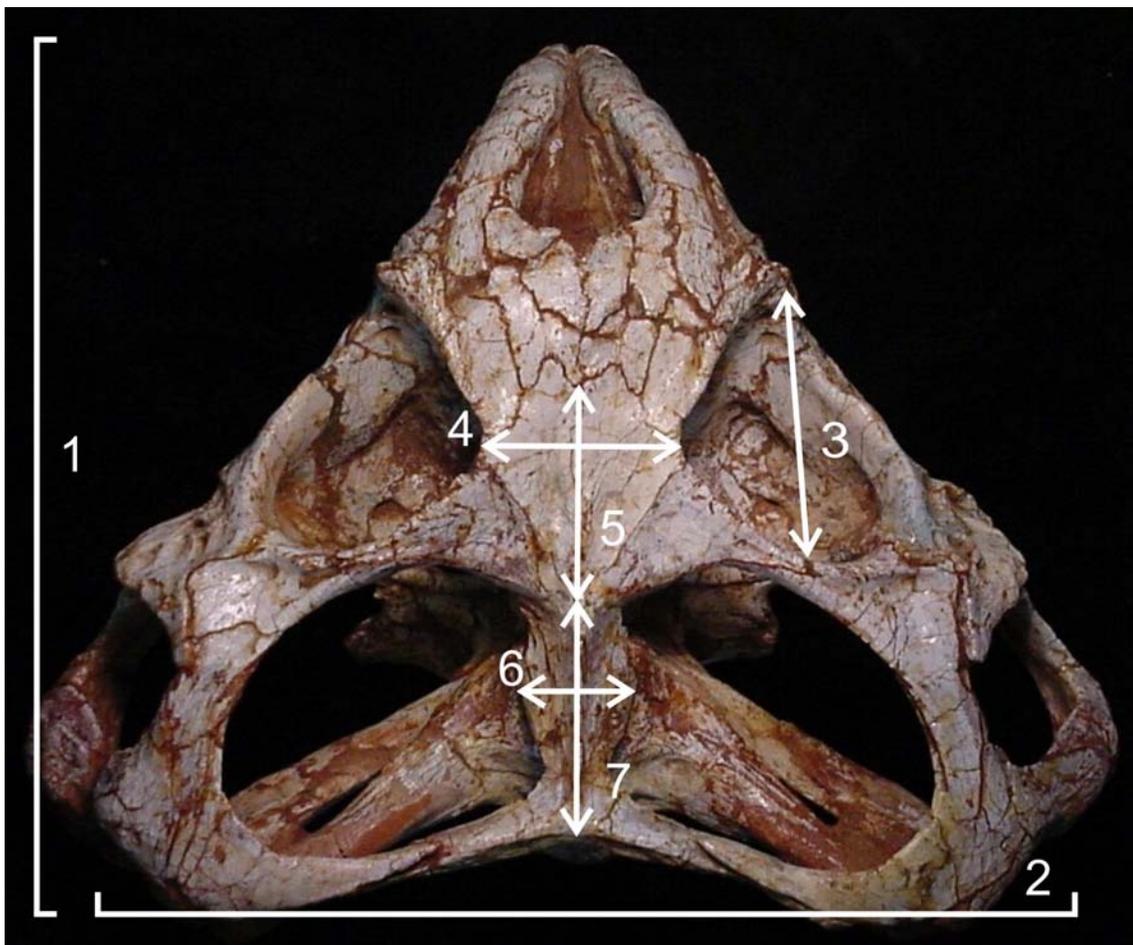


Figura 5 – Crânio de *Scaphonyx sulcognathus* em vista dorsal, indicando as medidas efetuadas: 1 – comprimento total do crânio; 2 – largura da região posterior do crânio; 3 – comprimento da órbita; 4 – largura dos frontais; 5 – comprimento do frontal; 6 – largura dos parietais; 7 – comprimento do parietal.

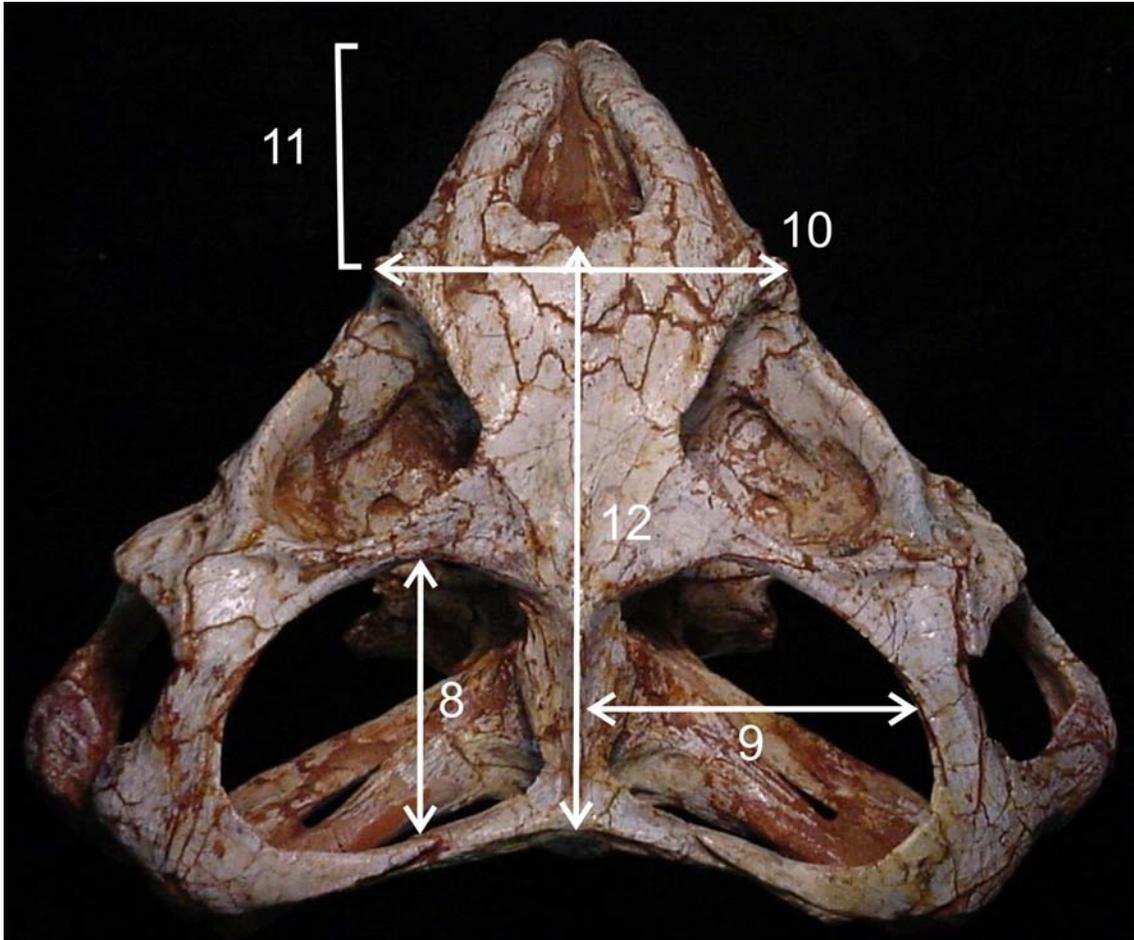


Figura 6 – Crânio de *Scaphonyx sulcognathus* em vista dorsal, indicando as medidas efetuadas: 8 – comprimento máximo da fenestra temporal dorsal; 9 – largura máxima da fenestra temporal dorsal; 10 – largura máxima do rostro; 11 – comprimento máximo do rostro; 12 – comprimento parcial do crânio.

3.2.4. ANÁLISE DE COMPONENTES PRINCIPAIS

A Análise de Componentes Principais (ACP) é uma técnica consagrada no estudo de fenômenos multivariados, com o objetivo de reduzir a multidimensionalidade de um conjunto de dados mediante a obtenção de um pequeno número de combinações lineares com variância maximizada, os autovetores. Estes, ordenados de forma decrescente, de acordo com seus autovalores respectivos, originam os componentes principais, os quais armazenam o máximo possível de informações originais das amostras.

3.2.5. ANÁLISE ESTATÍSTICA MULTIVARIADA

Com base nas medidas, procedeu-se a Análise Estatística Multivariada, primeiramente utilizando-se os 22 crânios de Rhynchosauria e, portanto, incluindo o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus*. Posteriormente, uma segunda análise foi efetuada, desta vez, excluindo o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus*, com o objetivo de procurar determinar padrões de idade relativa para os crânios de *Hyperodapedon* sp. baseando-se nas modificações alométricas. A realização de duas análises distintas teve como objetivo também, verificar se haveria diferença significativa entre elas.

O resultado obtido da análise estatística multivariada gerou três dendrogramas (árvore hierárquica de vínculos).

A metodologia utilizada para o agrupamento dos espécimes foi o Método da Variância Mínima (Ward Method). No método de agrupamento pela variância mínima o enfoque é sobre a variabilidade que existe dentro de cada caso e os agrupamentos são efetuados ao se determinar que pares de casos, quando tomados em conjunto, apresentam o menor acréscimo de variabilidade (Landim, 2001).

O programa de computador utilizado para a Análise Estatística Multivariada foi o SPSS V13.0 (Statistical Package for Social Science) (Hair *et al.*, 1987).

3.2.5.1. DEFINIÇÃO DE TERMOS UTILIZADOS NA ANÁLISE ESTATÍSTICA MULTIVARIADA

Segundo Callegari-Jacques (2003), estatística é a ciência que tem por objetivo orientar a coleta, o resumo, a apresentação, a análise e a interpretação de dados. Podem ser identificadas duas grandes áreas de atuação desta ciência: a estatística descritiva, envolvida com o resumo e a apresentação dos dados, e a estatística inferencial, que ajuda a concluir sobre conjuntos maiores de dados (populações) quando apenas partes desses conjuntos (as amostras) foram estudadas. Os métodos da estatística inferencial são ferramenta imprescindível no teste das hipóteses científicas.

Mais do que uma sequência de métodos, a estatística é uma forma de pensar ou de ver a realidade variável, já que seu conhecimento não apenas fornece um conjunto de técnicas de análise de dados, mas condiciona toda uma postura crítica sobre sua interpretação e a elaboração de conclusões sobre os dados (Callegari-Jacques, 2003).

Devido ao fato da estatística representar, neste estudo, uma ferramenta de fundamental importância na análise e interpretação dos dados biológicos coletados nos crânios de rincossauros do Rio Grande do Sul, julga-se oportuno a definição de termos apresentados com frequência nos gráficos, tabelas e diagramas obtidos.

Diagrama de dispersão

Utilizado para se avaliar a correlação entre características quantitativas. Inicialmente os dados são representados em um gráfico cartesiano de pontos, denominado diagrama de pontos ou diagrama de dispersão.

Regressão linear simples

No cálculo da equação simples de alometria, $\log y = \log b + a \log x$, para obtenção do coeficiente alométrico (a), foi utilizado o método da regressão linear simples (Hair *et al.*, 1987), gerando diagramas com retas de regressão que comparavam cada uma das 11 medidas com o comprimento total do crânio.

Segundo Callegari-Jacques (2003), o estudo da regressão aplica-se àquelas situações em que há razões para supor uma relação de causa-efeito entre duas variáveis quantitativas e se deseja expressar matematicamente essa relação. Geralmente representa-se a *variável dependente* (ou *variável resposta*) de y , e a variável *independente* (fator, *variável explicativa* ou *variável preditiva*) de x . As expressões a seguir, utilizadas em diferentes linguagens, têm todas basicamente o mesmo significado: y depende de x (linguagem coloquial); y é função de x (linguagem matemática); existe regressão de y sobre x (linguagem estatística).

O termo “regressão” deve-se a Francis Galton, que publicou, em 1866, um artigo no qual tentou explicar por que pais de alta estatura tinham filhos com estatura em média mais baixa do que a deles, e por que pais de baixa estatura tinham filhos em média mais altos. Esse fenômeno foi chamado de “regressão à média”, termo que, apesar de inadequado para expressar a dependência entre duas variáveis quantitativas, acabou sendo incorporado pelo uso à linguagem estatística (Callegari-Jacques, 2003).

Os objetivos do estudo da regressão são: (1) avaliar uma possível dependência de y em relação a x ; e (2) expressar matematicamente esta relação por meio de uma equação.

Utilidades da reta de regressão

A reta de regressão permite:

- (1) Representar a dependência de uma variável quantitativa em relação à outra por meio de uma equação simples.
- (2) Prever valores para a variável dependente y de acordo com valores determinados (inclusive não-observados) da variável independente x . Isto é permitido dentro da faixa de valores estudados para x . Também é permitido para valores de x menores ou maiores do que os usados no estudo, desde que não haja uma distância muito grande entre o valor selecionado e o primeiro (ou último) valor de x estudado.

Coefficiente de correlação produto-momento (r)

Segundo Callegari-Jacques (2003), uma maneira de avaliar a correlação seria usar um coeficiente, que teria a vantagem de ser um número puro, isto é, independente da unidade de

medida das variáveis. Isto interessaria bastante, pois se pode ter duas unidades de medida diferentes para as variáveis, o que dificultaria a interpretação da associação. O coeficiente de correlação produto-momento (r) é uma medida da intensidade de associação existente entre duas variáveis quantitativas, e sua fórmula de cálculo foi proposta por Karl Pearson em 1896. Por essa razão, é também denominado coeficiente de correlação de Pearson (1896). Por ter sido o primeiro a ser proposto (vários outros foram propostos depois), muitas vezes r recebe simplesmente nome de “coeficiente de correlação”.

Varição no coeficiente de correlação

O coeficiente de correlação pode variar entre -1 e $+1$. Valores negativos de r indicam uma correlação do tipo inversa, isto é, quando x aumenta, y em média diminui (ou vice-versa). Valores positivos para r ocorrem quando a correlação é direta, isto é, x e y variam no mesmo sentido.

O valor máximo (tanto $r = +1$ como $r = -1$) é obtido quando todos os pontos do diagrama estão em uma linha reta inclinada. Por outro lado, quando não existe correlação entre x e y , os pontos se distribuem em nuvens circulares. Associações de grau intermediário (r entre 0 e 1) apresentam-se como nuvens inclinadas, de forma elíptica, sendo mais estreitas quanto maior for a correlação. Se, no entanto, a nuvem elíptica for paralela a um dos eixos do gráfico, a correlação é nula.

Avaliação qualitativa de r quanto à intensidade

Uma vez determinada a existência de correlação na população, pode-se avaliá-la qualitativamente quanto à intensidade, usando-se o critério apresentado no Quadro 1.

$ r $	A correlação é dita
0	Nula
0 – 0,3	Fraca
0,3 – 0,6	Regular
0,6 – 0,9	Forte
0,9 – 1	Muito forte
1	Plena ou perfeita

Quadro 1 – Quadro apresentando uma avaliação qualitativa de r quanto à intensidade.

Coefficiente de determinação r^2

Segundo Vieira (2003), existe uma medida adimensional para a qualidade do ajuste de uma reta de regressão. É o coeficiente de determinação. Essa estatística é indicada por r^2 e dá a proporção da variação total explicada pelo modelo. O coeficiente de determinação é o quadrado do coeficiente de correlação e informa que fração da variabilidade de uma característica é explicada estatisticamente pela outra variável

Intervalo de confiança

A análise estatística dos crânios de rincossauros do Rio Grande do Sul gerou gráficos de Barra de Erro representando o intervalo de confiança (CI) para cada uma das 12 medidas realizadas.

Segundo Vieira (2003), quanto mais estreito for o intervalo, melhor será a explicação do modelo para o fenômeno biológico.

A reta de regressão descreve o fenômeno. No entanto, a reta ajustada é apenas uma estimativa da relação entre as variáveis na população, uma vez que foram usados dados de uma amostra. É preciso considerar a incerteza da estimativa. Os gráficos de Barra de Erro para cada uma das 12 medidas apresentam as retas de regressão com o intervalo de 95% de

confiança. Então, seria esperado que 95% dos intervalos calculados dessa forma incluam a reta verdadeira (Vieira, 2003).

Dendrograma

Dendrograma é a forma gráfica mais usada para representar o resultado final dos diversos agrupamentos. Nele estão dispostas linhas ligadas segundo os níveis de similaridade que agruparam pares de espécimes ou de variáveis (Landim, 2000).

TRADUÇÃO DE TERMOS UTILIZADOS NA ANÁLISE ESTATÍSTICA MULTIVARIADA

Os termos consagrados na literatura inglesa, foram traduzidos e são assim utilizados neste trabalho:

Factor analysis = análise fatorial

Communalities = comunalidades

Initial = inicial

Extraction = extração

Extraction Method: Principal Component Analysis = método de extração: análise de componentes principais

Total variance explained = variância total explicada

Initial Eigenvalues = autovalor inicial

Extraction sums of squared loadings = extração da soma do quadrado dos valores

Rotation sums of squared loadings = rotação da soma do quadrado dos valores

Component = componente

% of variance = porcentagem da variância

Cumulative % = porcentagem cumulativa

Component matrix = matriz de componentes

Components extracted = componentes extraídos

Rotated component matrix = matriz rotada de componentes

Rotation method: Varimax with Kaiser Normalization = método de rotação: variância máxima com a normalização de Kaiser

Rotation converged in 3 iterations = rotação com convergência em três iterações

Component transformation matrix = matriz de transformação de componente

Cluster = agrupamento

Case processing summary = resumo do processamento dos casos

Cases = casos

Valid = válido

Missing = dado inexistente

Percent = porcentagem

Squared Euclidean Distance used = Quadrado da distância euclidiana utilizado

Ward Linkage = Método que determina a distância mínima entre dois agrupamentos

Agglomeration schedule = lista de aglomeração

Cluster combined = agrupamento combinado

Stage cluster first appear = estágio em que o agrupamento aparece pela primeira vez

Stage = estágio

Coefficients = coeficientes

Next stage = próximo estágio

Hierarchical cluster analysis = análise hierárquica de agrupamento

Dendrogram using Ward Method = dendrograma utilizando o método Ward

Rescaled distance cluster combine = distância reescalada de agrupamentos combinados

Label = classificar (classificação)

Error bar = barra de erro

Case summaries = sumário dos casos

Limited to first 100 cases = limitado aos primeiros 100 casos

Eigenvector = Autovetor

3.2.6. EQUAÇÃO DE ALOMETRIA

O segundo método estatístico utilizado foi a Regressão Linear, para o cálculo da equação alométrica ($\log y = \log b + a \log x$), onde as medidas de números 2 a 11 foram plotadas contra a medida comparativa padrão, aqui a medida 1 (comprimento total do crânio na linha média). O cálculo gerou duas tabelas com valores do Coeficiente Alométrico (a). A primeira tabela incluía os 22 crânios de Rhynchosauria, e a segunda excluía o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus*, seguindo a mesma metodologia utilizada na Análise Estatística Multivariada.

A alometria intraespecífica pode ser descrita por dados ontogenéticos (medidas de indivíduos de idades diferentes) ou dados “estáticos” (indivíduos de idades semelhantes, mas de tamanhos diferentes). Alometria interespecífica descreve diferenças entre espécies, usualmente medidas em adultos (Futuyma, 1992).

A equação alométrica $y = bx^a$ tem a forma de uma linha reta, se plotada em eixos logarítmicos ou se transformada na relação $\log y = \log b + a \log x$. Portanto, a constante $\log b$ é a intersecção e a constante a é o coeficiente alométrico, e indica o grau de inclinação da reta (Futuyma, 1992). A medida comparativa padrão (aqui o comprimento total do crânio) é indicada por x , e y é a medida da parte ou órgão sob consideração. O valor do coeficiente alométrico, a , dá a medida da taxa ou do crescimento relativo da parte. Na forma logarítmica, a é simplesmente a inclinação da linha reta. Se $a = 1$ então y é uma proporção constante de x e um aumento em x pressupõe a não alteração da forma, o que significa um crescimento isométrico. Se a não for igual a 1, a forma altera-se durante o desenvolvimento, ($a < 1$) crescimento alométrico negativo, e ($a > 1$) crescimento alométrico positivo. Quando comparado com mudanças filogenéticas, os valores de a em uma série ontogenética podem informar se processos heterocrônicos estão envolvidos e quais.

O programa de computador utilizado para determinar a Regressão Linear foi o SPSS V13.0 (Statistical Package for Social Science) (Hair *et al.*, 1987).

3.2.7. MORFOMETRIA GEOMÉTRICA

No final do Século XIX, uma escola morfométrica (a biométrica) já se estava formando, baseada nos trabalhos de Francis Galton, W. F. R. Weldon e Karl Pearson. A escola biométrica tentava estudar a variação da forma biológica por correlações entre distâncias medidas em estruturas biológicas. As correlações entre medidas e os conceitos estatísticos elaborados nessa época tornaram-se mais tarde a base de toda a análise multivariada, desenvolvida ao longo do Século XX. A importância da regressão linear e da correlação nos estudos biométricos só começou a ser reconhecida após a década de 20, a partir dos trabalhos de Sewall Wright, com o método “*path analysis*”, para estudar a herança de caracteres quantitativos em modelos estritamente causais (Bookstein, 1993 *apud* Monteiro & Reis, 1999).

As análises utilizadas atualmente em morfometria geométrica são, na verdade, análises preliminares para a geração de dados a serem estudados por análises multivariadas. As análises geométricas representam um passo intermediário de geração de dados morfométricos, com propriedades diferentes das simples distâncias dos sistemas convencionais. Os resultados de todas as análises preliminares acabam sendo imprescindivelmente analisados por métodos multivariados (Monteiro & Reis, 1999).

Segundo Monteiro & Reis (1999) em função da grande quantidade de dados que frequentemente caracteriza qualquer matriz composta de observações biológicas, a visualização de informação relevante é obtida em termos de *descritores* que sumarizam a variabilidade expressa na matriz de dados. Estes descritores, denominados estatísticas descritivas, são essencialmente a *média* e *variância*. A média é uma estatística descritiva que fornece uma medida de localização, ou seja, um valor central para um conjunto de números. Do ponto de vista físico, a média representa o centro de gravidade. É importante pensar na média em termos de um referencial, uma construção que permite que se avalie o quanto dela difere o valor de uma dada variável para qualquer espécime. Em outras palavras, ela corresponde, para uma dada variável, ao quão distante um determinado espécime se encontra da média da amostra. Pensar na média em termos de uma construção que serve como referencial evoca, naturalmente, a noção de distância, que é importante para a interpretação da variância como medida de dispersão.

A análise estatística de dados multivariados ou multidimensionais (envolvendo duas ou mais variáveis) compartilha com a análise de dados univariada (envolvendo apenas uma variável) aspectos inferenciais, tais como testes de hipóteses e estimativas de ponto e de intervalos de confiança. Existem, todavia, aspectos que são específicos do caso multivariado. Dois aspectos, em particular, são de grande importância no estudo de dados multivariados:

- a *redução da dimensionalidade*, que envolve a determinação das variáveis mais importantes de um dado problema; e

- a *explicação da associação entre variáveis observáveis* (mensuráveis) em termos de um conjunto de variáveis não-observáveis (latentes).

Estes dois aspectos, redução de dimensionalidade e explicação de associação entre variáveis e fatores latentes, estão na verdade intimamente relacionados e compreendem princípios fundamentais no estudo estatístico de dados multivariados (Krzanowski, 1988 *apud* Monteiro & Reis, 1999).

Quando se está interessado em examinar as relações entre um conjunto de p variáveis correlacionadas, pode ser útil transformar o conjunto de variáveis originais em um novo conjunto de variáveis não correlacionadas, denominadas componentes principais. Estas novas variáveis são combinações lineares das variáveis originais e são deduzidas em ordem decrescente de importância, de modo que o primeiro componente principal contém o máximo possível da variação nos dados originais (Monteiro & Reis, 1999).

A chamada análise dos componentes principais é a técnica para encontrar-se esta transformação. Esta técnica é do tipo “*variable-directed*” e é apropriada para os casos onde não existe uma variável dependente e diversas variáveis independentes, como é o caso em regressão múltipla. O objetivo da análise é sempre verificar se alguns componentes podem “explicar” a maior parte da variação nos dados originais. Se isto acontece, argumenta-se que a dimensionalidade efetiva do problema é menor do que p , o número original de variáveis. Neste caso, espera-se que os primeiros componentes tenham significado e ajudem a compreender a estrutura e o padrão de variação expressos nos dados, permitindo a visualização do problema a partir de um menor número de variáveis (Monteiro & Reis, 1999).

A análise dos componentes principais tem como objetivos fundamentais a redução da dimensionalidade e a explicação da variação morfológica em função de um menor número de variáveis latentes. Segundo Machado (1992) as variáveis latentes são fatores fundamentais para a constituição de um fenômeno, que são os principais responsáveis por sua ocorrência,

desconsiderando-se os não significativos e/ou “pouco significativos”. Estas variáveis latentes, construídas a partir de autovetores (estimativa multidimensional de todas as variáveis craniométricas), permitem tanto a interpretação da natureza da variação morfológica quanto à ordenação de populações.

4. BIOESTRATIGRAFIA DO TRIÁSSICO DO ESTADO DO RIO GRANDE DO SUL

Barberena (1977), com base em dados facio-geocronológicos propôs três zonas-associação para a Formação Santa Maria (Triássico Médio superior ao Triássico Superior médio). 1) Zona-associação de Therapsida: identificada nas áreas de Pinheiros e Chiniquá; 2) Zona-associação de Rhynchocephalia: pertencente à secção-tipo da formação, na cidade de Santa Maria; 3) Zona-associação de *Dicroidium*: subjacente à segunda zona, na mesma área.

Segundo Barberena (1977) todas as evidências disponíveis indicariam que rincossauros e dicinodontes não seriam contemporâneos. Isto sugeriria uma explicação lógica para o já conhecido fato de que tais formas jamais foram encontradas juntas no mesmo nível estratigráfico. Os rincossauros pareceriam estar restritos aos níveis mais superiores da formação.

O conteúdo fóssil das zonas propostas, quando comparado à fauna triássica da Argentina, indicaria uma idade no Chañarensense superior para os sedimentitos contendo a Zona-associação de Therapsida. A mesma comparação sugeriria que a Zona-associação de Rhynchocephalia poderia perfeitamente pertencer ao Ischigualastense (Triássico superior) (Barberena, 1977).

Posteriormente, com base no conceito de unidades geobióticas proposto formalmente por Simpson (1971), Barberena *et al.* (1985) propuseram a existência de sete faunas locais para o Permo-Triássico do Brasil meridional, abaixo referidas.

Fauna Local de Serra do Cadeado (Ortigueira, PR) - Os tetrápodes fósseis coletados até o momento incluíam anfíbios rinessucóides e o dicinodonte *Endothiodon*, nos sedimentitos do Membro Morro Pelado da Formação Rio do Rasto.

As afinidades taxonômicas evolutivas da Fauna Local de Serra do Cadeado com a paleofauna presente na Zona de *Cistecephalus* seriam evidentes. *Endothiodon* seria muito significativo, pois achar-se-ia restrito à dita biozona africana e conhecido, até o à época, apenas no Estado do Paraná e na África. Sendo uma forma de bom porte, herbívora e claramente terrestre, sua ocorrência exclusiva corroboraria a proximidade paleogeográfica entre América do Sul e África.

Sua associação aos anfíbios rinessucóides determinaria a equivalência geocronológica da Fauna Local de Serra do Cadeado àquela da Zona de *Cistecephalus*, indicando-lhe, e aos sedimentitos do Membro Morro Pelado, idade tatariana.

Fauna Local de Aceguá (Aceguá, RS) - O único componente conhecido na fauna local seria *Pareiasaurus americanus*, que registraria, pela primeira vez, a presença de pareiassauros

nas Américas. Araújo (1982) considerou os níveis de pareiaçsauros no Rio Grande do Sul como cronocorrelacionáveis à Zona de *Daptocephalus*. Para tanto se baseou nas características evolutivas derivadas de *P. americanus* e em evidências paleogeográficas de dispersão faunística, indicativas de idade neotatariana para os níveis que contém esta espécie.

Fauna Local de Catuçaba (Catuçaba, RS) - O conteúdo fossilífero, preliminarmente determinado por Barberena *et al.*, (1981), foi detalhadamente descrito por Lavina (1982). Entre os répteis, a espécie mais numerosa seria *Procolophon pricei*, associada a restos do anfíbio ritidosteídeo *Deltasaurus*, bem como de anfíbios lidekkerinídeos. Na África do Sul *Procolophon* associar-se-ia a ritidosteídeos e lidekkerinídeos na Zona de *Lystrosaurus* (Sistema Karroo), de idade eocitiana, o que permitiria inferir a mesma idade para a Fauna Local de Catuçaba.

Fauna Local de Pinheiros (Candelária, RS) - Os seguintes táxons seriam conhecidos até o momento: *Dinodontosaurus turpior*, *Prestosuchus chiniquensis*, *Barysoma lenzii*, *Candelaria barbouri*, *Massetognathus ochagaviae*, cf. *Chiniquodon theotonicus*, cf. *Belosodon magnificus*, *Probelesodon kitchingi*, *Chanaria* sp., cf. *Gualosuchus* sp., e cf. *Chanaresuchus* sp.

O exame comparativo desta fauna local, em relação às formas do Triássico argentino, mostraria maiores afinidades com os táxons da Fauna Local de Los Chañares, de idade Chañarenses inferior (parte média do Triássico médio), utilizando-se as idades-réptil de Bonaparte (1973, 1979). Dos 14 gêneros de Los Chañares, 7 estariam presentes em Pinheiros: *Dinodontosaurus*, *Massetognathus*, *Chiniquodon*, *Probelesodon*, *Chanaria*, *Gualosuchus* e *Chanaresuchus*. *Dinodontosaurus* e *Massetognathus* seriam formas muito abundantes em Pinheiros. Como em Los Chañares, Pinheiros não apresentaria rincossauros.

Fauna Local de Chiniquá (São Pedro do Sul, RS) - Os seguintes táxons seriam até o momento conhecidos: *Stahleckeria potens*, *Dinodontosaurus turpior*, *Dinodontosaurus tener*, *Chiniquodon theotonicus*, *Belosodon magnificus*, *Traversodon stahleckeri*, *Exaeretodon major*, *Prestosuchus chiniquensis*, *Prestosuchus loricatus*, *Procerosuchus celer*, e *Spondylosoma absconditum*.

Em comparação com a Fauna Local de Pinheiros, a de Chiniquá apresentaria novos táxons, ao mesmo tempo em que evidenciaria a permanência de alguns e a extinção de outros. O conteúdo fossilífero manteria-se principalmente integrado por terápsidos, mas as novas formas teriam características mais derivadas, de sorte que seriam consideradas geocronologicamente mais recentes que os terápsidos da fauna local anterior.

Pela ausência de rincossauros e por suas afinidades gerais em relação à de Pinheiros, a Fauna Local de Chiniquá pertenceria à idade-réptil Chañareense, mas certamente mais tardia.

Fauna Local de Alemoa (Santa Maria, RS) - Os táxons, até o momento conhecidos, incluiriam: *Scaphonyx fischeri*, *Gomphodontosuchus brasiliensis*, *Hoplitosuchus rauli*, *Rauisuchus tiradentes*, *Rhadinosuchus gracilis*, *Cerritosaurus binsfeldi*, *Staurikosaurus pricei*, *Therioherpeton cargnini*, *Aetosauroides inhamandensis*.

A Fauna Local de Alemoa poderia diretamente cronocorrelacionar-se à Fauna Local de Ischigualasto (idade Ischigualastense, base do Triássico superior da Argentina). Contudo, existiriam na fauna local argentina certos grupos ainda não presentes na brasileira, como seria o caso dos “tecodontes” Sphenosuchia e dos dinossauros ornitíscuios, o que lhe conferiria um aspecto mais avançado.

Bastante distinta das faunas chañarenses, algo mais basal que a ischigualastense, a Fauna Local de Alemoa pareceria transgredir o limite temporal entre as duas idades, situando-se de uma idade neochañareense à eo-ischigualastense.

Fauna Local de Botucaraí (Candelária, RS) - Os táxons, até o momento conhecidos, incluem: *Jachaleria candelariensis*, *Proterochampsia nodosa*, *Scaphonyx sulcognathus*, *Exaeretodon* sp.

Há uma clara característica ischigualastense na constituição desta fauna local, até o momento em estágio inicial de prospecção. Todos seus táxons, ao nível genérico, estariam representados na Fauna Local de Ischigualasto, inclusive o dicinodonte *Jachaleria* conhecido dos níveis de transição entre as Formações Ischigualasto e Los Colorados. Em termos geocronológicos, portanto, a presença desta forma indicaria que a Fauna Local de Botucaraí teria uma idade neoischigualastense.

Além das Faunas Locais, Barberena *et al.* (1985) sugeriram que em termos estratigráficos, o limite Permo-Triássico para o Rio Grande do Sul seria gradacional, diferente do observado para o norte da Bacia do Paraná. A principal evidência seria a passagem gradacional dos sedimentitos que contêm a Fauna Local de Aceguá para os que contêm a Fauna Local de Catuçaba, como salientado por Zerfass (1998).

Para Faccini (1989) o conjunto de rochas sedimentares e vulcânicas que compõem o registro do Permiano superior e Mesozóico do Rio Grande do Sul seria subdividido em quatro unidades cronoestratigráficas, à luz do conceito de sequências deposicionais, identificadas a partir da avaliação de atributos faciográficos, paleoambientais e fossilíferos, em escala regional.

Foram identificadas superfícies de discordâncias representativas de hiatus deposicionais significativos, individualizando as seguintes sequências, da base para o topo: 1) Sequência I: correspondendo às Formações Rio do Rasto e Sanga do Cabral, constituídas por fácies lacustres, deltaicas; fluviais e eólicas, com idade mínima referida à base do Triássico, andar Scythiano (245 M. A.); 2) Sequência II: compreendendo a associação constituída pelos Membros Passo das Tropas e Alemoa da Formação Santa Maria e parte da Formação Caturrita, composta por fácies fluviais e lacustres, contendo rica paleoherpetofauna pertencente ao intervalo Ladiniano-Norian inferior (238 – 225 M. A.); 3) Sequência III: formada por arenitos fluviais, que ocorrem no município de Mata (RS), portadores de expressivos registros de troncos silicificados, tentativamente atribuídos ao topo do Triássico, andar Rético (215 M. A.), os quais, pela consistência de suas características litológicas e fossilíferas, sugerem fortemente uma futura designação formal como nova unidade litoestratigráfica; 4) Sequência IV: reunindo os depósitos eólicos da Formação Botucatu e os derrames de lava que a recobrem, pertencentes à Formação Serra Geral, cujas principais manifestações vulcânicas registram idades radiométricas entre 150 e 115 milhões de anos (Jurássico – Eocretáceo) (Faccini, 1989).

Apesar de não terem modificado a compartimentação de Faccini (1989), Faccini *et al.* (1995) modificaram os termos, de acordo com os princípios da alostratigrafia. Dessa forma, as quatro unidades foram denominadas de (1) Sequência Rio do Rasto/Sanga do Cabral, (2) Sequência Santa Maria, (3) Sequência “arenitos Mata” e (4) Sequência Botucatu (incluindo as vulcânicas da Formação Serra Geral) (Zerfass, 1998).

Azevedo *et al.* (1990) apresentaram novas evidências para a sequência triássica da Bacia do Paraná sobre bioestratigrafia, paleoecologia, paleoclimatologia e ambientes de sedimentação, no evento denominado por Romer (1962) como “evolução explosiva”, ocorrida com os rincossauros no Triássico. Os rincossauros representariam as formas de maior abundância no Triássico da Bacia do Paraná (Figura 7), Estado do Rio Grande do Sul; porção superior da Formação Santa Maria. Além disto, 1 – *Scaphonyx fischeri* seria o único representante dos rincossauros na Fauna Local de Alemoa, de sorte que a “explosão evolutiva” seria produzida por uma única espécie. Este fato caracterizaria *Scaphonyx fischeri* como um “especialista”, marcadamente adaptado à dieta de sementes de pteridospermas; 2 – A “explosão” monotípica de *Scaphonyx fischeri*, provavelmente ocorreria em função de passagem paleoambiental determinando condições climáticas extremas, decorrentes do processo de desertificação sofrido pelos terrenos gonduânicos, na passagem do Meso- para o Neotriássico.

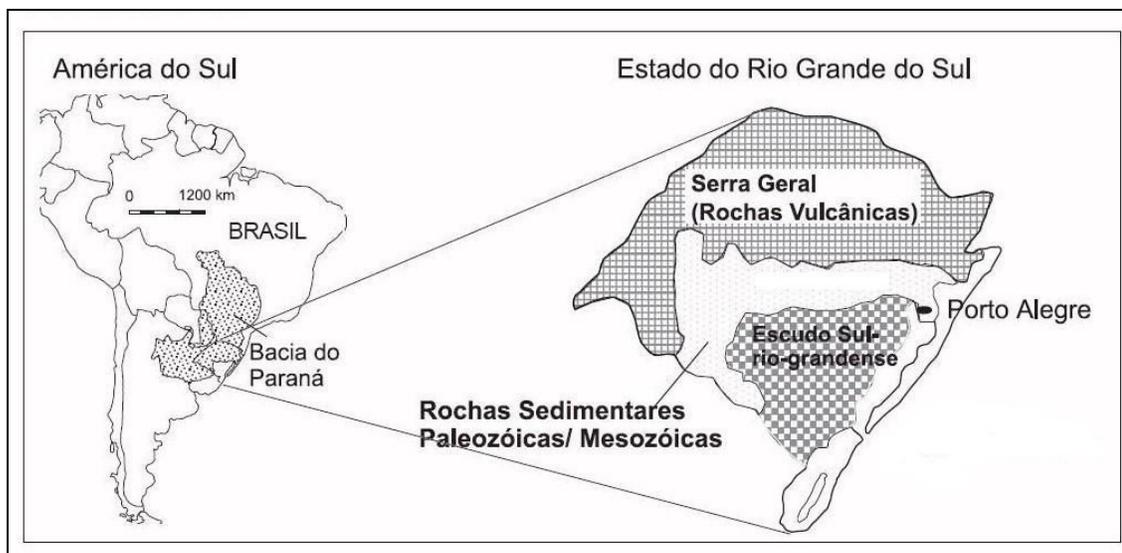


Figura 7 – Mapa de localização dos sedimentos triássicos com tetrápodes fósseis, no contexto das unidades geológicas paleozóico-mesozóicas no Estado do Rio Grande do Sul. Modificado de Barberena *et al.* (2002).

Barberena *et al.* (1993) mantiveram duas das cenozonas propostas por Barberena (1977), a Cenozona de Therapsida (que corresponderia às Faunas Locais de Pinheiros e Chiniquá), e a Cenozona de Rhynchocephalia (que corresponderia à Fauna Local de Alemoa), mas, sugeriram o abandono da terceira, a Cenozona de *Dicroidium* proposta em 1977. Para eles a Cenozona de *Dicroidium*, apesar da sua importância como nível fossilífero, teria uma ocorrência geográfica muito restrita no Rio Grande do Sul, de maneira que, sua caracterização como cenozona deve ser descontinuada.

As duas cenozonas apresentariam diferenças significativas em relação ao seu conteúdo fossilífero. Segundo a análise de Azevedo *et al.*, (1990), a Fauna Local de Pinheiros e Chiniquá (Cenozona de Therapsida), encontrada no terço inferior da Formação Santa Maria, apresentaria os seguintes percentuais de ocorrência: dicinodontes (61%), cinodontes (27%), tecodontes (11%), rincossauros (0,7% - apenas dois exemplares) e procolofonídeos (0,3%). A Fauna Local de Alemoa (Cenozona de Rhynchosauria), localizada no terço médio da Formação Santa Maria, seria composta por sua vez, por rincossauros (92%), cinodontes (2,7%), tecodontes (4,9%) e dinossauros (0,4%).

A Cenozona de Therapsida, de idade mesoladiniana (Chañariano), reúne alguns representantes de ambas as faunas locais, Pinheiros e Chiniquá. Estaria limitada na base e no topo por sistemas fluviais, atribuídos ao Membro Passo das Tropas (Zerfass, 1998).

A Cenozona de Rynchocephalia, de idade carniana (Ischigualastiano), reúne gêneros de paleotetrápodos atribuídos à Fauna Local de Alemoa. Também seria sugerido que alguns representantes da Fauna Local de Botucaraí fariam parte desta unidade. Seu limite inferior seria o sistema fluvial que contém a flora de *Dicroidium*. Em relação ao seu limite superior, no entanto, Barberena *et al.* (1993) não foram conclusivos. Um *datum* superior que poderia ser utilizado é o nível com *Jachaleria*, que representaria o reaparecimento dos dicinodontes (Zerfass, 1998).

Scherer (1994) apresentou um trabalho envolvendo um estudo faciológico e bioestratigráfico detalhado do Triássico superior do Rio Grande do Sul (níveis superiores da Formação Santa Maria – Sequência II), tendo como área principal o município de Candelária. Acerca da análise faciológica, foram individualizadas, através dos atributos sedimentológicos, cinco fácies geneticamente relacionadas: 1) Fácies de pelitos subaquosos; 2) Fácies de lobos de suspensão; 3) Fácies de turbiditos lacustres; 4) Fácies de canal aluvial; e 5) Fácies de dunas eólicas.

As conclusões de Scherer (1994) foram as seguintes:

1) Não existiriam evidências plausíveis para a individualização de uma nova unidade aloestratigráfica no intervalo arenoso que compõe os níveis superiores da Formação Santa Maria (topo da sequência II). As fácies arenosas (lobos de suspensão, turbiditos, fluviais) intercalariam-se gradativamente com os pelitos subaquosos (Membro Alemoa), conferindo ao topo da sequência II um caráter estrato-crescente, sem qualquer evidência da presença de uma superfície erosiva que possa ser rastreada regionalmente.

2) A Fauna Local de Botucaraí, com base na distribuição estratigráfica dos táxons constituintes, se mostraria pouco operacional, visto que agrupa sob a mesma designação espécimes que ocorreram no que Scherer (1994) chamou de “tempos evolucionários distintos”. O dicinodonte *Jachaleria* estaria em níveis estratigráficos superiores, separados dos estratos portadores do cinodonte *Exaeretodon*, do tecodonte *Proterochampsa nodosa* e do rincossauro *Scaphonyx sulcognathus* por cerca de 60 metros de sedimentos. Na realidade, estes últimos táxons apresentariam uma íntima relação estratigráfica com os horizontes em que se encontra *Scaphonyx fischeri*, rincossauro da Fauna Local de Alemoa.

3) Em decorrência disto, e dentro da óptica de uma bioestratigrafia formal, *Scaphonyx sulcognathus*, *Proterochampsa nodosa* e *Exaeretodon* comporiam, com os demais táxons da

Fauna Local de Alemoa, a Cenozona de Rhynchosauria. O dicinodonte *Jachaleria*, em conjunto com os dentes de arcossauros, representariam uma unidade bioestratigráfica distinta, denominada informalmente de “intervalo de *Jachaleria*”.

4) Sendo assim, ao contrário do apresentado nos trabalhos anteriores, dicinodontes e rincossauros não coexistiriam no Triássico superior sul-riograndense.

Como consequência das proposições bioestratigráficas nos anos 90, tem-se um Meso- e um Neo-Triássico dividido em cenozonas, conforme sintetizado por Scherer *et al.* (1995): (1) Cenozona de Therapsida (Eo- a Mesochañareense), (2) Cenozona de Rhynchosauria (Neochañariano a Ischigualastiano) e (3) Intervalo de *Jachaleria* (Neoischigualastiano a Eocoloradiano) (Zerfass, 1998).

Segundo Zerfass (1998) seria evidente a existência de um hiato temporal entre as cenozonas de Therapsida e Rhynchosauria, propostas por Scherer *et al.* (1995), sendo a primeira do Eo- ao Mesoladiniano e a segunda, do Neoladiniano ao Neocarniano. Ambas estariam representadas na região de São Pedro do Sul, caracterizadas por paleotetrápodes típicos de cada nível. Para cada um destes horizontes constituídos por pelitos lacustres com conteúdo fossilífero distinto ocorreria um nível de arenitos fluviais sotoposto.

Segundo Schultz (1995), com base em caracteres morfológicos e taxonômicos, poderiam ser identificadas, seis diferentes associações de tetrápodes e duas associações de plantas fósseis para o Triássico do Rio Grande do Sul. Tais associações sugeririam a existência de igual número de subdivisões estratigráficas para o pacote sedimentar deste período. Entretanto, a pouca representatividade das amostras de algumas das associações fossilíferas, associada à precariedade do estágio atual de mapeamento de superfície e à completa ausência de informações de sub-superfície, tornaria impossível uma proposição de divisão bioestratigráfica formal nesse nível de detalhe, ficando esta condicionada à resolução desses problemas.

As maiores concentrações de vertebrados e plantas fósseis existentes no RS ocorreriam nos “red beds” triássicos. Nestes sedimentitos vermelhos, poder-se-ia distinguir, do ponto de vista taxonômico, pelo menos seis diferentes associações de tetrápodes e duas paleofloras totalmente distintas, abaixo listadas:

Associação 1 – *Procolophon* e anfíbios;

Associação 2 – Rincossauro basal (“Rincossauro de Mariante”) e dicinodonte indeterminado;

Associação 3 – Dicinodontes (*Dinodontosaurus* e outros), cinodontes, tecodontes (rauisquíquidos e cerritossaurídeos), sem rincossauros;

Associação 4 – Flora *Dicroidium* e restos de peixes;

Associação 5 – Rincossauros (*Scaphonyx fischeri* e *Hyperodapedon* sp.), cinodontes (diferentes dos da Associação 3), tecodontes (fragmentos de rauissuquídeo, provavelmente), dinossauro (*Staurikosaurus*), sem dicinodontes;

Associação 6 – Rincossauro (*Scaphonyx sulcognathus*), cinodonte (*Exaeretodon*, exclusivo deste intervalo), tecodonte (*Proterochampsia*, exclusivo deste intervalo);

Associação 7 – Dicinodonte *Jachaleria* (exclusivo deste intervalo), dente de dinossauro indeterminado;

Associação 8 – Flora de Coníferas.

Para Schultz (1995) a ordenação acima refletiria a posição relativa das diversas associações fossilíferas, da mais antiga (Associação 1) para a mais recente (Associação 8), com base na comparação morfológico-evolutiva entre os fósseis envolvidos e em dados estratigráficos obtidos exclusivamente de afloramentos.

Segundo Zerfass (1998), com base em estudos de fácies sedimentares, bioestratigrafia e petrologia sedimentar, na região de São Pedro do Sul (centro-oeste do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil), a Formação Santa Maria (*sensu* Gordon Jr., 1947) poderia ser subdividida em três sucessões sedimentares separadas por discordâncias erosivas: Sucessão 1: arenitos fluviais, ritmitos deltaicos e pelitos lacustres contendo paleofauna de répteis terápsidos e arcossauros, com idade ladiniana; Sucessão 2: arenitos fluviais, arenitos deltaicos e pelitos lacustres contendo paleofauna de répteis rincossauros, com idade carniana; e Sucessão 3: arenitos fluviais dominantes com troncos silicificados e pelitos lacustres, com provável idade neonoriana-rética.

Seguindo o proposto por Zerfass (1998) a Formação Santa Maria estaria sobreposta, em discordância erosiva, aos depósitos eólicos e fluviais neopermianos-eotriássicos da Formação Sanga do Cabral e seria recoberta pelos depósitos fluviais e eólicos neojurássicos da Aloformação Guará, também em discordância erosiva. Estes depósitos, por sua vez, seriam recobertos pelos arenitos eólicos da Formação Botucatu (Eocretáceo) e pelas rochas vulcânicas da Formação Serra Geral (Eo e Mesocretáceo).

A assinatura de proveniência dos sedimentos permitiria individualizar a Formação Santa Maria, cujos arenitos revelariam uma importante entrada de material de primeiro ciclo, devido ao soerguimento do embasamento granito-gnáissico. Em contraste, os arenitos da Formação Sanga do Cabral e da Aloformação Guará teriam sido depositados durante eventos de reciclagem de bacia e os arenitos da Formação Botucatu teriam proveniência associada preferencialmente a áreas cratônicas distantes. A Sucessão 3, os Arenitos Mata (*sensu* Faccini,

1989), apresentariam assinatura de proveniência similar àquela dos outros níveis de arenitos da Formação Santa Maria, confirmando sua idade neotriássica. A composição do arcabouço e a história diagenética também possibilitariam individualizar os arenitos das três sucessões sedimentares meso- e neotriássicas (Zerfass, 1998).

Zerfass (1998) propôs que na região central do Rio Grande do Sul, bem como em algumas áreas restritas sobre o Escudo Sul-Riograndense, aflorariam os únicos registros brasileiros do Meso- e Neotriássico, os quais o autor denominou, genericamente, de Formação Santa Maria (Figura 8), no sentido dado por Gordon Jr. (1947). A área de afloramentos mais expressiva seria uma faixa alongada na direção leste-oeste, que se estende desde a região de Taquari, mais a leste, até a região de Mata, a oeste. O pacote sedimentar, registro de deposição em ambientes continentais, apresentaria várias descontinuidades internas, marcando intervalos erosivos ou de não-deposição.

Segundo Zerfass (1998) a Formação Santa Maria (*sensu* Gordon Jr., 1947) compreenderia todo o pacote sedimentar situado entre a “Formação Rio do Rasto”, de idade permiana (na época não havia sido ainda definida a Formação Sanga do Cabral) e a “Formação Botucatu”, então considerada como sendo de idade Neotriássico. O autor adotou o termo “Formação Santa Maria” sempre que fosse feita referência à sedimentação meso- e neotriássica no Rio Grande do Sul. Embora a compartimentação interna da unidade fosse de fato mais complexa do que o apresentado por Gordon Jr. (1947), a adoção do termo permitiria evitar a complexidade terminológica do intervalo estratigráfico em questão.

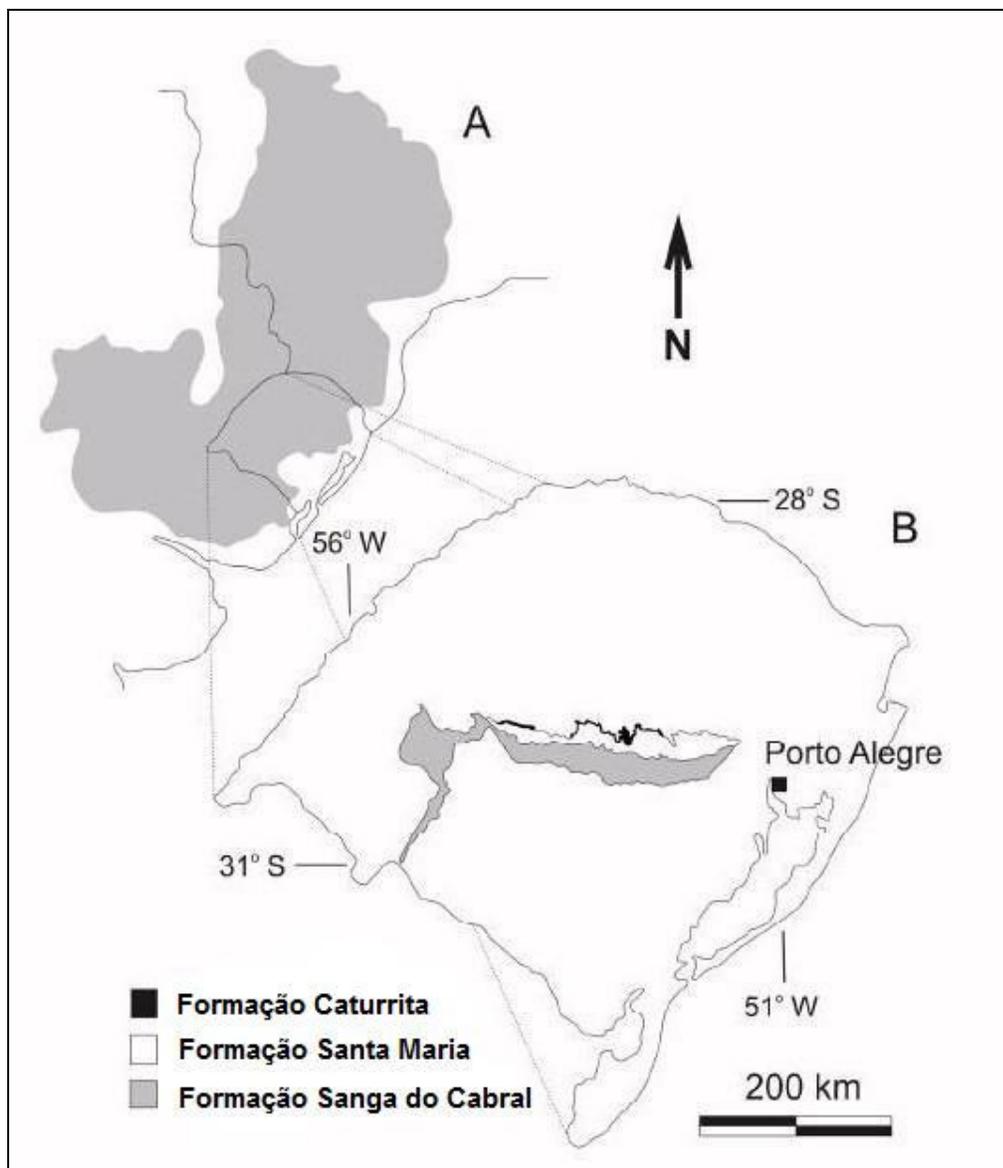


Figura 8 – A) Limites da Bacia do Paraná (cinza) no leste-central da América do Sul, com a localização do Rio Grande do Sul, no sul do Brasil. B) Mapa do Rio Grande do Sul ilustrando o cinturão de afloramentos do Grupo Rosário do Sul. Modificado de Langer *et al.* (2007).

De acordo com Hallam (1985 *apud* Zerkass, 1998)), existiria um consenso quanto à uniformidade climática durante o Triássico, com clima tropical até latitudes médias e clima temperado nas regiões polares. De um modo geral o Triássico teria sido árido, com a ausência de uma zona equatorial úmida; regiões úmidas ocorreriam apenas em latitudes altas, como no

leste da Austrália, Antártica e norte da Sibéria; nas latitudes baixas e médias o clima seria árido ou com alternância de estações seca e úmida (monções) (Hallam, 1985 *apud* Zerfass, 1998). Este seria o caso da América do Sul, segundo Zerfass (1998).

Zerfass (1998) propôs que o nível inferior de arenitos fluviais da Formação Santa Maria estaria assentado discordantemente sobre os sedimentitos da Formação Sanga do Cabral, o que seria evidenciado por um contato erosivo e pelo conteúdo fossilífero – a Formação Sanga do Cabral possuiria paleotetrápodes relacionados com a Fauna Local de Catuçaba, do Neopermiano ao Eotriássico (Barberena *et al.*, 1985; Lavina, 1991). Sobre este nível de arenito assentaria-se o nível inferior de pelito com paleotetrápodes, os quais pertenceriam à Cenozona de Therapsida, estando caracterizada por representantes da Fauna Local de Chiniquá, de Barberena *et al.* (1985). Os sistemas fluvial e lacustre seriam considerados sincrônicos, pela existência de fácies transicionais entre as fácies fluviais e lacustres típicas. Esta associação litofaciológica foi denominada por Zerfass (*op. cit.*) de Sucessão 1, com idade eo- a mesoladiniana, fornecida pelos fósseis da Cenozona de Therapsida. Admitiria-se também a possibilidade de que a deposição fluvial tenha se iniciado já no Neoanisiano.

Segundo o mesmo autor, um segundo nível de arenitos fluviais ocorreria sobre os pelitos lacustres da Sucessão 1, em discordância erosiva. Tal nível seria recoberto por outro horizonte de pelitos lacustres, com conteúdo fossilífero distinto, relacionado à Cenozona de Rhynchosauria. A presença de fácies transicionais entre os arenitos fluviais e os pelitos lacustres permitiriam relacioná-los ao mesmo intervalo, denominado de Sucessão 2, com idade neoladiniana a neocarniana, de acordo com o conteúdo fossilífero da Cenozona de Rhynchosauria.

Em discordância erosiva sobre os pelitos lacustres da Sucessão 2 estaria sobreposto um nível de arenitos fluviais com troncos silicificados. Uma camada pouco espessa de pelitos lacustres recobriria o arenito com troncos, em contato localmente discordante. Este horizonte pelítico, por sua vez, seria recoberto por uma recorrência de arenito fluvial com troncos silicificados. Isto mostraria que o sistema fluvial superior também erodia os depósitos lacustres em determinados pontos, ou ainda que o sistema lacustre não tivesse sido desenvolvido em toda a região. A pouca espessura do pacote pelítico sugeriria, de fato, uma menor importância do sistema lacustre em relação aos das Sucessões 1 e 2. Esta associação litofaciológica foi denominada por Zerfass (1998) de Sucessão 3, a qual corresponderia à parte superior da Formação Caturrita (*sensu* Andreis *et al.*, 1980), assim como à Sequência Depositional III ou Arenitos Mata (*sensu* Faccini, 1989).

Para Zerfass (1998) a idade da Sucessão 3 não seria ainda devidamente conhecida, uma vez que os únicos fósseis associados são os troncos silicificados, os quais são datadores imprecisos. Não obstante ele procura associá-lo aos níveis superiores da Formação Santa Maria, sugerindo uma idade neotriássica (Neonoriano ou Rético). Isto estaria em conformidade com a hipótese de Faccini (1989), que também propôs uma idade neotriássica (Rético) para os Arenitos Mata.

Segundo o proposto por Schultz *et al.* (2000) as rochas do Triássico médio e superior do sul do Brasil (Bacia do Paraná) poderiam ser divididas em três unidades bioestratigráficas maiores e claramente distintas, da base para o topo: 1) Cenozona de Therapsida, dominada por dicinodontes e cinodontes; 2) Cenozona de Rhynchosauria, com uma expressiva presença de rincossauros e ausência de dicinodontes e 3) Nível de *Jachaleria*. Esta última foi referida no citado trabalho como uma unidade bioestratigráfica informal, uma vez que o número de fósseis coletados até o momento era baixo, associado ao fato da ocorrência desta assembléia fóssil ser muito restrita (Figura 9).

Período	Idade Réptil	Fauna Local		Cenozona	Litoestratigrafia		sequência deposicional
	Argentina	Argentina	Brasil	Brasil	Argentina	Brasil	Brasil
RETICO						Mata	III
NORIANO	Coloradense	La Esquina			Los Colorados		
CARNIANO	Ischigualastense	Ischigualasto	Botucaraí	<i>Jachaleria</i>	Ischigualasto	Caturrita	II
			Alemoa	Rhynchosauria			
LADINIANO	Chañareense	Los Chañares	Chiniquá		Los Rastros	Santa Maria	
			-----	Therapsida			
			Pinheiros				

Figura 9 - Quadro de correlação geológica para o Triássico, entre Brasil e Argentina, integrando as paleofaunas e suas respectivas unidades estratigráficas, e apresentando o Nível de *Jachaleria*. Modificado de Schultz *et al.* (2000).

Rubert & Schultz (2004) relataram a descoberta de uma nova assembléia fossilífera, diferente de todas as anteriormente conhecidas, ocorrendo em dois afloramentos distintos, em Faxinal do Soturno e Candelária, a qual traria a possibilidade de existência de um novo horizonte de correlação, com abrangência regional, e que permitiria contribuir para o refinamento do arcabouço estratigráfico do pacote estudado, tal como anteriormente proposto.

Segundo os autores este novo conjunto de fósseis, encontrado em camadas de arenitos maciços da porção superior do pacote triássico, seria caracterizado pela ocorrência de uma paleofauna de pequenos tetrápodes (com tamanhos ao redor de 10 cm) dominada por cinodontes não mamalianos derivados e esfenodontídeos (ocorrendo ainda procolofonídeos em menor quantidade).

Foi proposto por Rubert & Schultz (2004) o estabelecimento de um novo horizonte de correlação para o intervalo superior da Sequência II de Faccini (correspondendo à porção média da Formação Caturrita de Andreis *et al.* (1980), na área), denominado Zona de Associação de Ictidosauria (Figura 10), estabelecido com base no conteúdo fossilífero identificado para este intervalo estratigráfico em dois afloramentos: um situado nas proximidades do Cerro do Botucaraí, em Candelária, e outro em Faxinal do Soturno. Nestes dois afloramentos, predominaria uma associação de pequenos cinodontes derivados não-mamalianos (ictidossauros), incluindo *Riograndia guaibensis*, *Brasilodon quadrangularis* e *Brasilitherium riograndensis*. Também ocorreriam esfenodontídeos ainda indeterminados (Ferigolo, 2000).

Ainda segundo eles, em outros afloramentos, nos mesmos níveis estratigráficos, porém, até o momento, não diretamente associados aos táxons anteriores, ocorreriam, na região do Cerro Botucaraí, em Candelária, o dicinodonte *Jachaleria candelariensis*, o dinossauro *Guaibasaurus candelariensis*, dentes isolados de arcossauros e parte do rosto de um fitossauro. Estes fósseis, conhecidos até então apenas para aquela região, seriam incluídos no intervalo estratigráfico informal denominado Nível de *Jachaleria* (Schultz *et al.*, 2000).

No afloramento de Faxinal do Soturno, além do conteúdo comum predominante de ictidossauros e esfenodontídeos, foram identificados um procolofonídeo derivado (*Soturnia caliodon*) e um pequeno dinossauro terópode, muito provavelmente relacionado a *Guaibasaurus*. Além destes fósseis de tetrápodes, os níveis pelíticos associados apresentariam escamas de peixes e uma abundante associação de lenhos, ramos e estruturas reprodutivas de coníferas cujas características indicariam um padrão que não seguiria além do Neotriássico (Dutra, 2002 *apud* Rubert & Schultz, 2004).

Com base em todos estes dados bioestratigráficos, associados ao fato de que a passagem entre os níveis contendo a Cenozona de Rhynchosauria para a de Ictidosauria seria transicional, Rubert & Schultz (2004) consideraram que a nova Zona de Associação demarcaria a porção inferior do Noriano, coincidindo com as idades atribuídas anteriormente ao Nível de *Jachaleria*, por Schultz *et al.* (2000) e Bonaparte *et al.* (2001).

Seguindo critérios de comparação da faciologia, texturas e geometria dos depósitos, Rubert & Schultz (2004) concluíram que os afloramentos que contêm esta nova associação fossilífera encontrar-se-iam em um intervalo estratigráfico diferenciado, na porção média/superior da Sequência II, por eles denominada de Zona de Associação de Ictidosauria, a qual, em termos bioestratigráficos, passaria a substituir o Nível de *Jachaleria*, por possuir uma distribuição espacial mais ampla que este, e permitir correlações regionais de horizontes

estratigráficos na área de ocorrência de rochas do Triássico superior. Pela análise do conteúdo fossilífero foi proposta uma idade Eonoriana para esta unidade.

Período	Idade Réptil	Faunas Locais		Cenozonas	Litoestratigrafia		Sequência deposicional
	Argentina	Argentina	Brasil	Brasil	Argentina	Brasil	Brasil
RÉTICO						Mata	III
NORIANO	Coloradense	La Esquina			Los Colorados		
CARNIANO	Ischigualastense	Ischigualasto	Botucarái	Ictidosauria	Ischigualasto	Caturrita	II
			Alemoa	Rhynchosauria			
LADINIANO	Chañareense	Los Chañares		Biozona de Traversodontídeo	Los Rastros	Santa Maria	
			Chiniquá				
			Pinheiros				

Figura 10 – Correlação entre Brasil e Argentina, integrando os dados das paleofaunas do Triássico e suas respectivas unidades estratigráficas, e incluindo a Zona de Associação de Ictidosauria. Modificado de Rubert & Schultz (2004).

Segundo Schultz & Soares (2006), Ictidosauria seria um nome em desuso, sob o qual estariam reunidos táxons de cinodontes não mamalianos derivados de distintas famílias. Assim, os autores julgaram necessária a renomeação desta Cenozona. Atualmente todos os ictidossauros estariam incluídos na Família Tritheledontidae, sendo que novos estudos filogenéticos posicionaram *Riograndia guaibensis* como a espécie mais basal desta, que incluiria também *Irajatherium hernandezi*, igualmente encontrado na fauna de

microvertebrados da Formação Caturrita, a qual contaria, ainda, com outros dois táxons, pertencentes à Família Brasilodontidae, *Brasilodon quadrangularis* e *Brasilitherium riograndensis*. Análises filogenéticas recentes mostraram que Tritheledontidae, Brasilodontidae e Mammalia formariam um clado monofilético, incluído por Schultz & Soares (2006) em Mammaliamorpha. Assim sendo, eles propuseram a substituição do nome da Cenozona de Ictidosauria por Cenozona de Mammaliamorpha, terminologia que refletiria mais corretamente as espécies que a identificariam.

5. OS RHYNCHOSAURIA

Os Rhynchosauria são répteis Diapsida Archosauromorpha, de distribuição restrita ao Triássico (Figura 11). O grupo tem caracteres cranianos muito particulares, entre eles as pré-maxilas em forma de “bico” recurvadas ventralmente, contato entre a pré-maxila e o pré-frontal, orifício nasal externo único, marcadas depressões nos frontais e pós-frontais e as múltiplas fileiras de dentes na maxila.

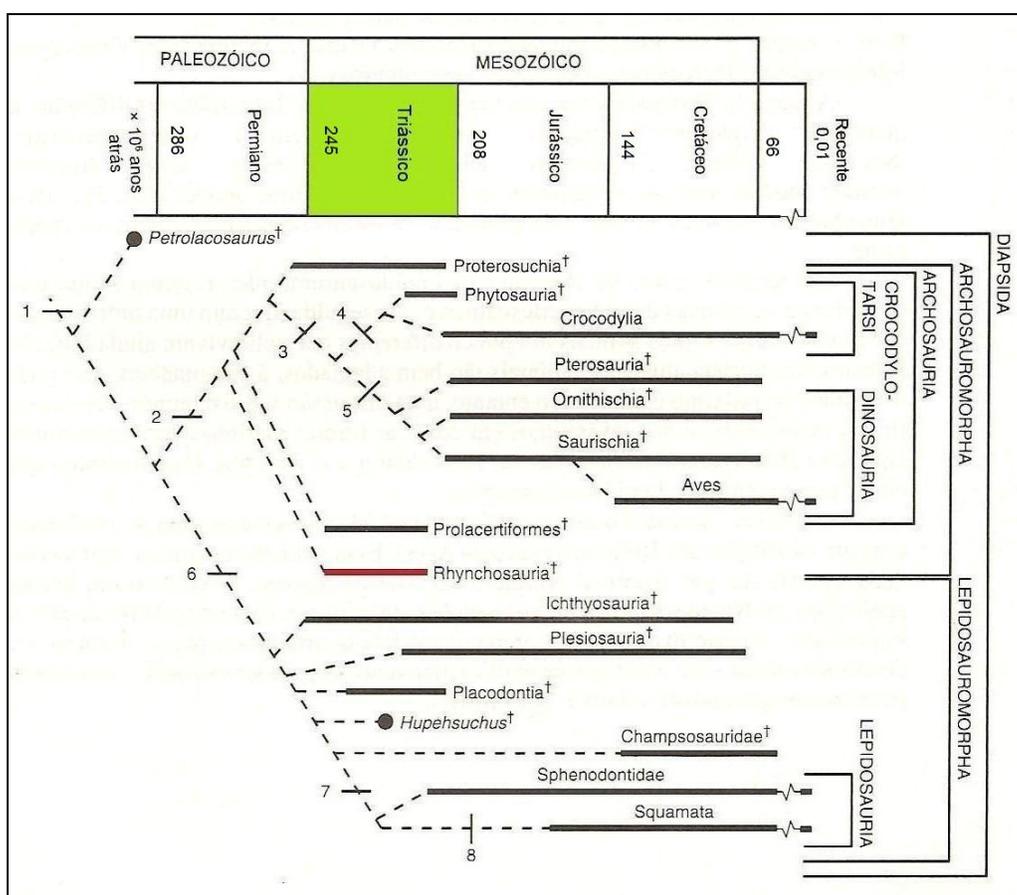


Figura 11 – Cladograma apresentando uma proposta de relações filogenéticas para os Diapsida. A posição dos Rhynchosauria dentre os Archosauromorpha está evidenciada por uma barra vermelha. O período Triássico (em verde) representa a distribuição temporal do grupo. Modificado de Pough *et al.* (1999).

Segundo Romer (1956), alguns caracteres cranianos seriam relacionados a um hábito alimentar altamente especializado. Por exemplo, a presença de grandes pré-maxilas em forma de “presa”, o desenvolvimento de uma placa maxilar maciça portando múltiplas fileiras de dentes, o excessivo desenvolvimento do jugal e outras estruturas para acomodação da poderosa musculatura temporal.

Taxonomicamente os rincossauros estão classificados da seguinte forma (*sensu* Langer & Schultz, 2000):

Classe Reptilia Laurenti, 1768
 Subclasse Diapsida Osborn, 1903
 Divisão Archosauromorpha Huene, 1946
 Ordem Rhynchosauria Osborn, 1903
 Família Rhynchosauridae Gervais, 1859

Sub-Família Stenaulorhynchinae Kuhn, 1933

Stenaulorhynchus stockleyi Haughton, 1932; Triássico médio, Anisiano, Inglaterra

Mesodapedon kuttyi Chatterjee, 1980; Triássico inferior/médio, Scitiano/Anisiano, Índia

"**Rincossauro de Mariante**", Triássico médio, Ladiniano, Brasil

Outros táxons não incluídos nesta sub-família:

Rhynchosaurus articeps Owen, 1842; Triássico médio, Anisiano, Inglaterra

Rhynchosaurus brodiei Benton, 1990; Triássico médio, Anisiano, Inglaterra

Família Hyperodapedontidae Lydekker, 1885

Hyperodapedon gordonii Huxley, 1869; Triássico superior, Carniano, Escócia

Hyperodapedon huxleyi Lydekker, 1881; Triássico superior, Carniano, Índia

Scaphonyx fischeri Woodward, 1907; Triássico superior, Carniano, Brasil

Macrocephalosaurus mariensis Tupi-Caldas, 1933; Triássico superior, Carniano, Brasil

Supradapedon stockleyi Boonstra, 1953; Triássico superior, ?Carniano, Tanzânia

Scaphonyx sanjuanensis Sill, 1970; Triássico superior, Carniano, Argentina e Brasil

Hyperodapedon genovefae Buffetaut, 1983; Triássico superior, Carniano, Madagascar

Scaphonyx sulcognathus Azevedo & Schultz, 1987; Triássico superior, Carniano, Brasil

Rhynchosaurus spenceri Benton, 1990; Triássico médio, Anisiano, Inglaterra

Otischalkia elderae Hunt & Lucas, 1991; Triássico superior, Carniano; EUA

Hyperodapedon sp. Raath *et al.*, 1992; Triássico superior, Carniano, Zimbabwe

"**Rincossauro da Nova Scotia**"; Triássico superior, Carniano, Canadá

Segundo Langer & Schultz (2000), *Rhynchosaurus spenceri* foi descrito como um rincossaurídeo por Benton (1990), entretanto, os trabalhos mais atuais acerca da filogenia dos rincossauros (Wilkinson & Benton, 1995; Langer, 1996) incluem-no como uma forma derivada em direção aos hiperodapedontídeos.

Quatro outras espécies de rincossauros não são incluídas hoje em nenhuma das famílias acima:

Howesia browni Broom, 1905; Triássico inferior, Neoscitiano, África do Sul

Noteosuchus colletti Watson, 1912; Triássico inferior, Eoscitiano, África do Sul

Mesosuchus browni Watson, 1912; Triássico inferior, Neoscitiano, África do Sul

Ammorhynchus navajoi Nesbitt & Whatley, 2004. Triássico médio, Anisiano, EUA

O Rhynchosauria mais plesiomórfico, *Mesosuchus browni* (Figura 12) do Triássico inferior (Neoscitiano) da África do Sul, apresenta o crânio aproximadamente triangular com uma ampla região temporal que se estreita abruptamente na região das órbitas; um grande orifício nasal externo; órbitas dirigidas lateralmente; arco temporal ventral incompleto; e palato pronunciado e alongado medialmente. Ele se distingue de todos os outros rincossauros, com a possível exceção de *Howesia*, pela presença de dois grandes dentes pré-maxilares, ao invés de uma pré-maxila sem dentes e estreita (Dilkes, 1998).

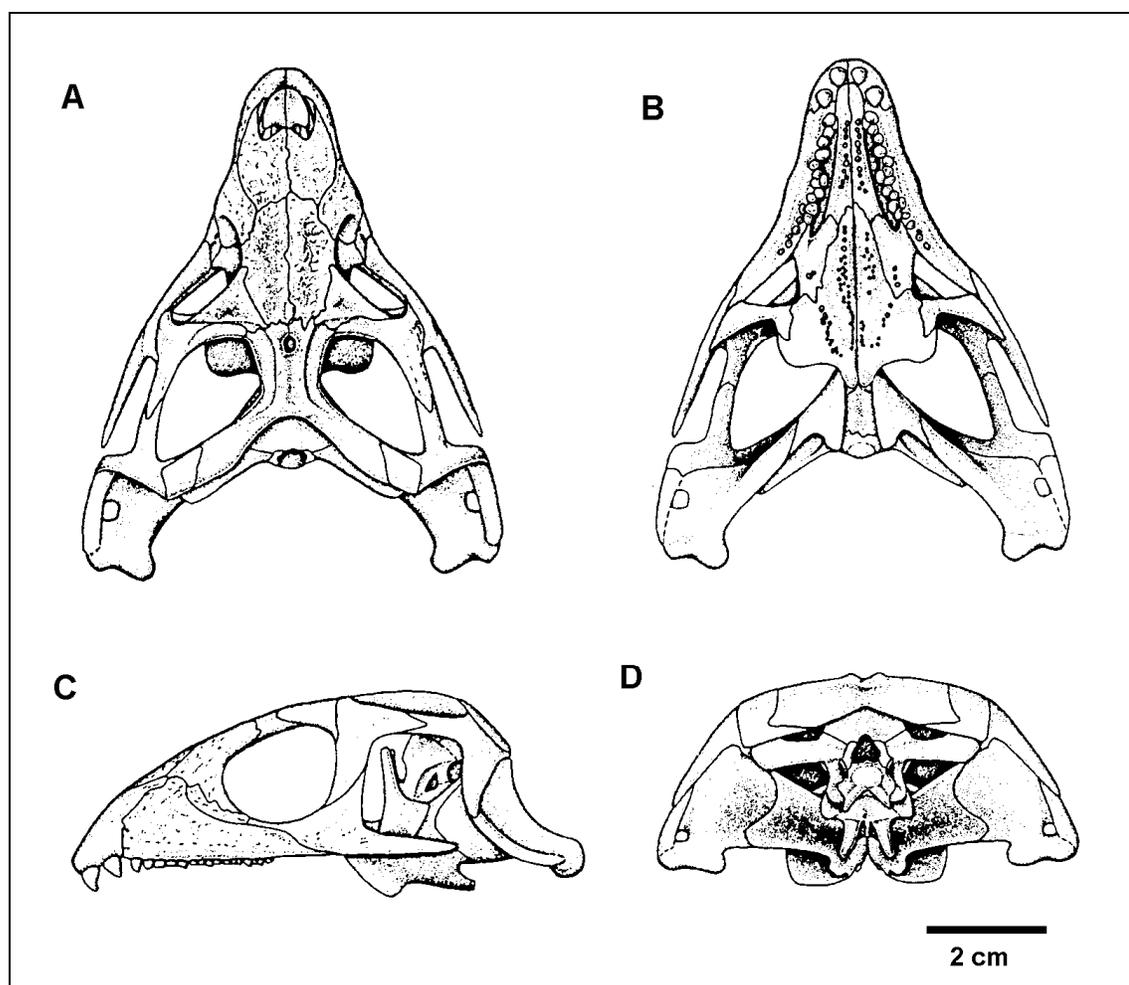


Figura 12 – Diagrama do crânio de *Mesosuchus browni* em vistas: (A) dorsal, (B) palatal, (C) lateral esquerda, e (D) occipital. Retirado de Dilkes (1998).

Outro Rhynchosauria do Triássico inferior, *Howesia browni* (Figura 13), se caracteriza pelas múltiplas fileiras de pequenos dentes anquilotecodontes maxilares, os quais não têm sulco oclusal, múltiplas fileiras de numerosos dentes cônicos no dentário, amplo processo ventral do esquamosal que não se estende abaixo da metade da fenestra temporal ventral, saliência horizontal medial do ramo quadrado do pterigóide, e pelo reduzido contato entre ectopterigóide e jugal (Dilkes, 1998).

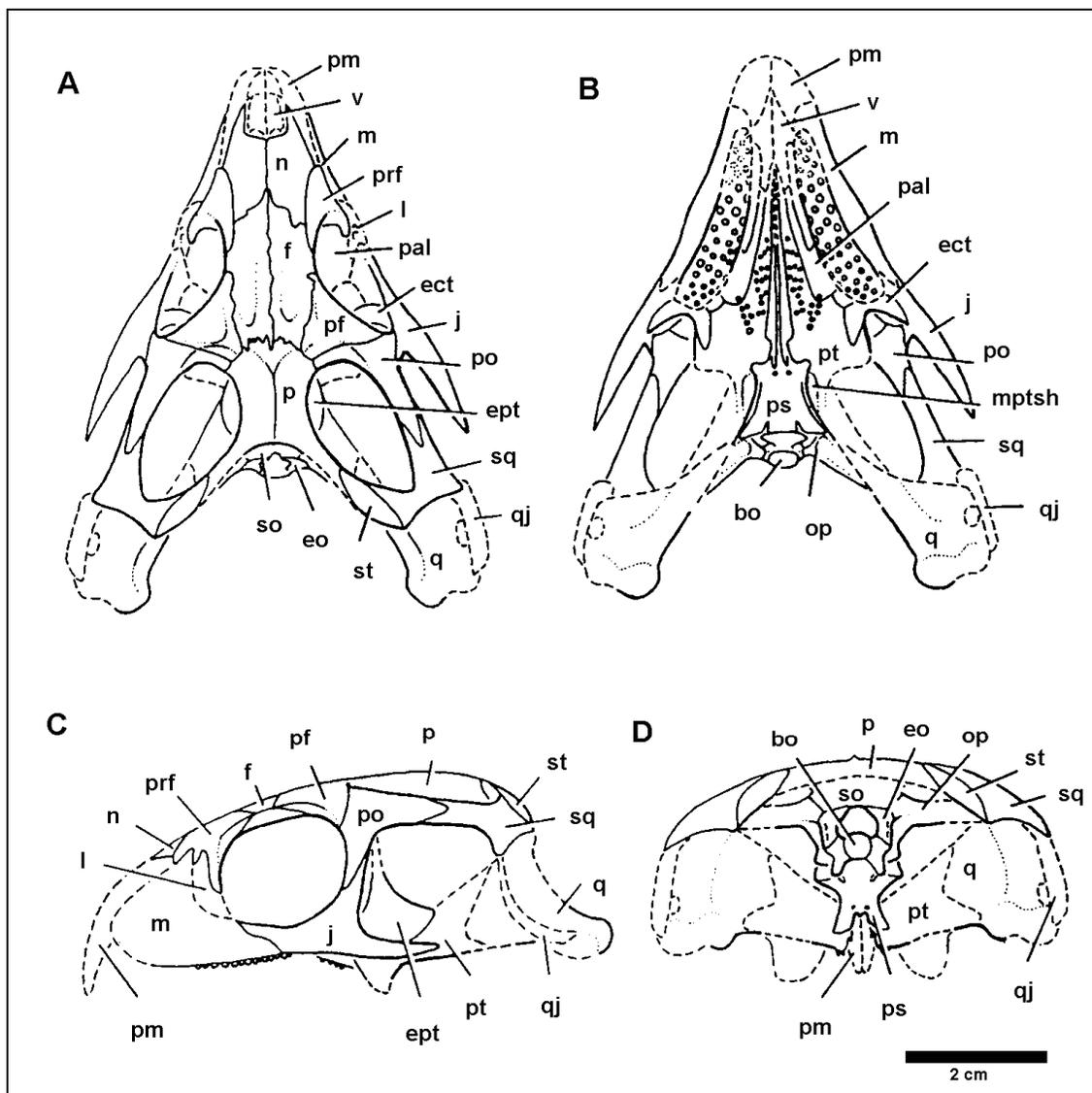


Figura 13 – Diagrama do crânio de *Howesia browni* Broom, 1905; Triássico inferior da África do Sul. Em vistas: (A) dorsal, (B) palatal, (C) lateral esquerda, (D) occipital. Retirado de Dilkes (1995). Abreviaturas: a, angular; bo, basioccipital; ect, ectopterigóide; eo, exoccipital; ept, epipterigóide; f, frontal; j, jugal; l, lacrimal; m, maxilar; mptsh, proeminência medial do pterigóide; n, nasal; op, opistótico; p, parietal; pal, palatino; prf, pré-frontal; pm, pré-maxilar; po, pós-orbital; ps, paraesfenóide; pt, pterigóide; q, quadrado; qj, quadradojugal; sa, supra-angular; so, supraoccipital; sp, esplenial; sq, esquamosal; st, supratemporal; v, vômer.

Uma característica importante dos rincossauros do Triássico inferior *Mesosuchus browni* e *Howesia browni* é a ausência de sulcos na maxila que ocluem com cristas no dentário. No Triássico médio as espécies apresentavam o crânio com formato triangular, mais longo do que largo e dois sulcos na maxila que ocluem com duas cristas no dentário (exceto *Ammorhynchus navajoi*, com um sulco maxilar e uma crista no dentário). Os rincossauros do Triássico superior se caracterizam pela presença de um sulco na maxila que oclui com uma crista no dentário (exceto *Scaphonyx sulcognathus* com dois sulcos maxilares e duas cristas no dentário), e um crânio com formato triangular mais largo do que longo.

Três espécies de rincossauros são provenientes do Triássico médio da Inglaterra, *Rhynchosaurus brodiei*, *R. spenceri* e *R. articeps* (Figura 14). Segundo Benton (1990), *R. brodiei* se distinguiria de *R. articeps* por possuir um crânio consideravelmente maior e mais largo; jugal muito mais alto e que é o maior osso na face lateral do crânio; órbitas posicionadas mais rostralmente, e maxila relativamente menor. *Rhynchosaurus spenceri* se distinguiria de *Rhynchosaurus articeps* por possuir um crânio geralmente muito maior, mais largo e mais alto; grande jugal, e maxila relativamente pequena. Diferiria de *Rhynchosaurus brodiei* por possuir um crânio relativamente mais largo, e dentes da fileira lateral da maxila muito mais largos que os demais dentes maxilares; sulco maxilar secundário presente mesmo em juvenis, mas claramente menos desenvolvido que em *Rhynchosaurus brodiei*.

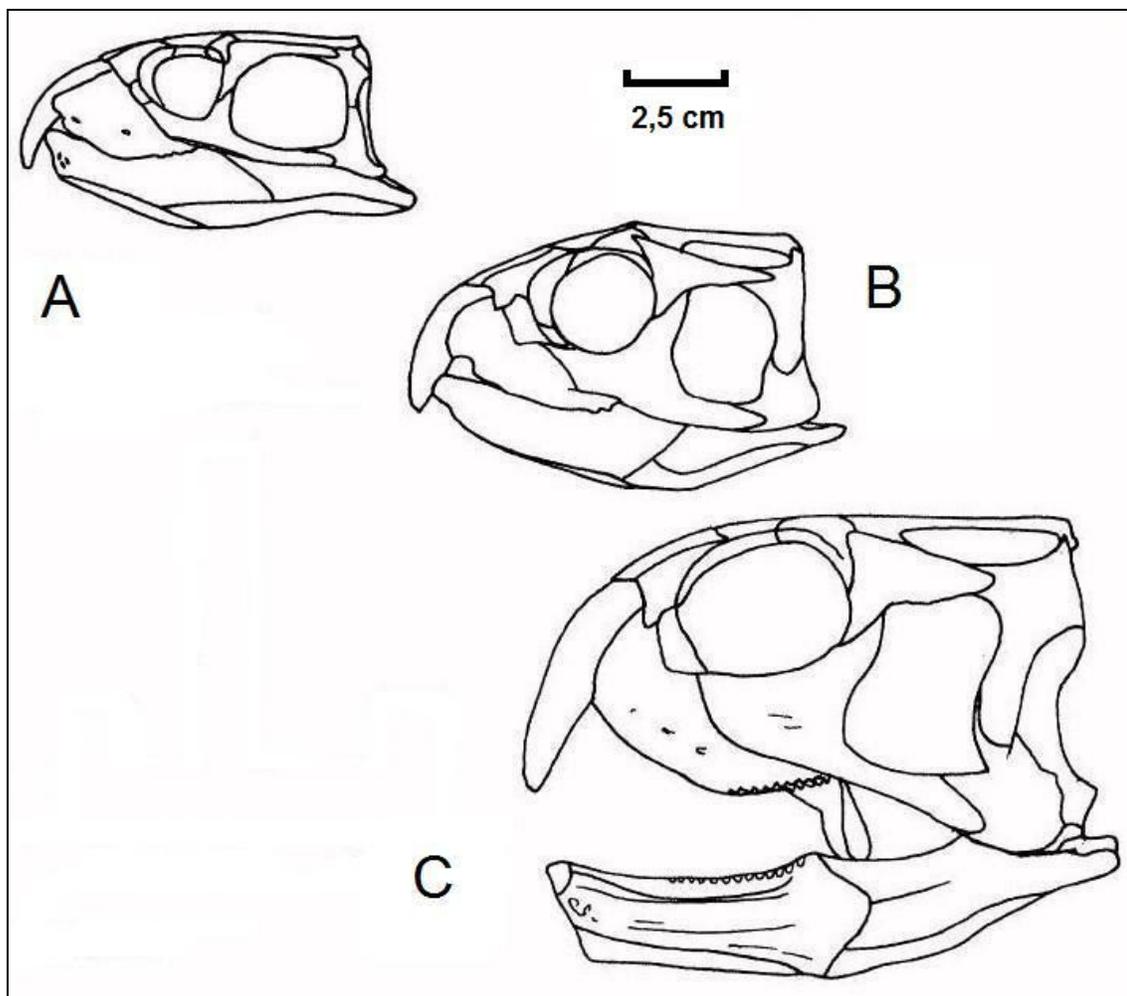


Figura 14 – Diagrama dos crânios de três rincossauros do Triássico médio da Inglaterra: A) *Rhynchosaurus articeps*, B) *Rhynchosaurus brodiei*, e C) *Rhynchosaurus spenceri*. Modificado de Benton (1990).

O “Rincossauro de Mariante” (Figura 15) apresenta algumas feições morfológicas consideradas ancestrais (Chatterjee, 1974, 1980; Benton, 1983a, 1987) e que são típicas dos rincossauros do Triássico médio, tais como:

- crânio triangular mais longo do que largo;
- maxila com dois sulcos longitudinais, correspondendo a duas cristas no dentário;

- côndilo occipital posicionado anterior à linha que une o limite posterior dos quadrados.

Por outro lado, o “Rincossauro de Mariante” apresenta também caracteres que foram considerados, nos mesmos trabalhos como mais derivados, as quais estariam presentes apenas nos rincossauros do Triássico superior, tais como:

- ausência de dentes no palato e na borda lingual da maxila;
- jugal bastante desenvolvido, ocupando uma ampla área da face;
- grandes proporções (maiores do que a média para as formas do Triássico médio).

O “Rincossauro de Mariante” corroboraria a suposta tendência evolutiva dos rincossauros do Triássico médio para o superior em outras partes do mundo, caracterizada especialmente pelas seguintes mudanças: A) passagem de um crânio triangular mais longo do que largo, para um crânio triangular mais largo do que longo, devido à grande expansão lateral da porção posterior, e B) diminuição do número de sulcos na maxila, e correspondentes cristas dentárias na mandíbula, de duas para uma.



Figura 15 – Crânio em vista lateral direita do “Rincossauro de Mariante” (PV – 0168 T), um rincossauro do Ladiniano, Cenozona de Therapsida, Formação Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil.

Azevedo (1982), em sua dissertação de mestrado (Universidade Federal do Rio Grande do Sul) descreveu uma nova espécie de rincossauro para a Formação Caturrita, Neotriássico do Rio Grande do Sul. Ela apresentava dois sulcos na maxila, que ocluíam com duas cristas no dentário, além de uma redução no número de dentes. As diferenças morfológicas apresentadas pelo novo táxon permitiriam sua inclusão em um novo gênero, mas devido aos problemas na sistemática das formas rincossaurianas da América do Sul, tal proposição não foi feita. Em 1987, Azevedo & Schultz propuseram a espécie como *Scaphonyx sulcognathus* (Figura 16), para o material de Azevedo (1982) que era composto por: crânio, mandíbula, vértebras cervicais, escápulo-coracóide esquerdos, parte da cintura

pélvica, ossos dos membros e vértebras isoladas das regiões dorsal, lombar e caudal. Em relação ao esqueleto pós-craniano, o novo táxon apresentaria diferenças nas vértebras, cinturas e membros. A análise destes caracteres, associados aos do crânio permitiria, na opinião dos autores, a proposição de um novo gênero para os Rhynchosauridae, porque *Scaphonyx sulcognathus* compartilha caracteres de duas famílias de Rhynchosauria do Triássico médio e superior: dois sulcos na maxila que ocluem com duas cristas no dentário, um dos caracteres diagnósticos de Rhynchosauridae; e crânio mais largo do que longo, um dos caracteres diagnósticos de Hyperodapedontidae.



Figura 16 – Crânio em vista oblíqua direita de *Scaphonyx sulcognathus* (PV – 0232 T), um rincossauro do Carniano, Cenozona de Rhynchosauria, Formação Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil.

Langer & Schultz (2000) listaram uma série de caracteres cranianos diagnósticos para os Rhynchosauria do Triássico médio, incluídos na família Rhynchosauridae Gervais, 1859 e para os do Triássico superior, na família Hyperodapedontidae, Lydekker, 1885, referidos a seguir.

Família Rhynchosauridae

Crânio mais longo do que largo, jugal sem cristas desenvolvidas para os músculos *anguli oris*, órbitas lateralizadas, cêndilo occipital anterior à linha dos quadrados, supratemporal presente e duas cristas no dentário e dois sulcos na maxila.

Família Hyperodapedontidae

Crânio mais largo do que longo, supratemporal ausente, cristas para os músculos *anguli oris* desenvolvida no jugal, órbitas dorsalizada e aparelho maxilo-mandibular com duas cristas no dentário e dois sulcos na maxila ou com uma crista no dentário e um sulco na maxila.

Hyperodapedon gordonii (Figura 17), do Triássico superior, já tinha o crânio muito diferenciado, triangular, mais largo do que longo, alto, com um longo “bico” pré-maxilar curvado ventralmente entre os dentários, órbitas de posição já dorsais e não laterais, e um par de placas dentárias triangulares com um sulco na região média na maxila.

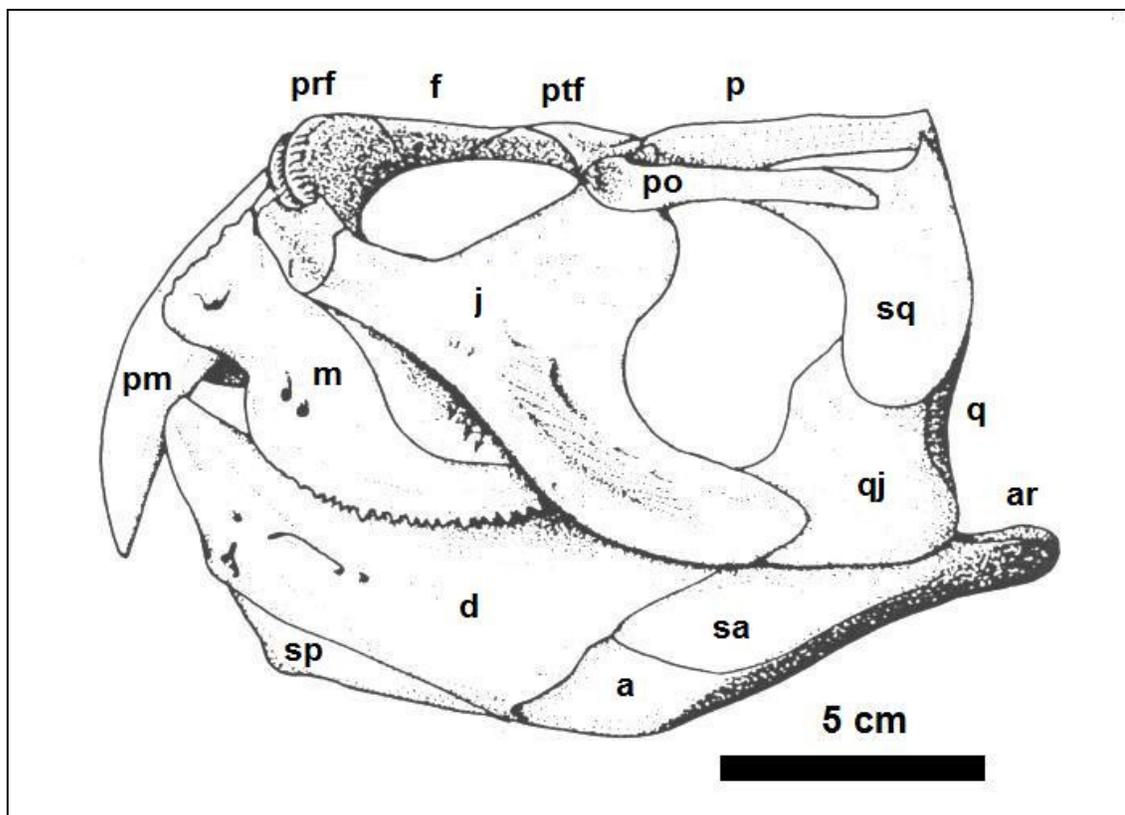


Figura 17 – Diagrama do crânio de *Hyperodapedon gordonii* em vista lateral esquerda. Modificado de Benton (1983). Abreviaturas como na figura 13.

Mesosuchus reteria vestígios de uma herança eossúquia, especialmente na sua dentição não especializada e poderia talvez estar fora da principal linha evolutiva dos demais rincossauros. Sua forma contemporânea, *Howesia*, com as várias fileiras de dentes maxilares, além de dentes linguais na maxila e no dentário, permitiria sugerir que este gênero estaria situado no centro da filogenia dos Rhynchosauria. Uma mudança gradual na morfologia dentária dos diferentes gêneros de Rhynchosauria, quando arranjados em ordem cronológica, a partir de um animal basal semelhante a *Howesia*, poderia ser assim entendida: perda do dente pré-maxilar e subsequente aumento do rostró, com a formação de um “bico” na pré-maxila; desenvolvimento de um sulco longitudinal na maxila; gradual perda dos dentes linguais da maxila; gradual diminuição das fileiras de dentes oclusais no dentário; e gradual perda dos dentes linguais do dentário; gradual perda dos dentes palatais (Chatterjee, 1980).

Langer & Schultz (2000) apresentaram um cladograma (Figura 18) com as relações de parentesco entre os Rhynchosauria aqui estudados. O “Rincossauro de Mariante”, sem uma posição determinada, mas proximamente relacionado aos gêneros *Stenaulorhynchus* e *Rhynchosaurus*; *Scaphonyx sulcognathus* (grupo irmão de *Hyperodapedon*), e *Hyperodapedon* como grupo mais derivado de Hyperodapedontidae (com uma politomia entre as espécies do gênero).

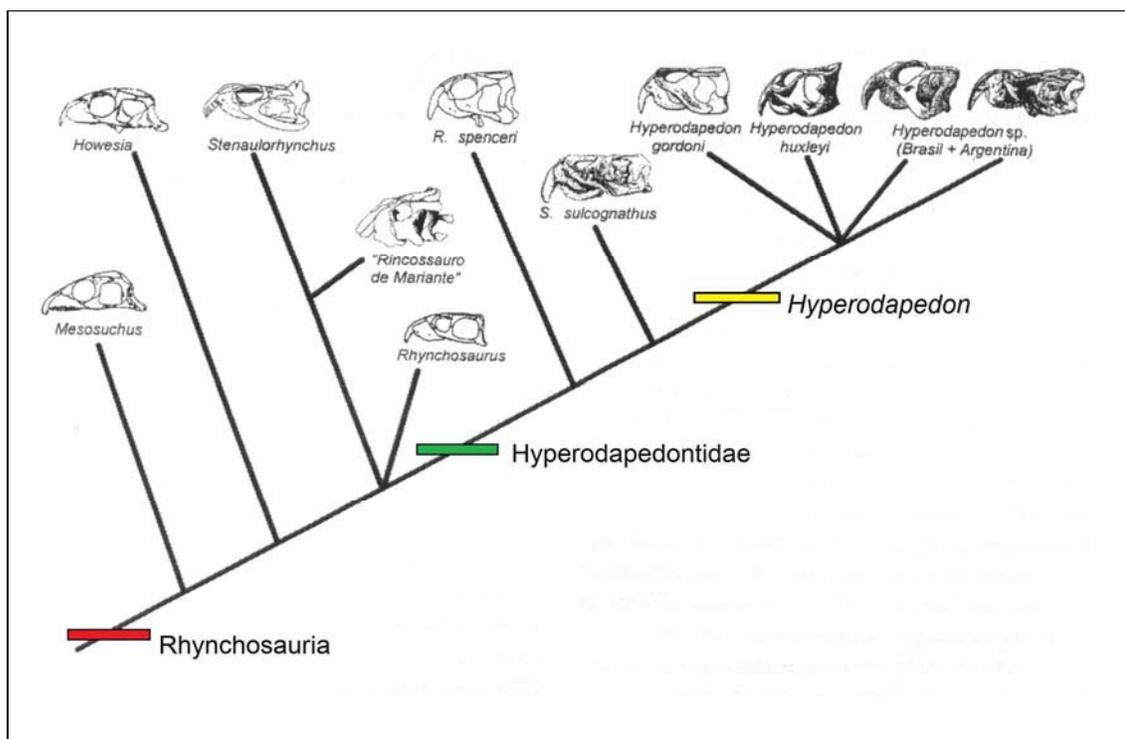


Figura 18 – Cladograma apresentando uma proposta de relações filogenéticas para os Rhynchosauria. Modificado de Langer & Schultz (2000)

Comparando-se os Rhynchosauria do Triássico médio e superior, observam-se várias mudanças morfológicas: o crânio se tornou mais largo do que longo; os frontais aumentaram em comprimento, enquanto os parietais diminuíram; o crânio se tornou alto, o jugal aumentou em área e um grande número de cristas se desenvolveram; os côndilos dos quadrados se deslocaram mais anteriormente em relação à caixa craniana; os processos pterigóide e paraoccipital encurtaram e se tornaram mais lateralmente direcionados; os exoccipitais se

expandiram e vieram a participar do côndilo occipital; a mandíbula se tornou mais alta e a fossa abduutora se deslocou posteriormente; múltiplos sulcos na maxila se tornaram um sulco maior único. Em relação à dentição: perda de dentes palatais e dos dentes linguais da maxila; redução dos dentes do dentário a uma fileira oclusal e uma lingual, a última podendo estar ausente (Benton, 1983).

6. A HETEROCRONIA

6.1. A HETEROCRONIA E OS PROCESSOS HETEROCRÔNICOS

Modificações no tamanho e na forma

Grande parte da evolução morfológica pode ser descrita em termos das modificações na forma e no tamanho de um ou mais elementos individuais. Quase todas elas podem ser expressas matematicamente como uma alteração na duração ou na taxa de crescimento de uma dimensão ou de uma parte do corpo em relação às outras. Taxas diferenciais de crescimento de distintas partes de um organismo são denominadas crescimento alométrico (Futuyma, 1992). Apenas quando a relação entre tamanho e forma de uma feição morfológica se mantém constante durante a ontogenia de um organismo, o crescimento é considerado isométrico. A alometria é positiva para uma determinada estrutura, se esta aumenta em tamanho em relação à outra estrutura considerada (que tem alometria negativa em relação à primeira). Devido à alometria, um organismo pode mudar substancialmente estruturas individuais e sua forma geral, de maneira que distintas espécies poderão ter diferenças muito maiores do que se o crescimento fosse isométrico.

Segundo Medawar (1945), um exemplo de alometria positiva seria o aumento no tamanho do tronco durante o crescimento em humanos, enquanto que a relativa redução no tamanho da cabeça ocorreria por alometria negativa.

Heterocronia, pedomorfose e peramorfose

Heterocronia foi um termo criado por Haeckel em 1866, para explicar o deslocamento no tempo, ou a mudança na ordem de sucessão de órgãos particulares, tais como os reprodutores, do ancestral para o descendente. Atualmente ela é definida como uma alteração entre ancestral e descendente, na taxa e/ou no tempo de diferenciação de uma ou mais estruturas durante a ontogenia. Segundo McNamara (1986), heterocronia estaria relacionada com mudanças alométricas: pela variação nas taxas de crescimento ou pela extensão ou redução do período durante o qual estas taxas de crescimento operam.

Se o descendente passar por menos estágios de desenvolvimento do que o seu ancestral, a forma adulta do descendente possuirá caracteres semelhantes aos do ancestral

num estágio juvenil. Este fenômeno foi denominado por Garstang em 1928, como pedomorfose. De modo oposto, quando o descendente passar por mais estágios ontogenéticos do que o ancestral, a forma adulta irá se desenvolver para além do estágio adulto do ancestral. Este fenômeno foi denominado por Alberch *et alii* (1979) de peramorfose.

Ambos, pedomorfose e peramorfose, expressam o resultado morfológico de processos genéticos afetando o tempo de desenvolvimento. Na realidade eles não são processos, mas sim o resultado final de processos heterocrônicos (McNamara, 1986). São padrões morfológicos, antes do que processos.

Os processos heterocrônicos

Três “processos” heterocrônicos são pedomórficos (progênese, neotenia e pós-deslocamento), e originam caracteres sempre mais simples (juvenilizados) no descendente em relação ao ancestral.

Outros três “processos” heterocrônicos são peramórficos (hipermorfose, aceleração e pré-deslocamento), e originam caracteres sempre mais complexos no descendente em relação ao ancestral.

Estes seis tipos de “processos” heterocrônicos podem estar combinados ou não em um mesmo descendente em diferentes estruturas, representando um padrão morfológico em mosaico. A utilização da heterocronia como modelo evolutivo explicativo do padrão morfológico encontrado nos organismos, permite elucidar principalmente: 1) as diferenças alométricas, 2) a evolução em mosaico, 3) o aparecimento e desaparecimento de estruturas e 4) o reaparecimento de estruturas (reversões e atavismos).

A presença de caracteres juvenis ancestrais em um descendente adulto (pedomorfose) pode ser o resultado de três “processos”: 1 – Neotenia: redução na taxa de desenvolvimento morfológico durante a fase juvenil, resultando em um adulto morfológicamente juvenilizado; 2 – Progênese: maturação sexual precoce, resultando em um adulto que retém caracteres ancestrais juvenis, mas que, diferentemente da neotenia pode ser menor que o ancestral adulto; e 3 – Pós-deslocamento: retardo no início do desenvolvimento morfológico de certas estruturas.

As características principais da **neotenia** (processo oposto à aceleração) são: 1) retardo na taxa de desenvolvimento; 2) pode afetar todo o organismo ou somente partes dele; e 3) resulta em profundas diferenças no descendente que é sempre mais simples, mas com

tamanho: a) igual, sem retardo na maturação sexual ou b) maior, com retardo na maturação sexual.

As características principais da **progênese** (processo oposto à hipermorfose) são: 1) início da maturação sexual pode ser precoce ou não; 2) pode afetar todo o organismo ou somente partes dele; 3) o início do desenvolvimento e taxa de crescimento são iguais aos do ancestral; 4) resulta em severa redução ou parada no desenvolvimento (forma e tamanho) do descendente, que é sempre mais simples e menor; e 5) os caracteres serão mais ou menos juvenilizados.

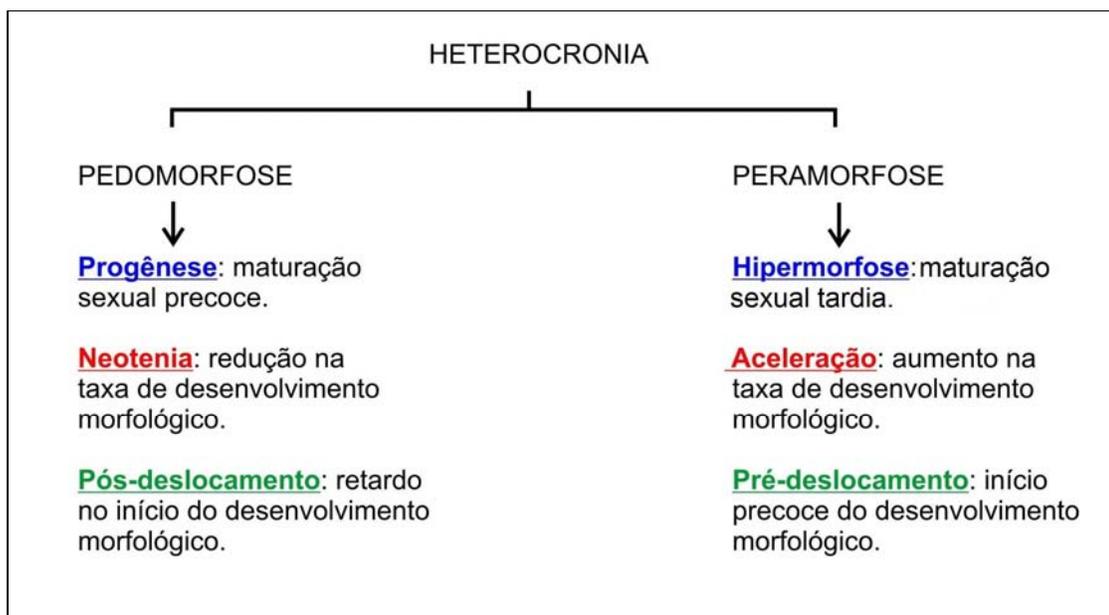
As características principais do **pós-deslocamento** (processo oposto ao pré-deslocamento) são: 1) início tardio do desenvolvimento de uma ou mais estruturas, nunca sendo global; 2) tempo muito menor de desenvolvimento até a maturidade sexual; 3) a taxa de desenvolvimento e o final da ontogenia podem ser os mesmos que no ancestral (semelhante ao pré-deslocamento); e 4) resulta em descendente morfológicamente mais simples e menor do que o ancestral.

A ocorrência em um descendente adulto da morfologia que ultrapassou, foi além daquela do ancestral adulto (peramorfose) pode ser o resultado de três outros diferentes “processos” (Quadro 2): por um aumento na taxa de desenvolvimento morfológico durante a ontogenia (aceleração); por uma extensão do período de crescimento juvenil, causado por um retardo na maturação sexual (hipermorfose); ou pelo início do desenvolvimento em estágio ontogenético precoce de um ou mais órgãos ou estruturas do organismo, em relação ao ancestral, alongando assim o período de crescimento (pré-deslocamento).

As características principais da **hipermorfose** (processo oposto à progênese) são: 1) extensão da fase juvenil de crescimento, por retardo no início da maturação sexual; 2) pode afetar todo o organismo ou somente partes dele; 3) início do desenvolvimento e taxa de crescimento são iguais aos do ancestral; e 4) o descendente adulto será mais complexo e maior do que o ancestral. Como consequência do item 1, muitos organismos têm um alongamento no tempo de geração, uma redução na prole, redução na diversidade genética e tendência ao gigantismo. Alongamento do tempo nos cuidados maternos e estrutura familiar complexa são caracteres em mamíferos com cérebro hiperbélico.

As características principais da **aceleração** (processo oposto à neotenia) são: 1) aceleração na taxa de desenvolvimento; 2) pode afetar todo o organismo ou somente partes dele; e 3) resulta em profundas diferenças no descendente que é sempre mais complexo, mas com tamanho: a) igual, sem aceleração na maturação sexual ou b) menor, com aceleração na maturação sexual.

As características principais do **pré-deslocamento** (processo oposto ao pós-deslocamento) são: 1) início antecipado do desenvolvimento de uma ou mais estruturas, nunca sendo global; 2) tempo muito maior de desenvolvimento até a maturidade sexual; 3) as taxas de desenvolvimento e o final da ontogenia podem ser os mesmos que no ancestral (semelhante ao pós-deslocamento); e 4) resulta em descendente morfológicamente mais complexo e maior do que o ancestral.



Quadro 2 – Pedomorfose e Peramorfose. Modificado de McKinney & McNamara (1991).

A heterocronia é na realidade responsável pelas principais modificações na evolução dos vertebrados. As diferenças entre ancestral e descendente são sempre em termos de tamanho (rosto maior ou menor, etc.), número maior ou menor de dentes, etc., i.e., todos os caracteres relacionados ao *tempo* e/ou à *taxa* de desenvolvimento das estruturas.

Na realidade, alometria e heterocronia podem ser, do ponto de vista conceitual, facilmente ligadas desde que heterocronia seja entendida como mudanças em feições morfológicas relativas ao tempo e alometria como mudanças nas feições morfológicas entre

si. Ou seja, alometria é o padrão criado por processos heterocrônicos (McKinney & McNamara, 1991).

Desta forma, alometria trata-se de um conceito aplicável em estudos ontogenéticos, nos quais o crescimento de duas estruturas é comparado durante o desenvolvimento de um mesmo organismo. E a heterocronia, sendo útil para explicações dos padrões filogenéticos, nos quais o desenvolvimento de uma estrutura é comparado entre ancestral e descendente. Mas, como todos os caracteres estão relacionados intimamente ao seu tempo ou à sua taxa de desenvolvimento, uma redução no tamanho/complexidade resulta em pedomorfose e um aumento resulta em peramorfose.

Heterocronia dissociada e global

Heterocronia **dissociada** ocorre quando há uma mudança ontogenética na taxa ou no tempo de desenvolvimento de um único caractere, ou seja, uma mudança que ocorre somente em um ou mais campos de desenvolvimento, mas não em todos. O oposto é a heterocronia **global**, uma mudança ontogenética na taxa ou no tempo de desenvolvimento que afeta todo o organismo. Segundo McKinney & McNamara (1991), este é um termo relativo no qual nem todo caractere será afetado, ao menos no mesmo sentido. Em termos gerais, mudanças em larga escala (e. g. extrapolações alométricas para o aumento em tamanho do corpo) podem ser denominadas “globais”.

Heterocronoclinais

Sequências evolutivas em que ontogenias mostram mudanças heterocrônicas regressivas ou progressivas, por pedomorfose (pedomorfoclinal) ou por peramorfose (peramorfoclinal), são denominadas **heterocronoclinais**. Segundo McKinney & McNamara (1991), originalmente o conceito de heterocronoclinial foi proposto como um modelo para explicar tendências evolutivas interespecíficas direcionais, onde as mudanças morfológicas foram induzidas por heterocronia.

As tendências evolutivas direcionais de larga escala, as heterocronoclinais, podem ser sequências de morfologias adultas mostrando um gradiente morfológico temporal de caracteres cada vez mais juvenis denominadas **pedomorfoclinais**. Por outro lado, segundo

McKinney & McNamara (1991), a operação de processos peramórficos podem produzir um padrão similar, entretanto, com uma imagem em espelho de uma pedomorfoclinal, onde a linhagem consistirá em uma sequência de espécies cada vez mais peramórficas, caracterizando, desta forma, uma **peramorfoclinal**.

Segundo McKinney & NcNamara (1991), muitas linhagens podem ser classificadas como pedomorfoclinais ou peramorfoclinais globais. Em outras palavras, todas as mudanças heterocrônicas são pedomórficas ou peramórficas. Entretanto, em muitas linhagens ocorre heterocronia dissociada. Aqui somente caracteres morfológicos específicos são afetados, e enquanto alguns podem ser pedomórficos, outros são peramórficos. Heterocronia dissociada ocorre quando algumas estruturas mostram aceleração, ou hipermorfose ou pré-deslocamento em algumas estruturas ou alguns órgãos (ou campos de desenvolvimento) entre espécies sucessivas, produzindo uma peramorfoclinal, enquanto outras estruturas mostram, pelo contrário ou neotenia, ou progênese ou pós-deslocamento, entre espécies, produzindo uma pedomorfoclinal. Se os caracteres forem todos peramórficos (ou todos pedomórficos), ocorre a heterocronia global. Diferentes caracteres podem ser afetados por diferentes processos, alguns por aceleração, outros por pré-deslocamento ou hipermorfose, todos processos peramórficos. Se alguns caracteres forem afetados por processos pedomórficos, enquanto outros forem afetados por processos peramórficos, um **mosaico** heterocronoclinal pode ser produzido.

6.2. HETEROCRONIA NOS CORDADOS E VERTEBRADOS

Embora entre os vertebrados os estudos heterocrônicos sejam mais usuais sobre animais recentes, alguns casos em vários vertebrados fósseis têm mostrado o quão útil foram tais estudos para a compreensão da evolução e mesmo esclarecer a origem de certos grupos

6.2.1. ORIGEM DOS VERTEBRADOS

Alguns tópicos mais simples encontrados na literatura são aqui discutidos rapidamente. Discussões mais detalhadas estão incluídas no item 9. Discussão.

Segundo Pough *et al.* (1999) muito provavelmente o ancestral dos Echinodermata, Chordata e filos relacionados foi um organismo com fase adulta lofoforada sésil ou semi-sésil e fase larval ciliada, capaz de dispersão.

O exame da anatomia e da embriologia comparadas de formas viventes auxilia a estabelecer uma ponte através da lacuna morfológica existente entre vertebrados e outros Metazoa. O achado de novos fósseis muda continuamente as perspectivas acerca da origem dos vertebrados, mas os mais proximamente relacionados aos vertebrados parecem estar situados entre os cordados invertebrados – os Urochordata (tunicados ou ascídias e seus parentes) ou os Cephalochordata (anfioxos) – que possuem uma notocorda, um tubo nervoso dorsal, fendas faríngeas e cauda pós-anal (Figura 26). Nenhum outro grupo de animais viventes apresenta afinidades mais próximas com os vertebrados, tanto estruturais quanto no desenvolvimento (Pough *et al.*, 1999).

As larvas de tunicados (Urochordata) são animais semelhantes a girinos, com fendas faríngeas, notocorda e tubo nervoso dorsal oco totalmente desenvolvido. Além disso, possuem uma cauda muscular pós-anal que movimenta o animal com um padrão semelhante ao dos peixes. As larvas são suficientemente generalizadas para sugerir que representam formas ligeiramente modificadas de cordados viventes relacionadas com a linhagem evolutiva dos vertebrados. No entanto, as larvas de tunicados, após um curto período de existência livre natante, de alguns minutos a uns poucos dias, sofrem metamorfose em animais adultos que quase não apresentam semelhanças com vertebrados. Os tunicados adultos são sésseis ou de vida livre, com planos de corpo tão divergentes daqueles dos vertebrados que é difícil imaginar uma transformação evolutiva de um para outro (Pough *et al.*, 1999).

Segundo Pough *et al.* (1999), existe dúvida acerca de qual processo evolutivo os caracteres larvais dos tunicados poderiam ter passado durante gerações sucessivas de animais adultos para iniciar o estágio para a evolução dos cefalocordados e vertebrados. Entretanto, Garstang (1928) propôs um cenário evolutivo no qual os vertebrados se originariam a partir de larvas semelhantes às dos tunicados, que não sofreram metamorfose e, não obstante, desenvolveram gônadas funcionais e se reproduziram (Figura 27). O genótipo poderia ter sido transmitido sem a necessidade de um estágio adulto distinto no ciclo de vida. Garstang (1928) denominou este processo evolutivo de pedomorfose (*paedos* = criança, *morpho* = forma), a capacidade de reprodução em um animal com morfologia larval. Por exemplo, uma linhagem de vertebrados que reteve caracteres juvenis quando estava sexualmente madura, poderia ter tido uma cabeça e olhos proporcionalmente maiores do que os normais para seu grupo irmão. Segundo Pough *et al.* (1999) modificações do crescimento e do

desenvolvimento ontogenético geralmente não são tão exageradas, mas ao longo do tempo evolutivo, as modificações heterocrônicas podem ter grandes efeitos. A pedomorfose de um organismo semelhante a uma larva de tunicado, por exemplo, pode ter iniciado toda a linhagem dos vertebrados.

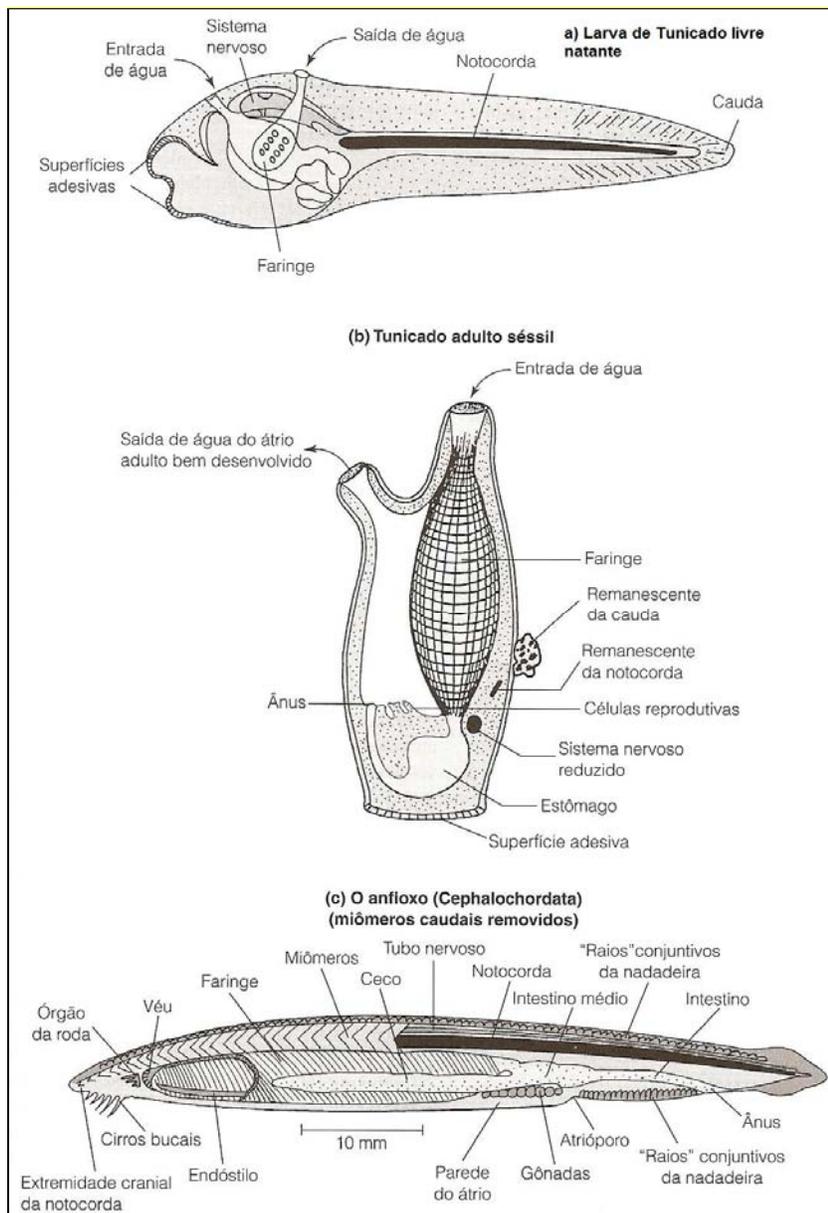


Figura 26 – Comparação entre estágios ontogenéticos distintos dos cordados invertebrados mais proximamente aparentados aos vertebrados. Notar a semelhança do anfioxo adulto (c) com o tunicado juvenil (a), corroborando a teoria de que a pedomorfose provavelmente estaria relacionada à origem dos vertebrados. Retirado de Pough *et al.* (2008).

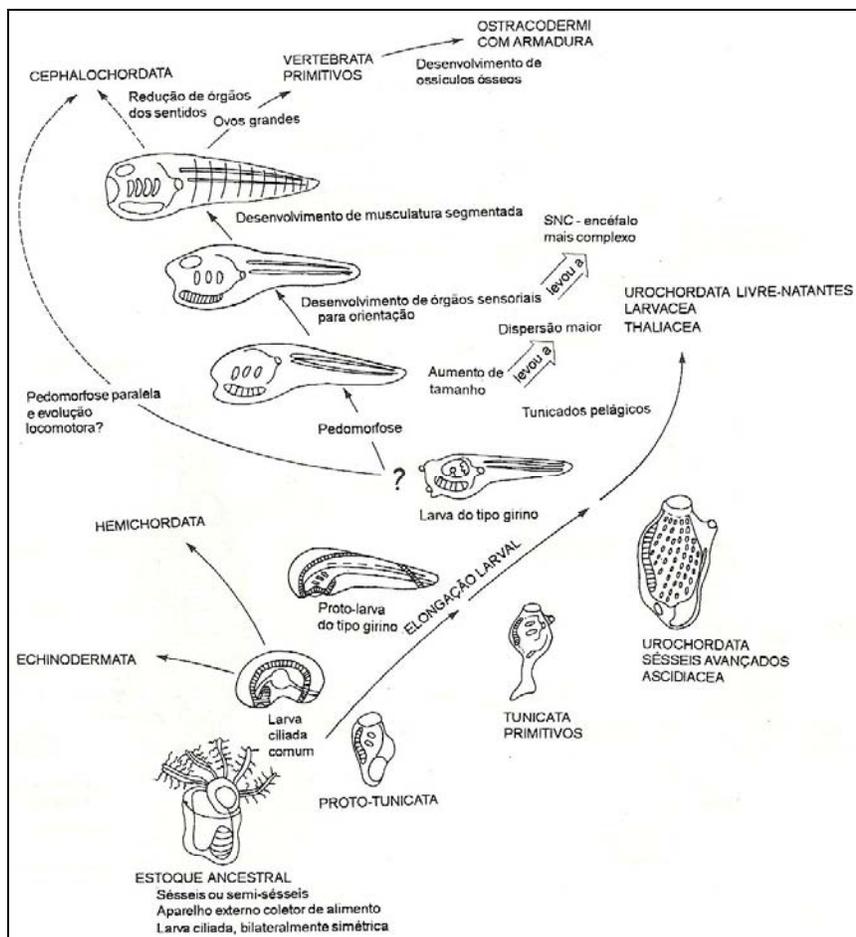


Figura 27 – Hipótese de Garstang (1928) sobre a origem dos vertebrados por pedomorfose a partir de um ancestral lofoforado. Retirado de Pough *et al.*(1999).

6.2.2. TETRÁPODES

Origem dos tetrápodes

Espécimes juvenis de peixes osteolepiformes, como os de *Eusthenopteron fordi* compartilham mais caracteres com tetrápodes basais do que qualquer outro grupo de crossopterígios. Estas similaridades indicam que a pedomorfose pode ter tido um papel importante na transição entre peixe e tetrápode (Long, 1990).

Long (1990) listou uma série de caracteres que são encontrados em *Eusthenopteron* juvenis e tetrápodes basais, mas foram perdidos em espécimes de *Eusthenopteron* adultos. A face em *Eusthenopteron* juvenis tem um osso pós-orbital alto com um amplo entalhe orbital. Em adultos o pós-orbital é alongado com uma porção muito pequena da margem anterior participando da órbita. Esta condição é semelhante à dos anfíbios basais *Crassigyrinus* e os ictiostegalídeos do leste da Groenlândia, nos quais o pós-orbital é alto e tem grande participação na órbita. O esquamosal em *Eusthenopteron* juvenis possui um entalhe fortemente indentedado para o osso pré-opercular, como na face de ambos anfíbios, *Crassigyrinus* e *Ichthyostega*. *Eusthenopteron* adultos possuem um pré-opercular afilado que não se estende dorsalmente até o esquamosal. Em *Eusthenopteron* juvenis o esquamosal tem uma margem dorsal livre para o pré-opercular que articula com o opercular. Em *Ichthyostega* e *Crassigyrinus* há uma margem livre direcionada posteriormente acima do pré-opercular. Em *Eusthenopteron* adultos o opercular está em contato com a face ao longo de toda a margem do pré-opercular, não articulando com o esquamosal. Se, hipoteticamente, o opercular estivesse ausente em *Eusthenopteron*, como ocorre em tetrápodes, a margem da face em *Eusthenopteron* juvenis seria mais proximamente relacionada à dos tetrápodes basais que possuem a margem direcionada posteriormente no esquamosal.

Segundo Long (1990), em *Eusthenopteron* juvenis a face tem um contato menor com o teto do crânio do que em adultos, e neste sentido se assemelha aos tetrápodes basais, bem como, em juvenis o jugal tem uma maior participação na órbita do que em adultos. Em alguns tetrápodes basais ictiostegalídeos o jugal tem um entalhe orbital próximo a um quarto da circunferência da órbita. Embora o lacrimal não participe da órbita em ictiostegalídeos ou *Crassigyrinus*, em temnospôndilos juvenis de *Eugyrinus* e alguns outros anfíbios basais (e. g., *Greererpeton*) ele participa. É provável que esta condição seja uma feição juvenil de anfíbios basais, semelhante à condição em osteolepiformes, mas variável em formas adultas.

Conforme o indicado por Long (1990) o rosto em *Eusthenopteron* juvenis parece ter menos ossificações do que as formas adultas, o que pode ser comparado com a condição em tetrápodes basais. O teto do crânio tem suturas mais intrincadas entre muitos ossos, nos juvenis de *Eusthenopteron*. Nos adultos as suturas são retas ou suavemente curvadas. Em *Crassigyrinus* e em partes do crânio de ictiostegalídeos (e. g., *Acanthostega*) existem irregulares e às vezes complexas suturas entre os ossos do teto do crânio. O forame pineal em juvenis de *Eusthenopteron* parece ser uma simples abertura, apesar de que isto poderia ser um artefato de preparação. Em *Eusthenopteron* adultos e na maioria dos demais osteolepiformes conhecidos a área pineal tem várias lâminas ao redor do pequeno forame pineal. Em

tetrápodes a abertura se mantém proporcionalmente grande e simples, perdendo os ossos pineais.

Se a perda destes caracteres com o aumento em estágios do desenvolvimento ontogenético for assumida como tendo ocorrido em todos os osteolepiformes, então os juvenis de panderictides, o grupo mais proximamente aparentado aos tetrápodes (Figura 28), poderiam ser, até mesmo, mais próximos na aparência craniana aos tetrápodes basais do que *Eusthenopteron*.

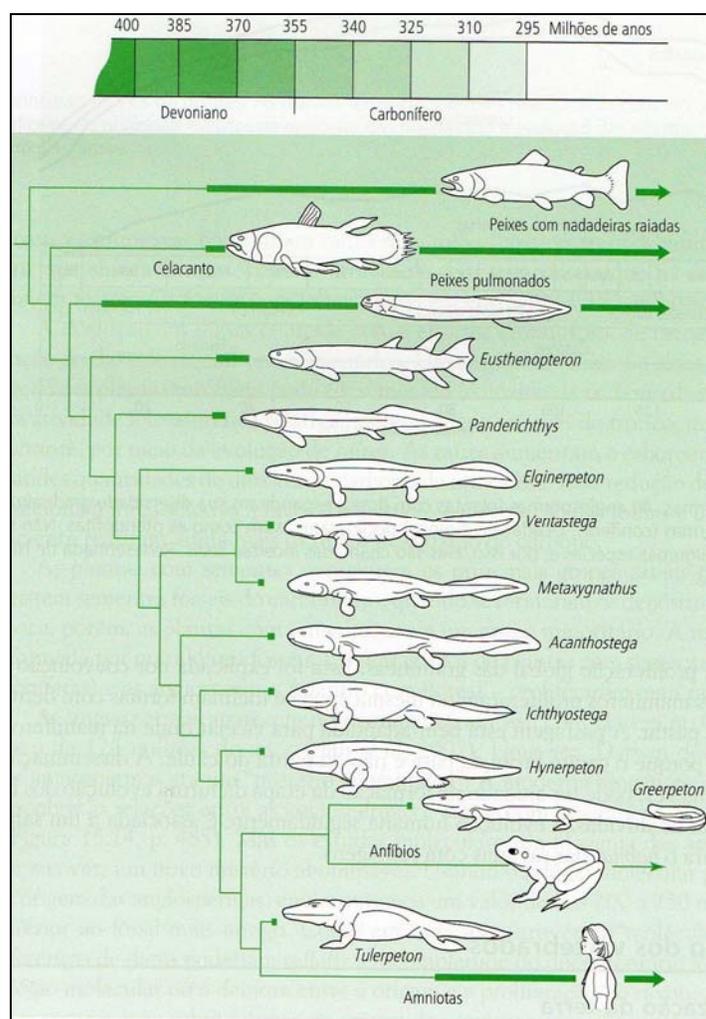


Figura 28 – Cladograma mostrando as relações de parentesco entre os vertebrados. *Panderichthys* está posicionado como grupo irmão dos tetrápodos. Retirado de Ridley (2006).

Ossos cranianos em tetrápodes

A maioria das linhagens de tetrápodos apresenta alguma tendência à redução no número de ossos do crânio (Tabela 1). Em uma escala geral, os primeiros anfíbios possuíam menos elementos cranianos do que seus ancestrais peixes, e os primeiros répteis possuíam ainda menos ossos do que os anfíbios. Contudo, certas linhagens de anfíbios e répteis perderam mais elementos em comparação com seus parentes próximos. Exemplos incluem os extintos aistópodos, sapos atuais, salamandras, gimnofionas, vários grupos de lagartos, anfisbenas, e serpentes (Benton, 1990). Anatomicamente muitas das mudanças são notavelmente similares: ossos como o jugal, pós-frontal, pós-orbital, pré-frontal, e supratemporal são perdidos mesmo em linhagens amplamente diferentes. Estas observações sugerem fortemente causas intrínsecas, especialmente canalização. Rieppel (1984 *apud* Benton, 1990), observou que todos estes grupos apresentando redução no número de ossos do crânio são miniaturizados. Restrições biológicas para manter a proteção ao cérebro, olhos e mandíbula grandes o bastante para serem funcionais são associadas com mudanças na proporção relativa do crânio e na perda de ossos não essenciais. Em pequenos sapos e salamandras, nos quais vários ossos podem ser perdidos, aqueles que ossificam tarde durante o desenvolvimento tendem a ser perdidos primeiro, o que pode ser devido ao “processo” chamado de progênese. Existe, contudo, variação entre táxons em muitos casos, o que sugere o envolvimento adicional de forças seletivas na natureza, para a redução dos elementos cranianos (Benton, 1990).

Linhagens	Origem dos grupos (idade em milhões de anos)	Comprimento médio do crânio adulto (mm)	Elementos perdidos
AMPHIBIA			
Aistopoda	Viseano (340)	15	pf, pp, sq, st, t
Anura	Scythiano (242)	15	ect, j, pf, prf, pp, t
Urodela	Bathoniano (172)	10	ect, j, pf, pp, prf, t
Gymnophiona	Pliensbachiano (195)	10	j, l, pf, po, prf, st
REPTILIA			
Acontinae	fósseis ausentes	15	l, po
Anguidae	Campaniano (79)	10	sq
Pygopodidae	fósseis ausentes	08	j, l, po, sq, st
Dibamidae	fósseis ausentes	15	j, l, pf, po, sq, st
Amphisbaenia	Paleoceno (60)	15	j, l, pf, po, sq, st
Serpentes	? Eo-Cretáceo (120)	30	ep, j, l, pf?, sq

Tabela 1 – Tabela mostrando a perda de elementos do crânio em linhagens de Amphibia e Reptilia. Modificado de Benton (1990). Abreviações: ect, ectopterigóide; ep, epipterigóide; j, jugal; l, lacrimal; pf, pós-frontal; po, pós-orbital; pp, pós-parietal; prf, pré-frontal; sq, esquamosal; st, supratemporal; t, tabular.

6.2.3. ANFÍBIOS

O crânio dos anfíbios

Segundo Schoch (1995), frequentemente, uma origem pedomórfica poderia ser postulada para salamandras e sapos (Figura 25). O objetivo disto seria procurar por uma explicação das notáveis diferenças entre estegocefálios e formas extintas.

Caerorhachis da Nova Escócia foi considerado por Schoch (1995) como mais derivado que *Greererpeton*. Ele apresenta várias adaptações terrestres, como, ausência de canais de linha lateral, e tamanho consideravelmente menor que *Greererpeton*. A perda do sentido da linha lateral poderia indicar um aumento no grau de terrestrialidade, mas de maneira geral, a ausência de sulco para a linha lateral poderia ter diferentes causas (Boy, 1972 *apud* Schoch, 1995). O pequeno tamanho poderia ser devido ao fato de o único espécime conhecido ser juvenil ou uma pedomorfose verdadeira. O palato apresenta pequenas aberturas

arredondadas, o número de dentes grandes é reduzido, e no lugar disto a superfície do osso é coberta por pequenos dentículos que são direcionados para trás. A origem da fenestra é de interesse considerável, porque ela surge várias vezes em tetrápodes, mas nunca atingindo a forma característica e o tamanho daquela em temnospôndilos, anuros e urodelos (Schoch, 1995). As vacuidades interpterigóides estão relacionadas com um aumento no tamanho dos olhos e de sua musculatura (Boy, 1972 *apud* Schoch, 1995). Segundo o proposto por Schoch (1995) devido ao fato do crânio ser mais plano, não haveria muito espaço, se os olhos e seus suportes se expandissem por aceleração.

Na realidade, a expansão dos olhos e seus suportes não devem ter ocorrido por aceleração, pois este é o único processo heterocrônico peramórfico no qual o tamanho das estruturas será sempre igual (quando não ocorrer aceleração na maturação sexual) ou menor (quando ocorrer aceleração na maturação sexual) no descendente em comparação ao ancestral. A expansão dos olhos e seus suportes representam um padrão morfológico que pode ter sido o resultado de processos heterocrônicos, tanto pedomórficos (neotenia) quanto peramórficos (hipermorfose ou pré-deslocamento). O que vai definir se o processo foi pedomórfico ou peramórfico é a complexidade da estrutura no descendente em comparação ao ancestral. Sempre que a estrutura for mais simples (juvenilizada) algum processo pedomórfico está atuando, mas, quando a estrutura for mais complexa, algum processo peramórfico será o responsável por sua origem.

Dendrerpeton possui um profundo sulco no qual o tímpano era fixado. As vacuidades interpterigóides são muito mais largas que em *Caerorhachis*, devido a um estreitamento das três fileiras de dentes palatais. As presas reduziram em tamanho, e a fileira intermediária (palatino e ectopterigóide) é distintamente mais curta. Todas estas mudanças mencionadas foram propostas por Schoch (1995) como provavelmente devidas à neotenia.

A neotenia é o único processo heterocrônico pedomórfico no qual o tamanho das estruturas no descendente em comparação com o ancestral é sempre igual (quando não ocorrer retardo na maturação sexual) ou maior (quando ocorrer retardo na maturação sexual). Logo, ela não poderia ter dado origem às presas com tamanhos menores, nem à fileira intermediária (palatino e pterigóide) mais curta, ou ao estreitamento das três fileiras de dentes palatais. Assim como, um profundo sulco no qual o tímpano está situado, parece ser uma estrutura mais complexa no descendente em relação ao ancestral, que não poderia ter se originado por neotenia, onde os caracteres serão sempre mais simples (juvenilizados) nos descendentes. A redução e perda de estruturas durante a filogenia é o resultado do processo heterocrônico pedomórfico da progênese, onde o início da maturação sexual precoce resulta em uma severa

redução ou parada do desenvolvimento (forma e tamanho) do descendente, que é sempre mais simples e menor. Enquanto que o profundo sulco no qual o tímpano está situado provavelmente é o resultado de hipermorfose ou pré-deslocamento.

Segundo Schoch (1995) os grandes piscívoros Eryopoidea são formas caracterizadas por um grande aumento no tamanho corporal, e por uma cabeça achatada e com um grande rosto. A metamorfose ocorre cedo na ontogenia, mas um grande número de ossos que são formados estariam retardados em relação a *Dendrerpeton*, ou até mesmo não chegariam a ossificar (em particular a caixa craniana e partes das cinturas e extremidades distais). Schoch (1995) propôs que o grande tamanho corporal dos Eryopoidea seria devido à hipermorfose. Entretanto, Milner (1990 *apud* Schoch, 1995) descreveu isto como aceleração. A ossificação de alguns ossos mostraria pós-deslocamento, e o desenvolvimento das extremidades seria mais lento ou teria sido suprimido (provavelmente por neotenia ou progênese) porque elas não são necessárias na locomoção aquática (exceto pelas mãos que são aumentadas, possivelmente por aceleração) (Schoch, 1995). Como já mencionado, a aceleração não poderia ter sido o processo heterocrônico responsável pelo grande tamanho corporal dos Eryopoidea, diferentemente do proposto por Milner (1990), devido ao fato de originar descendentes sempre com tamanho igual ou menor que os ancestrais.

Para Schoch (1995), dentro do clado bem conhecido dos branquiosaurídeos e seus parentes a heterocronia seria especialmente óbvia. Algumas espécies desenvolveram mandíbulas fortes em estágios iniciais do desenvolvimento, provavelmente por uma aceleração do desenvolvimento. Claramente, a maioria das espécies dentro deste clado retem suas brânquias, o que seria obviamente uma adaptação a um prolongado modo de alimentação aquática. A raridade de fósseis de grande porte indicaria que em muitas espécies a metamorfose não ocorreria. Isto seria uma evidência, segundo Schoch (1995) de que a progênese eliminou o período de vida terrestre.

As diferenças intrapopulacionais descritas (como morfotipos heterocrônicos) podem indicar como os branquiosaurídeos puderam contornar o problema da alta densidade populacional: por pré- ou pós-deslocamento na mudança no modo de alimentação, associado a uma variedade de heterocronias adicionais em muitos campos do desenvolvimento (ossos mandibulares, dentes, proporções do crânio). Esta interpretação é reforçada pela observação de morfotipos com estratégias similares, como no recente axolotle, *Ambystoma tigrinum*. Branquiosaurídeos parecem ser um excelente exemplo de heterocronia dissociada e em mosaico (Schoch, 1995).

Segundo Schoch (1995), um passo evolutivo crucial parece ter ocorrido em *Dolesepeton*, que é considerado próximo da ancestralidade dos anfíbios modernos. *Dolesepeton* foi um anfíbio terrestre que passou pela metamorfose presumivelmente com tamanho menor e em idade mais precoce do que seus parentes *Amphibamus* ou *Tersomius*. Isto significaria que há um início precoce do desenvolvimento, associado por um pré-deslocamento na ossificação da caixa craniana. Isto parece evidente, em função da importante alometria positiva do cérebro e dos órgãos dos sentidos e seus correlacionados frágeis ossos do crânio e fenestras.

Difícilmente tendo atingido o tamanho final de larvas de *Amphibamus* (ou branquiosaurídeos), *Dolesepeton* terminou seu desenvolvimento ainda sendo um “anão” progenético com uma variedade de diferenças interessantes no tempo e na taxa de desenvolvimento. A mudança crucial foi obviamente uma minimização do tamanho do corpo com as outras “heterocronias” sendo produtos laterais (Milner, 1988 *apud* Schoch, 1995).

Acerca da origem das salamandras e sapos, segundo Schoch (1995), alguns ou todos os ossos ao redor dos olhos foram perdidos, junto com a porção mais posterior do teto do crânio (tabular e pós-parietal). *Triadobatrachus massinoti* do Triássico inferior de Madagascar manteve um entalhe timpânico muito similar ao dos dissorfoídeos que foi perdido em todos os urodelos. Igualmente os pré-frontais foram conservados, enquanto que todos os outros elementos mencionados acima desapareceram. Adicionalmente, frontais e parietais se fusionaram, embora isto não seja universal para anuros recentes.

Segundo Schoch (1995) se a hipótese de miniaturização para a origem das salamandras e sapos for correta, então os processos envolvidos podem ser, por um lado, progênese, responsável pela redução do tamanho do corpo devido ao início precoce do desenvolvimento e, por outro, pós-deslocamento e neotenia em uma variedade de elementos ósseos.

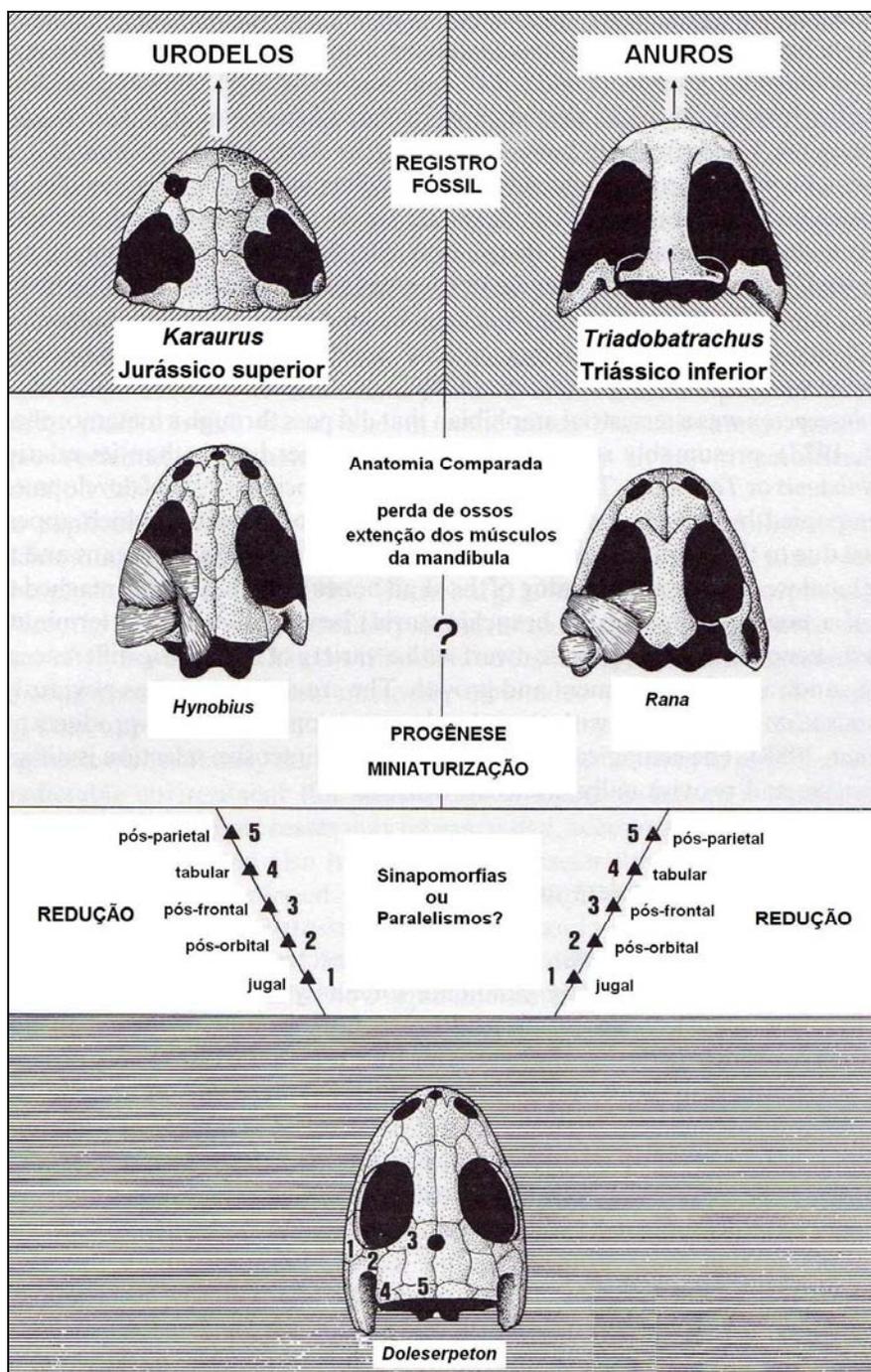


Figura 25 – Hipótese da miniaturização para a origem dos anuros e urodelos. Progênese foi sugerida como responsável pela redução dos ossos indicados (1-5) para anfíbios dissorfoídeos. Modificado de Schoch (1995).

Salamandras

A pedomorfose facultativa em várias espécies do gênero *Ambystoma* é conhecida há mais de um século. Na maioria das espécies com pedomorfose facultativa, a facilidade e frequência da transformação podem ser correlacionadas com gradientes geográficos, climáticos e ecológicos. Estas correlações fornecem uma chave para determinação do significado adaptativo da pedomorfose e para descobrir se isto representa uma parada progenética por maturação precoce ou um retardo neotênico do desenvolvimento somático (Gould, 1977). Segundo Gould (1977), estas salamandras pedomórficas devem ser neotênicas em vez de progenéticas. Elas devem reter caracteres larvais por um retardo no desenvolvimento somático. Sua maturidade sexual deve acontecer na mesma idade, ou mais tarde, do que aqueles indivíduos da mesma população que sofreram metamorfose. A vantagem seletiva do retardo no desenvolvimento somático é óbvia em formas com uma metamorfose tão profunda. Se elas se transformam, são forçadas a trocar um lago favorável por um terreno desfavorável. Para ficarem no lago, elas devem retardar o desenvolvimento somático até um ponto onde a maturação sexual ocorra antes que a metamorfose aconteça.

Segundo Futuyma (1992), a pedomorfose resultante da neotenia é predominante em muitos grupos de salamandras, nas quais características juvenis, tais como guelras, são conservadas nos adultos sexualmente maduros (Figura 22). Entretanto, segundo Tompkins (1978), nem todas as características das salamandras neotênicas conservaram a condição juvenil, pois a evolução apresenta um padrão em mosaico, mesmo quando ocorre por neotenia. Muitas linhagens neotênicas, tais como *Amphiuma* sp., desenvolveram características adicionais, espécie-específicas, que não são consequências da neotenia.

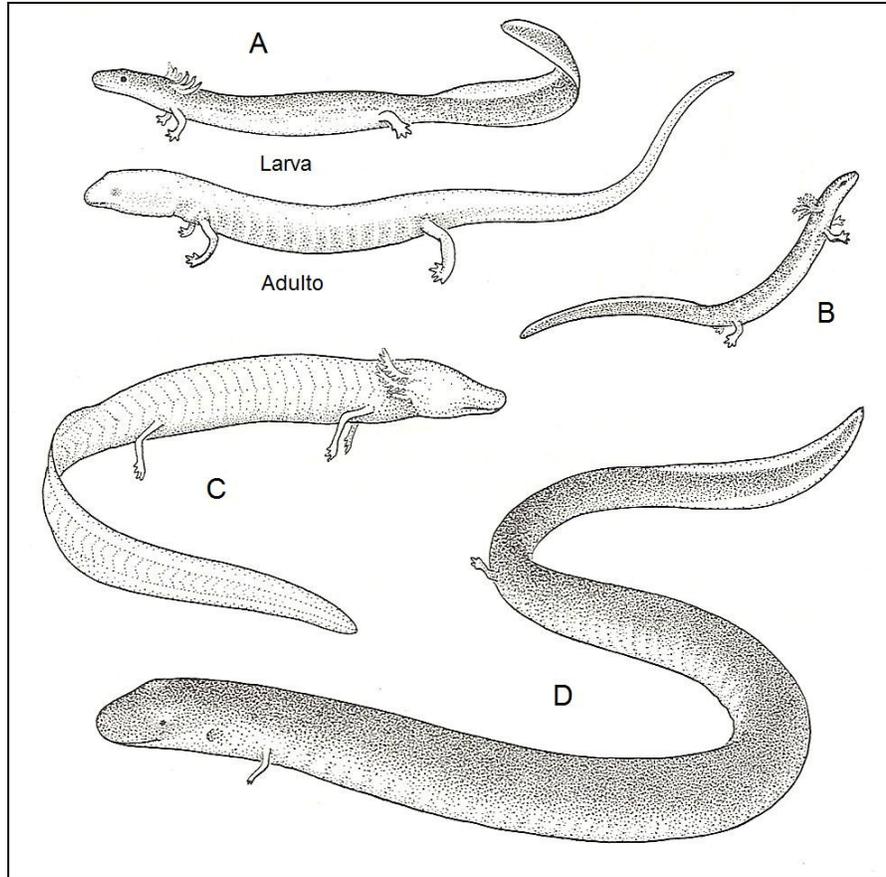


Figura 22 – Neotenia em salamandras; (A) Larva e adulto não-neotênico de *Typhlotriton spelaeus*; (B) *Eurycea neotenes* adulta, com brânquias como as das larvas de *Typhlotriton*; (C) Uma forma neotênica muito modificada derivada de *Eurycea*, a salamandra de caverna *Typhlomolge rathbuni*; (D) Uma forma neotênica não aparentada, *Amphiuma means*, na qual as brânquias são conservadas, mas são internas; (A e B redesenhadas de Conant, 1958; C e D redesenhadas de Noble, 1931). Retirado de Futuyma (1992).

6.2.4. DINOSSAUROS SAURÍSQUIOS

Redução nos dígitos e falanges dos terópodos

Existem vários grupos de vertebrados nos quais os estudos heterocrônicos têm esclarecido muitos aspectos evolutivos. Entre eles estão, anfíbios, répteis, dinossauros e

inclusive o homem. Nos primeiros dinossauros triássicos já havia uma tendência à redução nos dedos I e V, em relação aos arcossauros basais. Nos terópodos acentua-se tal tendência à redução nos dígitos e falanges nas mãos e pés. No Triássico superior, *Coelophysis*, possuía quatro dedos e um total de dez falanges, com a perda do quinto dedo, que ainda estava presente nos primeiros dinossauros (Figura 19). O quarto dígito por sua vez já estava reduzido em tamanho, possuindo apenas uma falange. A maioria dos terópodos manteve quatro dígitos até o Jurássico superior, quando o número de dedos foi reduzido a apenas três. Este padrão seria típico da maioria das formas até o Cretáceo superior, quando grandes carnossauros como *Tyrannosaurus* perderam o terceiro dígito, possuindo então apenas dois dedos e um total de apenas cinco falanges (Benton, 1990). Na realidade o surgimento dos dinossauros já implica em tal redução nos dedos, porque todos os “tecodontes”, arcossauros ancestrais dos dinossauros, tinham cinco dedos, nunca quatro ou três. Outras estruturas estão também reduzidas nos dinossauros em relação aos arcossauros ancestrais, como é o caso do principal osso do pé, o astrágalo.

Este padrão morfológico de perda de dígitos e falanges em terópodos é um exemplo de pedomorfose. Embora não sugerido em nenhum dos trabalhos anteriores, neste caso dos dinossauros o “processo” heterocrônico provavelmente relacionado à redução de dedos e falanges é a progênese. Em termos mais corretos poder-se-ia dizer que o padrão identificado é o de uma progênese. Esta, resulta em uma severa redução ou parada no desenvolvimento (forma e tamanho) de estruturas no descendente, que serão sempre mais simples e menores do que nos ancestrais. O único outro processo possível aqui seria um pós-deslocamento de tal modo que o início do desenvolvimento (dos dedos e falanges) estaria tão postergado ao ponto de as estruturas não mais se desenvolverem.

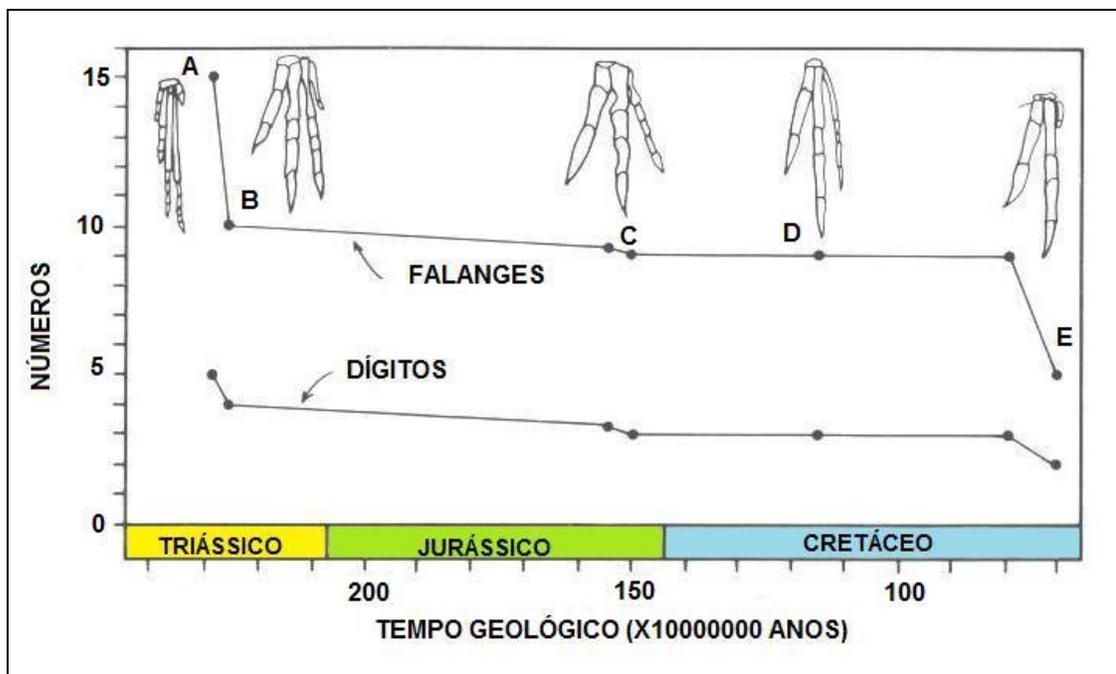


Figura 19 – Redução nos dígitos e falanges na evolução de dinossauros terópodos, em relação aos lagossuquídeos. (A); *Syntarsus* (B); *Allosaurus* (C); *Deinonychus* (D) e *Tyrannosaurus* (E). Modificado de Benton (1990).

Varição ontogenética no crânio dos terópodos

Muitas das mudanças ontogenéticas observadas em terópodos foram sumarizadas por Molnar (1990 *apud* Long & McNamara, 1995), e estão listadas aqui:

1) Fechamento (e algum fusional) de suturas cranianas, incluindo angular e suprangular na mandíbula (Russell, 1970 *apud* Long & McNamara, 1995).

O fechamento e fusional de suturas são uma peramorfose, na qual o pré-deslocamento quanto a hiperamorfose poderiam ser os responsáveis. Entretanto, o mais comum em vertebrados é que a hiperamorfose esteja relacionada ao fechamento postergado de suturas, devido à extensão da fase juvenil de crescimento, por retardo na maturação sexual. Em outros termos, o descendente vai além do estágio adulto do ancestral (estágio pós-adulto).

2) Desenvolvimento de uma crista supra-occipital dos parietais (Russell, 1970 *apud* Long & McNamara, 1995).

O desenvolvimento de uma crista supra-occipital dos parietais representa um padrão morfológico peramórfico de aumento de complexidade. Se o tamanho do parietal for igual ou menor nos descendentes em comparação com os ancestrais, neste caso teria sido a aceleração que teria originado o caractere. Se o tamanho do parietal for maior, então hipermorfose ou pré-deslocamento poderiam ser os responsáveis. Não há no momento como concluir com maior segurança quanto ao processo envolvido. Todavia, aqui o processo mais provável é o da hipermorfose, o mais frequente na peramorfose de vertebrados. Materiais adicionais em fases ontogenéticas não adultas permitirão no futuro esclarecer esta dúvida.

3) Incremento no número de serrilhas dos dentes (Currie *et al.*, 1990 *apud* Long & McNamara, 1995).

O incremento no número de serrilhas dos dentes representa um padrão morfológico de aumento de complexidade, uma peramorfose. Se o tamanho dos dentes for igual ou menor nos descendentes em comparação com os ancestrais, então a aceleração teria originado o caractere. Se o tamanho dos dentes for maior nos descendentes em comparação com os ancestrais, então hipermorfose ou pré-deslocamento poderiam ser os responsáveis. Assim como no item anterior, não há no momento como concluir com maior segurança quanto ao processo envolvido. Todavia, aqui novamente o processo mais provável é o da hipermorfose, o mais frequente na peramorfose de vertebrados. Materiais adicionais em fases ontogenéticas não adultas permitirão no futuro esclarecer esta dúvida.

4) O crânio se torna mais alto com a idade e o rosto encurta em tiranossaurídeos (Carpenter, 1992 *apud* Long & McNamara, 1995).

Acerca do crânio se tornar mais alto, não se pode propor nada do ponto de vista heterocrônico, pois não foram identificados o tamanho e a complexidade da estrutura. Sobre o encurtamento do rosto, provavelmente Carpenter (1992 *apud* Long & McNamara, 1995) comparou o comprimento da porção craniana propriamente dita com o comprimento do rosto durante a ontogenia. O esperado para vertebrados seria que o rosto, durante a ontogenia apresentasse crescimento alométrico positivo, de modo que provavelmente foi o que aconteceu no caso dos tiranossaurídeos. Entretanto a porção craniana propriamente dita deve ter apresentado um aumento em comprimento maior do que o aumento do rosto, este com uma alometria negativa.

5) As órbitas se tornam menos arredondadas e a barra posterior (quando presente) se desenvolve tarde na ontogenia (Carpenter, 1992 *apud* Long & McNamara, 1995).

Do ponto de vista heterocrônico nenhuma inferência foi feita sobre o tamanho e a complexidade das estruturas. A interpretação de uma pera- ou de uma pedomorfose nestes casos deve ser feita com base nas modificações dos ossos que formam as margens da órbita, um a um. Possivelmente o pós-deslocamento originou o desenvolvimento tardio da barra posterior na ontogenia do crânio dos terópodos, através do início postergado do desenvolvimento da estrutura, resultando em um tempo muito menor de desenvolvimento até a maturidade sexual. O resultado foi o surgimento de um descendente com a estrutura menor e mais juvenilizada que o ancestral.

Outros aspectos são apresentados no item 9. Discussão.

Evolução dos tiranossaurídeos

Tiranossaurídeos diferem dos outros terópodos por possuírem vários caracteres derivados (Carpenter, 1992 *apud* Long & McNamara, 1995). Estes incluem um número que provavelmente são devidos à heterocronia. Dentre eles o mais importante, e do ponto de vista adaptativo, é a grande cabeça comparada ao tamanho corporal. Se comparado com terópodos juvenis e adultos de espécies pequenas, o relativamente grande tamanho do crânio é provavelmente peramórfico. Entretanto, há uma variação alométrica craniana, com um coeficiente alométrico positivo provavelmente maior dorsoventralmente do que anteroposteriormente. O resultado é uma mudança na forma durante a ontogenia de uma cabeça relativamente longa e delgada para uma mais massiva e menos alongada (Long & McNamara, 1995).

Dentro do clado Tyrannosauridae a tendência principal é para o aumento da crista supraoccipital e o desenvolvimento de rugosidades no lacrimal. Formas derivadas possuem uma barra pós-orbital abaixo da órbita e várias sinuosidades e cavidades se desenvolvem na caixa craniana. Outras feições derivadas de tiranossaurídeos (Carpenter, 1992; Bakker *et al.*, 1988 *apud* Long & McNamara, 1995), incluem um grande forame suprangular (em juvenis, e alguns terópodos basais ele é aberto, não fortemente suturado), jugal perfurado por um grande forame, secções dos dentes pré-maxilares em forma de “D”, cunha do supraoccipital com duas lâminas ósseas posicionadas uma à frente da outra e a sutura quadradojugal-esquamosal. Contudo, as evidências disponíveis indicam que não parece haver nenhuma mudança maior

nesses caracteres durante a ontogenia, embora o estudo tenha sido baseado em dados limitados de juvenis de *Tyrannosaurus bataar* e *Albertosaurus*.

Segundo Long & McNamara (1995), os menores tiranossauros do Cretáceo superior, como *Maleevosaurus* (5m) e *Nanotyrannus* (5m), seriam gêneros pedomórficos, como evidente por caracteres como rostro pequeno e largo, órbitas arredondadas, ausência de barra pós-orbital, bem como um pequeno tamanho corporal.

6.2.5. DINOSSAUROS ORNITÍSQUIOS

Euornitópodos

Segundo Long *et al.* (1995), através de observações das mudanças ontogenéticas, em *Dryosaurus* (Figura 24) fica claro que o desenvolvimento de um longo rostro em adultos é uma característica peramórfica originada por um crescimento alométrico positivo dos nasais e frontais. As maiores diferenças cranianas entre os hipsilofodontídeos *Dryosaurus* e *Tenontosaurus* estão neste último, que tem o rostro mais longo, órbitas pequenas, quadrado reto, fenestra anteorbital externa estreita, ausência de dentes na pré-maxila (presente somente em hipsilofodontídeos dentro deste clado), processo retro-articular da mandíbula longo e curvo, osso palpebral curto, e fenestra temporal ventral totalmente fechada pelo quadradojugal. Entre estes caracteres cranianos, alguns aparentemente são pedomórficos (semelhante aos de *Dryosaurus* juvenil), tais como, osso palpebral curto, e “fenestra anteorbital relativamente grande e alongada” (embora algumas linhas antes, os mesmos autores se refiram à mesma fenestra anteorbital como sendo estreita; na figura 24 do crânio de *Tenontosaurus*, a fenestra é pequena). Entretanto, as características mais significativas são as peramórficas presentes em *Tenontosaurus*, tais como quadrado relativamente reto, rostro longo, desenvolvimento do processo retro-articular e órbitas relativamente pequenas. O único processo peramórfico que poderia dar origem a estruturas menores nos descendentes em relação aos seus ancestrais seria a aceleração, mas nesta as estruturas do descendente são sempre mais complexas.

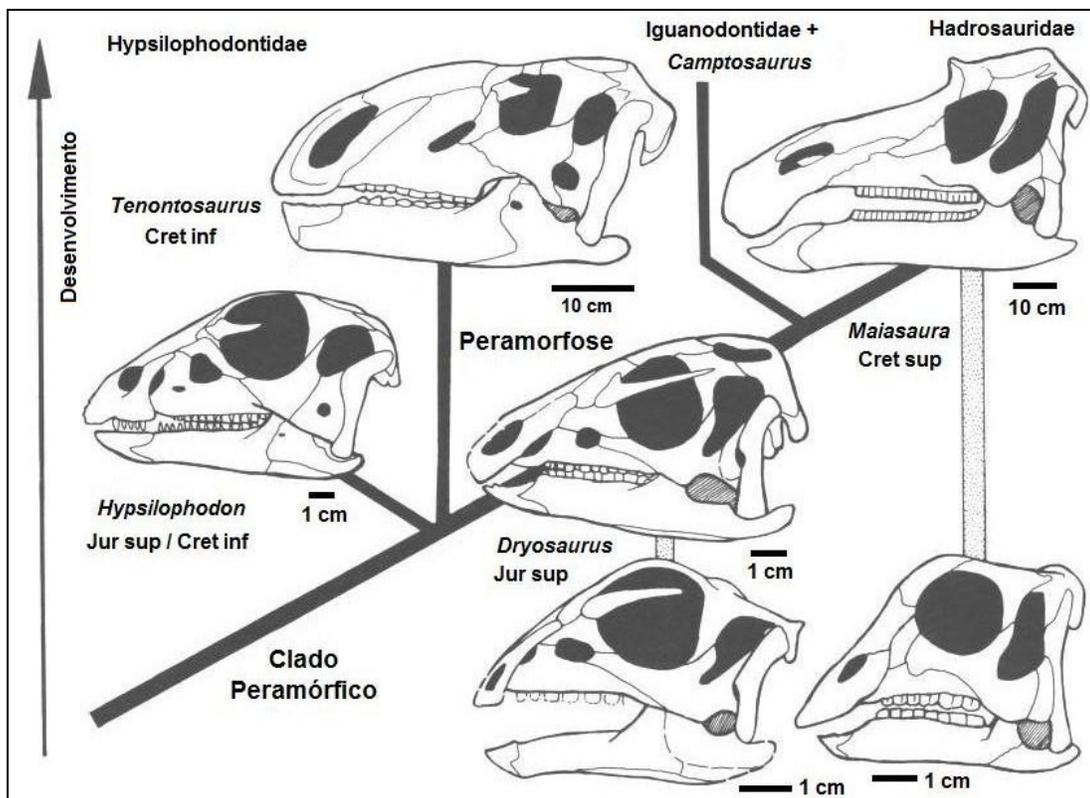


Figura 24 – Efeito dominante da peramorfose na evolução dos euornitópodos (Ornithopoda Sereno, 1986). Modificado de Long *et al.* (1995). Relações filogenéticas (linhas pretas) e ontogenia (linhas cinzas). Cret, Cretáceo; Jur, Jurássico; inf, sup, inferior e superior.

Mudança ontogenética no crânio dos ornitópodos derivados

Segundo Long & McNamara (1995), hadrossaurídeos são um exemplo de heterocronia documentada nos dinossauros. Weishampel *et al.* (1993 *apud* Long & McNamara, 1995) notaram o papel da heterocronia (pedomorfose por progênese) no desenvolvimento da miniaturização da dentição da maxila e desenvolvimento de uma bateria dentária em *Telmatosaurus* e talvez em todos os hadrossaurídeos.

As tendências gerais na ontogenia dos ornitópodos derivados são as seguintes:

- 1) Redução no tamanho da órbita.

A redução no tamanho da órbita pode ter sido o resultado de três processos heterocrônicos, sendo dois pedomórficos (progênese e pós-deslocamento) e um peramórfico (aceleração). Pois todos dão origem nos descendentes a estruturas com tamanho menor quando comparadas aos ancestrais. A progênese está relacionada à redução, no sentido de tendência à perda de estruturas, mas este não é o caso da órbita. Então a interpretação no caso deve basear-se na interpretação, no tamanho e na forma das estruturas que formam ou margeiam a órbita. O mesmo procedimento deve ser empregado para interpretar-se qualquer outra fenestra ou abertura craniana; ou estruturas mais complexas, formadas por mais de um osso. Se o processo responsável pelo caractere for pedomórfico, provavelmente seria o pós-deslocamento que estaria envolvido. Se, por outro lado, o processo que deu origem a tal estrutura for peramórfico, então a aceleração é que estaria relacionada (quando ocorrer aceleração da maturação sexual). Neste caso, o único elemento que permite determinar qual destes processos originou a redução no tamanho da órbita é a forma da estrutura. Se ela for mais simples (no sentido de um número menor de ossos contribuindo na formação da estrutura, ou ossos mais simples), então algum processo pedomórfico estaria envolvido. Se ela for mais complexa (no sentido de um número maior de ossos contribuindo na formação da estrutura, ou ossos mais complexos formando-a), então algum processo peramórfico estaria relacionado.

2) Redução no tamanho dos ossos palpebrais em relação à órbita.

Aqui, assim como no item anterior, se for tomado apenas o tamanho dos ossos palpebrais em relação à órbita, quando se compara descendente com ancestral, então os mesmos processos devem ser distinguidos. No que diz respeito às mudanças heterocrônicas, a forma tem sempre um papel mais importante do que o tamanho, na definição do processo envolvido.

3) Aumento no tamanho (largura e comprimento) da pré-maxila e do nasal, os quais eventualmente se expandem para formar um “bico” em hadrossauros.

O aumento na largura e no comprimento da pré-maxila e do nasal eventualmente se expandindo para formar um “bico” representa um aumento em tamanho e complexidade das estruturas (este “bico” é bastante distinto daquele dos rincossauros, como será visto, porque nestes está envolvida a neotenia). Este é um padrão morfológico peramórfico, que pode ser o resultado da hipermorfose ou do pré-deslocamento. Como não se pode definir em fósseis se o que ocorreu foi a extensão da fase juvenil de crescimento, por retardo no início da maturação

sexual (hipermorfose) ou o início antecipado do desenvolvimento de uma ou mais estruturas (pré-deslocamento), não há no momento como concluir com maior segurança quanto ao processo envolvido. Todavia, aqui novamente o processo mais provável seria o da hipermorfose, o mais frequente na peramorfose de vertebrados.

4) Alongamento do rosto nas espécies maiores.

Como nos itens 1 e 2, o alongamento do rosto trata apenas do tamanho das estruturas, sem mencionar a forma. Três processos heterocrônicos poderiam dar origem a estruturas maiores nos descendentes em comparação aos ancestrais, sendo dois peramórficos (hipermorfose e pré-deslocamento), e um pedomórfico (neotenia). Se no descendente o rosto for mais simples (juvenilizado), então a neotenia está relacionada, isto quando ocorrer o retardo na maturação sexual. Se o rosto for mais complexo no descendente, então a hipermorfose ou o pré-deslocamento poderiam ser os responsáveis pela origem do caractere.

5) Desenvolvimento de uma crista no pré-frontal em algumas espécies (e.g., *Maiasaura* e *Prosaurolophus*).

O desenvolvimento de uma crista no pré-frontal representa um aumento em complexidade da estrutura devida a peramorfose. Os três processos peramórficos (aceleração, hipermorfose ou pré-deslocamento) poderiam ser os responsáveis pelo desenvolvimento da crista. Se o pré-frontal for de tamanho igual ou menor no descendente em comparação com o ancestral, então ocorreu aceleração. Se o pré-frontal for maior no descendente em comparação ao ancestral, então hipermorfose ou pré-deslocamento ocorreram.

6) Nova fileira de dentes adicionada na maxila e dentário.

O surgimento de uma nova fileira de dentes na maxila e dentário representa um padrão morfológico de aumento de complexidade devido à peramorfose. Se o tamanho dos dentes for igual ou menor no descendente em relação ao ancestral, então ocorreu aceleração. Entretanto, se o tamanho for maior, hipermorfose ou pré-deslocamento ocorreram.

Mudança ontogenética e heterocronia em ceratópsios

Segundo Long & McNamara (1995), as mudanças no desenvolvimento de caracteres do crânio de ceratópsios incluem:

- 1) Redução no diâmetro da órbita.
- 2) Aumento no comprimento do rosto.
- 3) Pequeno aumento no comprimento da crista, seguido pelo subsequente encurtamento.
- 4) Alargamento da crista.
- 5) Alargamento do jugal e quadrado.
- 6) Desenvolvimento de um chifre no nasal (em *Protoceratops*).

Segundo Long & McNamara (1995), em todas estas tendências, tanto no aumento em tamanho desde os psitacossaurídeos até aos neoceratópsios basais e derivados, quanto no aumento em complexidade e extensão da crista e dos chifres, a peramorfose tem sido o principal fator na evolução dos ceratópsios (Figura 29).

Provavelmente a hipermorfose ou o pré-deslocamento sejam os processos peramórficos responsáveis pela origem das tendências de 2 a 6, pois ocorreu um aumento de tamanho e complexidade das estruturas. Entretanto, a redução do diâmetro da órbita (tendência 1), poderia ser explicada através de três processos heterocrônicos distintos. Levando-se em conta apenas o tamanho menor da órbita, tanto a pedomorfose quanto a peramorfose poderiam ser utilizadas como modelos explicativos. Na pedomorfose, progênese ou pós-deslocamento poderiam ter originado uma órbita menor na evolução dos ceratópsios. Na peramorfose, apenas a aceleração poderia ter originado uma órbita menor, isto quando ocorrer aceleração na maturação sexual. Na realidade somente com a avaliação da complexidade é possível definir qual processo atuou na origem da estrutura. Se a órbita for mais complexa, no sentido da presença de um maior número de ossos, então a aceleração deu origem ao caractere. Se a órbita for mais simples (juvenilizada), no sentido da presença de um número menor de ossos, então progênese ou pós-deslocamento poderiam ter originado o caractere. Entretanto, a progênese está mais relacionada à redução de estruturas que apresentam uma tendência ao desaparecimento, e obviamente este não é o caso da órbita. Se os ossos formando as margens da órbita forem maiores e mais complexos, o processo seria o de uma hipermorfose.

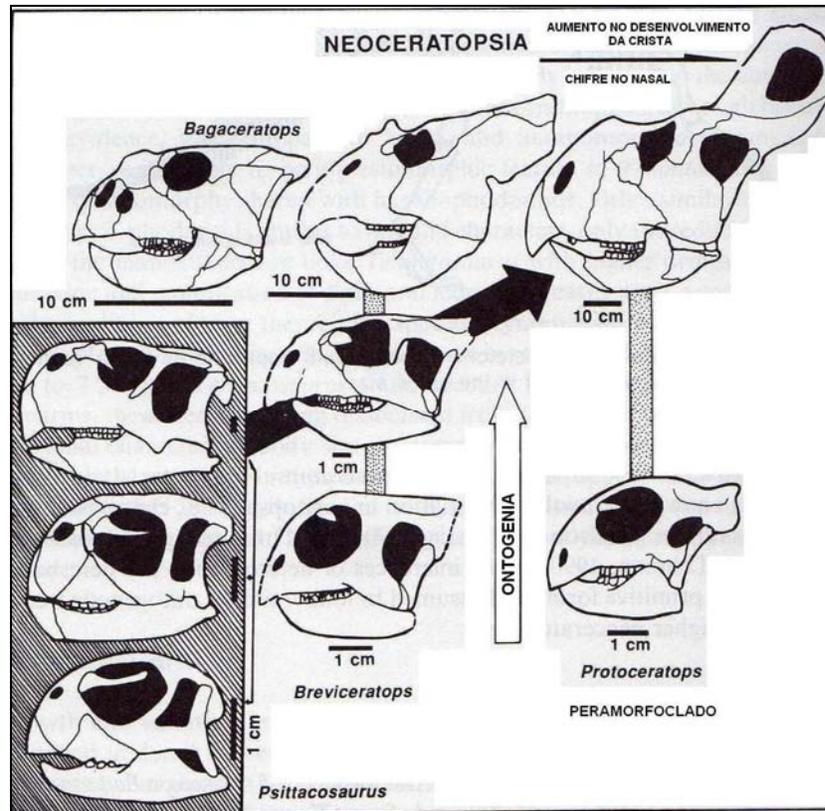


Figura 29 – Efeito dominante da peramorfose na evolução inicial dos neoceratopsídeos. Modificado de Long & McNamara (1995).

6.2.6. AVES

Origem heterocrônica das aves a partir dos dinossauros terópodos

Existe um consenso geral de que os dinossauros terópodos são o grupo ancestral do qual as aves surgiram. Entretanto, há divergências entre os estudiosos acerca de qual grupo de terópodos seria o mais proximamente relacionado às aves (Gauthier, 1986; Witmer, 1991 *apud* Long & McNamara, 1995). Os candidatos mais prováveis são os coelurosaurídeos, os deinonicossaurídeos. Thulborn (1985 *apud* Long & McNamara, 1995) propôs que as aves são, em alguns aspectos, dinossauros terópodos pedomórficos.

Segundo Long & McNamara (1995), *Archaeopteryx* se assemelha a terópodos juvenis em vários aspectos (Figura 30). O mais evidente seria a forma do crânio e das órbitas. Em

terópodos juvenis como *Coelophysis*, a órbita é comparativamente muito grande, diminuindo em tamanho relativo durante a ontogenia. Da mesma forma a caixa craniana é relativamente inflada em terópodos juvenis, assim como em *Archaeopteryx*.

Assim como a forma mais simples dos dentes, sua redução em número é outro caractere pedomórfico. Uma descoberta recente no Deserto de Gobi na Mongólia de um ninho de ovos de dinossauros no qual foram encontrados dois crânios de embriões de dromeossaurídeos (provavelmente *Velociraptor*), ajudou a suportar o papel da heterocronia na evolução das aves. Os dentes destes embriões de dinossauros são simples, semelhantes a “pinos”, muito similares aos dentes presentes em aves plesiomórficas adultas (Long & McNamara, 1995).

Thulborn (1985) argumentou que os relativamente longos membros anteriores e posteriores das aves são igualmente caracteres de terópodos juvenis. Entretanto, quando comparados com terópodos juvenis, os membros anteriores são ainda maiores, sugerindo que ocorreu um alongamento por peramorfose.

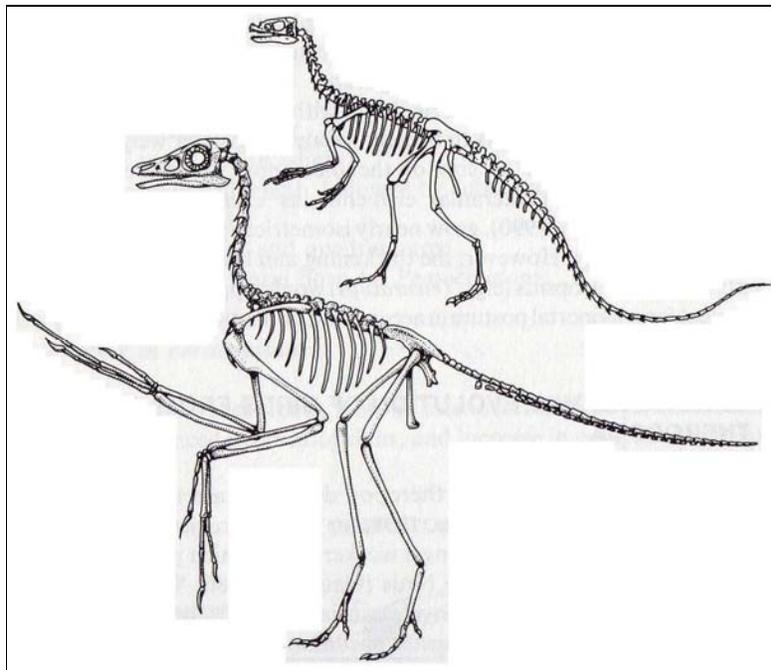


Figura 30 – Esqueletos de *Coelophysis* juvenil (mais acima) e *Archaeopteryx* adulto (mais abaixo), mostrando similaridades em todas as estruturas do pós-crânio e do crânio, exceto pelo desenvolvimento peramórfico dos elementos esqueléticos dos membros anteriores em *Archaeopteryx*. Retirado de Long & McNamara (1995).

6.2.7. MAMÍFEROS (CINODONTES MAMALIANOS)

Perissodáctilos

Evolução do crânio dos cavalos. Durante a evolução da linhagem que resultou no cavalo moderno (Figura 21), o comprimento da porção facial do crânio em relação à caixa craniana cresceu de acordo com uma curva alométrica. O padrão apresentado é de crescimento alométrico positivo da porção facial quando comparada à porção craniana propriamente dita. Segundo Radinsky (1984), algumas das mudanças no crânio, entretanto, não foram meramente alométricas, mas condicionaram reorganização: por exemplo, a fileira de dentes moveu-se em sentido anterior quando os dentes com coroas altas evoluíram.

Se o rosto for mais complexo nas espécies descendentes em comparação às ancestrais, então provavelmente a hipermorfose ou o pré-deslocamento seriam os processos heterocrônicos responsáveis pela origem do caractere. Se o rosto for mais simples (juvenilizado), então possivelmente a neotenia esteja relacionada à origem da estrutura, isto quando ocorrer um retardo na maturação sexual.

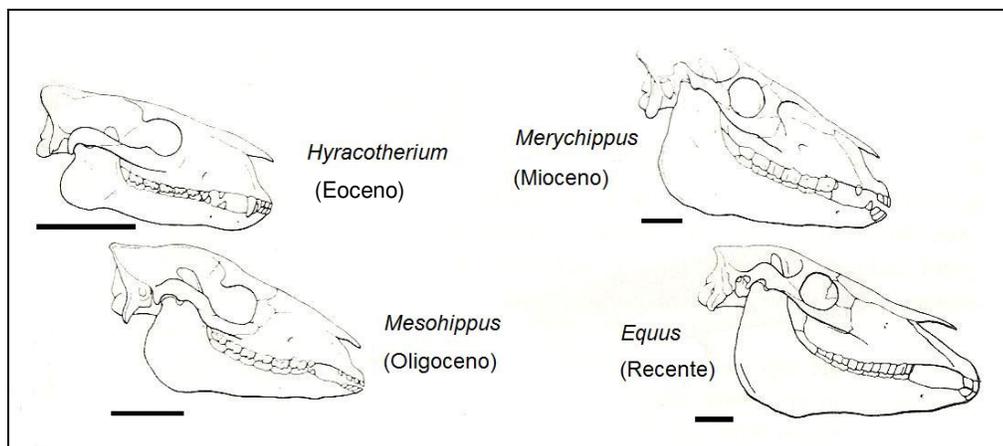


Figura 21 – Crânios de quatro estágios (*Hyracotherium*, *Meshippus*, *Merychippus* e *Equus*) da linhagem que originou o cavalo moderno. *Merychippus* e *Equus* tinham dentes com coroas altas, uma fileira de dentes posicionada anteriormente e um rosto mais longo em comparação às formas mais antigas; barras = 5 cm. Modificado de Radinsky (1984) *apud* Futuyma (1992).

Artiodáctilos

O cervo gigante. Estudos sobre a relação entre tamanho do corpo e da galhada em cervos indicam que a galhada geralmente se torna proporcionalmente maior devido à alometria positiva. As consequências alométricas das mudanças evolutivas no tamanho do corpo são algumas vezes espetaculares. Por exemplo, na maior espécie de cervídeo, o extinto cervo gigante do Pleistoceno *Megaloceros giganteus* (Figura 23), o crescimento alométrico positivo da galhada em relação ao corpo resultou em uma galhada “monstruosamente” grande

(Gould, 1974). A imensa galhada do cervo gigante foi considerada por Gould (1977) como um claro exemplo de um processo heterocrônico denominado hiperomorfose.

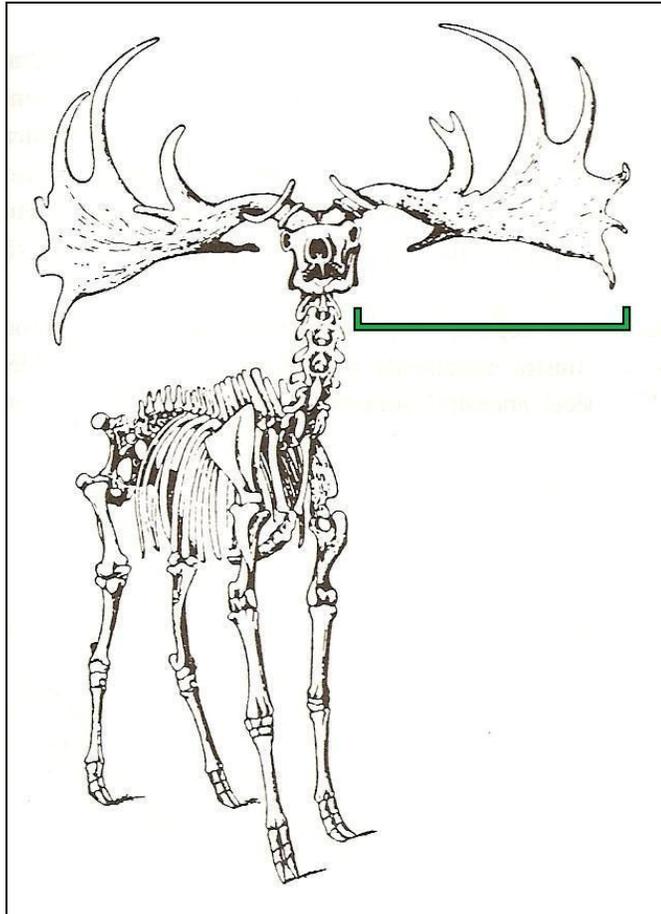


Figura 23 – Diagrama do esqueleto do cervo gigante extinto, *Megaloceros giganteus*. Esta espécie, a maior entre os cervídeos, teve chifres desproporcionalmente grandes devido ao crescimento alométrico. Modificado de Romer (1960) *apud* Futuyma (1992).

Homem

Evolução do crânio em humanos. Segundo Mckinney & McNamara (1991) a heterocronia tem uma relevância particular na evolução humana. No seu livro *Ontogeny and Phylogeny* (1977), Gould listou uma série de caracteres de seres humanos que estariam

relacionadas aos processos heterocrônicos, tanto pedomórficos quanto peramórficos. Devido à pedomorfose em alguns destes caracteres, estágios que seriam intermediários na ontogenia de outros primatas tornaram-se terminais em humanos. Os itens de 1 a 13 listados abaixo foram propostos por Bolck (1926 *apud* Gould, 1977), e os de 14 a 25 por Montagu (1962 *apud* Gould, 1977).

- 1 - Ortognatia;
- 2 - Redução ou perda de pêlos do corpo;
- 3 - Perda de pigmentação da pele, olhos e pêlos;
- 4 - Forma do ouvido externo;
- 5 - Dobra epicântica do olho;
- 6 - Posição central do forame magno;
- 7 - Peso relativamente grande do cérebro;
- 8 - Persistência de suturas cranianas em idade avançada;
- 9 - Grandes lábios nas mulheres;
- 10 - Estrutura da mão e do pé;
- 11 - Forma da pélvis;
- 12 - Canal sexual ventralmente dirigido nas mulheres;
- 13 - Certas variações na fileira de dentes e nas suturas cranianas;
- 14 - Ausência de crista supra-ciliar;
- 15 - Ausência de cristas cranianas;
- 16 - Delgadez dos ossos do crânio;
- 17 - Posição das órbitas sob a cavidade craniana;
- 18 - Braquicefalia;
- 19 - Dentes pequenos;
- 20 - Erupção dentária tardia;
- 21 - Hálux não oponível;
- 22 - Período prolongado de dependência infantil;
- 23 - Período prolongado de crescimento;
- 24 - Longo tempo de vida; e
- 25 - Grande tamanho corporal.

Starck & Kummer (1962 *apud* Gould, 1977), compararam a ontogenia craniana de humanos e chimpanzés através do método das coordenadas transformadas (Figura 20). As

linhas das coordenadas são claramente mais alteradas, no geral, entre o feto e o adulto de chimpanzé do que entre o feto e o adulto humano. Além disto, a direção básica da alometria na ontogenia das duas espécies é bastante similar; eles divergiram pouco sobre um mesmo padrão geral. Nas duas espécies, o cérebro desenvolve-se apresentando alometria negativa e a face com alometria positiva. A extensão da mudança é muito maior no chimpanzé, as linhas das coordenadas são aproximadas (comprimidas) no crânio e grandemente separadas (expandidas) na mandíbula. Humanos apresentam a mesma compressão e expansão, mas a extensão é extremamente limitada e a forma nunca se afasta muito da condição encontrada no feto (Gould, 1977).

A Figura 20 apresenta a neotenia (Gould, 1977) como provável processo heterocrônico responsável pela origem da grande porção craniana propriamente dita em humanos, assim como, do rosto reduzido. Entretanto, atualmente acredita-se que o grande tamanho da caixa craniana esteja relacionado ao aumento hipermórfico do cérebro (McKinney & McNamara, 1991), pois as estruturas ósseas se desenvolvem ao redor do tecido mole, que inicia seu desenvolvimento antes. Devido à hiper morfose ocorre uma extensão da fase juvenil de crescimento, por retardo no início da maturação sexual, resultando em um cérebro maior e mais complexo no descendente em comparação ao ancestral. A redução do rosto e da mandíbula são efetivamente devidas à neotenia, como proposto por Gould (1977).

Na realidade a neotenia foi proposta como um processo geral na evolução do crânio dos humanos, basicamente devido às similaridades anatômicas entre o crânio adulto dos humanos e o juvenil dos ancestrais hipotéticos. Segundo McKinney & McNamara (1991), não há apenas um processo heterocrônico atuando na evolução humana, embora a hiper morfose ocorra em maior número de estruturas, sempre associada a algum outro processo, caracterizando, desta forma, um mosaico heterocrônico.

A hiper morfose corporal no homem levou à redução no número de crias, ao alongamento do tempo de geração, ao alongamento do tempo dos cuidados maternos, bem como à estrutura humana complexa. Muitos caracteres estes, encontrados em vários mamíferos que têm grande volume cerebral, entre eles principalmente os cetáceos e os proboscídeos. O grande volume e portanto também a grande capacidade cerebral leva a um comportamento “juvenil”, no sentido de uma grande curiosidade e vontade de conhecer coisas. Este comportamento “juvenil” todavia se relaciona à hiper morfose do cérebro.

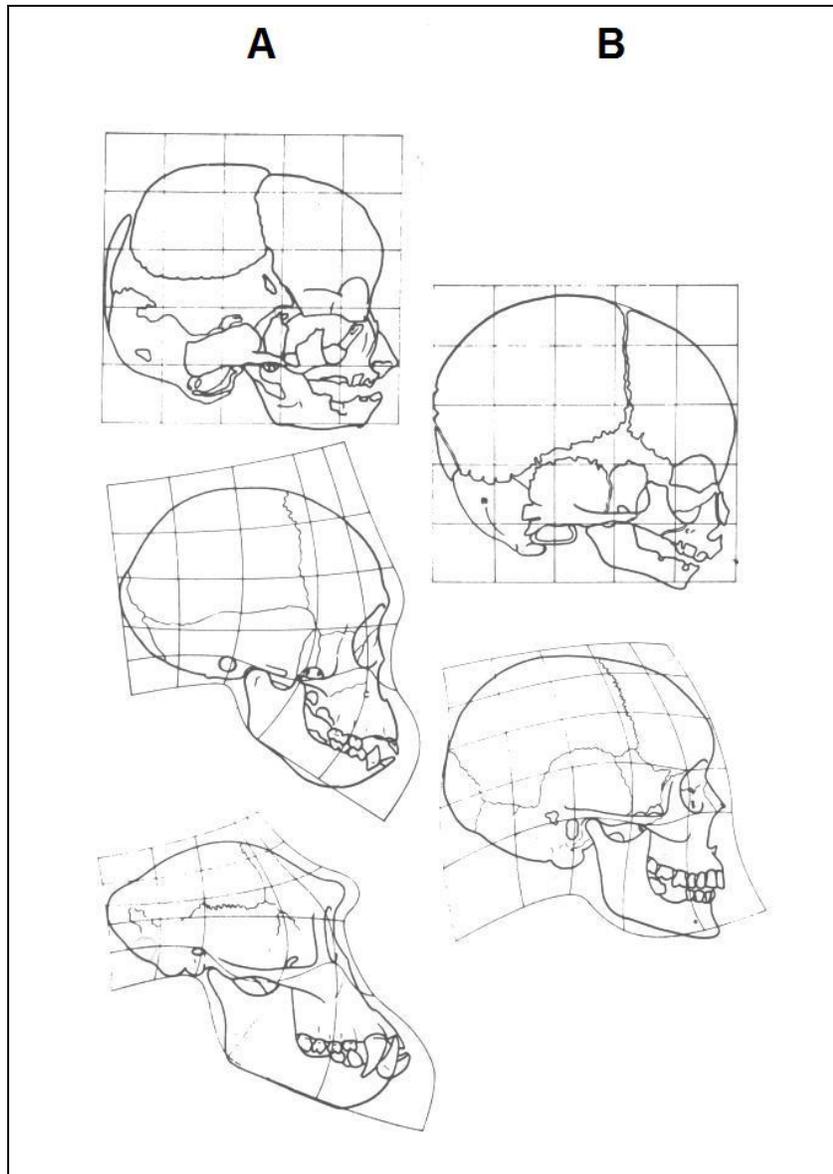


Figura 20 – Heterocronia em humanos mostrada em coordenadas transformadas; (A) desenvolvimento de um crânio de um chimpanzé; (B) desenvolvimento de um crânio humano. No início os crânios dos fetos são muito similares. A direção de transformação é a mesma (alometria negativa na porção craniana, alometria positiva na face e mandíbula). O crânio humano no adulto se afasta muito menos da forma juvenil do que no chimpanzé. Dados de Starck & Kummer (1962) *apud* Gould (1977).

6.3. DADOS PUBLICADOS SOBRE A HETEROCRONIA NOS RHYNCHOSAURIA

Os primeiros estudos heterocrônicos sobre os Rhynchosauria foram realizados por Benton & Kirkpatrick (1989), utilizando espécimes juvenis de *Scaphonyx fischeri* do Triássico superior do Brasil. Neste, um espécime juvenil de *Scaphonyx fischeri* teve sua anatomia comparada com a de outros juvenis e adultos da mesma espécie e foram estabelecidas relações alométricas. A ontogenia de *Scaphonyx fischeri* foi comparada com a dos táxons provavelmente ancestrais e explicações heterocrônicas foram propostas para as grandes mudanças evolutivas na morfologia dos adultos (Figura 31).

Os estudos alométricos mostraram que a largura da região posterior do teto do crânio cresce relativamente mais rapidamente, apresentando alometria positiva, enquanto que o comprimento da região posterior do crânio apresentaria alometria negativa.

Posteriormente, Langer *et al.* (2000) publicaram um artigo sobre heterocronia e a evolução dentária em rincossauros Hyperodapedontinae. Segundo os autores o arranjo dentário em tais rincossauros apresentaria claramente um padrão morfológico derivado, que se resumiria em três tendências apomórficas principais: a - aumento no número de filas de dentes lateralmente ao sulco principal da maxila (Figura 32); b - perda de estruturas dentárias (sulco medial e dentes linguais) mediais ao principal sulco maxilar (Figura 33); c - perda de estruturas dentárias (crista medial e dentes linguais) medialmente à principal crista do dentário.

A análise destas três tendências do ponto de vista heterocrônico revelou que a aceleração foi provavelmente o processo mais envolvido no aumento do número de dentes da fileira lateral da maxila, enquanto que a perda de estruturas medianas na maxila e no dentário parece estar relacionada respectivamente com neotenia e pós-deslocamento. A conclusão dos autores foi que a combinação de processos heterocrônicos ocorre comumente na natureza, o que aconteceu na diferenciação morfológica principal, durante a evolução dos rincossauros.

Estes poucos trabalhos sobre heterocronia nos rincossauros já evidenciaram o quanto uma abordagem heterocrônica poderá contribuir para um melhor entendimento da evolução dos Rhynchosauria.

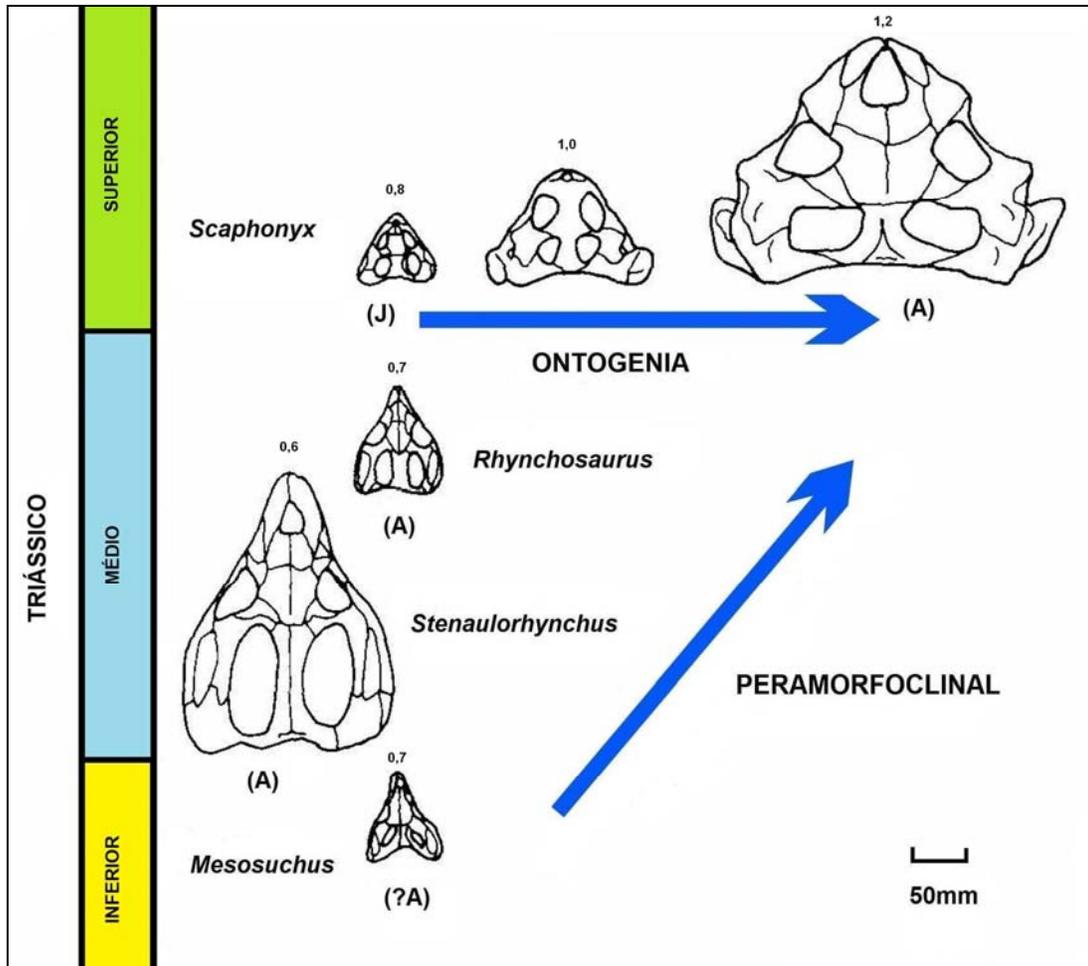


Figura 31 – Peramorfoclineal (ontogenia estendida) na evolução do crânio de Rhynchosauria. Crânios adultos de três rincossauros do Triássico inferior e médio são mostrados, e uma série ontogenética de três crânios de *Scaphonyx fisheri*. Os crânios estão posicionados verticalmente de acordo com suas ocorrências no tempo (coluna estratigráfica à esquerda), e horizontalmente de acordo com a razão entre a largura da região posterior do teto do crânio e o comprimento do teto do crânio na linha média (valores médios mostrados em cima de cada crânio). Modificado de Benton & Kirkpatrick (1989). Escala = 50 mm; (A) adulto, (J) juvenil.

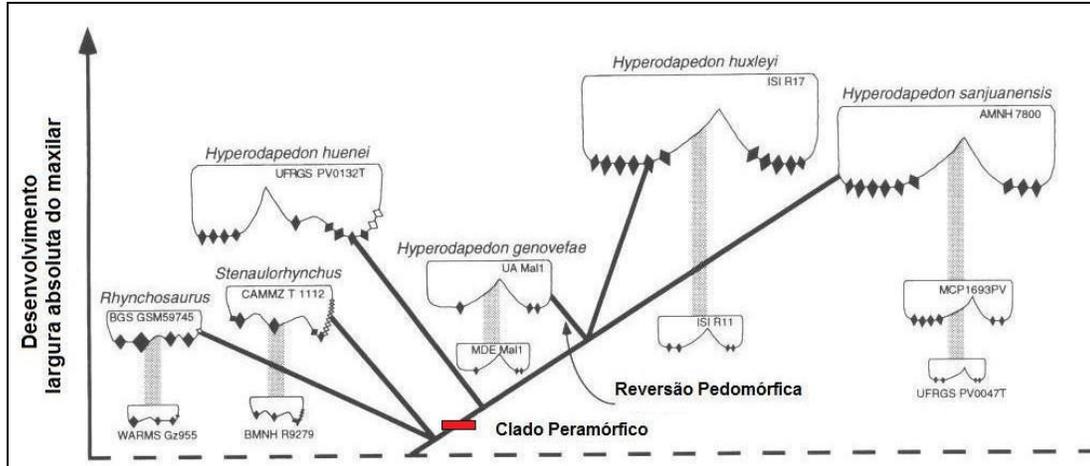


Figura 32 – Relações filogenéticas (linhas pretas) e ontogenia (linhas cinza) de rincossauros durante o Triássico médio e superior, evidenciando o aumento peramórfico no número de fileiras laterais de dentes da maxila em *Hyperodapedon*. Os espécimes (com número de coleção indicado) estão representados por secções esquemáticas transversais da maxila (área lateral à esquerda); desenhos aproximadamente na mesma escala (X 0,8). Modificado de Langer *et al.* (2000).

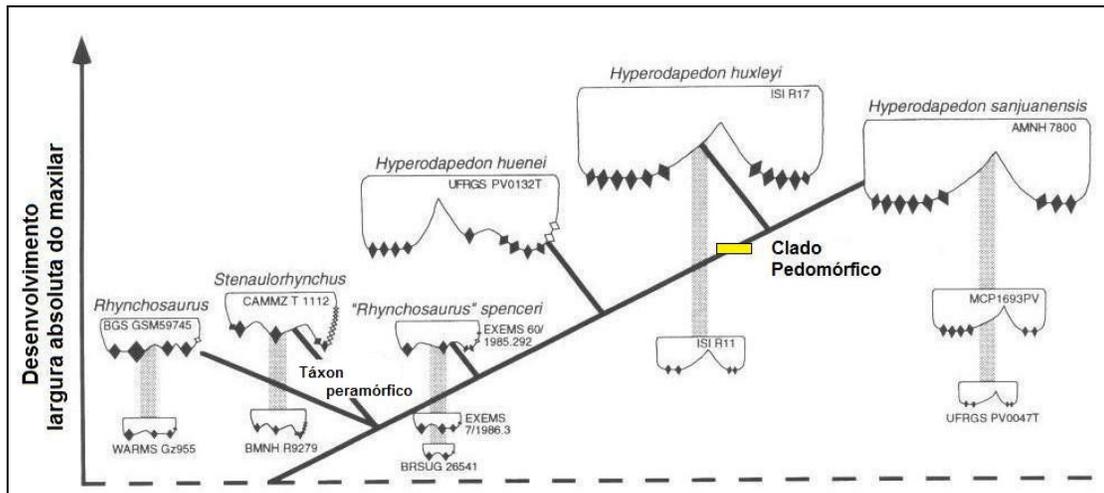


Figura 33 – Relações filogenéticas e ontogenia de rincossauros durante o Triássico médio e superior, evidenciando a perda pedomórfica de estruturas maxilares (sulco medial e dentes linguais) em espécies mais derivadas de *Hyperodapedon*. Modificado de Langer *et al.* (2000).

7. RESULTADOS SOBRE OS RINCOSSAUROS DO RIO GRANDE DO SUL

Aqui estão os dados gerados a partir da análise estatística multivariada (tabelas), e do cálculo da equação de alometria (valores dos coeficientes alométricos e gráficos de linhas de regressão). A interpretação dos dados dos dados estatísticos e alométricos está no item 8.

Os resultados foram divididos em quatro partes. A primeira trata da análise dos componentes principais incluindo o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus*. A segunda refere-se ao cálculo da equação de alometria incluindo estes táxons. A terceira trata da análise dos componentes principais excluindo o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus*, com o objetivo de determinar padrões de idade relativa para os crânios de *Hyperodapedon* sp. com base nas modificações alométricas. E a quarta parte relaciona-se ao cálculo da equação de alometria excluindo estes táxons.

7.1. ANÁLISE DOS COMPONENTES PRINCIPAIS INCLUINDO O “RINCOSSAURO DE MARIANTE” E *Scaphonyx sulcognathus*

Análise estatística multivariada incluindo o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus*

Primeiramente foi realizada a imputação dos dados faltantes pelo Método de Regressão. Então, com um banco de dados completo, foi aplicada a técnica de Análise Fatorial pelo Método de Componentes Principais, que resultou em dois fatores: o primeiro (Fator 1) engloba as medidas no sentido longitudinal do crânio (medidas verticais nas Figuras 5 e 6), com exceção da medida 3 (comprimento total da órbita), que correlacionou-se mais com as medidas verticais nas Figuras 5 e 6. E o segundo fator (Fator 2) pondera principalmente as medidas transversais do crânio (horizontais nas Figuras 5 e 6).

A técnica cria os escores fatoriais dos dois fatores como uma medida padronizada com média zero e desvio-padrão 1. Estes dois escores fatoriais foram utilizados para fazer a análise de agrupamento. Os grupos encontram-se na Figura 34 - árvore hierárquica de vínculos (dendrograma).

Os dois primeiros componentes principais englobam 80,195% da variação presente na matriz de covariâncias dos 12 caracteres morfométricos na amostra dos 22 crânios de rincossauros (Tabela 2). O primeiro componente principal explica 59,698% da variação

presente nos 12 caracteres morfométricos da amostra de 22 crânios enquanto o segundo componente sintetiza 20,497%. Em outras palavras, enquanto 59,698% da variabilidade morfológica encontrada nos 22 crânios estudados pode ser explicada pela variação nas medidas longitudinais, 20,497% desta variabilidade pode ser atribuída a medidas transversais.

Os resultados da análise estatística multivariada indicaram que a alteração da forma craniana nos rincossauros é fortemente dependente do tamanho, evidenciando uma vez mais a importância dos estudos sobre ontogenia na compreensão de aspectos macroevolutivos.

Assim, as alterações morfológicas nas diferentes regiões do crânio dos rincossauros, refletidas nos coeficientes alométricos, são uma consequência da alteração do tamanho dos organismos. Deste modo, questões sobre mecanismos evolutivos, quer sejam de caráter determinístico ou estocástico, relacionam-se principalmente com o tamanho (Strauss, 1984, 1987), embora não se deva absolutamente deixar de lado estruturas particulares. Por exemplo, um osso pode simplesmente desaparecer durante a filogenia de um grupo, ou crescendo mais do que os outros, dar origem a caracteres muito particulares.

Segundo Machado (1992), quando se trabalha com amostras constituídas de exemplares que apresentam significativa variação ontogenética, normalmente o componente principal 1 (CP1) e o componente principal 2 (CP2) podem ser interpretados como estimativas multidimensionais do tamanho, sendo o CP1 associado à variação longitudinal (comprimento de estruturas) e o CP2, à variação transversal (largura de estruturas).

Total Variance Explained									
Component	Initial Eigenvalues			Extraction Sums of Squared Loadings			Rotation Sums of Squared Loadings		
	Total	% of Variance	Cumulative %	Total	% of Variance	Cumulative %	Total	% of Variance	Cumulative %
1	7.164	59.698	59.698	7.164	59.698	59.698	5.072	42.267	42.267
2	2.460	20.497	80.195	2.460	20.497	80.195	4.551	37.928	80.195
3	.778	6.484	86.679						
4	.616	5.134	91.813						
5	.317	2.638	94.451						
6	.258	2.154	96.605						
7	.210	1.754	98.358						
8	.078	.647	99.005						
9	.055	.456	99.461						
10	.030	.246	99.708						
11	.023	.190	99.898						
12	.012	.102	100.000						

Extraction Method: Principal Component Analysis.

Tabela 2 - Tabela da análise estatística multivariada incluindo o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus*, mostrando a variância total explicada.

Dendrograma 1

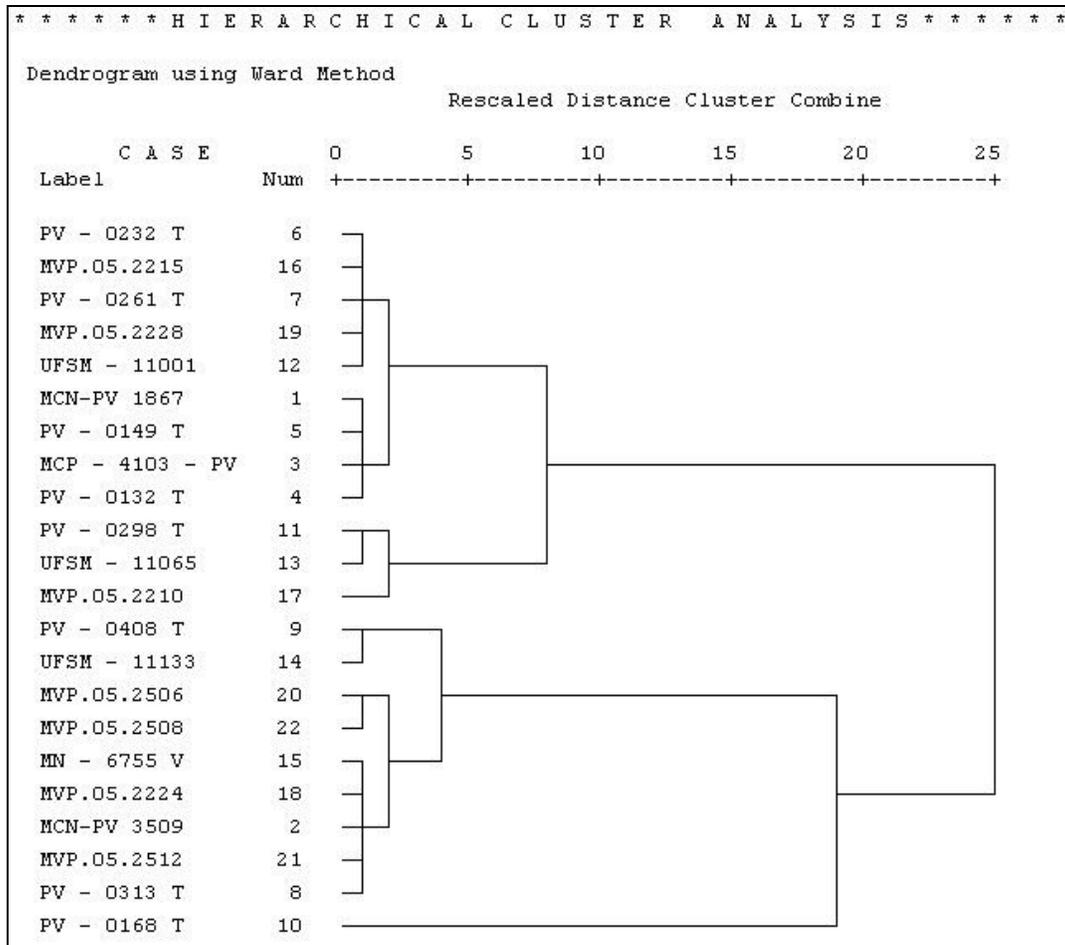


Figura 34 - Árvore hierárquica de vínculos (dendrograma) apresentando os níveis de similaridade que agruparam pares de espécimes, incluindo o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus*.

7.2. CÁLCULO DA EQUAÇÃO DE ALOMETRIA INCLUINDO O “RINCOSSAURO DE MARIANTE” E *Scaphonyx sulcognathus*

A Tabela 3 apresenta os valores dos coeficientes alométricos (a), para as 11 medidas realizadas nos crânios de Rhynchosauria (incluindo todos os táxons). A medida 1 (comprimento total do crânio, medido sobre a linha média: da extremidade anterior da pré-maxila até a margem posterior do parietal) não está representada devido ao fato de ser, neste estudo, a medida comparativa padrão.

Medida	a
2	0,617
3	0,615
4	0,741
5	0,574
6	0,743
7	1,014
8	1,042
9	0,682
10	0,466
11	1,859
12	0,821

Tabela 3 – Valores dos coeficientes alométricos (a) na análise das 11 medidas plotadas contra o comprimento total do crânio na linha média, incluindo o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus*.

Coefficiente alométrico (a)

Medida 2

$$a = 0,617$$

crescimento alométrico negativo

Medida 3

$$a = 0,615$$

crescimento alométrico negativo

Medida 4

$$a = 0,741$$

crescimento alométrico negativo

Medida 5

$$a = 0,574$$

crescimento alométrico negativo

Medida 6

$$a = 0,743$$

crescimento alométrico negativo

Medida 7

$$a = 1,014$$

crescimento alométrico positivo

Medida 8

$$a = 1,042$$

crescimento alométrico positivo

Medida 9

$$a = 0,682$$

crescimento alométrico negativo

Medida 10

$$a = 0,466$$

crescimento alométrico negativo

Medida 11

$$a = 1,859$$

crescimento alométrico positivo

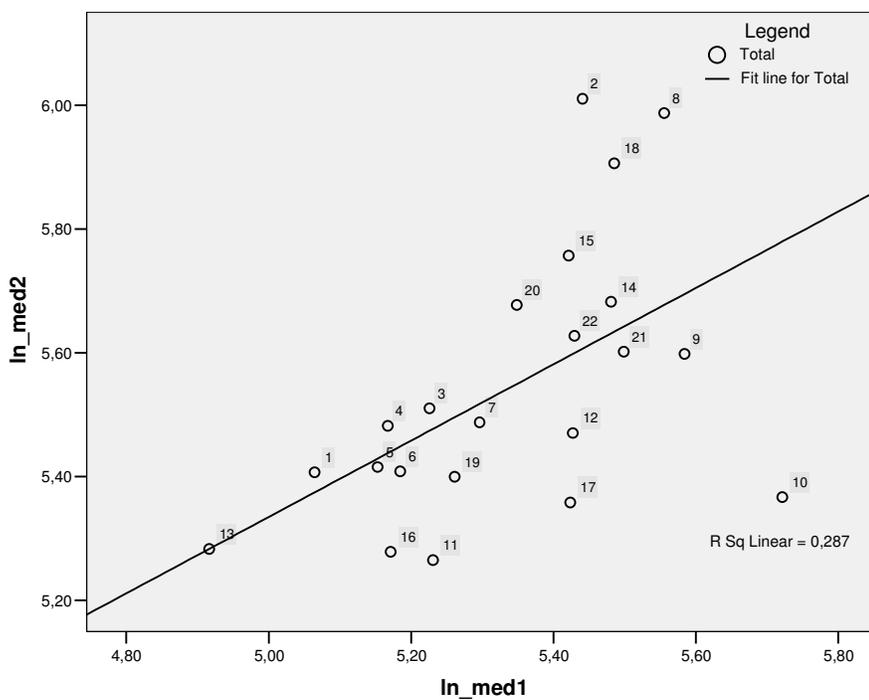
Medida 12

$$a = 0,821$$

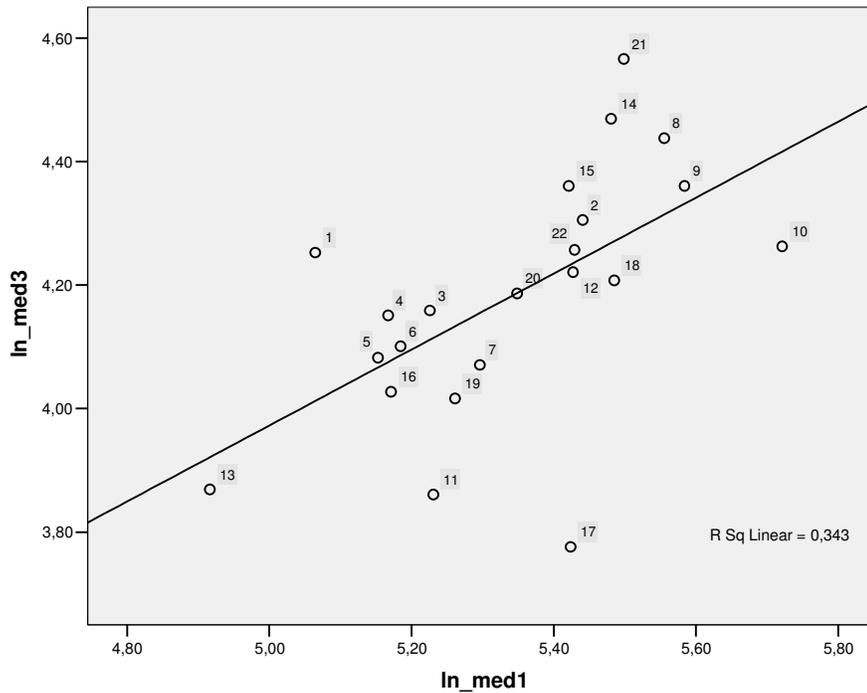
crescimento alométrico negativo

Gráficos representando as linhas de regressão de 11 medidas efetuadas nos crânios de Rhynchosauria, incluindo o “Rincossauro de Mariante e *Scaphonyx sulcognathus*, plotadas contra o comprimento total do crânio

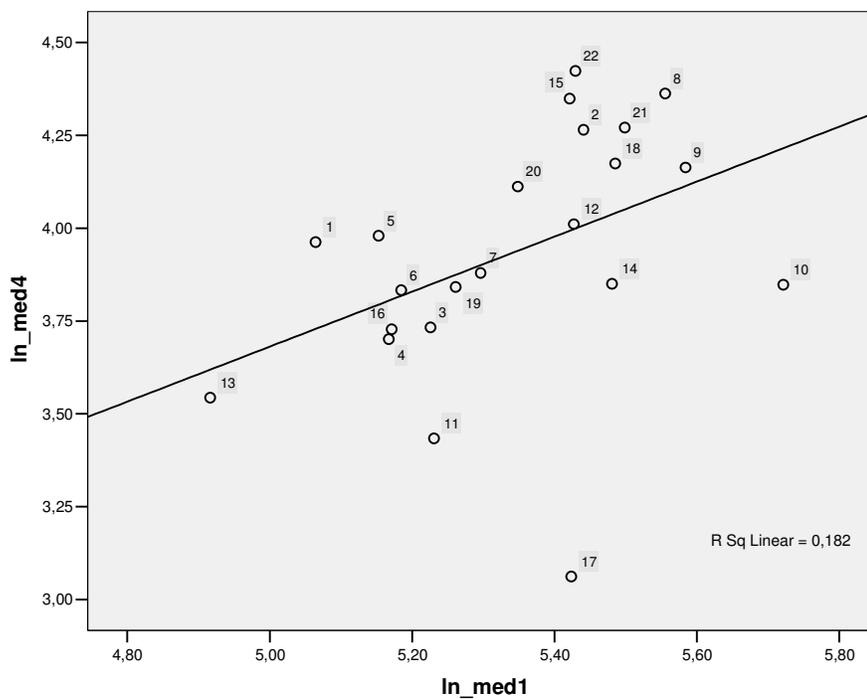
Linha de regressão da medida 2



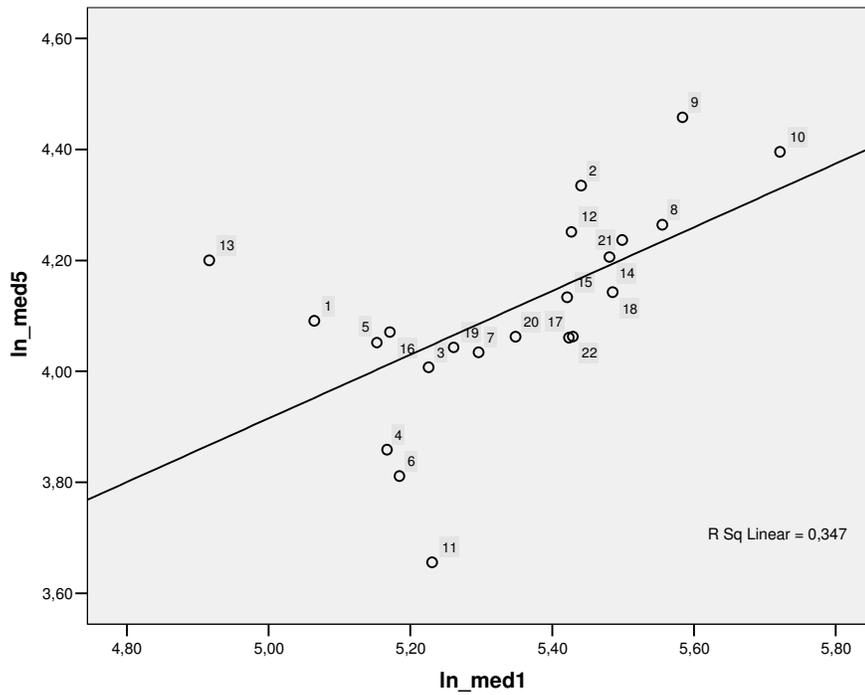
Linha de regressão da medida 3



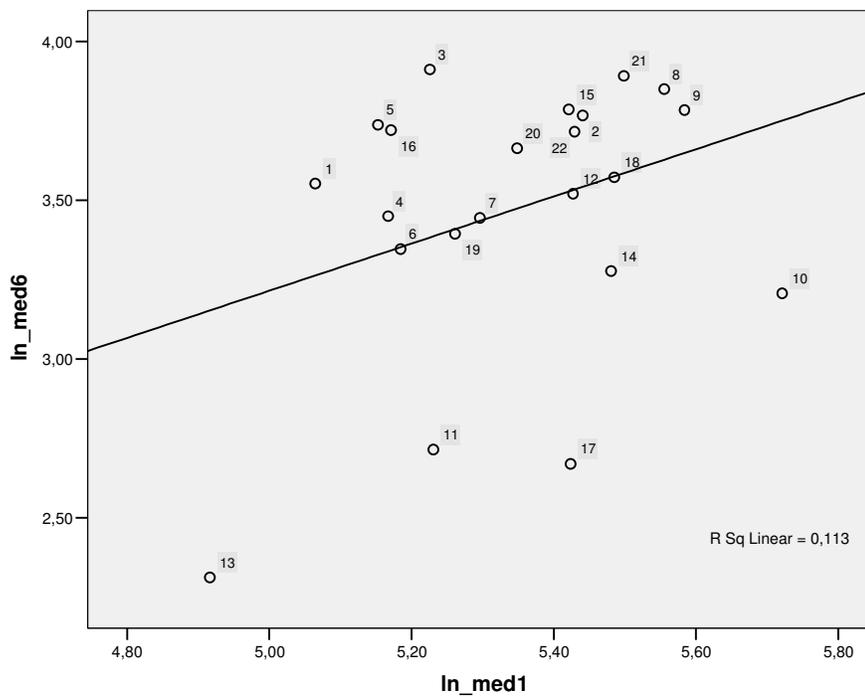
Linha de regressão da medida 4



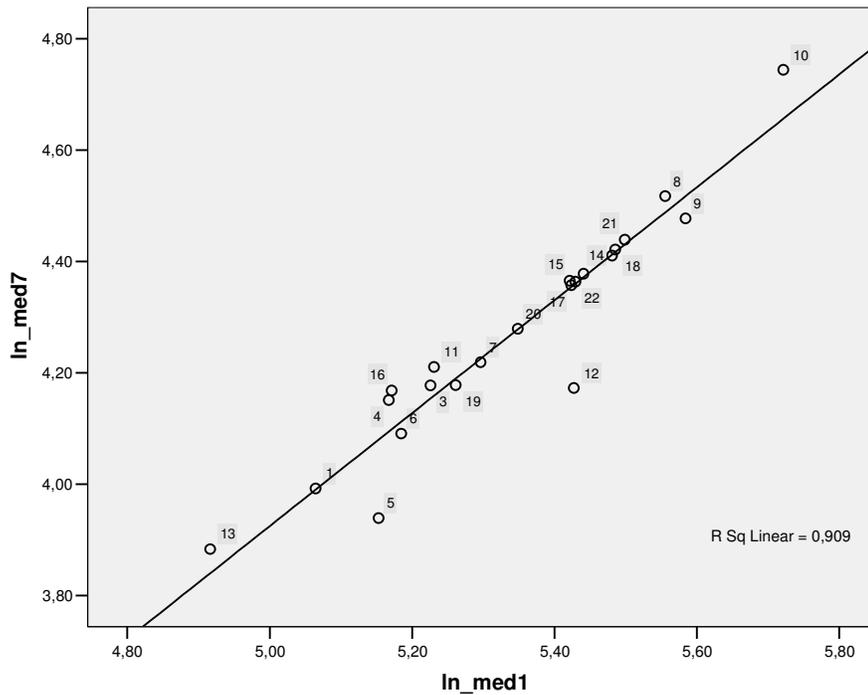
Linha de regressão da medida 5



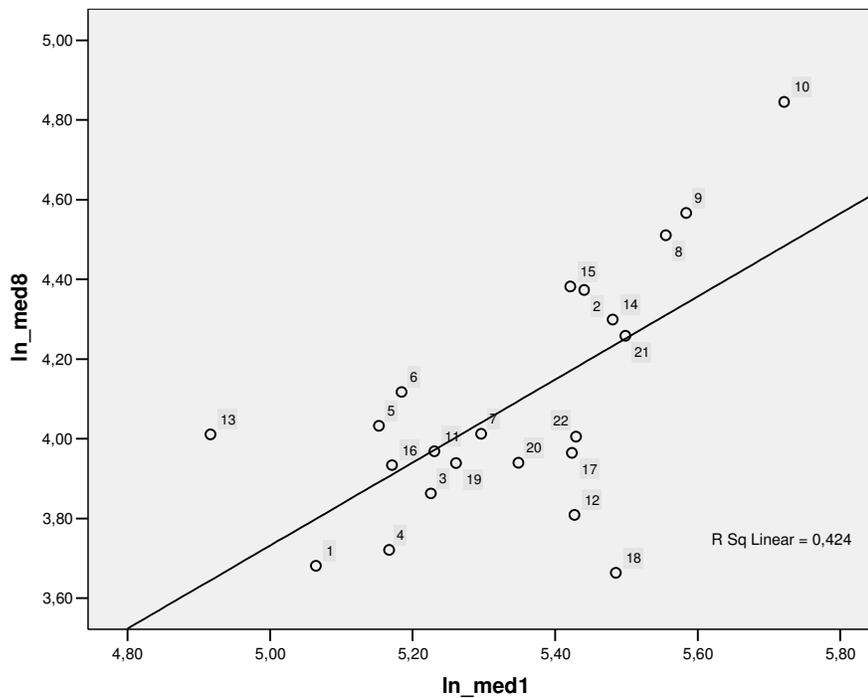
Linha de regressão da medida 6



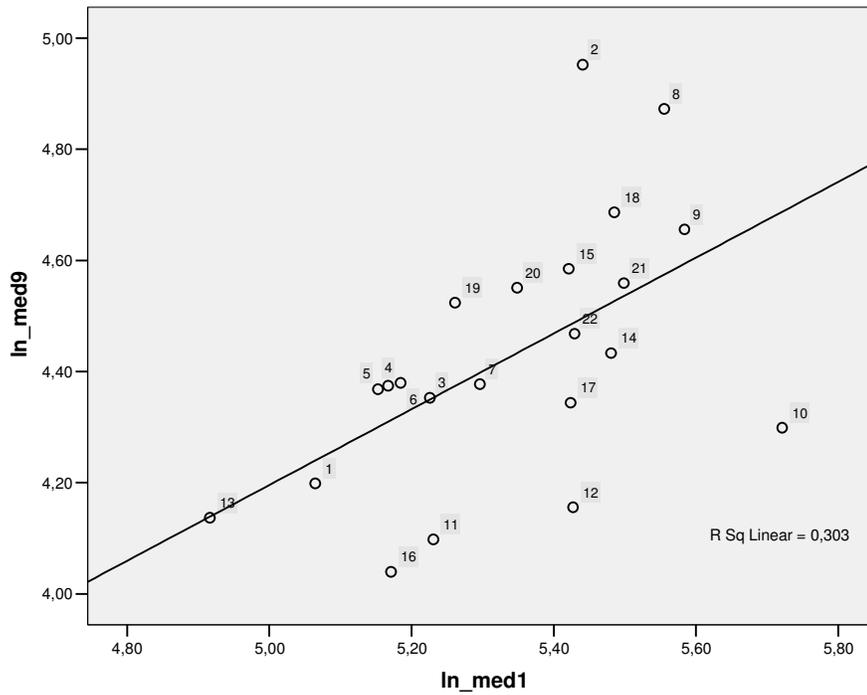
Linha de regressão da medida 7



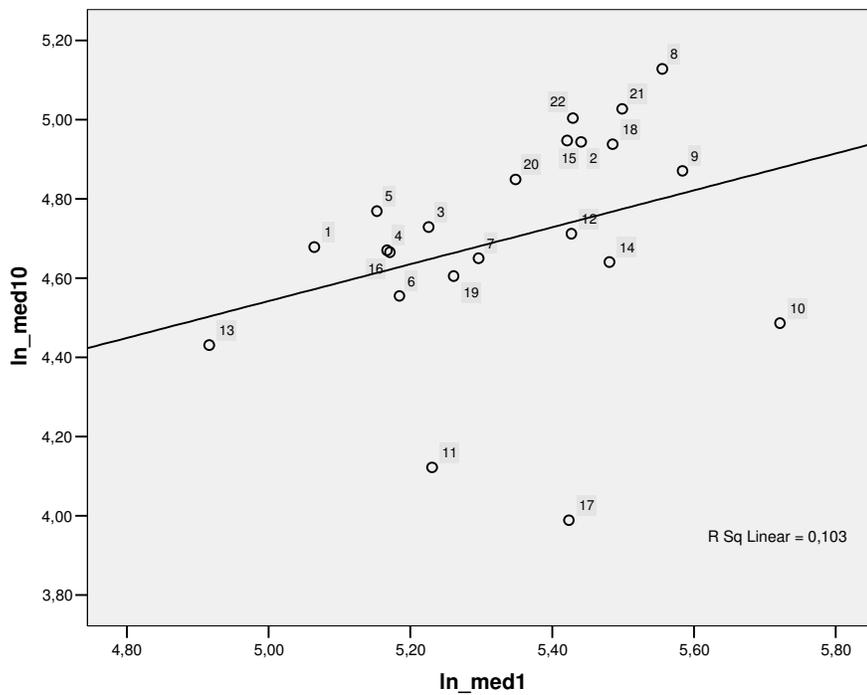
Linha de regressão da medida 8



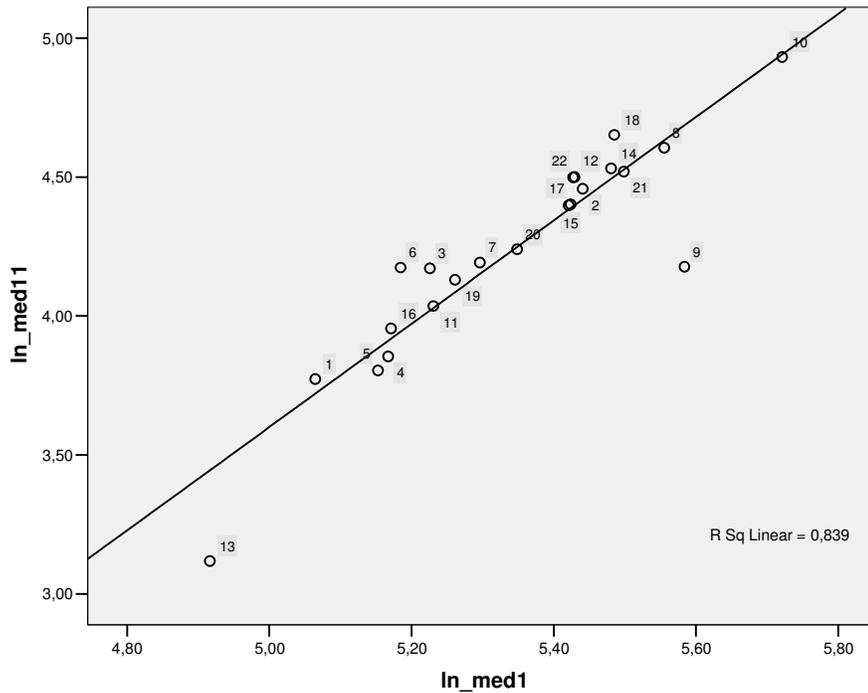
Linha de regressão da medida 9



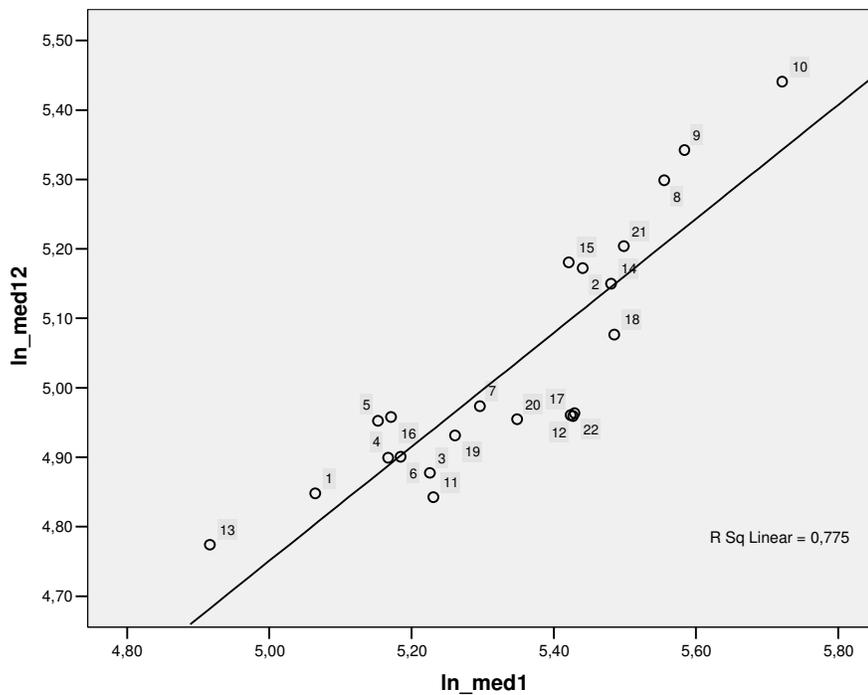
Linha de regressão da medida 10



Linha de regressão da medida 11



Linha de regressão da medida 12



7.3. ANÁLISE DOS COMPONENTES PRINCIPAIS EXCLUINDO O “RINCOSSAURO DE MARIANTE” E *SCAPHONYX SULCOGNATHUS*

Primeiramente foi feito o agrupamento dos *clusters* levando em consideração as 12 medidas, gerando, desta forma, o primeiro dendrograma (Figura 35). Foi também realizada a Análise Fatorial, que resultou na divisão de três fatores, compostos por:

- Fator 1: medidas 11, 7, 1, 2 e 9. A medida 12 também tem um razoável grau de ponderação neste fator.

- Fator 2: medidas 10, 6, 4 e 3. As medidas 2 e 9 também tem um razoável grau de ponderação neste fator.

- Fator 3: medidas 8, 5 e 12. As medidas 7, 1, 9 e 3 também tem um razoável grau de ponderação neste fator.

O mesmo procedimento realizado anteriormente (dendrograma com todas as medidas), agora foi realizado apenas com os três fatores, resultando no segundo dendrograma (Figura 36). O objetivo da Análise Fatorial é explicar a variabilidade total das medidas através de uma redução da dimensão para melhor interpretação dos dados. Ao invés de trabalhar com 12 medidas, trabalhar-se com "m" fatores, sendo $m < 12$. Tal procedimento visa encontrar grupos de variáveis altamente correlacionadas entre si para que se possa criar esses "grupos" (fatores). O resultado forneceu 3 fatores, pois por *default*, selecionar um número "x" de fatores de acordo com um critério, neste caso 2, sendo um composto + ou - pelas medidas horizontais e o outro pelas medidas verticais.

Os dois primeiros componentes principais englobam 76,789 % da variação presente na matriz de covariâncias dos 12 caracteres morfométricos na amostra dos 19 crânios de rincossauros (Tabela 4). O primeiro componente principal explica 64,816 % da variação presente nos 12 caracteres morfométricos da amostra de 19 crânios.

Os resultados da análise estatística multivariada, excluindo o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus* indicam, assim como na análise anterior incluindo todos os táxons, que a alteração da forma craniana nos rincossauros é fortemente dependente do tamanho, evidenciando a importância da ontogenia em estudos macroevolutivos.

Total Variance Explained

Component	Initial Eigenvalues			Extraction Sums of Squared Loadings			Rotation Sums of Squared Loadings		
	Total	% of Variance	Cumulative %	Total	% of Variance	Cumulative %	Total	% of Variance	Cumulative %
1	7.778	64.816	64.816	7.778	64.816	64.816	3.754	31.284	31.284
2	1.437	11.973	76.789	1.437	11.973	76.789	3.522	29.348	60.632
3	1.065	8.874	85.664	1.065	8.874	85.664	3.004	25.032	85.664
4	.671	5.590	91.254						
5	.372	3.098	94.352						
6	.266	2.218	96.570						
7	.201	1.677	98.247						
8	.082	.683	98.930						
9	.056	.466	99.397						
10	.036	.302	99.699						
11	.023	.191	99.891						
12	.013	.109	100.000						

Extraction Method: Principal Component Analysis.

Tabela 4 - Tabela da análise estatística multivariada excluindo o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus*, mostrando a variância total explicada.

Dendrograma 2

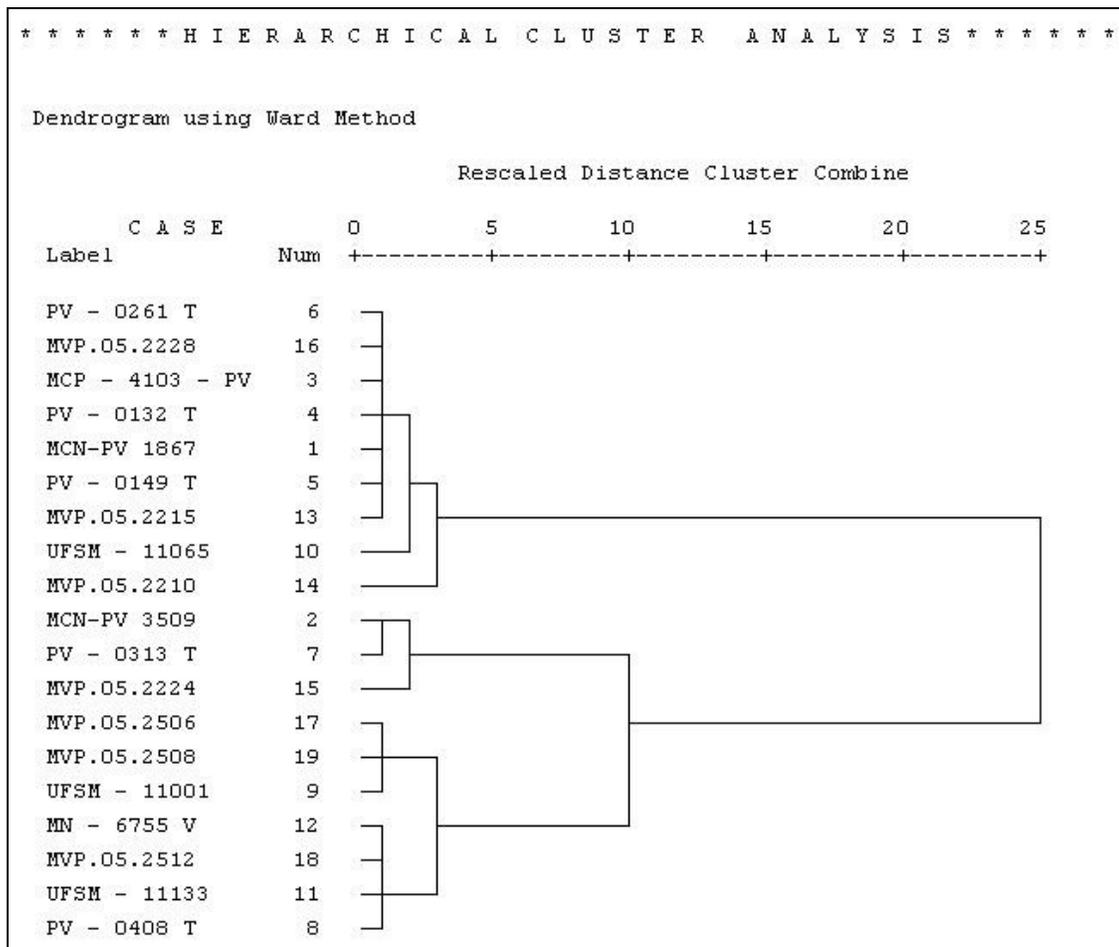


Figura 35 - Árvore hierárquica de vínculos (dendrograma) apresentando os níveis de similaridade que agruparam pares de espécimes, excluindo o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus* e utilizando todas as medidas.

Dendrograma 3

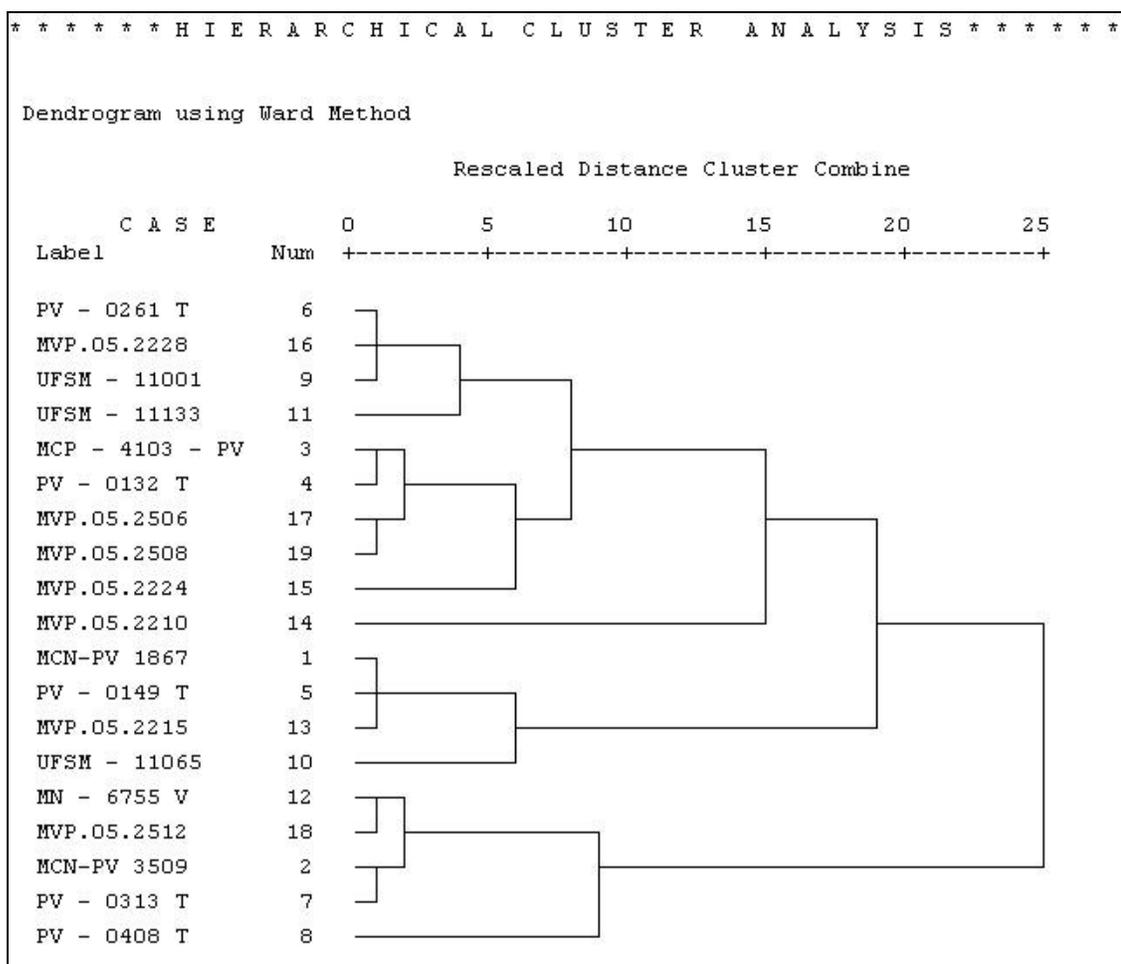


Figura 36 - Árvore hierárquica de vínculos (dendrograma) apresentando os níveis de similaridade que agruparam pares de espécimes, excluindo o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus*, utilizando apenas os três fatores gerados pela análise fatorial.

7.4. CÁLCULO DA EQUAÇÃO DE ALOMETRIA EXCLUINDO O “RINCOSSAURO DE MARIANTE” E *SCAPHONYX SULCOGNATHUS*

A tabela 5 apresenta os valores dos coeficientes alométricos (a), para as 11 medidas realizadas nos crânios de Rhynchosauria (excluindo o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus*). A medida 1 (comprimento total do crânio, medido sobre a linha sagital: da extremidade anterior da pré-maxila até a margem posterior do parietal) não está representada devido ao fato de ser, neste estudo, a medida comparativa padrão.

Medida	a
2	0,844
3	0,676
4	0,915
5	0,406
6	0,984
7	0,959
8	0,850
9	0,910
10	0,614
11	1,926
12	0,737

Tabela 5 – Valores dos coeficientes alométricos (a) na análise das 11 medidas plotadas contra o comprimento total do crânio na linha sagital, excluindo o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus*

Coefficiente alométrico (a)

Medida 2

$a = 0,844$

crescimento alométrico negativo

Medida 3

$$a = 0,676$$

crescimento alométrico negativo

Medida 4

$$a = 0,915$$

crescimento alométrico negativo

Medida 5

$$a = 0,406$$

crescimento alométrico negativo

Medida 6

$$a = 0,984$$

crescimento alométrico negativo

Medida 7

$$a = 0,959$$

crescimento alométrico negativo

Medida 8

$$a = 0,850$$

crescimento alométrico negativo

Medida 9

$$a = 0,910$$

crescimento alométrico negativo

Medida 10

$$a = 0,614$$

crescimento alométrico negativo

Medida 11

$$a = 1,926$$

crescimento alométrico positivo

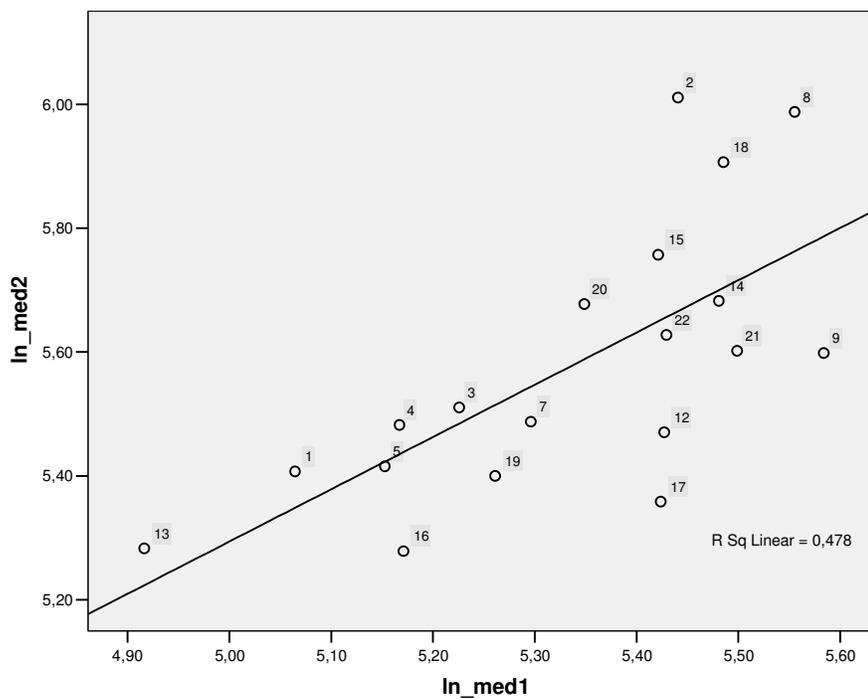
Medida 12

$$a = 0,737$$

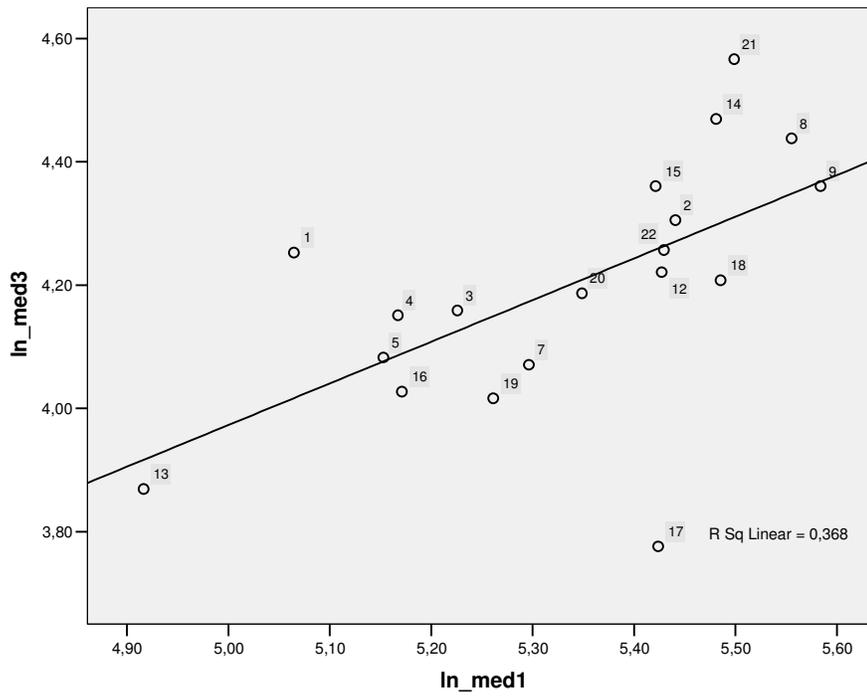
crescimento alométrico negativo

Gráficos representando as linhas de regressão de 11 medidas efetuadas nos crânios de Rhynchosauria excluindo o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus*, plotadas contra o comprimento total do crânio

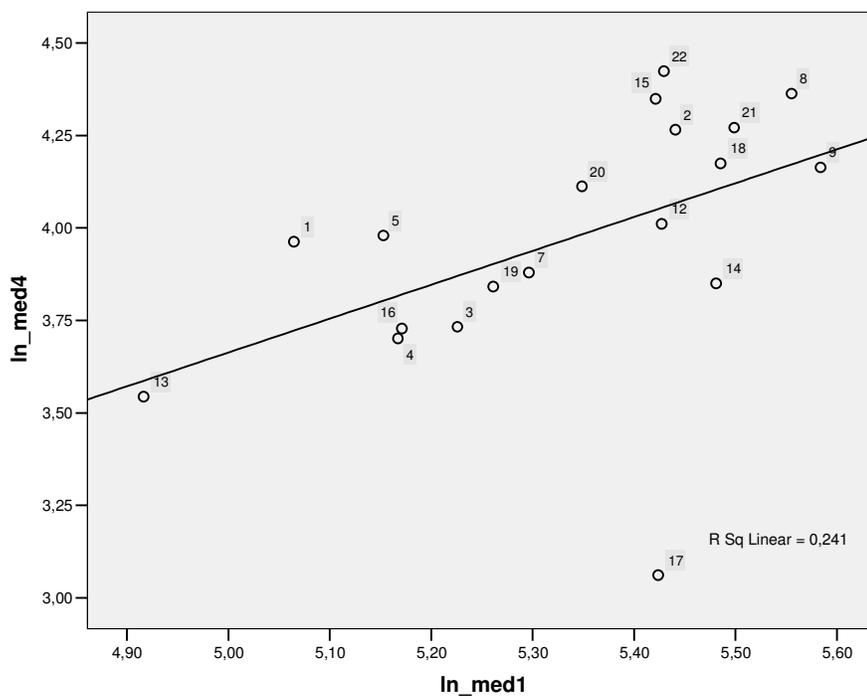
Linha de regressão da medida 2



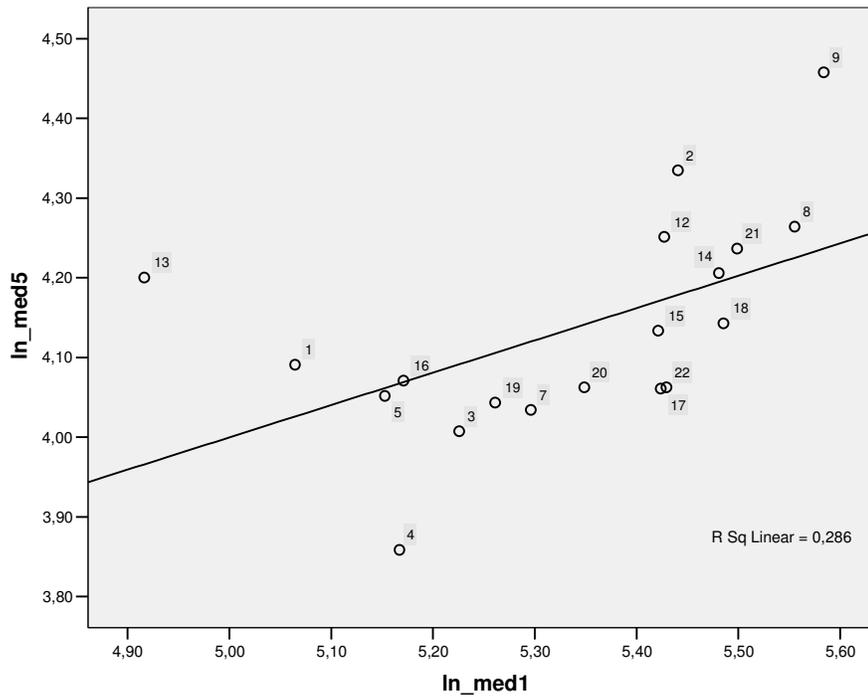
Linha de regressão da medida 3



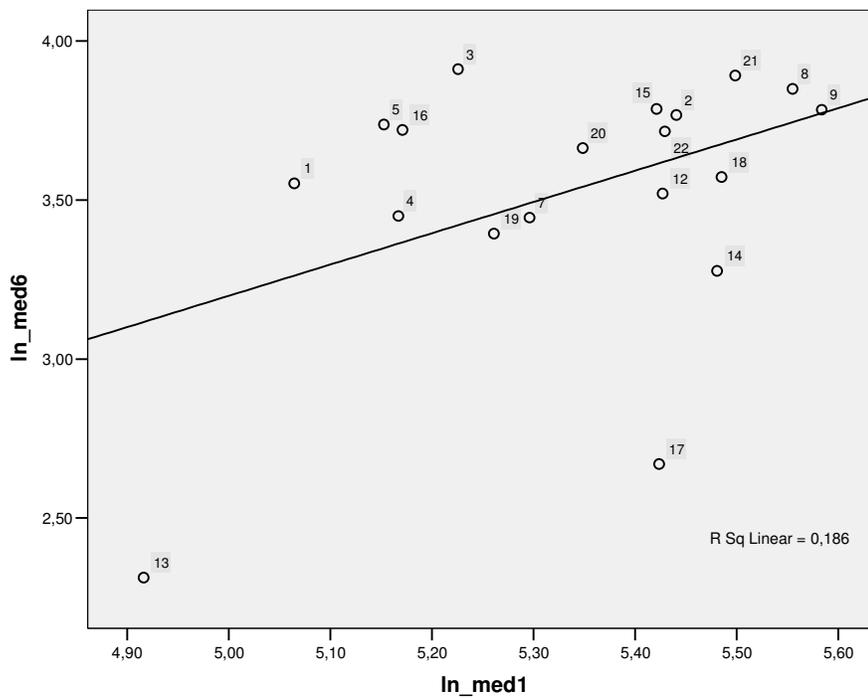
Linha de regressão da medida 4



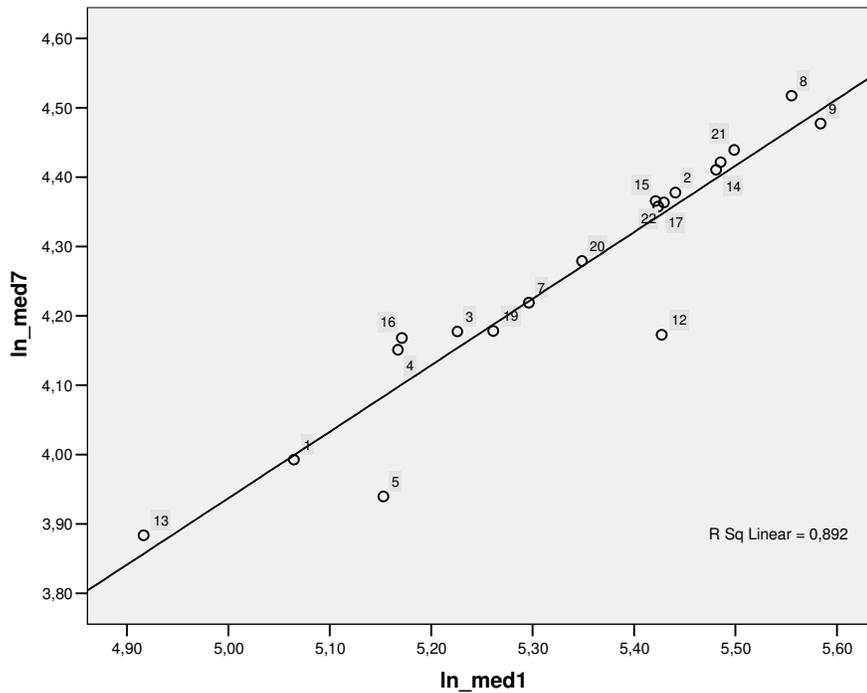
Linha de regressão da medida 5



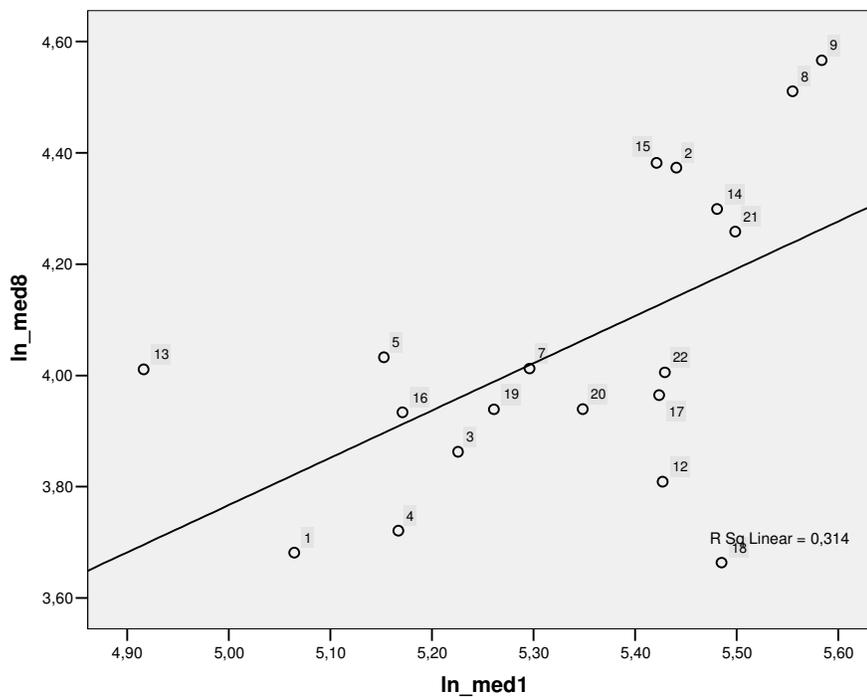
Linha de regressão da medida 6



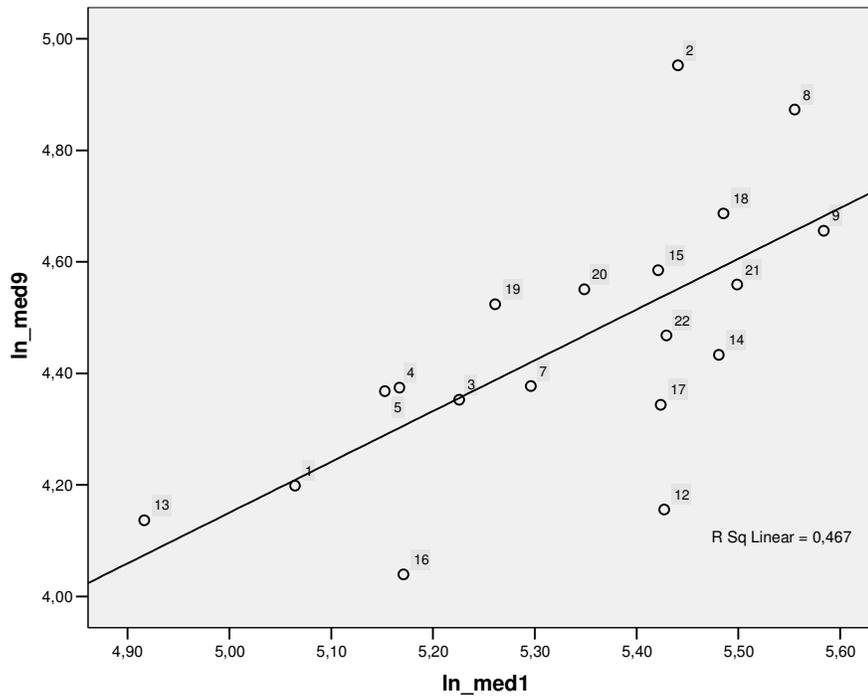
Linha de regressão da medida 7



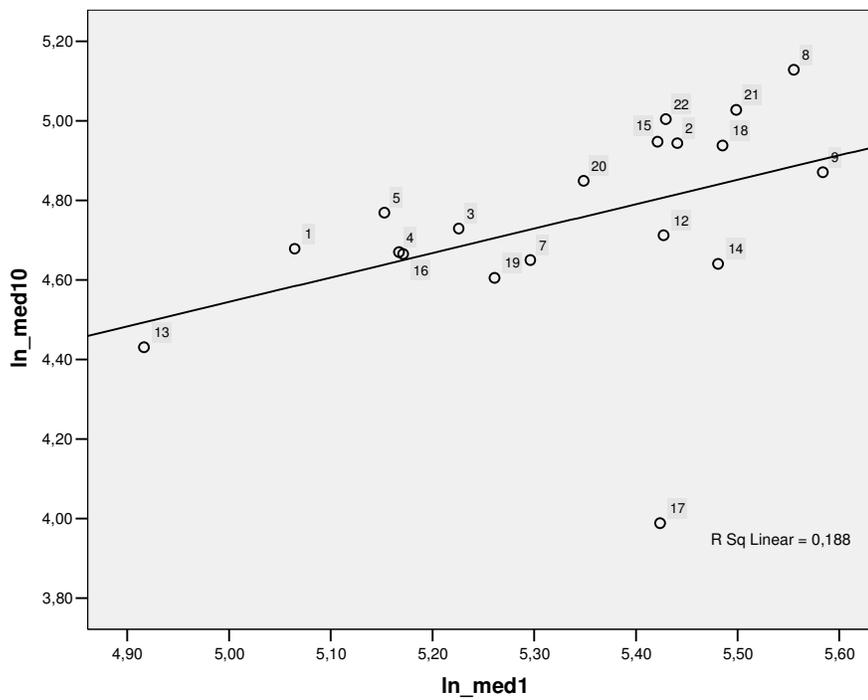
Linha de regressão da medida 8



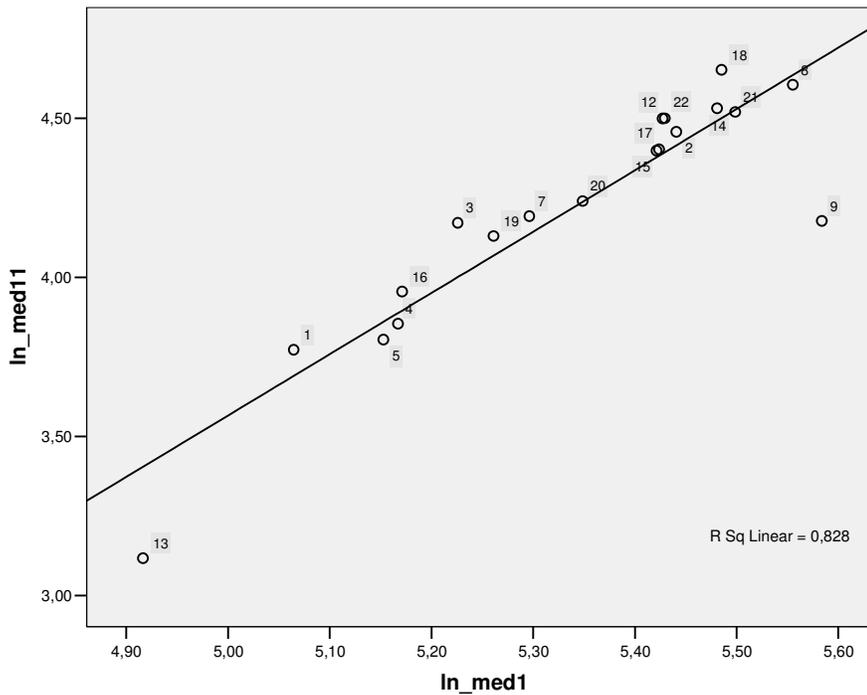
Linha de regressão da medida 9



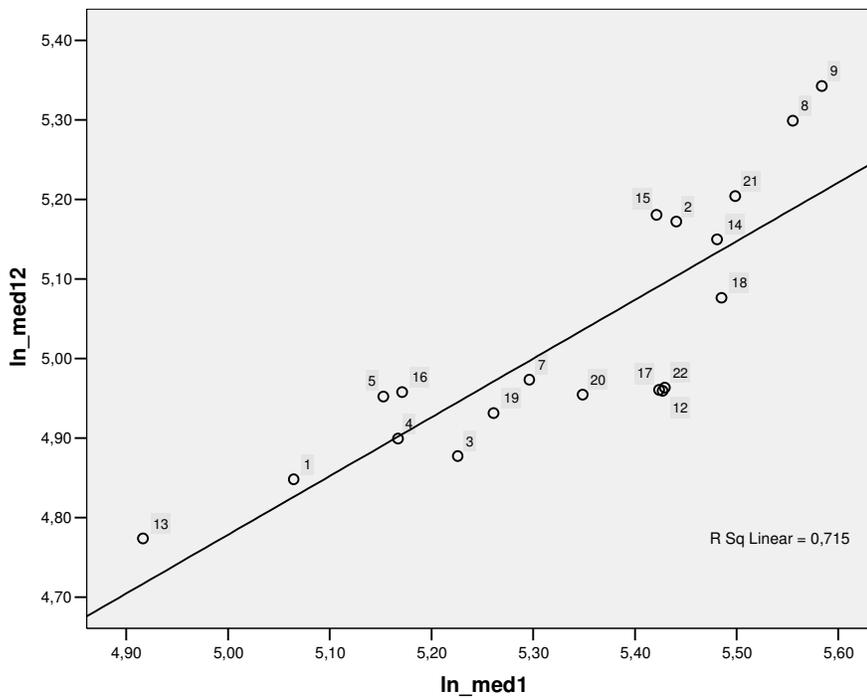
Linha de regressão da medida 10



Linha de regressão da medida 11



Linha de regressão da medida 12



7.5. CARACTERES HETEROCRÔNICOS EM RHYNCHOSAURIA

7.5.1. OS CARACTERES

Os resultados obtidos mostraram que tanto a pedomorfose quanto a peramorfose foram responsáveis pelas modificações na evolução do crânio dos rincossauros, desde sua origem no Triássico inferior, até sua extinção no Triássico superior. Não poderia ser de outro modo, já que em relação aos ossos e a outras estruturas, também pedomorfose e peramorfose foram reconhecidas (estruturas cranianas individuais, item 7.5.1). As mudanças morfológicas mais importantes foram listadas abaixo, e interpretadas em termos de padrões heterocrônicos, com base nos resultados aqui obtidos.

01) O crânio se torna mais largo do que longo. Este padrão morfológico de alometria positiva da região craniana propriamente dita pode ser tanto um exemplo de pedomorfose quanto de peramorfose; e o que permite determinar qual processo foi responsável é a forma da estrutura. De maneira geral a porção craniana propriamente dita das espécies do Triássico superior é mais complexa do que as do Triássico médio. Como a forma é mais complexa, os processos que poderiam ter dado origem a tal padrão são a hipermorfose ou o pré-deslocamento, sendo então excluída a possibilidade de pedomorfose. A aceleração também pode ser descartada em função de que nesta o tamanho das estruturas deve ser sempre igual ou menor no descendente em comparação com o ancestral, o que não é o caso aqui.

02) O crânio se torna mais alto. O aumento na altura do crânio, uma alometria positiva em relação ao rosto, é peramórfico em função das demais estruturas cranianas que assim o são. Hipermorfose é a hipótese mais provável, porque toda a porção craniana propriamente dita é hipermórfica.

03) Pré-maxila curvada ventralmente. O surgimento desta característica morfológica está relacionado ao um tamanho relativamente maior da pré-maxila, que pode representar tanto um padrão peramórfico quanto pedomórfico. Como a forma da pré-maxila é mais simples (juvenilizada) nos rincossauros do Triássico médio e superior, quando comparados às espécies do Triássico inferior (*Mesosuchus browni* e *Howesia browni*), o único processo heterocrônico capaz de originar este padrão é a neotenia, quando a forma da estrutura é sempre mais simples no descendente em comparação com o ancestral, e o tamanho pode ser igual (sem retardo na

maturação sexual) ou maior (com retardo na maturação sexual). A curvatura em sentido ventral da pré-maxila em rincossauros, observado em espécies do Triássico médio e superior, também é encontrada em duas espécies de tecodontes Ornithosuchidae do Triássico superior da América do Sul, *Venaticosuchus rusconii* e *Riojasuchus tenuisiceps*. Entretanto, nestes, os dentes da pré-maxila estão presentes, enquanto que em rincossauros estas estruturas desapareceram. A tendência heterocrônica é a mesma nas duas linhagens, ou seja, a redução por pedomorfose do dentário é mais significativa do que a redução do rostro, de maneira que as pré-maxilas tendem a se curvar ventralmente, posicionando-se anteriormente à mandíbula.

04) O jugal aumenta em área. O aumento do tamanho do jugal representa um padrão morfológico de crescimento alométrico positivo que poderia ser um exemplo tanto de peramorfose quanto de pedomorfose. Como o osso é mais complexo nas espécies do Triássico superior, os processos que poderiam estar relacionados ao surgimento deste padrão são a hipermorfose ou o pré-deslocamento. Como a hipermorfose é o mais comum dos processos peramórficos nos vertebrados, ela é a mais provável no caso. O jugal é com frequência associado ao rostro, mas neste caso não está juvenilizado como outras estruturas rostrais o são nos rincossauros do Triássico superior (e.g. pré-maxila). Possivelmente em função da musculatura mastigatória, o padrão do jugal acompanha no tamanho (mas não na forma) a porção craniana propriamente dita.

05) Grande número de cristas no jugal. O aumento no número de cristas ósseas representa um padrão peramórfico de aumento de complexidade. O aumento e a complexificação de estruturas em vertebrados estão mais usualmente relacionados à hipermorfose.

06) Pós-frontal participando da margem da fenestra temporal superior (rincossauros derivados). A presença do pós-frontal na margem da fenestra representa um padrão alométrico positivo de aumento no tamanho do osso, que poderia ser resultado tanto de peramorfose quanto de pedomorfose. O que permite identificar qual processo heterocrônico está envolvido neste caso é a forma do osso. Como o pós-frontal é menos complexo nos descendentes provavelmente a pedomorfose está relacionada ao surgimento deste padrão. O único processo pedomórfico capaz de gerar estruturas maiores e mais simples (juvenilizadas) no descendente em comparação com o ancestral é a neotenia (com retardo na maturação sexual).

07) Lacrimal não atingindo o orifício nasal externo. Embora possa à primeira vista parecer que o caráter seja pedomórfico, o fato de o lacrimal não atingir o orifício nasal externo não se deve ao próprio osso, mas sim ao osso pré-frontal. O aumento nas proporções deste osso faz com que o lacrimal seja excluído das margens do orifício nasal externo. O aumento em tamanho e a maior complexidade do pré-frontal representam um padrão peramórfico; e a hipótese mais econômica é a da hipermorfose.

08) Frontal aumenta em comprimento. O aumento em comprimento do frontal pode representar um padrão morfológico peramórfico ou pedomórfico. Como a forma do osso é mais complexa nos rincossauros do Triássico superior, com uma maior participação no limite da órbita, tanto a hipermorfose quanto o pré-deslocamento podem ser os responsáveis, ficando a pedomorfose por neotenia excluída. Também se pode excluir a aceleração, pois as espécies de rincossauros do Triássico superior são maiores que as do Triássico médio. Tendo em vista que a hipermorfose é o processo mais frequente em vertebrados, esta é a hipótese mais provável para posterior teste.

09) Parietal diminui em comprimento. A diminuição do comprimento do parietal representa um padrão morfológico de alometria negativa que pode ser pedomórfico ou peramórfico. Como a forma do osso é mais complexa nas espécies do Triássico superior, o único processo heterocrônico capaz de originar estruturas menores e mais complexas no descendente em comparação com o ancestral é a aceleração (quando há também aceleração na maturação sexual).

10) Fusionamento dos parietais. Este é um padrão peramórfico, no qual os descendentes passam por mais estágios do desenvolvimento ontogenético se comparados aos seus ancestrais. Tanto a hipermorfose quanto o pré-deslocamento poderiam ser responsáveis pela ocorrência deste padrão morfológico; pois ambos geram como resultado um descendente adulto mais complexo e maior do que o ancestral. Em vertebrados o processo mais frequente é a hipermorfose. A aceleração não pode ser o processo heterocrônico responsável pelo surgimento deste caractere, pois neste caso a estrutura no descendente deveria ser de tamanho igual (quando não ocorrer aceleração da maturação sexual) ou menor (quando ocorrer aceleração da maturação sexual) que o ancestral, o que não ocorre nos rincossauros, cujas espécies do Triássico médio e superior são maiores do que as do Triássico inferior.

Fusionamento (ou não) de ossos do teto craniano são caráter de família ou de ordem, nos répteis.

11) “Fechamento” do forame pineal (ausência do forame). O forame pineal ou parietal está presente somente em *Mesosuchus browni*. O fechamento do forame representa um padrão peramórfico que, assim como no item anterior, poderia ser devido tanto à hipermorfose quanto ao pré-deslocamento. Em ambos os casos a aceleração não poderia ser o processo envolvido porque ele sempre resulta em estruturas ou descendentes com tamanho igual (quando não ocorrer aceleração na maturação sexual) ou menor (quando ocorrer aceleração na maturação sexual), o que não ocorre nos rincossauros, cujos descendentes são maiores que os ancestrais.

12) Perda do tabular. A perda deste osso representa um padrão pedomórfico. Este é o principal osso do crânio a ser perdido na evolução dos tetrápodes, e um dos primeiros em relação ao neurocrânio. Em todos estes casos a progênese é o processo usual.

13) Perda do supratemporal (presente apenas em *Mesosuchus browni*). A perda deste osso é evidentemente pedomórfica, e o processo envolvido é a progênese. Junto com o tabular este é um dos primeiros ossos a ser perdido no crânio durante a evolução dos tetrápodes. Como nos demais casos, a progênese é também o processo usual.

14) Perda do pós-parietal. A perda deste osso representa um padrão pedomórfico que se deve possivelmente ao processo de progênese. O processo de pós-deslocamento não poderia ser o modelo explicativo desta característica morfológica porque a perda de estruturas é por definição uma característica da progênese, que resulta em severa redução ou parada na forma e no tamanho do descendente que é sempre mais simples e menor que o ancestral. A neotenia também não está relacionada à perda do pós-parietal, porque na realidade ela é o único processo pedomórfico no qual as estruturas no descendente podem ser de tamanho igual (quando não ocorrer retardo na maturação sexual) ou maior (quando ocorrer retardo na maturação sexual), se comparadas aos ancestrais.

15) Redução da barra temporal ventral (*Mesosuchus browni* e *Howesia browni*). Nos rincossauros do Triássico inferior *Mesosuchus* e *Howesia* a barra temporal ventral é incompleta. A redução da barra temporal representa um padrão pedomórfico, quando

comparada aos prováveis ancestrais de Rhynchosauria, nos quais, a barra temporal ventral possivelmente estava completa, pois este é o padrão encontrado nos grupos mais proximamente aparentados aos rincossauros (prolacertiformes, arcossauriformes e *Trilophosaurus*). A redução da barra temporal ventral deve-se ao processo heterocrônico progênese; mas no Triássico médio e superior a barra volta a ser completa, por reversão, como será discutido adiante.

16) Quadrado com forte processo dorsal, exposto posteriormente. O aumento do processo dorsal do quadrado é peramórfico, porque ocorreu o aumento de complexidade e tamanho da estrutura. Tanto a hipermorfose quanto o pré-deslocamento poderiam ser os responsáveis pelo surgimento deste padrão morfológico, porque ambos geram descendentes maiores e mais complexos, quando comparados aos ancestrais. Em se tratando de material fóssil, não se pode avaliar se o que ocorreu foi a maturação sexual tardia (característica da hipermorfose) ou o início precoce do desenvolvimento morfológico (característica do pré-deslocamento). Mas, como a hipermorfose ocorre com maior frequência em vertebrados, esta é a hipótese mais privável a ser testada posteriormente.

17) Articulação da mandíbula posteriormente ao côndilo occipital (*Mesosuchus browni*, *Howesia browni*, *Rhynchosaurus* sp. e *Stenaulorhynchus stockleyi*). Esta característica se deve ao aumento peramórfico em sentido posterior dos ossos quadrado e articular que formam a articulação crânio-mandibular. O aumento em tamanho e complexidade de tais estruturas pode estar relacionado tanto à hipermorfose quanto ao pré-deslocamento. Como nos rincossauros os descendentes são maiores que os ancestrais, a aceleração não se aplica neste caso; porque neste caso os descendentes deveriam ter tamanho igual (sem aceleração da maturação sexual), ou menor (com aceleração da maturação sexual). Novamente a hipermorfose é a hipótese mais provável.

18) Quadradojugal se estendendo por trás da abertura temporal ventral. O aumento em tamanho do quadradojugal poderia ser explicado tanto pela pedomorfose quanto pela peramorfose. Entretanto, como houve um aumento na complexidade do osso, os processos pedomórficos estão descartados, e então tanto a hipermorfose quanto o pré-deslocamento poderiam ser os responsáveis. Pelas mesmas razões acima, a hipermorfose é a hipótese mais provável.

19) Basioccipital atinge o proótico. O aumento em tamanho do basioccipital representa um padrão morfológico que pode dever-se tanto a processos peramórficos quanto a pedomórficos. Entretanto, como a forma da estrutura tornou-se também mais complexa, a pedomorfose está excluída. Os processos peramórficos que poderiam ser hipermorfose ou pré-deslocamento. A avaliação acerca da maturação sexual tardia (hipermorfose) ou o início precoce do desenvolvimento morfológico (pré-deslocamento), são passíveis de avaliação apenas com espécimes em estágios ontogênicos adequados; mas a hipótese mais provável é a da hipermorfose.

20) Processo cultriforme curto ou ausente (curto em *Hyperodapedon*). A perda ou diminuição no tamanho do processo cultriforme representa um padrão pedomórfico, sendo a progênese o provável processo envolvido.

21) Porção ossificada do opistótico atingindo a face ou a parte superior do quadrado. O aumento em tamanho do opistótico poderia representar tanto um padrão peramórfico quanto pedomórfico. Como o opistótico é mais complexo nos descendentes em comparação aos ancestrais, os processos peramórficos hipermorfose ou pré-deslocamento poderiam ter dado origem a tal padrão morfológico. Deve-se no momento optar pela hipótese mais parcimoniosa, a hipermorfose, para testes posteriores.

22) Columela sem forame. O fechamento do forame representa um padrão morfológico peramórfico, no qual a forma do osso ultrapassa a da forma do ancestral adulto. A hipermorfose ou o pré-deslocamento poderiam estar relacionados. Como em casos anteriores, a hipótese mais parcimoniosa é a de que tal modificação se deve à hipermorfose.

23) Processo retroarticular conspícuo. O aumento no tamanho deste processo pode representar tanto um padrão peramórfico quanto pedomórfico. Como a forma da estrutura é mais complexa a hipótese mais provável é a hipermorfose.

24) Barra temporal arredondada e espessada. O aumento nas proporções e na complexidade da barra temporal representa um padrão peramórfico, onde tanto hipermorfose quanto pré-deslocamento podem estar envolvidos. A hipótese a ser testada posteriormente é a de que seja aqui também devido à hipermorfose.

25) Processos pterigóide e paraoccipital encurtam e se tornam mais lateralmente direcionados. O encurtamento dos processos representa um padrão pedomórfico, sendo tais estruturas mais simples e menores nas espécies do Triássico superior. Tanto a progênese quanto o pós-deslocamento poderiam ser os responsáveis. Em fósseis não existe a possibilidade de avaliação sobre se o que ocorreu foi a maturação sexual precoce (característica da progênese) ou o início postergado do desenvolvimento morfológico (característica do pós-deslocamento). Entretanto, como a progênese é o processo mais frequente em vertebrados e na evolução dos rincossauros, esta é a hipótese mais provável.

26) Côndilos dos quadrados se deslocam mais anteriormente em relação à caixa craniana. Esta feição morfológica se dá como parte do aumento em comprimento da caixa craniana como um todo, representando um padrão morfológico peramórfico, sendo de maneira geral o côndilo é mais complexo nas espécies do Triássico superior. Tanto a hipermorfose quanto o pré-deslocamento poderiam ser os responsáveis, mas novamente a hipermorfose é a hipótese mais provável por ser o processo mais frequente em vertebrados.

27) Os exoccipitais se expandem e participam do côndilo occipital. Como discutido anteriormente, os côndilos são mais complexos no Triássico médio e superior, porque os exoccipitais se juntam ao basioccipital. Mas um côndilo formado apenas pelo basioccipital pode ser pedomórfico porque no padrão mais plesiomórfico os côndilos são formados apenas pelos exoccipitais (sendo então duplos). Côndilos duplos reaparecem nos cinodontes e vêm até os mamíferos. A diferença entre côndilos duplos e simples tem sido mal entendida ao longo do tempo. Quando o basioccipital vem a se interpor entre os dois côndilos laterais, o côndilo se torna agora único, embora seja então mais complexo do que “côndilos duplos”. Os cinodontes e mamíferos têm côndilos duplos porque o basioccipital se torna pedomórfico e não mais se estende entre os dois côndilos laterais.

28) A mandíbula se torna mais alta e a fossa abduutora se desloca em direção posterior. O aumento em altura da mandíbula representa um padrão de alometria positiva que pode ser peramórfico ou pedomórfico. Aqui, há o problema de que as mandíbulas quando presentes estão frequentemente fusionadas ao crânio, impedindo o estudo de muitos de seus detalhes ósseos. Outros problemas são a falta de estudos mais minuciosos sobre as mandíbulas, as quais são ainda desconhecidas para alguns táxons. É de se esperar uma complexidade

bastante grande no material quando disponível, pela presença do mosaico heterocrônico da mandíbula dos rincossauros.

29) Sínfise mandibular formada somente pelos espleniais (nas espécies derivadas).

Usualmente a sínfise mandibular é formada pelo dentário, com ou sem a participação de outros ossos, como os espleniais. A formação apenas pelos espleniais nos rincossauros, sem a participação dos dentários pode dever-se a uma peramorfose dos espleniais, mas o mais provável é uma pedomorfose por progênese dos dentários.

30) Múltiplas fileiras de dentes marginais (nas espécies derivadas). O aumento no número de fileiras de dentes representa um padrão peramórfico de aumento na complexidade de estruturas. A hiperamorfose é por definição, o principal processo heterocrônico responsável pelo surgimento de estruturas novas em espécies descendentes.

31) Perda dos dentes da pré-maxila e parte do dentário (nas espécies derivadas). A perda de dentes representa um padrão morfológico pedomórfico. O processo heterocrônico relacionado à perda de estruturas é a progênese. A pedomorfose, é mais do que uma fuga à especialização, como colocou Gould (1977). Na realidade na pedomorfose, a juvenalização pode originar grupos completamente novos, como foi o caso dos mamíferos a partir dos cinodontes, e dos dinossauros-avianos a partir dos dinossauros não-avianos.

32) Perda de todos os dentes palatais. A perda dos dentes palatais representa um padrão pedomórfico devido à progênese. Diferentemente de outras modificações heterocrônicas, a perda de estruturas é usualmente atribuída à progênese. No caso dos dentes o mais usual é a formação de tecidos ou germes dentários ou mesmo de dentes, que deixam de apresentar os últimas fases ontogênicas, sendo após reabsorvidos. É o caso de muitos mamíferos que deixam de apresentar duas dentições, ou têm a substituição de apenas um ou dois dentes (marsupiais). Estudos avaliando tais possibilidades ainda não foram feitos em répteis.

33) Dois sulcos na maxila se tornam um sulco maior. Assim como no item anterior, a diminuição no número de sulcos representa um padrão morfológico pedomórfico, no qual o processo heterocrônico envolvido é a progênese. Isto considerando-se a formação dos sulcos nos rincossauros como caráter independente do desgaste ocasionado pelos dentes. Em muitos

lagartos e esfenodontídeos, sulcos de oclusão dentária são formados devido ao desgaste pelos próprios dentes, não como um caráter independente.

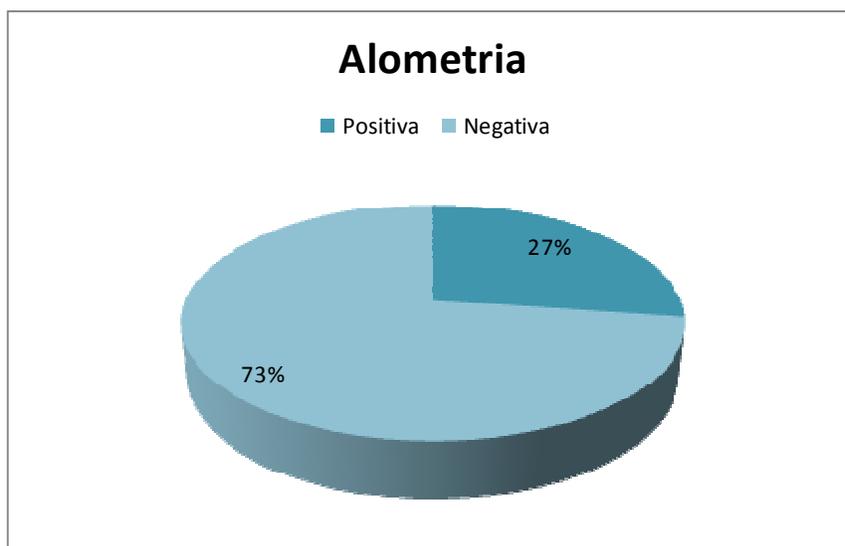
34) Perda dos dentes linguais da maxila. A perda dos dentes em qualquer osso craniano ou da mandíbula é sempre padrão pedomórfico, e o processo é a progênese.

35) Simplificação dos dentes do dentário a uma fileira oclusal e uma lingual (última pode ser ausente). Como no item 13, a simplificação ou perda das estruturas dentárias é sempre padrão pedomórfico, e progênico.

7.6. INTERPRETAÇÃO DOS DADOS ESTATÍSTICOS E ALOMÉTRICOS

Porcentagem de crescimento alométrico encontrado nos crânios de rincossauros

O Gráfico 1 representa o crescimento alométrico encontrado nas 11 medidas de crânios de rincossauros, incluindo o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus*, plotadas contra a medida comparativa padrão (comprimento total do crânio na linha média). 73% das medidas apresentam alometria negativa em relação ao comprimento total do crânio (medida 1) e 27% das medidas apresentam crescimento alométrico positivo em relação ao comprimento total do crânio (medida 1). Nenhuma das 11 medidas apresentou crescimento isométrico.



As seguintes medidas apresentaram crescimento alométrico negativo: a - largura da região posterior do crânio entre as margens laterais dos quadrados (medida 2), b - comprimento total das órbitas (medida 3), c - largura dos frontais na linha média (medida 4), d - comprimento dos frontais na linha média (medida 5), e - largura dos parietais na linha média (medida 6), f - largura máxima da fenestra temporal dorsal (medida 9), g - largura

máxima do rostro (medida 10), h - comprimento do crânio excluindo-se as pré-maxilas (medida 12). As demais medidas apresentaram crescimento alométrico positivo, sendo elas: i - comprimento dos parietais na linha média (medida 7), j - comprimento máximo da fenestra temporal dorsal (medida 8), k - comprimento máximo do rostro (medida 11).

Coeficiente alométrico (a)

Medida 2

A medida 2 (largura da região posterior do crânio entre as margens laterais dos quadrados), quando comparada com a medida 1 (comprimento total do crânio, medido sobre a linha média; da extremidade anterior da pré-maxila até a margem posterior do parietal), apresentou um coeficiente alométrico $a = 0,617$, significando um crescimento alométrico negativo. Em termos ontogenéticos, o aumento em comprimento foi maior do que o aumento em largura da região posterior do crânio. Desta forma o crânio dos juvenis, comparativamente ao dos adultos, apresenta um formato mais triangular, o qual durante o desenvolvimento foi se tornando mais longo do que largo.

Medida 3

A medida 3 (comprimento da órbita), quando comparada com a medida 1 (comprimento total do crânio), apresentou um coeficiente alométrico $a = 0,615$, significando um crescimento alométrico negativo. Em termos ontogenéticos, o crânio apresenta um aumento no comprimento total maior do que o aumento em comprimento da órbita. Ou seja, os juvenis possuíam uma órbita mais longa comparativamente à dos adultos, a qual durante a ontogenia foi se tornando mais curta.

Medida 4

A medida 4 (largura dos frontais), quando comparada com a medida 1 (comprimento total do crânio), apresentou um coeficiente alométrico $a = 0,741$, significando um crescimento alométrico negativo. Em termos ontogenéticos, o crânio apresenta um aumento em largura dos frontais menor do que o aumento no comprimento total. Os juvenis possuíam frontais

mais largos comparativamente ao dos adultos, os quais durante a ontogenia foram se tornando mais estreitos.

Medida 5

A medida 5 (comprimento do frontal), quando comparada com a medida 1 (comprimento total do crânio), apresentou um coeficiente alométrico $a = 0,574$, significando um crescimento alométrico negativo. Em termos ontogenéticos, o crânio apresenta um aumento no comprimento total maior do que o aumento no comprimento do frontal. Os juvenis possuíam frontais comparativamente mais longos do que os adultos, os quais durante a ontogenia tornaram-se mais curtos.

Medida 6

A medida 6 (largura dos parietais), quando comparada com a medida 1 (comprimento total do crânio), apresentou um coeficiente alométrico $a = 0,743$, significando um crescimento alométrico negativo. Em termos ontogenéticos, o crânio apresenta um aumento no comprimento total maior que o aumento na largura dos parietais. Os juvenis possuíam crânios com os parietais mais largos comparativamente ao dos adultos, os quais durante a ontogenia se tornaram mais estreitos.

Medida 7

A medida 7 (comprimento do parietal), quando comparada com a medida 1 (comprimento total do crânio), apresentou um coeficiente alométrico $a = 1,014$, significando um crescimento alométrico discretamente positivo. Em termos ontogenéticos, o crânio apresenta um aumento no comprimento dos parietais maior do que o aumento no comprimento total. Os juvenis possuíam crânios com parietais comparativamente mais curtos do que os dos adultos, os quais durante o desenvolvimento tornaram-se mais longos.

Medida 8

A medida 8 (comprimento máximo da fenestra temporal dorsal), quando comparada com a medida 1 (comprimento total do crânio), apresentou um coeficiente alométrico $a =$

1,042, significando um crescimento alométrico discretamente positivo. Em termos ontogenéticos, o crânio apresenta um aumento no comprimento da fenestra temporal dorsal maior do que o aumento no comprimento total. Os juvenis possuíam crânios com as fenestras temporais dorsais mais curtas comparativamente às dos adultos, as quais durante o desenvolvimento tornaram-se mais longas.

Medida 9

A medida 9 (largura máxima da fenestra temporal dorsal), quando comparada com a medida 1 (comprimento total do crânio), apresentou um coeficiente alométrico $a = 0,682$, significando um crescimento alométrico negativo. Em termos ontogenéticos, o crânio apresenta um aumento na largura máxima da fenestra temporal dorsal menor que o aumento no comprimento total do crânio. Os juvenis possuíam crânios comparativamente aos adultos com fenestras temporais dorsais mais largas, as quais durante a ontogenia tornaram-se mais estreitas.

Medida 10

A medida 10 (largura máxima do rosto), quando comparada com a medida 1 (comprimento total do crânio), apresentou um coeficiente alométrico $a = 0,466$, significando um crescimento alométrico negativo. Em termos ontogenéticos, o crânio apresenta um aumento na largura do rosto menor do que o aumento no comprimento total do crânio. Os juvenis possuíam crânios com rostros mais largos comparativamente aos adultos, os quais durante a ontogenia tornaram-se mais estreitos.

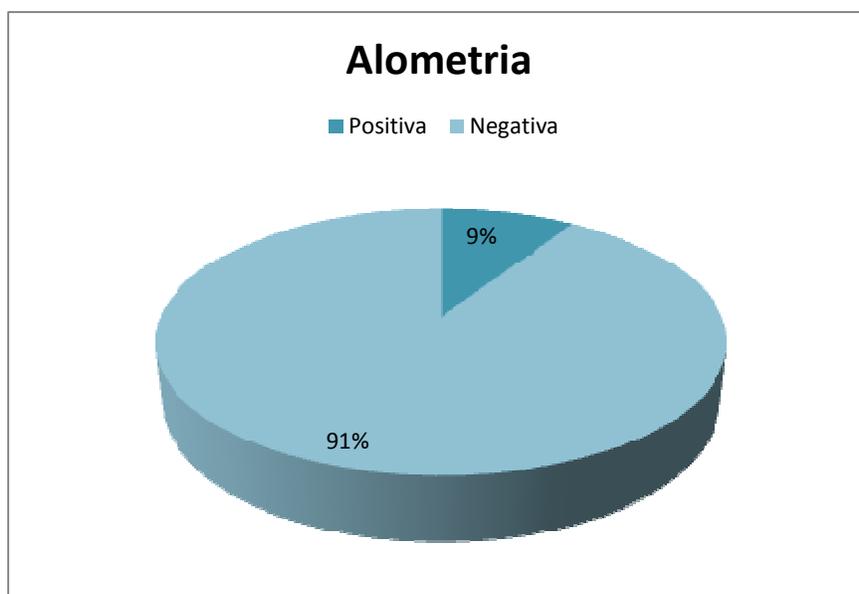
Medida 11

A medida 11 (comprimento máximo do rosto), quando comparada com a medida 1 (comprimento total do crânio), apresentou um coeficiente alométrico $a = 1,859$, significando um crescimento alométrico positivo. Em termos ontogenéticos, o crânio apresenta um aumento no comprimento do rosto maior que o aumento no comprimento total. Os juvenis possuíam crânios com rostros mais curtos comparativamente aos adultos, que durante a ontogenia tornaram-se mais longos.

Medida 12

A medida 12 (comprimento parcial do crânio, medido do limite anterior do nasal até o limite posterior do parietal), quando comparada com a medida 1 (comprimento total do crânio), apresentou um coeficiente alométrico $a = 0,821$, significando um crescimento alométrico negativo. Em termos ontogenéticos, o crânio apresenta um aumento no comprimento (excluindo-se as pré-maxilas) menor do que o aumento no comprimento total. Esta medida evidencia a importância das pré-maxilas no crescimento alométrico positivo do rosto.

O Gráfico 2 representa o crescimento alométrico encontrado nas 11 medidas de crânios de rincossauros, excluindo o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus*, plotadas contra a medida comparativa padrão (comprimento total do crânio na linha média). 91% das medidas apresentam alometria negativa em relação ao comprimento total do crânio; 9% das medidas apresentam crescimento alométrico positivo em relação ao comprimento total do crânio (medida 1). Nenhuma das 11 medidas apresentou crescimento isométrico.



As seguintes medidas apresentaram crescimento alométrico negativo: a - largura da região posterior do crânio entre as margens laterais dos quadrados (medida 2), b - comprimento total das órbitas (medida 3), c - largura dos frontais na linha média (medida 4), d - comprimento dos frontais na linha média (medida 5), e - largura dos parietais na linha média (medida 6), f - comprimento dos parietais na linha média (medida 7), g - comprimento máximo da fenestra temporal dorsal (medida 8), h - largura máxima da fenestra temporal dorsal (medida 9), i - largura máxima do rosto (medida 10), j - comprimento do crânio, excluindo-se as pré-maxilas (medida 12).

Somente o comprimento máximo do rosto (medida 11) apresentou crescimento alométrico positivo.

Coeficiente alométrico (a)

Medida 2

A medida 2 (largura da região posterior do crânio entre as margens laterais dos quadrados), quando comparada com a medida 1 (comprimento total do crânio, medido sobre a linha média: da extremidade anterior da pré-maxila até a margem posterior do parietal), apresentou um coeficiente alométrico $a = 0,844$, significando um crescimento alométrico negativo. Em termos ontogenéticos, o crânio aumentou mais em comprimento do que na largura, na região posterior. Desta forma o crânio dos juvenis, comparativamente ao dos adultos, apresenta um formato mais triangular, o qual durante o desenvolvimento vai se tornando mais longo do que largo.

Medida 3

A medida 3 (comprimento da órbita), quando comparada com a medida 1 (comprimento total do crânio), apresentou um coeficiente alométrico $a = 0,676$, significando um crescimento alométrico negativo. Em termos ontogenéticos, o aumento no comprimento das órbitas foi menor do que o aumento no comprimento total. Os juvenis possuíam uma órbita mais longa comparativamente à dos adultos, a qual foi se tornando relativamente mais curta durante a ontogenia.

Medida 4

A medida 4 (largura dos frontais), quando comparada com a medida 1 (comprimento total do crânio), apresentou um coeficiente alométrico $a = 0,915$, significando um crescimento alométrico negativo muito discreto. Em termos ontogenéticos, o crânio apresenta um aumento na largura dos frontais menor do que o aumento no comprimento total. Os juvenis possuíam frontais mais largos comparativamente ao dos adultos, os quais durante a ontogenia foram se tornando mais estreitos.

Medida 5

A medida 5 (comprimento do frontal), quando comparada com a medida 1 (comprimento total do crânio), apresentou um coeficiente alométrico $a = 0,406$, significando um crescimento alométrico negativo. Em termos ontogenéticos, o crânio apresenta um aumento no comprimento do frontal menor do que o aumento no comprimento total. Os juvenis possuíam frontais mais longos comparativamente aos dos adultos, os quais durante a ontogenia foram se tornando mais curtos.

Medida 6

A medida 6 (largura dos parietais), quando comparada com a medida 1 (comprimento total do crânio), apresentou um coeficiente alométrico $a = 0,984$, significando um crescimento alométrico negativo. Em termos ontogenéticos, o crânio apresenta um aumento na largura dos parietais menor do que o aumento no comprimento total. Os juvenis possuíam parietais mais largos comparativamente aos dos adultos, os quais durante a ontogenia foram se tornando mais estreitos.

Medida 7

A medida 7 (comprimento do parietal), quando comparada com a medida 1 (comprimento total do crânio), apresentou um coeficiente alométrico $a = 0,959$, significando um crescimento alométrico negativo. Em termos ontogenéticos, o crânio durante o desenvolvimento apresenta um aumento no comprimento do parietal menor do que o aumento no comprimento total. Os juvenis possuíam parietais mais longos comparativamente aos adultos, que durante a ontogenia foram se tornando mais curtos.

Medida 8

A medida 8 (comprimento máximo da fenestra temporal dorsal), quando comparada com a medida 1 (comprimento total do crânio), apresentou um coeficiente alométrico $a = 0,850$, significando um crescimento alométrico negativo. Em termos ontogenéticos, o crânio apresenta um aumento no comprimento da fenestra temporal dorsal menor do que o aumento

no comprimento total. Os juvenis possuíam fenestras temporais dorsais mais longas comparativamente às dos adultos, as quais durante a ontogenia foram se tornando mais curtas.

Medida 9

A medida 9 (largura máxima da fenestra temporal dorsal), quando comparada com a medida 1 (comprimento total do crânio), apresentou um coeficiente alométrico $a = 0,910$, significando um crescimento alométrico negativo muito discreto. Em termos ontogenéticos, o crânio apresenta um aumento na largura da fenestra temporal dorsal menor que o aumento no comprimento total. Os juvenis possuíam fenestras temporais dorsais mais largas comparativamente às dos adultos, as quais durante a ontogenia foram se tornando mais estreitas.

Medida 10

A medida 10 (largura máxima do rosto), quando comparada com a medida 1 (comprimento total do crânio), apresentou um coeficiente alométrico $a = 0,614$, significando um crescimento alométrico negativo. Em termos ontogenéticos, o crânio apresenta um aumento na largura do rosto menor do que o aumento no comprimento total. Os juvenis possuíam rostros mais largos comparativamente aos adultos, que durante a ontogenia foram se tornando mais estreitos.

Medida 11

A medida 11 (comprimento máximo do rosto), quando comparada com a medida 1 (comprimento total do crânio), apresentou um coeficiente alométrico $a = 1,926$, significando um crescimento alométrico positivo. Em termos ontogenéticos, o crânio apresenta um aumento no comprimento do rosto maior que o aumento no comprimento total. Os juvenis possuíam rostros mais curtos comparativamente aos adultos, que durante a ontogenia foram se tornando mais longos.

Medida 12

A medida 12 (comprimento parcial do crânio, medido do limite anterior do nasal até o limite posterior do parietal), quando comparada com a medida 1 (comprimento total do crânio), apresentou um coeficiente alométrico $a = 0,737$, significando um crescimento alométrico negativo. Em termos ontogenéticos, o crânio apresenta um aumento no comprimento (excluindo-se as pré-maxilas) menor do que o aumento no comprimento total. Esta medida é igualmente importante para evidenciar a contribuição ds pré-maxilas no crescimento alométrico positivo do rosto.

Interpretação dos dendrogramas gerados utilizando o Método Ward

O dendrograma da Figura 37 inclui o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus*. Com base na análise estatística multivariada das 12 medidas efetuadas nos crânios, quatro grupos principais foram formados em uma *Rescaled Distance Cluster Combine* de 5. O primeiro grupo inclui nove crânios (números: 6, 16, 7, 19, 12, 1, 5, 3 e 4), sendo oito do gênero *Hyperodapedon* e apenas um de *Scaphonyx sulcognathus*. O segundo grupo inclui três crânios (números: 11, 13 e 17), dois do gênero *Hyperodapedon* e um da espécie *Scaphonyx sulcognathus*. O terceiro grupo inclui nove crânios (números: 9, 14, 20, 22, 15, 18, 2, 21 e 8), todos do gênero *Hyperodapedon*. O quarto grupo inclui um único espécime, “Rincossauro de Mariante”.

Os resultados da análise estatística multivariada empregada neste estudo, representados pela soma dos dois primeiros componentes principais (80,195%), indicaram que a alteração da forma craniana nos rincossauros é fortemente dependente do tamanho, o que evidencia uma vez mais a importância da ontogenia em estudos macroevolutivos.

A posição isolada do “Rincossauro de Mariante” no grupo 4 corrobora a proposta de Schultz & Azevedo (1990) de que este espécime apresentaria algumas feições morfológicas ancestrais (em especial o crânio triangular mais longo do que largo) e que são típicas dos rincossauros do Triássico médio. O agrupamento dos espécimes no dendrograma é resultado da interação de todas as 12 medidas efetuadas nos crânios, de modo que a posição ocupada pelo “Rincossauro de Mariante” não está relacionada somente à largura e ao comprimento do crânio, mas sim, reflete a multidimensionalidade de todas as variáveis avaliadas no estudo. A

posição do “Rincossauro de Mariante” no dendrograma corrobora a suposta tendência evolutiva dos rincossauros do Triássico médio para o superior, caracterizada especialmente pela passagem de um crânio triangular mais longo do que largo, para um crânio triangular mais largo do que longo, devido à grande expansão lateral da porção posterior. Existem outros caracteres morfológicos que suportam a posição ancestral do “Rincossauro de Mariante” (e.g. maxila com dois sulcos longitudinais que ocluem com duas cristas no dentário e côndilo occipital posicionado anteriormente à linha que une o limite posterior dos quadrados). Entretanto, a ênfase no caractere “crânio mais longo do que largo” se justifica devido à metodologia de análise morfométrica empregada no presente estudo.

Os agrupamentos 1 e 2 do dendrograma são proximamente relacionados, formando dois ramos de um grupo mais inclusivo estabelecido em uma *Rescaled Distance Cluster Combine* de 10. Apesar de muito próximos no dendrograma, os dois espécimes de *Scaphonyx sulcognathus*, (PV – 0232 T e PV – 0298 T) posicionaram-se separados respectivamente nos grupos 1 e 2. Provavelmente a separação destes dois indivíduos se deva à ausência de dados na medida 2 (largura da região posterior do crânio entre as margens laterais dos quadrados) para o espécime PV – 0198 T, no qual a medida imputada foi de 193,49 cm, entretanto, com base no comprimento total do crânio o esperado deveria ser uma largura superior à gerada pelo programa.

Do ponto de vista morfométrico, e de maneira geral, o comprimento dos crânios aumentou na sequência de 1 para 4 nos agrupamentos, o que se deve ao fato de que o componente principal 1 (CP1) representa o comprimento das estruturas e é responsável pela explicação de 59,698% da variação presente nos 12 caracteres morfométricos da amostra. O comprimento médio dos espécimes de cada grupo foi o seguinte: a) grupo 1 = 185,21 cm, b) grupo 2 = 183,36 cm, c) grupo 3 = 262,49 cm e d) 305,30. Na realidade ocorreu uma inversão na sequência entre os grupos 1 e 2, mas a diferença da média entre os dois grupos foi de apenas 1,85 cm.

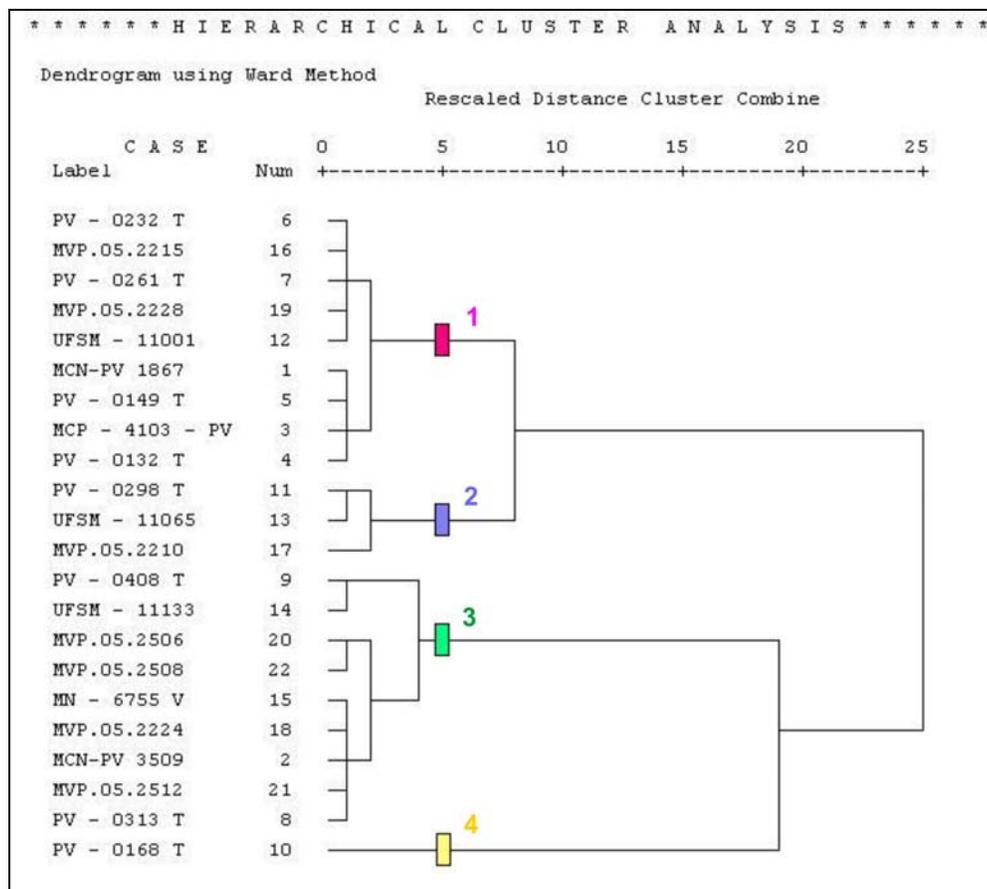


Figura 37 - Dendrograma incluindo o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus*.

O dendrograma da Figura 38 exclui o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus*, ou seja, inclui apenas os espécimes classificados como *Hyperodapedon*. Três agrupamentos principais foram formados, em uma *Rescaled Distance Cluster Combine* de 5, com base na análise estatística multivariada das 12 medidas efetuadas nos crânios. O primeiro grupo inclui nove crânios (números: 6, 16, 3, 4, 1, 5, 13, 10 e 14). O segundo grupo inclui três crânios (números: 2, 7 e 15). O terceiro grupo inclui sete crânios (números: 17, 19, 9, 12, 18, 11 e 8). Assim como no item anterior, aqui o componente principal 1 (CPI) representa o comprimento das estruturas, e explica 64,816% da variação presente nos 12 caracteres morfométricos da amostra. O agrupamento dos espécimes no dendrograma é resultado da interação entre todas as 12 medidas efetuadas nos crânios e reflete a multidimensionalidade de todas as variáveis avaliadas no estudo. Entretanto, como a maior parte da variabilidade morfológica presente na amostra é explicada pelas medidas relacionadas ao comprimento de

estruturas (medidas longitudinais nas Figuras 5 e 6), as interpretações partem basicamente deste ponto. Em relação ao comprimento total do crânio pode-se observar claramente que o grupo 1 é formado por crânios com comprimento menor, de forma que a média dos nove indivíduos que compõem este agrupamento foi de 180,46 cm. O grupo 3 está representado por indivíduos com comprimentos de crânios intermediários, com média de 234,63 cm. O grupo 2 representa os espécimes de maior comprimento de crânio, com uma média de 243,42 cm.

A formação destes três grupos foi interpretada como três classes de idades, ou estágios do desenvolvimento ontogenético, para os rincossauros do Estado do Rio Grande do Sul. Nos quais os indivíduos do grupo 1 foram denominados como juvenis, os do grupo 3 como adultos, e os do grupo 2 como pós-adultos.

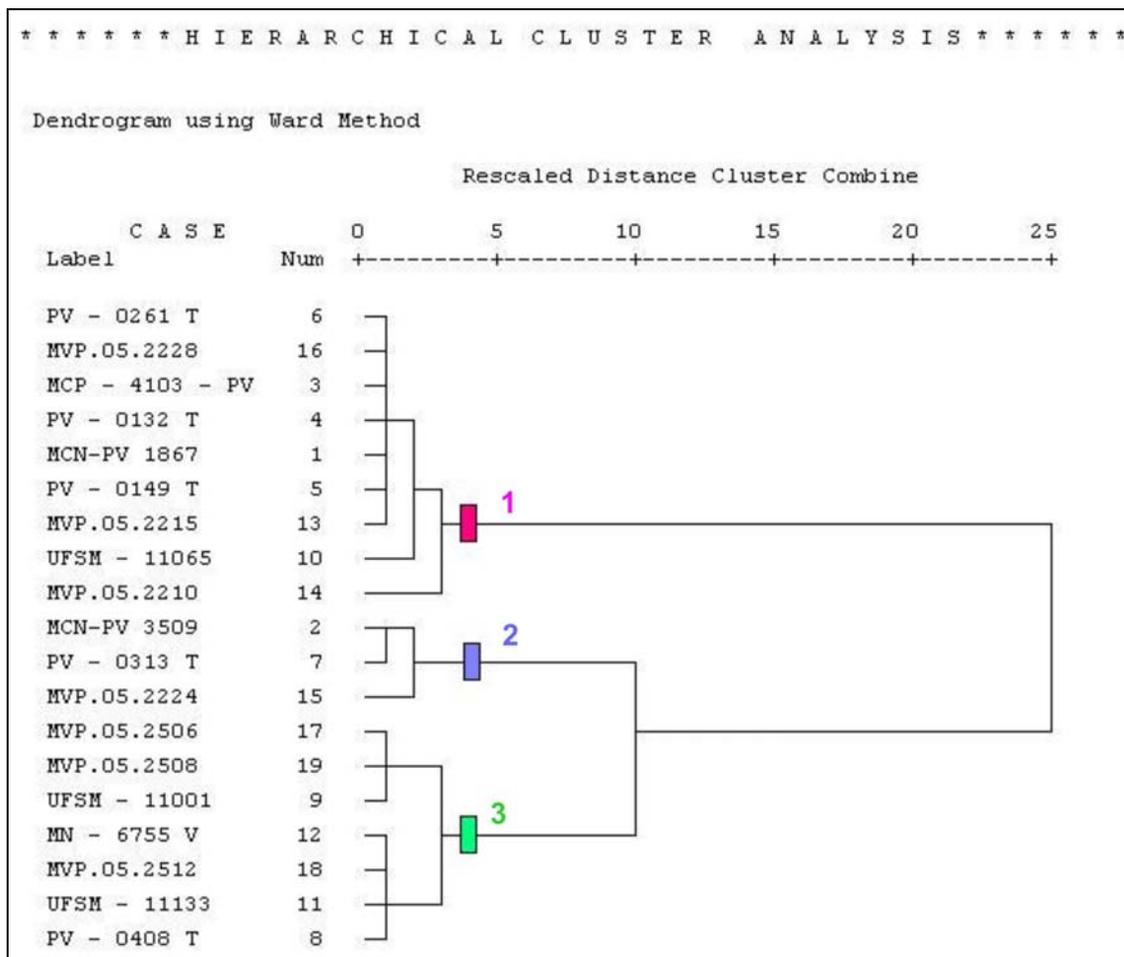


Figura 38 - Dendrograma excluindo o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus*.

O dendrograma da Figura 39 inclui apenas espécimes do gênero *Hyperodapedon* utilizando os três fatores resultantes da Análise Fatorial. Com base na análise estatística multivariada das 12 medidas efetuadas nos crânios, quatro grupos principais foram formados em uma *Rescaled Distance Cluster Combine* de 10. O primeiro grupo inclui nove crânios (números: 6, 16, 9, 11, 3, 4, 17, 19 e 15). O segundo grupo inclui apenas um crânio (número 14). O terceiro grupo inclui quatro crânios (números: 1, 5, 13 e 10). O quarto grupo inclui cinco crânios (números: 12, 18, 2, 7 e 8).

Tendo em vista ser um dos objetivos do estudo o estabelecimento de classes de idades para os rincossauros do gênero *Hyperodapedon*, procedeu-se uma segunda análise estatística, desta vez excluindo o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus*. Entretanto, nesta foram realizados dois procedimentos distintos, gerando dois dendrogramas. O primeiro (Figura 38) inclui a análise estatística multivariada das 12 medidas efetuadas nos crânios, enquanto que o segundo (Figura 39) utiliza os três fatores resultantes da Análise Fatorial.

O posicionamento dos espécimes no dendrograma que utiliza os três fatores não permite o estabelecimento de classes de idades para os rincossauros do Estado do Rio Grande do Sul. Pois como o observado nos dendrogramas anteriores (Figuras 37 e 38) o agrupamento dos indivíduos se deu em uma *Rescaled Distance Cluster Combine* de 5, ou seja, quanto mais próximo do zero os espécimes formarem os grupos, maior será a proximidade do ponto de vista ontogenético. Em outros termos, maiores serão as similaridades de forma dos indivíduos. No dendrograma da Figura 39, os quatro grupos foram formados em uma *Rescaled Distance Cluster Combine* de 10, mostrando uma menor similaridade dentre os indivíduos. Mesmo utilizando uma distância maior para os agrupamentos, um dos grupos (2) é formado por apenas um crânio (MVP.05.2210). Ou seja, a utilização dos três fatores não foi efetiva na formação dos grupos, de maneira que somente o dendrograma da Figura 38 será utilizado com o objetivo de estabelecimento das classes de idades para os rincossauros do Estado do Rio Grande do Sul. Mesmo porque a multidimensionalidade e interrelação entre as 12 medidas traz mais informação, do ponto de vista biológico, do que o estabelecimento dos três fatores.

Para que nenhum espécime se posicionasse sozinho em um grupo, as interpretações deveriam ocorrer em uma *Rescaled Distance Cluster Combine* entre aproximadamente 15 e 20, desta forma três grupos teriam se formado. Entretanto, como enfatizado anteriormente, quanto mais próximo de zero um agrupamento se formar, maior será a similaridade de forma entre os indivíduos, fator fundamental no estabelecimento de classes de idades.

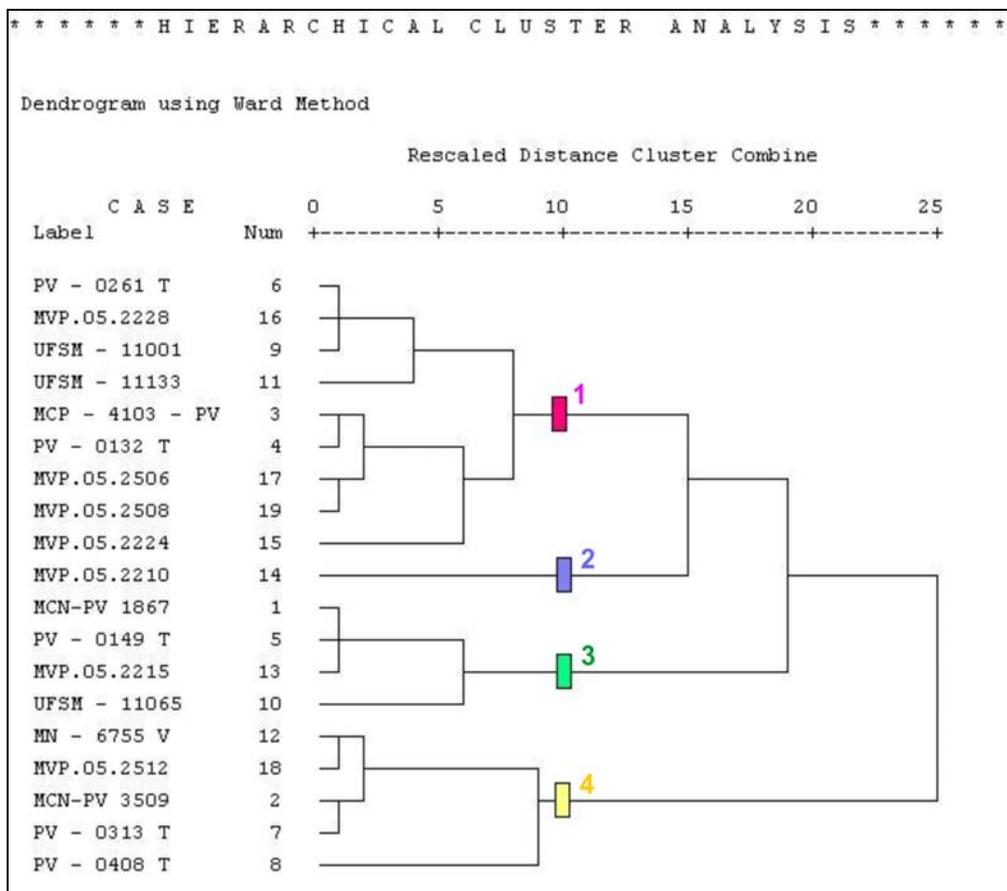


Figura 39 – Dendrograma incluindo apenas espécimes do gênero *Hyperodapedon* utilizando os três fatores resultantes da Análise Fatorial.

Interpretação dos gráficos de linha de regressão da equação de alometria, incluindo o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus*

Medida 1

A medida 1 (comprimento total do crânio na linha média), foi considerada neste estudo a medida comparativa padrão, com a qual cada uma das demais 11 medidas foram comparadas.

Medida 2

A medida 2 (largura da região posterior do crânio entre as margens laterais dos quadrados) possui valor de coeficiente alométrico $a = 0,617$, significando crescimento alométrico negativo, ou seja, admitindo-se como medida comparativa padrão o comprimento total do crânio na linha média, temos que, durante a ontogenia o crânio dos rincossauros apresentava proporcionalmente um crescimento menor em largura do que em comprimento. O crânio do juvenil comparativamente ao do adulto tinha um formato triangular mais curto e largo, com um aumento em comprimento durante a ontogenia mais significativo do que o alargamento, uma tendência também observada em outros grupos de tetrápodos (principalmente os mamíferos).

Um dos objetivos do estudo da regressão linear é avaliar uma possível dependência de y em relação a x . No gráfico da medida 2, o valor do coeficiente de correlação produto-momento (r) = 0,287, significa que existe regressão de y sobre x ; entretanto, em uma avaliação quantitativa quanto à intensidade, para o valor de r obtido, a correlação é dita fraca.

Medida 3

A medida 3 (comprimento total das órbitas) possui valor de coeficiente alométrico $a = 0,615$, significando crescimento alométrico negativo, ou seja, admitindo-se como medida comparativa padrão o comprimento total do crânio na linha média, temos que, durante a ontogenia o crânio dos rincossauros apresentava proporcionalmente um crescimento menor no comprimento total das órbitas. O crânio do juvenil comparativamente ao do adulto tinha as órbitas com comprimento maior, ocorrendo um aumento em comprimento total do crânio durante a ontogenia mais significativo do que o aumento em comprimento das órbitas.

No gráfico da medida 3, o valor do coeficiente de correlação produto-momento (r) = 0,343, significa que existe regressão de y sobre x , e em uma avaliação quantitativa quanto à intensidade, para o valor de r obtido, a correlação é dita regular.

Medida 4

A medida 4 (largura dos frontais na linha média) possui valor de coeficiente alométrico $a = 0,741$, significando crescimento alométrico negativo, ou seja, admitindo-se como medida comparativa padrão o comprimento total do crânio na linha média, temos que,

durante a ontogenia o crânio dos rincossauros apresentava proporcionalmente um crescimento menor na largura dos frontais do que em comprimento total. O crânio do juvenil comparativamente ao do adulto tinha os frontais mais largos, com um aumento em comprimento total do crânio durante a ontogenia mais significativo do que o alargamento dos frontais.

No gráfico da medida 4, o valor do coeficiente de correlação produto-momento (r) = 0,182, significa que existe regressão de y sobre x ; entretanto, em uma avaliação quantitativa quanto à intensidade, para o valor de r obtido, a correlação é dita fraca.

Medida 5

A medida 5 (comprimento dos frontais na linha média) possui valor de coeficiente alométrico $a = 0,574$, significando crescimento alométrico negativo, ou seja, admitindo-se como medida comparativa padrão o comprimento total do crânio na linha média, temos que, durante a ontogenia o crânio dos rincossauros apresentava proporcionalmente um crescimento menor no comprimento dos frontais do que em comprimento total. O crânio do juvenil comparativamente ao do adulto tinha os frontais mais longos, com um aumento em comprimento total do crânio durante a ontogenia mais significativo do que o do comprimento dos frontais.

No gráfico da medida 5, o valor do coeficiente de correlação produto-momento (r) = 0,347, significa que existe regressão de y sobre x , e em uma avaliação quantitativa quanto à intensidade, para o valor de r obtido, a correlação é dita regular.

Medida 6

A medida 6 (largura dos parietais na linha média) possui valor de coeficiente alométrico $a = 0,743$, significando crescimento alométrico negativo, ou seja, admitindo-se como medida comparativa padrão o comprimento total do crânio na linha média, temos que, durante a ontogenia o crânio dos rincossauros apresentava proporcionalmente um crescimento menor na largura dos parietais do que no comprimento total. O crânio do juvenil comparativamente ao do adulto tinha os parietais mais largos, com um aumento em comprimento total do crânio durante a ontogenia mais significativo do que o alargamento dos parietais.

No gráfico da medida 6, o valor do coeficiente de correlação produto-momento (r) = 0,113, significa que existe regressão de y sobre x ; entretanto, em uma avaliação quantitativa quanto à intensidade, para o valor de r obtido, a correlação é dita fraca.

Medida 7

A medida 7 (comprimento dos parietais na linha média) possui valor de coeficiente alométrico $a = 1,014$, significando crescimento alométrico positivo, ou seja, admitindo-se como medida comparativa padrão o comprimento total do crânio na linha média, temos que, durante a ontogenia o crânio dos rincossauros apresentava proporcionalmente um crescimento maior no comprimento dos parietais do que em comprimento total. O crânio do juvenil comparativamente ao do adulto tinha os parietais mais curtos, com um aumento em comprimento total do crânio durante a ontogenia menos significativo do que o aumento no comprimento dos parietais.

No gráfico da medida 7, o valor do coeficiente de correlação produto-momento (r) = 0,909, significa que existe regressão de y sobre x , e em uma avaliação quantitativa quanto à intensidade, para o valor de r obtido, a correlação é dita muito forte.

Medida 8

A medida 8 (comprimento máximo da fenestra temporal dorsal) possui valor de coeficiente alométrico $a = 1,042$, significando crescimento alométrico discretamente positivo, ou seja, admitindo-se como medida comparativa padrão o comprimento total do crânio na linha média, temos que, durante a ontogenia o crânio dos rincossauros apresentava proporcionalmente um crescimento maior no comprimento da fenestra temporal dorsal do que em comprimento total. O crânio do juvenil comparativamente ao do adulto tinha as fenestras temporais dorsais mais curtas, ocorrendo um aumento em comprimento total do crânio durante a ontogenia menos significativo do que o aumento em comprimento das fenestras temporais dorsais.

No gráfico da medida 8, o valor do coeficiente de correlação produto-momento (r) = 0,424, significa que existe regressão de y sobre x , e em uma avaliação quantitativa quanto à intensidade, para o valor de r obtido, a correlação é dita regular.

Medida 9

A medida 9 (largura máxima da fenestra temporal dorsal) possui valor de coeficiente alométrico $a = 0,682$, significando crescimento alométrico negativo, ou seja, admitindo-se como medida comparativa padrão o comprimento total do crânio na linha média, temos que, durante a ontogenia o crânio dos rincossauros apresentava proporcionalmente um crescimento menor na largura das fenestras temporais dorsais do que em comprimento total do crânio. O crânio do juvenil comparativamente ao do adulto tinha as fenestras temporais dorsais mais largas, com um aumento em comprimento total do crânio durante a ontogenia mais significativo do que o alargamento das fenestras.

No gráfico da medida 9, o valor do coeficiente de correlação produto-momento (r) = 0,303, significa que existe regressão de y sobre x , e em uma avaliação quantitativa quanto à intensidade, para o valor de r obtido, a correlação é dita regular.

Medida 10

A medida 10 (largura máxima do rosto) possui valor de coeficiente alométrico $a = 0,466$, significando crescimento alométrico negativo, ou seja, admitindo-se como medida comparativa padrão o comprimento total do crânio na linha média, temos que, durante a ontogenia o crânio dos rincossauros apresentava proporcionalmente um crescimento menor na largura do rosto do que em comprimento total do crânio. O crânio do juvenil comparativamente ao do adulto tinha o rosto mais largo, ocorrendo um aumento em comprimento total do crânio durante a ontogenia mais significativo do que o alargamento do rosto.

No gráfico da medida 10, o valor do coeficiente de correlação produto-momento (r) = 0,103, significa que existe regressão de y sobre x , entretanto, em uma avaliação quantitativa quanto à intensidade, para o valor de r obtido, a correlação é dita fraca.

Medida 11

A medida 11 (comprimento máximo do rosto) possui valor de coeficiente alométrico $a = 1,859$, significando crescimento alométrico positivo, ou seja, admitindo-se como medida comparativa padrão o comprimento total do crânio na linha média, temos que, durante a ontogenia o crânio dos rincossauros apresentava proporcionalmente um crescimento maior no

comprimento do rostro do que no comprimento total do crânio. O crânio do juvenil comparativamente ao do adulto tinha o rostro mais curto, ocorrendo um aumento em comprimento total do crânio durante a ontogenia menos significativo do que o aumento no comprimento do rostro. Esta tendência de aumento do rostro observada na ontogenia dos rincossauros estudados parece contrária ao ocorrido durante a evolução do grupo. Quando se compara os rincossauros do Triássico inferior (*Mesosuchus* e *Howesia*) com os rincossauros do Triássico superior (*Hyperodapedon*), é observada uma clara tendência de redução (pedomorfoclinal) do rostro. No entanto, o aumento do rostro durante a ontogenia coincide com o esperado de maneira geral, para grande parte dos tetrápodos (principalmente os mamíferos).

No gráfico da medida 11, o valor do coeficiente de correlação produto-momento (r) = 0,839, significa que existe regressão de y sobre x , e em uma avaliação quantitativa quanto à intensidade, para o valor de r obtido, a correlação é dita forte.

Medida 12

A medida 12 (comprimento do crânio, excluindo as pré-maxilas) possui valor de coeficiente alométrico $a = 0,821$, significando crescimento alométrico negativo, ou seja, admitindo-se como medida comparativa padrão o comprimento total do crânio na linha média, temos que, durante a ontogenia os rincossauros apresentavam proporcionalmente um crescimento menor no comprimento do crânio (excluindo as pré-maxilas) do que no comprimento total. Esta medida é importante para evidenciar a contribuição das pré-maxilas no crescimento alométrico positivo do rostro. Isto também concorda com a tendência de redução no comprimento do crânio encontrada na filogenia do grupo.

No gráfico da medida 12, o valor do coeficiente de correlação produto-momento (r) = 0,775, significa que existe regressão de y sobre x , e em uma avaliação quantitativa quanto à intensidade, para o valor de r obtido, a correlação é dita forte.

Interpretação dos gráficos de linha de regressão da equação de alometria, excluindo o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus*

Medida 1

A medida 1 (comprimento total do crânio na linha média), foi considerada neste estudo a medida comparativa padrão, com a qual cada uma das demais 11 medidas foram comparadas.

Medida 2

A medida 2 (largura da região posterior do crânio entre as margens laterais dos quadrados) possui valor de coeficiente alométrico $a = 0,844$, significando crescimento alométrico negativo, ou seja, admitindo-se como medida comparativa padrão o comprimento total do crânio na linha média, temos que, durante a ontogenia o crânio dos rincossauros apresentava proporcionalmente um crescimento menor em largura do que em comprimento. O crânio do juvenil comparativamente ao do adulto tinha um formato triangular mais curto e largo, com um aumento em comprimento durante a ontogenia mais significativo do que o alargamento, uma tendência também observada em outros grupos de tetrápodos (principalmente os mamíferos).

No gráfico da medida 2, o valor do coeficiente de correlação produto-momento (r) = 0,478, significa que existe regressão de y sobre x , e em uma avaliação quantitativa quanto à intensidade, para o valor de r obtido, a correlação é dita regular.

Medida 3

A medida 3 (comprimento total das órbitas) possui valor de coeficiente alométrico $a = 0,676$, significando crescimento alométrico negativo, ou seja, admitindo-se como medida comparativa padrão o comprimento total do crânio na linha média, temos que, durante a ontogenia o crânio dos rincossauros apresentava proporcionalmente um crescimento menor no comprimento total das órbitas. O crânio do juvenil comparativamente ao do adulto tinha as órbitas com comprimento maior, ocorrendo um aumento em comprimento total do crânio durante a ontogenia mais significativo do que o aumento em comprimento das órbitas.

No gráfico da medida 3, o valor do coeficiente de correlação produto-momento (r) = 0,368, significa que existe regressão de y sobre x , e em uma avaliação quantitativa quanto à intensidade, para o valor de r obtido, a correlação é dita regular.

Medida 4

A medida 4 (largura dos frontais na linha média) possui valor de coeficiente alométrico $a = 0,915$, significando crescimento alométrico negativo, ou seja, admitindo-se como medida comparativa padrão o comprimento total do crânio na linha média, temos que, durante a ontogenia o crânio dos rincossauros apresentava proporcionalmente um crescimento menor na largura dos frontais do que em comprimento total. O crânio do juvenil comparativamente ao do adulto tinha os frontais mais largos, com um aumento em comprimento total do crânio durante a ontogenia mais significativo do que o alargamento dos frontais.

No gráfico da medida 4, o valor do coeficiente de correlação produto-momento (r) = 0,241, significa que existe regressão de y sobre x , entretanto, em uma avaliação quantitativa quanto à intensidade, para o valor de r obtido, a correlação é dita fraca.

Medida 5

A medida 5 (comprimento dos frontais na linha média) possui valor de coeficiente alométrico $a = 0,406$, significando crescimento alométrico negativo, ou seja, admitindo-se como medida comparativa padrão o comprimento total do crânio na linha média, temos que, durante a ontogenia o crânio dos rincossauros apresentava proporcionalmente um crescimento menor no comprimento dos frontais do que em comprimento total. O crânio do juvenil comparativamente ao do adulto tinha os frontais mais longos, com um aumento em comprimento total do crânio durante a ontogenia mais significativo do que o comprimento dos frontais.

No gráfico da medida 5, o valor do coeficiente de correlação produto-momento (r) = 0,286, significa que existe regressão de y sobre x , entretanto, em uma avaliação quantitativa quanto à intensidade, para o valor de r obtido, a correlação é dita fraca.

Medida 6

A medida 6 (largura dos parietais na linha média) possui valor de coeficiente alométrico $a = 0,984$, significando crescimento alométrico negativo, ou seja, admitindo-se como medida comparativa padrão o comprimento total do crânio na linha média, temos que, durante a ontogenia o crânio dos rincossauros apresentava proporcionalmente um crescimento menor na largura dos parietais do que em comprimento total. O crânio do juvenil comparativamente ao do adulto tinha os parietais mais largos, com um aumento em comprimento total do crânio durante a ontogenia mais significativo do que o alargamento dos parietais.

No gráfico da medida 6, o valor do coeficiente de correlação produto-momento (r) = 0,186, significa que existe regressão de y sobre x , entretanto, em uma avaliação quantitativa quanto à intensidade, para o valor de r obtido, a correlação é dita fraca.

Medida 7

A medida 7 (comprimento dos parietais na linha média) possui valor de coeficiente alométrico $a = 0,959$, significando crescimento alométrico negativo, ou seja, admitindo-se como medida comparativa padrão o comprimento total do crânio na linha média, temos que, durante a ontogenia o crânio dos rincossauros apresentava proporcionalmente um crescimento menor no comprimento dos parietais do que em comprimento total. O crânio do juvenil comparativamente ao do adulto tinha os parietais mais longos, com um aumento em comprimento total do crânio durante a ontogenia mais significativo do que o aumento em comprimento dos parietais.

No gráfico da medida 7, o valor do coeficiente de correlação produto-momento (r) = 0,892, significa que existe regressão de y sobre x , e em uma avaliação quantitativa quanto à intensidade, para o valor de r obtido, a correlação é dita muito forte.

Medida 8

A medida 8 (comprimento máximo da fenestra temporal dorsal) possui valor de coeficiente alométrico $a = 0,850$, significando crescimento alométrico negativo, ou seja, admitindo-se como medida comparativa padrão o comprimento total do crânio na linha média, temos que, durante a ontogenia o crânio dos rincossauros apresentava proporcionalmente um

crescimento menor no comprimento das fenestras temporais dorsais do que em comprimento total. O crânio do juvenil comparativamente ao do adulto tinha as fenestras temporais dorsais mais longas, com um aumento em comprimento total do crânio durante a ontogenia mais significativo do que o aumento em comprimento das fenestras temporais dorsais.

No gráfico da medida 8, o valor do coeficiente de correlação produto-momento (r) = 0,314, significa que existe regressão de y sobre x , e em uma avaliação quantitativa quanto à intensidade, para o valor de r obtido, a correlação é dita regular.

Medida 9

A medida 9 (largura máxima da fenestra temporal dorsal) possui valor de coeficiente alométrico $a = 0,910$, significando crescimento alométrico negativo, ou seja, admitindo-se como medida comparativa padrão o comprimento total do crânio na linha média, temos que, durante a ontogenia o crânio dos rincossauros apresentava proporcionalmente um crescimento menor na largura das fenestras temporais dorsais do que em comprimento total do crânio. O crânio do juvenil comparativamente ao do adulto tinha as fenestras temporais dorsais mais largas, com um aumento em comprimento total do crânio durante a ontogenia mais significativo do que o alargamento das fenestras.

No gráfico da medida 9, o valor do coeficiente de correlação produto-momento (r) = 0,467, significa que existe regressão de y sobre x , e em uma avaliação quantitativa quanto à intensidade, para o valor de r obtido, a correlação é dita regular.

Medida 10

A medida 10 (largura máxima do rostro) possui valor de coeficiente alométrico $a = 0,614$, significando crescimento alométrico negativo, ou seja, admitindo-se como medida comparativa padrão o comprimento total do crânio na linha média, temos que, durante a ontogenia o crânio dos rincossauros apresentava proporcionalmente um crescimento menor na largura do rostro do que em comprimento total do crânio. O crânio do juvenil comparativamente ao do adulto tinha o rostro mais largo, ocorrendo um aumento em comprimento total do crânio durante a ontogenia mais significativo do que o alargamento do rostro.

No gráfico da medida 10, o valor do coeficiente de correlação produto-momento (r) = 0,188, significa que existe regressão de y sobre x , entretanto, em uma avaliação quantitativa quanto à intensidade, para o valor de r obtido, a correlação é dita fraca.

Medida 11

A medida 11 (comprimento máximo do rosto) possui valor de coeficiente alométrico $a = 1,926$, significando importante crescimento alométrico positivo, ou seja, admitindo-se como medida comparativa padrão o comprimento total do crânio na linha média, temos que, durante a ontogenia o crânio dos rincossauros apresentava proporcionalmente um crescimento maior no comprimento do rosto do que no comprimento total do crânio. O crânio do juvenil comparativamente ao do adulto tinha o rosto mais curto, ocorrendo um aumento em comprimento total do crânio durante a ontogenia menos significativo do que o aumento no comprimento do rosto. Esta tendência de aumento do rosto observada na ontogenia dos rincossauros estudados contraria o ocorrido durante a evolução do grupo. Pois quando comparamos os rincossauros do Triássico inferior (*Mesosuchus* e *Howesia*) com os rincossauros do Triássico superior (e. g. *Hyperodapedon*), é observada uma clara tendência de redução (pedomorfoclinal) do rosto. Entretanto, tal característica (aumento do rosto durante a ontogenia), coincide com o esperado de maneira geral, para grande parte dos tetrápodos (principalmente os mamíferos).

No gráfico da medida 11, o valor do coeficiente de correlação produto-momento (r) = 0,828, significa que existe regressão de y sobre x , e em uma avaliação quantitativa quanto à intensidade, para o valor de r obtido, a correlação é dita forte.

Medida 12

A medida 12 (comprimento do crânio, excluindo as pré-maxilas) possui valor de coeficiente alométrico $a = 0,737$, significando crescimento alométrico negativo, ou seja, admitindo-se como medida comparativa padrão o comprimento total do crânio na linha sagital, temos que, durante a ontogenia os rincossauros apresentavam proporcionalmente um crescimento menor no comprimento do crânio (excluindo as pré-maxilas) do que no comprimento total. Esta medida é importante para evidenciar a contribuição das pré-maxilas no crescimento alométrico positivo do rosto. Também coincidindo o observado durante a

ontogenia dos rincossauros, com a tendência de redução no comprimento do crânio apresentada na filogenia do grupo.

No gráfico da medida 12, o valor do coeficiente de correlação produto-momento (r) = 0,715, significa que existe regressão de y sobre x , e em uma avaliação quantitativa quanto à intensidade, para o valor de r obtido, a correlação é dita forte.

8. DISCUSSÃO

8.1. PROBLEMAS METODOLÓGICOS

Processos e padrões

Os “processos” heterocrônicos são assim chamados, embora não se tratem efetivamente de “processos”. Eles mesmos são “padrões fenotípicos”, cujos mecanismos últimos são geneticamente regulados, mas os genes heterocrônicos estão fora do âmbito deste trabalho. Na evolução dos grupos, portanto em longo prazo, tais padrões resultam das heterocronoclinais. Sob este aspecto a heterocronia parece ser algo determinista. Por um lado, a “regra de Cope”, a tendência ao crescimento em muitas linhagens de vertebrados, implica em uma progressiva especialização e por outro na extinção do grupo hipermórfico, em função da redução progressiva na diversidade genotípica. Por outro lado, como será discutido mais adiante, pedomorfoclinais por progênese deram origem a muitos grupos de tetrápodes. Quando se identifica tais heterocronoclinais, é possível propor previsões de grupos que tendem à extinção, ou que poderão originar grandes novidades evolutivas.

Então, na discussão da evolução dos rincossauros e outros vertebrados, quando se diz que certos “processos heterocrônicos” foram os principais responsáveis, na realidade é uma referência aos padrões de modificações durante as heterocronoclinais. Está-se distinguindo três padrões distintos de simplificação (três pedomorfoclinais diferentes) e três padrões distintos de complexificação (três peramorfoclinais diferentes). A base destas distinções está na relação tamanho (igual, menor ou maior), com a forma (simplificada ou complexificada); do que resultam seis “processos” ou seis padrões, reconhecíveis na evolução dos vertebrados.

“Recapitulação”

“Recapitulação” é um conceito que foi erroneamente desacreditado desde que se mostrou que os descendentes não recapitulam o estágio adulto dos ancestrais. Com isto, a compreensão da própria heterocronia tornou-se mais difícil. A peramorfose é precisamente o fenômeno no qual, durante a ontogenia, alguns caracteres do descendente “vão para além daqueles do ancestral”; enquanto que inversamente, na pedomorfose o descendente não chega

a desenvolver os últimos estágios ontogenéticos do ancestral, permanecendo estes juvenilizados. Em ambos os casos há necessariamente uma recapitulação, não do adulto, nem de todas as estruturas, mas sim de estágios da ontogenia de determinados caracteres do ancestral, *até o ponto onde eles divergiram e derivaram* em outras direções. Por exemplo, no homem o aparelho branquial vai se desenvolvendo até a quinta semana; mas já na sexta semana tais estruturas regredem e desaparecem, exceto as relacionadas à formação do ouvido médio (e.g., Moore, 1975). Se o desenvolvimento daquele aparelho continua, formam-se resquícios de caracteres de “peixes”, cistos e fístulas branquiais. Então em relação ao aparelho branquial, o homem recapitula o padrão dos peixes até a quinta semana, mas na sexta diverge, tomando uma direção que os anfíbios desenvolveram pela primeira vez. Efetivamente esta não é só a história do caráter no homem, mas reflete a história do caráter durante a evolução dos vertebrados. Os anfíbios desenvolvem e preservam o aparelho branquial durante todo seu estágio larval, estágio este que os répteis vieram a perder. Então, primeiro os anfíbios divergiram dos peixes, depois os répteis divergiram dos anfíbios, o que os mamíferos e as aves herdaram. Os mamíferos por sua vez divergiram dos répteis mais do que as aves em outras estruturas relacionadas à articulação crânio-mandibular; por exemplo nos ossos pós-dentários dos cinodontes, que nos mamíferos originaram a cadeia triossicular do ouvido médio. Poder-se-ia dizer que num certo sentido os estágios ontogenéticos são tanto mais recapitulados quanto mais próximos são os táxons considerados; e tanto menos quanto mais afastados, isto é, quanto mais divergiram entre si (peixes, anfíbios, répteis, aves e mamíferos).

Os autores mais antigos sobre heterocronia entendiam que haveria sempre uma recapitulação e uma “adição terminal”. Mas esta hipótese se tornava problemática sempre que o descendente apresentava caracteres que se assemelhavam mais aos do ancestral juvenil, do que aos de um ancestral adulto. A descoberta do retardo nos vertebrados (Cope, 1896; ver também Gould, 1977) deu uma maior consistência aos estudos heterocrônicos. Muitas modificações são pedomórficas, isto é, juvenilizadas, nem sempre havendo uma “adição terminal”.

Séries ontogênicas

A “falta de séries ontogênicas” nos vertebrados fósseis tem vários aspectos. Por um lado espécimes juvenis são tanto menos preservados quanto mais precoce for seu estágio

ontogênico (embora os indivíduos juvenis mortos devam ter sido, como são hoje, imensamente mais frequentes do que os adultos). Mas há ainda um problema adicional, porque quanto mais precoce o estágio ontogênico, mais difícil torna-se sua comparação com os espécimes adultos, e portanto mais difícil é sua identificação. Além disto, os espécimes juvenis na sua imensa maioria são constituídos por ossos isolados, dos quais são apenas identificados os mais diagnósticos, como maxila e dentário, entre os répteis.

Não apenas no material fóssil, mas com mais importância neste, há por vezes a dificuldade de decidir-se entre um processo e outro, por tais razões, e inclusive porque os caracteres mudam ao longo da ontogenia (e.g., o desenvolvimento dos dentes). Em casos nos quais não se tenha material que permita uma identificação mais precisa, deve-se adotar como hipótese de trabalho a mais econômica delas, o processo já reconhecido e mais frequente nos rincossauros, que muitas vezes é também o mais frequente nos vertebrados. Tais hipóteses deverão ser testadas com base em novos materiais.

Um dos principais casos nos quais se considera problemática a falta das séries é o dos processos de pré-deslocamento e pós-deslocamento. Estes, não são os mais usuais na evolução dos vertebrados, mas devem ser levados em conta no diagnóstico diferencial com outros processos peramórficos e pedomórficos. Pela sua menor frequência eles só devem ser colocados como primeira hipótese quando se tiver alguma evidência para tal. Por exemplo, através de espécimes em certos estágios ontogênicos (não necessariamente “séries ontogênicas”). Assim, se determinado osso ainda não está presente (i.e., não ossificado), entre os outros ossos articulados, e não há evidência de que tenha sido perdido na fossilização, é um caso de possível pós-deslocamento. Isto evidencia que não há realmente necessidade de “séries completas”, mas sim de que se tenha alguns espécimes conforme a necessidade exigida ao caso.

Embora em relação aos vertebrados fósseis a heterocronia não esteja ainda no estágio que já se alcançou nos paleoinvertebrados, nestes os inúmeros estudos já desenvolvidos têm mostrado que apesar de haver um registro fóssil muito bom para determinados grupos, séries ontogênicas são muitas vezes desnecessárias, desde que os processos podem ser determinados levando em conta apenas alguns dos estágios, ou até mesmo apenas os estágios adultos. O maior problema não é então a ausência de séries, mas por vezes a dificuldade de estabelecer relações filogenéticas entre as espécies fósseis. Então, a questão de como determinar os processos envolvidos na evolução de um grupo, com base em dados de umas poucas espécies

de um mesmo período; e em apenas alguns estágios ontogênicos, embora deva ser colocada, não é absolutamente um problema maior na maioria das vezes; desde que se tenha os estágios adequados ao caso, e se consiga, com base na morfologia, determinar as relações entre os fósseis presentes. Evidentemente que os estudos heterocrônicos permitem também excluir certos táxons em uma filogenia, apenas com base na anatomia dos mesmos, desde que reconhecidas as heterocronoclinais predominantes. Por exemplo, nas filogenias clássicas sobre proboscídeos (e.g., Gregory, 1951), onde as heterocronoclinais apontam uma pedomorfoclinial por neotenia no rosto, alguns autores colocavam o gênero *Phiomia* (final do Eoceno - início do Oligoceno) entre gêneros já com rosto curto; embora *Phiomia* tivesse um rosto enormemente alongado.

A simples morfologia de espécies mais antigas, quando comparada com a de espécies mais derivadas permite inferir muitos dados heterocrônicos; mesmo que por vezes se tenha apenas uns espécimes adultos, ou mesmo apenas um espécime. Por exemplo, se se tiver dois gêneros de roedores relacionados filogeneticamente (o que pode ser determinado com base na morfologia), um do Mioceno e outro do Oligoceno; e se for observado que o gênero mais antigo é menor, com dentes mais simples e braquidontes (com raízes e sem crescimento pós-erupção); e o mais recente é maior do que o outro, com dentes mais complexos e hipsodontes (dentes de crescimento durante parte da vida); neste caso tem-se dados suficientes para propor-se uma hipótese sobre a evolução do grupo maior (família ou sub-família) que inclui os dois gêneros. Pode-se mesmo fazer previsões quanto aos fósseis ainda a serem descobertos, e que devem estar em rochas mais antigas e mais recentes (e.g., Eoceno e Plioceno). Então, como seria um gênero do Eoceno desta mesma família? Os dois gêneros já conhecidos têm diferenças evidentemente devidas à hipermorfose (o gênero mais recente sendo hiper mórfico em relação ao do Oligoceno). Então, um gênero do Eoceno da mesma família deverá ser ainda menor do que o do Oligoceno, ter dentes ainda menores e mais simples, ainda braquidontes (padrão mais simples nos mamíferos). E um gênero do Plioceno teria que caracteres em relação aos demais? Ele deverá ser ainda maior do que o gênero do Mioceno, com dentes maiores e mais complexos do que ele, os quais poderão ser hipselodontes (dentes de crescimento contínuo por toda a vida). Este padrão é encontrado em inúmeros grupos de roedores e ungulados, que tenderam a crescer ao longo do tempo (“regra de Cope”), tiveram seus dentes progressivamente complexificados; inicialmente braquidontes depois se tornaram hipsodontes e finalmente hipselodontes. Permitir tais previsões, de acordo com os diferentes processos e as diferentes heterocronoclinais reconhecidos, não é certamente um aspecto menor da heterocronia. Se se consegue estabelecer com certa segurança a relação (com base

na morfologia) entre dois gêneros de períodos geológicos distintos, pode-se determinar que heterocronoclinais e que processos agiram durante a evolução do grupo a que eles pertencem. As mesmas previsões evidentemente que podem ser feitas com grupos recentes, concernentes à sua evolução futura, inclusive a sua probabilidade de extinção (e.g., megamamíferos).

Os equídeos são um outro bom exemplo. Ao se comparar as proporções e as estruturas presentes nos primeiros representantes da família, com os caracteres do gênero vivente *Equus*, pode-se facilmente entender as modificações principais na evolução da família: um grande crescimento corporal, cerebral e dos dentes, além de um grande alongamento do rostró e dos membros. Reduções transformaram radicalmente os membros, principalmente os dedos, reduzidos de cinco (Eoceno) até apenas um (Pleistoceno - Recente). Todas estas ou são modificações hipermórficas ou progênicas. Evidentemente que na evolução dos equídeos houve o surgimento de linhagens que divergiram da principal, e vieram a se extinguir. Mas a evolução desta família é utilizada tanto como evidência de gradualismo, dentro da teoria sintética da evolução (e.g., Simpson, 1980), quanto como exemplo de heterocronoclinais, que inclusive não excluem o gradualismo. Dependendo do paradigma, teorias distintas dão explicações diferentes para os mesmos fenômenos (Kuhn, 1975; ver também distintas cosmovisões em Feyerabend, 1989).

A idéia de que estudos sobre heterocronia devem ser feitos sobre “séries ontogênicas completas” (de ancestrais e descendentes) reflete um certo desconhecimento metodológico. Caso séries completas fossem realmente necessárias, nenhum dos estudos que já foram feitos sobre fósseis (origem dos tetrápodes, répteis, dinossauros, mamíferos, aves, invertebrados e plantas) teriam sido possíveis, porque séries ontogênicas completas simplesmente não existem para fósseis. Inclusive a maioria dos trabalhos sobre material recente teria sido também mal fundamentada, porque nunca se utiliza tais séries, mas apenas certos estágios, os adequados aos propósitos a que se propõe. Hoje, como no passado, na heterocronia como na ciência em geral, trabalha-se com hipóteses a serem testadas no futuro: com base em um maior número de espécimes, melhor preservados, inclusive com outros estágios ontogênicos.

No caso dos fósseis, como no material recente, o que se necessita não é uma série ontogênica, por mais completa que seja, mas sim espécimes em certos estágios ontogênicos, que tenham certas evidências. Se faltarem estes estágios críticos em relação a determinados caracteres, toda uma série pode ser inadequada. Estudos heterocrônicos sobre os dinossauros não avianos têm sido feitos evidentemente sem tais séries, mas sim fundamentados em alguns ou mesmo uns poucos estágios com as evidências necessárias. Os estudos heterocrônicos sobre o homem, evidentemente que não se baseiam em séries ontogênicas; mas em certas

evidências encontradas em nossos parentes mais próximos, chimpanzés e gorilas. Estágios juvenis, de resto, são extremamente úteis em muitos estudos paleontológicos, não apenas nos heterocrônicos.

8.2. HETEROCRONIA NOS RINCOSSAUROS

Problemas nos trabalhos anteriores

No seu trabalho sobre heterocronia em rincossauros, Benton & Kirkpatrick (1989) referiram que a largura do teto do crânio apresentou alometria positiva quando comparada ao comprimento total do crânio na linha média. Entretanto, na tabela que apresenta os dados do estudo, o valor do coeficiente alométrico para a largura posterior do crânio entre as margens laterais dos quadrados (medida 2) é de 1,0; o que significa evidentemente um crescimento isométrico. O texto que explica os números da tabela, também se refere à isometria para a largura do crânio (medida 2), quando comparada ao comprimento total do crânio na linha média (medida 1). Na discussão, os autores acima referidos iniciam afirmando que a largura da região posterior do crânio não apresenta alometria positiva, mas sim isometria. Mas logo a seguir encontra-se no mesmo texto que o teto do crânio se alarga relativamente mais rápido do que o aumento em comprimento total do crânio. Segundo tais autores a alometria positiva da largura máxima da fenestra temporal dorsal (medida 9) teria sido o fator que teria determinado o maior alargamento do crânio dos rincossauros durante a filogenia, de maneira que a hipermorfose foi proposta como processo heterocrônico responsável. Entretanto, a medida que melhor representa o alargamento do teto da porção craniana propriamente dita é a largura posterior do crânio entre as margens laterais dos quadrados (medida 2), e não a largura máxima da fenestra temporal dorsal (medida 9), que desconsidera uma porção importante do osso esquamosal e todo o osso quadrado-jugal.

Na realidade, o que ocorreu no trabalho de Benton & Kirkpatrick (1989) foi uma avaliação equivocada dos processos heterocrônicos onde, com base em dados ontogenéticos eles tentaram estabelecer o processo heterocrônico responsável por tendências em grande escala (heterocronoclinais). O fato de o crânio dos rincossauros ter aumentado mais em largura do que em comprimento durante a filogenia, quando se compara as espécies do

Triássico inferior, médio e superior, não significa que durante a ontogenia esta medida deverá obrigatoriamente apresentar alometria positiva em relação ao comprimento.

Langer *et al.* (2000) definiram a aceleração como o provável processo heterocrônico relacionado ao aumento no número de filas de dentes laterais ao sulco maxilar principal, basicamente devido ao fato de este ter ocorrido em estágios posteriores do desenvolvimento em espécies de rincossauros mais derivados. A hipermorfose foi descartada porque, segundo eles, a área maxilar lateral já seria mais desenvolvida em juvenis de rincossauros derivados.

Entretanto, se a aceleração fosse o principal processo heterocrônico responsável pelo surgimento deste caractere, o tamanho dos dentes deveria ser igual (se não tivesse ocorrido associadamente uma aceleração na maturação sexual) ou menor (se tivesse ocorrido também aceleração na maturação sexual). Mas isto não é encontrado nos rincossauros, pois de maneira geral as espécies derivadas são maiores que as ancestrais. Efetivamente a aceleração é o único processo heterocrônico peramórfico que não poderia ter originado tal modificação. Torna-se então evidente que mais provavelmente o pré-deslocamento foi o responsável, pois o caractere surge em estágios iniciais do desenvolvimento; ou mesmo a hipermorfose, porque esta é, por definição, o processo peramórfico relacionado ao surgimento de estruturas novas.

Acerca da perda de estruturas dentárias maxilares (sulco medial e dentes linguais), Langer *et al.* (2000) descartaram a progênese e o pós-deslocamento como explicação e propuseram a neotenia como responsável pela perda das estruturas. Segundo os autores a progênese não poderia ser o processo envolvido devido ao fato de que os juvenis das espécies do Triássico superior já são mais derivados (pedomórficos) do que os juvenis das espécies do Triássico médio. Entretanto, isto não descarta a possibilidade da progênese ser a responsável por tal caractere, pois em processos pedomórficos os adultos descendentes apresentam caracteres dos juvenis ancestrais; de modo que o juvenil do descendente vai apresentar caracteres mais juvenilizados do que o juvenil do ancestral. Como a neotenia jamais leva à perda de estruturas e é a progênese que resulta em severa redução ou parada no desenvolvimento do descendente, esta é a hipótese mais provável, e não a neotenia, que deve ser descartada como hipótese explicativa para o desaparecimento ou tamanho reduzido de estruturas, para qualquer organismo. A neotenia é na realidade, o único processo pedomórfico onde o tamanho das estruturas no descendente em comparação às do ancestral é pelo menos igual (sem retardo na maturação sexual), ou é até maior (com retardo na maturação sexual).

Identificação dos processos heterocrônicos nos rincossauros

As modificações evolutivas em larga escala (heterocronoclinais) que ocorreram no crânio dos rincossauros desde a origem do grupo no Triássico inferior até sua extinção no Triássico superior, representam um padrão de mosaico heterocrônico, onde se encontram associados vários processos heterocrônicos, pedomórficos e peramórficos. Na realidade este padrão em mosaico é a regra na maioria se não em todos vertebrados, inclusive no homem. Neste, no crânio estão associados hipermorfose (crescimento corporal, aumento do volume cerebral e craniano), e neotenia (e. g., Gould, 1977; Shea, 1988; McKinney & McNamara, 1991) na condição juvenilizada do rosto.

Muitos dos processos e heterocronoclinais que foram encontrados são os mais usuais na evolução dos tetrápodes em geral. Vários aspectos dos mesmos são aqui discutidos, por um lado para esclarecer como os mesmos se manifestam nos rincossauros; mas também inversamente, porque a compreensão nos rincossauros permitiu um melhor entendimento dos processos e heterocronoclinais em vários vertebrados. Muitos trabalhos existem sobre grupos particulares de vertebrados, entre eles dinossauros, primatas, roedores e no próprio homem, mas em relação aos vertebrados como um todo os trabalhos são menos frequentes. Assim, são aqui discutidas principalmente a) heterocronia nos rincossauros, b) a heterocronia que se encontra nos rincossauros e se manifesta nos vertebrados em geral, bem como c) vários aspectos particulares dos próprios processos heterocrônicos, quanto a problemas de interpretação e de diferenciação dos mesmos nos vertebrados.

As modificações evolutivas que ocorreram no crânio dos rincossauros, bem como o presente nos demais vertebrados, são de dois tipos: 1) redução ou perda de estruturas e 2) aumento, complexificação ou surgimento de estruturas. Origem de novas estruturas (estruturas derivadas) está relacionada mais a modificações em estruturas ancestrais, do que propriamente estruturas realmente novas.

As pedomorfoclinais mais importantes identificadas na evolução do crânio dos rincossauros tiveram como processos responsáveis a progênese e a neotenia. Todas as estruturas reduzidas ou perdidas o foram como resultado da progênese: 1) perda do pós-parietal (ausente em todas as espécies de rincossauros), 2) perda dos dentes da pré-maxila e extremidade anterior do dentário (presentes somente em *Mesosuchus*; em *Howesia* a pré-maxila e a extremidade rostral do dentário não foram preservados; ausentes em todas as espécies de *Rhynchosaurus* e *Hyperodapedon*), 3) perda de todos os dentes palatais (nenhuma espécie de rincossauro possui dentes no pterigóide, enquanto que no palatino apenas

Mesosuchus e *Howesia* possuem; no vômer presentes somente em *Mesosuchus*; em *Howesia*, estrutura não preservada), 4) perda do tabular (ausente em todos os rincossauros), 5) perda do supratemporal (presente em *Mesosuchus*, *Howesia* e *Rhynchosaurus*; mas já ausente em *Hyperodapedon*), e 6) redução da barra temporal ventral (no Triássico inferior, *Mesosuchus* e *Howesia*). Posteriormente houve uma reversão no caráter, e a barra se tornou completa nas espécies do Triássico médio e superior.

Os ossos pós-parietal e tabular estão ausentes em todos os rincossauros, e eles não foram então perdidos durante a evolução do grupo, mas antes do seu surgimento. Na realidade a perda de ossos cranianos é algo geral, dos anfíbios em direção aos répteis, onde a redução máxima está nos cinodontes, e destes em direção aos mamíferos.

Isto significa que algumas das pedomorfoclinais são muito mais antigas do que o grupo dos rincossauros, e até do que os próprios répteis, porque já se iniciam nos peixes e anfíbios. Isto é, a juvenilização é uma tendência geral nos vertebrados.

Diferentemente dos dois ossos acima referidos, o supra-temporal foi perdido durante a evolução dos rincossauros. O mesmo acontece com a redução dentária (na pré-maxila e palato), o que também é uma tendência geral nos répteis, se os compararmos aos anfíbios.

Uma das mudanças mais significativas no crânio dos rincossauros foi a pré-maxila que se tornou curvada ventralmente, e que foi aqui interpretado como resultado da neotenia.

Foi este mosaico evolutivo que deu origem aos mais diversos grupos de répteis, alguns grupos perdendo certos ossos, outros grupos outros ossos, uns perdendo os dentes de certos ossos, outros os dentes de outros ossos. Completando o mosaico, as peramorfoclinais fizeram com que os diferentes grupos divergissem cada vez mais uns dos outros, embora todos preservassem alguns caracteres mais conservadores, as estruturas mais básicas dos répteis.

As peramorfoclinais mais importantes identificadas na evolução do crânio dos rincossauros tiveram como processos responsáveis a hipermorfose e a aceleração. No crânio dos rincossauros, todas as estruturas que surgiram ou que aumentaram em tamanho e complexidade durante a evolução foram interpretadas aqui como tendo sido resultado da hipermorfose: 1) fusionamento dos parietais (em todas as espécies de rincossauros; portanto um caráter do grupo), 2) fechamento do forame pineal (em todos os rincossauros exceto *Mesosuchus*, onde o forame está presente), 3) múltiplas fileiras de dentes marginais (em todas as espécies de rincossauros, exceto *Mesosuchus*, que possui uma única fileira de dentes na maxila), 4) barra temporal arredondada e espessada (todos os rincossauros exceto *Mesosuchus* e *Howesia*), 5) sínfise mandibular formada somente pelos ossos espleniais (todos rincossauros exceto *Mesosuchus*, onde é formada apenas pelos dentários; estrutura não preservada em

Howesia), 6) alargamento do crânio (nas espécies de *Hyperodapedon* do Triássico superior; todos os demais táxons analisados, *Mesosuchus*, *Howesia* e *Rhynchosaurus*, possuem o crânio mais longo do que largo), 7) alongamento do frontal (nas mais derivadas de *Rhynchosaurus* e *Hyperodapedon* o frontal é mais longo do que o parietal; enquanto que em *Mesosuchus* e *Howesia* o frontal é mais curto do que o parietal), 8) grande número de cristas no jugal (apenas em *Hyperodapedon*), 9) aumento na área do jugal (o jugal é menor que a maxila nos táxons do Triássico inferior *Mesosuchus* e *Howesia*; nas espécies do Triássico médio o tamanho do jugal é variável; *Rhynchosaurus articeps* possui o jugal menor que a maxila; enquanto que em *R. brodiei* e *R. spenceri* o jugal é maior que a maxila, assim como nas espécies de *Hyperodapedon*). Das mudanças evolutivas mais significativas que ocorreram no crânio dos rincossauros, somente a diminuição do parietal em comprimento foi interpretada como resultado da aceleração, pois a estrutura embora mais complexa, está reduzida em tamanho.

Caracteres heterocrônicos em Rhynchosauria

Dos vinte e dois caracteres elencados por Carroll (1991) acerca das modificações evolutivas que ocorreram no crânio dos rincossauros desde sua origem no Triássico inferior, até sua extinção no Triássico superior, nove foram considerados como tendo evoluído por processos pedomórficos e treze por processos peramórficos, caracterizando, desta forma, uma predominância de processos peramórficos na evolução do grupo. Entretanto, dos vinte e dois caracteres erigidos, três podem ser considerados de maior relevância na evolução dos Rhynchosauria, sendo que dois destes evoluíram por pedomorfose, enquanto que apenas um evoluiu por peramorfose. Para evitar repetições, são indicados os caracteres referidos por Carroll (1991) e a interpretação em termos heterocrônicos.

1) Pré-maxila curvada ventralmente. Caráter diagnóstico para Rhynchosauria, é tipicamente neotênico.

2) Perda dos dentes da pré-maxila e da extremidade anterior do dentário. Caráter tipicamente progênico.

3) Sínfise mandibular formada somente pelos espleniais. Se devido apenas à complexificação dos espleniais, seria possivelmente hipermórfico; mas é mais provável a redução progênica dos dentários.

Dos quatorze caracteres elencados por Benton (1983) acerca das modificações evolutivas que ocorreram no crânio dos rincossauros desde sua origem no Triássico inferior, até sua extinção no Triássico superior, cinco foram considerados como tendo evoluído por processos pedomórficos e sete por processos peramórficos (dois não puderam ser identificados do ponto de vista heterocrônico), caracterizando uma predominância de processos peramórficos na evolução do grupo. Entretanto, dos quatorze caracteres erigidos, três podem ser considerados de maior relevância na evolução dos Rhynchosauria, sendo dois pedomórficos e um peramórfico. Para evitar repetições, são indicados os caracteres referidos por Benton (1983) e a interpretação em termos heterocrônicos.

1) O crânio se torna mais largo do que longo. Mais provavelmente devido à hipermorfose; mas não se pode excluir pré-deslocamento.

2) Dois sulcos na maxila se tornam um sulco maior. Como toda perda de estruturas é provavelmente devido à progênese.

3) Simplificação dos dentes do dentário a uma fileira oclusal e uma lingual (última podendo estar ausente). Como toda perda de estruturas é provavelmente devido à progênese.

Os caracteres mais típicos no crânio dos rincossauros do Triássico superior são devidos à neotenia: a) pré-maxila curvada ventralmente (verticalizada); e b) pós-frontal na margem da fenestra temporal superior.

Alometria nos rincossauros do Estado do Rio Grande do Sul

Das medidas efetuadas nos crânios dos rincossauros, as mais importantes do ponto de vista do estudo alométrico são: o comprimento total do crânio na linha média (medida 1), a largura da região posterior do crânio entre as margens laterais dos quadrados (medida 2), e o comprimento máximo do rostrum (medida 11). Isto porque estas são as medidas que indicam mais acerca dos padrões de desenvolvimento do crânio durante a ontogenia.

O crânio se desenvolve a partir do mesênquima da região cefálica do embrião, bem como daquele presente nos arcos branquiais (e.g., Garcia & Fernández, 2001). O crânio pode ser dividido para fins de estudo em duas partes: o neurocrânio, a caixa craniana que envolve e protege o cérebro, e o viscerocrânio, que origina os ossos da face. O mesênquima condensado

que originará tanto o neurocrânio quanto o viscerocrânio sofrerá ossificação membranosa ou endocondral.

Tanto na análise que inclui o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus*, quanto na que os exclui, a largura da região posterior do crânio entre as margens laterais dos quadrados (medida 2) apresentou alometria negativa de maneira que durante a ontogenia o alongamento total do crânio foi maior do que o alargamento da região posterior (embora Benton, 1983 tenha sugerido que durante a filogenia do grupo o crânio se tornou mais largo do que longo).

O comprimento máximo do rostro (medida 11) apresentou alometria positiva, de maneira que, durante a ontogenia, o alongamento do rostro foi maior do que o alongamento total do crânio. Entretanto, durante a filogenia o rostro dos rincossauros sofreu uma redução devido à pedomorfose.

Classes de idades para os rincossauros do Estado do Rio Grande do Sul

Conforme apresentado na secção 7, o dendrograma da Figura 38 exclui o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus*, ou seja, inclui apenas os espécimes classificados como *Hyperodapedon*. O objetivo da exclusão dos táxons supracitados foi justamente a tentativa de estabelecimento de classes de idades, com base nos caracteres morfométricos cranianos elencados para os rincossauros do gênero *Hyperodapedon*. No dendrograma, três agrupamentos principais foram formados com base na análise estatística multivariada das 12 medidas efetuadas nos crânios de *Hyperodapedon* do Estado do Rio Grande do Sul. O componente principal 1 (CP1) representa o comprimento das estruturas, e explica 64,816% da variação presente nos 12 caracteres morfométricos da amostra. O agrupamento dos espécimes no dendrograma é resultado da interação entre todas as 12 medidas efetuadas nos crânios e reflete a multidimensionalidade de todas as variáveis avaliadas no estudo. Entretanto, como a maior parte da variabilidade morfológica presente na amostra foi explicada pelas medidas relacionadas ao comprimento de estruturas (medidas longitudinais nas Figuras 5 e 6), as interpretações partiram basicamente deste ponto.

Tendo como base o comprimento total do crânio, foi observado que o primeiro agrupamento é formado por espécimes com crânios de menor comprimento, apresentando uma média de 180,46 cm de comprimento craniano. O segundo agrupamento inclui os espécimes com comprimentos cranianos maiores, representados por uma média de 243,42 cm

de comprimento de crânio. O terceiro agrupamento está representado por indivíduos com comprimentos de crânios intermediários entre os dois grupos anteriores, com média de 234,42 cm. Desta forma, a análise estatística multivariada estabeleceu três agrupamentos que foram interpretados como três classes de idades, ou estágios de desenvolvimento ontogenético, para os rincossauros *Hyperodapedon* do Estado do Rio Grande do Sul. Nos quais os indivíduos classificados no grupo 1 foram denominados como juvenis, os do grupo 3 como adultos, e os do grupo 2 como pós-adultos.

Comparação entre o comprimento do rostro e da porção craniana propriamente dita

O rincossauro mais plesiomórfico do Triássico inferior, *Mesosuchus browni* possui um crânio com 85,77 mm de comprimento total, tendo o rostro 25,40 mm, enquanto a porção craniana propriamente dita tem 60,37 mm. A proporção entre porção craniana e rostro é de 2,37, ou seja, a porção craniana é 2,37 vezes mais longa do que o rostro.

No fóssil do segundo rincossauro do Triássico inferior, *Howesia browni*, não foi preservada a pré-maxila e apenas parte da maxila, de maneira que não é possível determinar nem o comprimento total do crânio nem do rostro. A porção craniana preservada mede 54,33 mm.

Para o Triássico médio, *Rhynchosaurus articeps* apresenta um crânio com 86,11 mm de comprimento total, tendo o rostro 28,04 mm, e a porção craniana 58,07 mm. A proporção entre porção craniana e rostro é de 2,07, em outras palavras, a porção craniana é 2,07 vezes mais longa do que o rostro.

Outra espécie do Triássico médio é *Rhynchosaurus brodiei*, com um crânio com 98,79 mm de comprimento total, tendo o rostro 26,56 mm, enquanto a porção craniana 72,23 mm. A proporção entre porção craniana e rostro é de 2,71, ou seja, a porção craniana é 2,71 vezes mais longa do que o rostro.

O rincossauro do Triássico superior, *Hyperodapedon gordonii*, apresenta um crânio com 180,46 mm de comprimento total, tendo o rostro 40,54 mm, enquanto a porção craniana tem 139,92 mm. A proporção entre porção craniana e rostro é de 3,45, em outros termos, a porção craniana é 3,45 vezes mais longa do que o rostro.

Com base nas proporções destes crânios, pode-se então observar que durante a evolução dos Rhynchosauria, desde sua origem (Triássico inferior) até sua extinção (Triássico superior), o rostro sofreu uma redução relativa no comprimento quando comparado à porção

craniana propriamente dita. Mas, ao mesmo tempo houve um grande aumento nas proporções de todo o crânio. Desta forma houve uma pedomorfoclinal por neotenia no rostro, pois a estrutura é mais simples, mas maior (em termos absolutos) em espécies do Triássico superior quando comparadas às espécies do Triássico inferior. Em termos absolutos o rostro aumentou de tamanho, porque o crânio das espécies mais derivadas é significativamente maior do que o das espécies mais basais; mas em termos de relação entre a porção craniana e o rostro ocorreu uma redução do último.

Entretanto, aqui deve ser feita uma observação, quanto aos limites da metodologia de medição do crânio, no que diz respeito ao rostro. Na realidade, devido à verticalização das pré-maxilas, grande parte do rostro, ou a parte verticalizada não está incluída da análise quando se mede o comprimento da estrutura (tanto em vista dorsal quanto lateral). É como se as pré-maxilas, tendo ultrapassado o limite anterior da mandíbula, curvam-se ventralmente, formando uma espécie de “bico”. Isto implica que, durante a medição, o comprimento da pré-maxila realmente não reflete as dimensões reais do osso, por ele estar recurvado ventralmente. O mesmo, em grau menor, acontece com muitos tecodontes e dinossauros.

Este encurvamento ventral da pré-maxila é do maior interesse porque sugere a presença de outras modificações. A verticalização das pré-maxilas pode relacionar-se à redução por pedomorfose da mandíbula (em especial do dentário) quando comparada ao rostro como um todo, em função principalmente das pré-maxilas. O encurtamento da mandíbula, principalmente do dentário, teria sido também o que levou a que a sínfise fosse formada apenas pelos espleniais, sem a participação dos dentários. A curvatura em sentido ventral da pré-maxila em rincossauros, observado em espécies do Triássico médio e superior, também é encontrada em duas espécies de “tecodontes” Ornithosuchidae do Triássico superior da América do Sul, *Venaticosuchus rusconii* e *Riojasuchus tenuisiceps*. Entretanto, nestes os dentes da pré-maxila estão ainda presentes, enquanto que em rincossauros mais derivados estas estruturas desapareceram, embora estivessem presentes em rincossauros do Triássico inferior. Nestas duas espécies de “tecodontes” a verticalização da pré-maxila também parece estar relacionada a uma maior redução (devido à pedomorfose) da mandíbula. O “bico” dos rincossauros foi o que, erroneamente, levou a interpretar-se os esfenodontídeos como um “Rhynchosauria”. Posteriormente constatou-se que o “bico” dos esfenodontídeos como *Sphenodon punctatus* são realmente dentes pré-maxilares e não um osso pré-maxila encurvado, como nos rincossauros.

Então, como se pode depreender dos dados dos rincossauros e “tecodontes”, pode-se hipotetizar que primeiro teria havido uma redução no comprimento da mandíbula, pelo

encurtamento do dentário, depois um encurvamento ventral da pré-maxila e finalmente a perda de dentes pré-maxilares, originando uma espécie de “bico”, como nos rincossauros do Triássico superior do Rio Grande do Sul. Uma modificação aparentemente simples, o encurtamento do dentário teria levado neste caso a duas modificações muito especiais nos rincossauros: a) sínfise mandibular formada apenas pelos espleniais, sem participação dos dentários, e b) pré-maxila encurtada mas verticalizada, formando o característico “bico”.

O mosaico, do Triássico inferior ao Triássico superior

Como já referido anteriormente, a análise destes caracteres do ponto de vista heterocrônico evidencia em primeiro lugar que a evolução do crânio dos rincossauros, desde o Triássico inferior até o superior, é caracterizada por um padrão em mosaico. Como em todos os vertebrados, sem exceção, as heterocronoclinais são também aqui pedomórficas (pedomorfoclinais) por um lado, e peramórficas (peramorfoclinais) por outro. Enquanto que as peramorfoclinais podem ser todas devidas à hiperomorfose (com exceção de algumas poucas devidas à aceleração), como é o mais usual em vertebrados, as pedomorfoclinais são com certeza pelo menos devidas à progênese, e à neotenia. Esta última sendo responsável pelos caracteres mais especiais dos rincossauros.

8.3. HETEROCRONIA NOS VERTEBRADOS

Os problemas de algumas interpretações

Vários são os enganos nas interpretações do papel de cada processo na evolução dos rincossauros, e dos vertebrados em geral. Alguns processos foram mal interpretados em conta de sua importância relativa para gerar novidades; mas houve igualmente problemas no entendimento do significado, bem como na aplicação do nome aos processos. Outros problemas são relacionados ao material em si, e o principal destes é relacionado ao que se tem chamado de “falta de séries ontogênicas”, que pode ser algo menos significativo do que se crê. Problemas de fossilização são usuais nos vertebrados triássicos do Rio Grande do Sul; e a

falta de estudos pós-cranianos é a regra geral para muitos vertebrados fósseis. Estes dois últimos itens têm dificultado os estudos nos rincossauros.

Os nomes dos processos

De todos os enganos nos termos heterocrônicos o mais frequente se relaciona com “neotenia”. Muitos utilizam este termo com um significado muito antigo; outros como um sinônimo de “pedomorfose”, sendo assim aplicado inclusive para casos de progênese, um processo completamente distinto. Casos de neotenia em vertebrados não são tão frequentes quanto são encontrados na literatura. Muitos caracteres na evolução dos vertebrados são de simplificação ou juvenilização de estruturas, mas a imensa maioria dos casos é devido à progênese. Neotenia e progênese são, felizmente, dois dos “processos” mais facilmente distinguíveis: estruturas perdidas ou reduzidas em tamanho nunca o serão por neotenia; porque nesta a estrutura tem apenas uma forma juvenil, enquanto que o tamanho é o do ancestral ou ainda maior. O melhor procedimento é, em não se conseguindo distinguir os possíveis processos, referir aos mesmos como casos de pedomorfose, sem indicar o processo.

Processos mal identificados

Uma interpretação também discutível está em Schoch (1995), entre outros autores. Ele supõe o surgimento de presas menores, e de redução de fileiras de dentes em *Dendrerpeton* como devidos à neotenia. Como a neotenia é o único processo heterocrônico pedomórfico no qual o tamanho das estruturas no descendente em comparação com o ancestral é, necessariamente, sempre igual, ou até maior do que no ancestral, o caso acima não pode ser devido à neotenia, e mais provavelmente está relacionado à progênese.

Enganos são também em relação a processos menos frequentes, mas que, paradoxalmente, podem ser facilmente identificados. Milner (1990) sugeriu a aceleração como o processo heterocrônico responsável pelo grande tamanho corporal dos Eryopoidea (anfíbios temnospôndilos do Carbonífero). Todavia, há aqui novamente um engano na identificação do processo. Na aceleração o caractere se desenvolve com uma taxa mais acelerada durante a ontogenia; de modo que ele será sempre mais complexo, mas seu tamanho será igual ou menor, nunca maior do que no ancestral. Grande crescimento corporal é de regra

devido à hipermorfose. Problemas em relação aos rincossauros encontrados nos trabalhos de Benton & Kirkpatrick (1989) e Langer *et al.* (2000) já foram tratados anteriormente.

Tamanho: peramorfose ou pedomorfose? Hipermorfose ou neotenia?

Um erro frequente nas interpretações em termos heterocrônicos, é o de que toda estrutura maior no descendente do que no ancestral deva ser peramorfose. O processo que deu origem aos aspectos mais bizarros dos rincossauros foi precisamente a neotenia, um processo pedomórfico: forma juvenilizada, mas de tamanho maior do que aquele dos ancestrais. Graças a ela, os rincossauros basais que tinham uma forma craniana comum de répteis mais conservadores, chegaram no Triássico superior a uma forma craniana entre as mais bizarras de todas.

A neotenia, como já foi visto, também é confundida com a progênese. Em ambas, o que permite distinguir os processos é a forma da estrutura em questão; não seu tamanho. Na neotenia a estrutura está por definição sempre presente, pelo que praticamente todos os casos de desaparecimento de estruturas são devidos à progênese; mas nunca à neotenia.

Na hipermorfose a estrutura é mais complexa, e na neotenia a estrutura pode estar aumentada em tamanho, mas nunca será mais complexa. Em ambos os processos o tamanho pode ser maior do que no ancestral, mas apenas no primeiro a estrutura é mais complexa; enquanto que na neotenia a estrutura está juvenilizada, isto é simplificada, embora possa ser maior do que no ancestral.

Heterocronia e longo tempo evolutivo

Pough *et al.* (1999), embora reconhecendo a importância da heterocronia dos vertebrados, salientam a necessidade de um longo intervalo de tempo para que as modificações evolutivas ocorram. Não há razão alguma para acreditar-se que modificações heterocrônicas não possam se dar ao longo do tempo, gradualmente; mas a questão é se elas têm que ser necessariamente graduais. Na realidade, ativação e desativação gênicas (Jablonka & Lamb, 1995) poderiam dar origem a “grandes novidades”. Quando consideramos o esqueleto estas novidades não são tão grandes assim. Simples alterações no tempo do desenvolvimento de alguns ossos podem resultar em estruturas muito distintas, e que são

consideradas diagnósticas em nível genérico. Por exemplo, se um dente braquiodonte cresce um certo tempo a mais ele se torna um dente mesodonte, e se cresce ainda mais ele se torna um dente hipsodonte e finalmente um hipselodonte, de crescimento ao longo de toda a vida. Tais alterações relativamente simples no crescimento levam a significativas diferenças morfológicas, as quais podem representar as mudanças de toda uma família de mamíferos ao longo de vários milhões de anos. Várias são as possibilidades em termos de tempos heterocrônicos. Pequenas modificações durante estágios precoces da ontogenia, resultam em enormes diferenças morfológicas, através do cenário epigenético (Waddington, 1975); as quais podem ser desencadeadas como respostas a solicitações ambientais (Ho & Saunders, 1979), ou modificações ambientais. Sendo respostas a solicitações ambientais, elas podem surgir em populações inteiras e não apenas em alguns poucos indivíduos, como os “monstros esperançosos” de Goldschmidt (1940). Novas espécies com morfologia bastante distinta daquela de seus ancestrais podem surgir através de processos que atuem nos estágios iniciais do desenvolvimento, alterando a taxa ou o tempo de duração de eventos ou processos relacionados à maturação sexual e somática. Tal é o caso da origem dos vertebrados por pedomorfose (por progênese), a partir de uma larva de um tunicado que não sofreu metamorfose e se manteve livre natante por toda sua vida. As morfologias “bastante distintas”, não são tão grandes, em nível de espécies e mesmo gêneros. Nos vertebrados, espécies de um mesmo gênero (e gêneros de uma mesma família) se distinguem pelo tamanho, por um rosto mais curto (ou mais longo), por dentes algo maiores (ou menores), e por vezes mais complexos (ou mais simples). Mas não há entre eles nenhuma diferença maior do que estas, que são devidas todas elas a pequenas diferenças no *timing* e nas taxas do desenvolvimento.

8.4. HETEROCRONIA E O MEIO AMBIENTE

Heterocronia e epigênese

Após o reconhecimento das modificações ao longo da evolução dos rincossauros como relacionadas às diferentes heterocronoclinais, pode-se questionar os por quês: “por que tais modificações heterocrônicas no fenótipo acontecem? Por que ao longo do tempo geológico e em todos os organismos houve sempre simplificação de umas e complexificação de outras

estruturas?” Estas questões estão um pouco além do escopo deste trabalho, mas uns poucos pontos podem ser discutidos.

Explicações podem tomar uma forma neodarwinista e uma forma mais “lamarckista”. Pode-se hipotetizar mutações ao acaso, sobre as quais agiria a seleção natural, preservando as modificações mais favoráveis, sempre que houvesse mudança ambiental. A segunda é uma abordagem epigenética, aos moldes propostos por Waddington (1975). Se se puder hipotetizar uma flexibilidade genotípica que permita uma série de respostas alternativas, de acordo com as solicitações do meio ambiente (Ho & Saunders, 1979), os fenótipos resultantes (“A” até “D”) podem ir desde um pico adaptativo até a inviabilidade e a extinção.

Os “processos” heterocrônicos, que usualmente são parte de heterocronoclinais parecem mais compatíveis com a segunda hipótese, porque de outro modo teríamos que supor tendências evolutivas, não suportadas pela teoria sintética. As respostas às solicitações ambientais são canalizadas, aprofundadas, e depois de um certo tempo finalmente fixadas (nem sempre, porque de outro modo não mais haveria mudanças evolutivas; Waddington, 1975). A fixação poderia ser devida à seleção de genes reguladores que dessem a resposta mais adequada às solicitações ambientais (ver também Jablonka & Lamb, 1995).

Os proboscídeos são modelos interessantíssimos para vertebrados de grande porte, não apenas mamíferos. Na sua evolução desde o Eoceno, houve uma tendência ao crescimento corporal e cerebral, nos molares e do segundo incisivo superior (as presas). Paralelamente, os demais incisivos, os caninos e todos os pré-molares foram perdidos por progênese. O rosto, diferentemente cresceu, mas tendeu a preservar a forma juvenilizada ancestral, portanto evidentemente por neotenia. Aparentemente esta foi uma tendência vantajosa por muito tempo, mas não mais o é hoje, e o grupo tende progressivamente à extinção.

Quase todas estas modificações são encontradas na evolução dos rincossauros. Hipermorfose corporal e craniana (mas não cerebral); e aumento em certas séries dentárias. Paralelamente houve uma progênese com perda de muitos dentes: os palatais, os da pré-maxila e os do dentário. Além destes, também houve modificações neotênicas no rosto, que originaram os caracteres mais diagnósticos dos rincossauros. Após um longo tempo que a peramorfoclinal foi fixada, o grande tamanho deixou de ser adaptativo para os rincossauros, como deixou de sê-lo para os proboscídeos. Possivelmente em função de alguma mudança ambiental significativa, e do grau de especialização. A hipermorfose, e a consequente peramorfoclinal os tornaram então animais extremamente especializados, com alongamento do tempo de geração, redução no número de crias, e redução da diversidade genotípica. Esta última é a razão pela qual os grandes organismos tendem à extinção (“regra de Cope”;

Edward Drinker Cope; ver também Ferigolo, 1999). Alguns autores entendem que devam haver significativas “vantagens em ser grande”: redução ou ausência de predadores, maior eficiência na caça, maior eficiência térmica, maior inteligência (mamíferos), e maior tempo de vida. Todos estes caracteres são evidentemente hipermórficos, mas a progressiva redução na diversidade genotípica jamais será uma vantagem; e tem seu aspecto mais deletério na restrita possibilidade de desenvolver resistência e imunidade aos patógenos (Ferigolo, 1999).

Por um certo tempo pode ter sido vantajoso aos rincossauros crescerem como uma resposta (adaptativa) ao meio ambiente (e.g., alta taxa de oxigênio atmosférico). A especialização e a redução na diversidade genotípica podem ter sido determinantes na sua extinção. Os rincossauros, como os vertebrados hipermórficos em geral, não deram origem a nenhum outro grupo.

8.5. HETEROCRONIA E GRADUALISMO

Conforme o apresentado na secção 1 considera-se aqui que a ação dos processos heterocrônicos podem resultar em modificações graduais, mas nem sempre; pelo que então, não necessariamente o registro fóssil representa vestígios imperfeitos de uma história lenta e gradual. A heterocronia permite propor hipóteses evolutivas que incluem “saltos”, sem macromutações ou rearranjos cromossômicos. Era do entendimento de Gould (1977) que a “neotenia” seria um processo importante na macroevolução porque fornece uma das poucas justificativas darwinianas para transições evolutivas simples e rápidas, provendo grandes mudanças na morfologia sem grande reorganização genética. Gould (1977) se referiu à juvenilização como uma fuga à especialização. Mas no caso particular da progênese há algo mais. Ela leva ao surgimento de grupos completamente novos, como aconteceu com os mamíferos a partir dos cinodontes, dos dinossauros a partir dos arcossauros basais (“tecodontes”), e das aves a partir dos dinossauros (Ferigolo, 1999). Por outro lado, alterações graduais por hipermorfose podem levar ao gigantismo e à extinção (Ferigolo, 1999).

Assim, tanto modificações graduais quanto modificações maiores e sem intermediários, ambas poderiam resultar de processos heterocrônicos.

Em termos evolutivos, se se entender que as modificações surgem durante o desenvolvimento, desde as variações até o surgimento de grupos novos por um lado e a extinção de outros por outro lado, podem resultar de simples diferenças no *timing*, ou na taxa de desenvolvimento. Uma peramorfoclinal por hipermorfose pode ser a responsável por

muitas extinções, pelo menos em vertebrados; enquanto que pedomorfoclinais por progênese podem levar a novos grupos, como já referido anteriormente. A ação diferencial dos processos sobre os diferentes indivíduos de uma mesma espécie resulta nas variações intra-específicas. A recapitulação de estágios ontogenéticos há muito abandonados por um grupo, podem levar ao surgimento de muitas anomalias, desde comunicações inter-atriais e inter-ventriculares (homem) no coração, ao desenvolvimento de costelas cervicais (homem e mamíferos em geral), e mesmo de caracteres de “peixes”, como as fístulas branquiais.

8.6. MODIFICAÇÕES ESTRUTURAIS

As modificações estruturais no esqueleto dos rincossauros e outros tetrápodes são aqui discutidas, para esclarecer a ação da heterocronia ao longo da evolução. Algumas delas são particularmente interessantes para o entendimento dos padrões.

Redução e perda de estruturas

Várias estruturas ósseas foram perdidas nos rincossauros, entre elas o osso supra-temporal, além do tabular e do pós-parietal, já perdidos desde os primeiros rincossauros. A perda de estruturas cranianas é talvez o aspecto mais comum na evolução dos vertebrados, no que diz respeito ao esqueleto, mas não ocorre tão frequentemente em outras partes do esqueleto. Igualmente é parte da evolução dos vertebrados uma tendência à redução do número de dentes e no número de ossos com dentes (vômer, palatino, maxila, dentário, etc.). Isto é precisamente o que se encontra nos rincossauros, que corroboram uma vez mais a importância de tais pedomorfoclinais nos vertebrados em geral. Tanto nos ossos quanto nos dentes, todas estas simplificações são devidas à progênese. Redução de estruturas podem estar associadas a fusionamentos de ossos ou ao fechamento de forames.

A sínfise mandibular

A morfologia muito especial da sínfise dos rincossauros, onde os dentários não participam, poder-se-ia dever em primeiro lugar a uma peramorfose dos espleniais, que

crescendo anteriormente teriam excluído os dentários da articulação. Isto todavia implicaria um crescimento destes ossos em um grau maior do que o do crescimento dos dentários. Ou, inversamente, que estes tenham sido reduzidos, uma pedomorfose. Em função de outros caracteres, como o encurvamento ventral da pré-maxila, uma estrutura neotênica, esta segunda hipótese parece a mais provável; e é corroborada pela espécie do Triássico inferior *Mesosuchus browni*, na qual a sínfise é formada apenas pelos dentários, a morfologia usual para vertebrados em geral.

Já no Triássico médio os dentários estariam reduzidos, precisamente quando surge o encurtamento neotênico do rosto, que se torna curvado ventralmente e verticalizado. É então no Triássico médio que surgem dois dos caracteres mais típicos dos rincossauros, o “bico” e a sínfise sem os dentários.

Fusionamentos ósseos

Também este estado de caráter é frequente em vertebrados, e está presente nos rincossauros. Fusionamentos ocorrem por “maturação óssea”, e aqueles entre ossos nasais, frontais e parietais são caracteres diagnósticos de muitas ordens de répteis; enquanto que em outras tais fusionamentos tipicamente não ocorrem, mesmo em fase senil. Mas há outros tipos de fusionamentos (ou sua falta), relacionados à heterocronia. Eles são encontrados com frequência em estruturas juvenilizadas, pouco desenvolvidas. Paradoxalmente, os fusionamentos por sua vez originam estruturas muito complexas no esqueleto dos vertebrados. Vários destes fusionamentos são encontrados na coluna vertebral, dando origem a particularidades de diversos grupos, nas diferentes regiões da coluna (e.g., vértebras cervicais dos mamíferos). Falta de fusionamentos normais, por sua vez dão origem a, desde achados ocasionais, como costelas lombares, até anomalias mais ou menos severas, como costela cervical (no homem e em mamíferos).

Fechamento de forames

Muitas estruturas são mal compreendidas e inclusive muitos erros são cometidos em relação a caracteres deste tipo, e a presença ou não de forame pineal (ou parietal) é um deles. A maioria dos grupos recentes não mais possui tal forame para o olho pineal, cuja presença

era a regra até o Permiano. O forame pineal está presente somente em *Mesosuchus browni*, e seu desaparecimento nos rincossauros posteriores é interpretado como peramórfico. A natureza heterocrônica do caráter está no fato de que alguns grupos apresentam o forame apenas em uma fase juvenil, mas o perdem na maturidade. Entre os sinápsidas do Rio Grande do Sul nos dicinodontes adultos ele ainda está presente, mas nos cinodontes ele só é encontrado em estágio juvenil, estando ausente nos indivíduos adultos. Dentre os répteis viventes, apenas *Sphenodon punctatus* (a tuatara), o réptil mais plesiomórfico do mundo, é o único a apresentar o forame, além do olho pineal funcional.

Um caso interessante de fechamento do forame pineal é encontrado na origem dos tetrápodes. Em *Eusthenopteron* adultos e na maioria dos osteolepiformes na área do forame há várias lâminas ósseas ao redor do pequeno forame pineal; enquanto que nos tetrápodes o forame é grande e simples, sem as lâminas, ou ossos pineais. Esta perda também pedomórfica, poderia ser a explicação para o forame grande nos tetrápodes; e para a presença do forame apenas em juvenis de alguns grupos (e.g., cinodontes). Nestes, novas ossificações, posteriores, poderiam levar ao fechamento do forame.

8.7. HIPERMORFOSE: O PROCESSO PERAMÓRFICO MAIS FREQUENTE

Aumento de área ou volume, alongamento, alargamento de ossos individuais, são todas modificações comumente devidas à hipermorfose. Exceção da maior importância são os casos de neotenia, onde as estruturas podem ser maiores do que no ancestral e então mal interpretadas como hipermórficas. Contrariamente à tendência na redução de ossos cranianos, outras estruturas do esqueleto tendem a se tornar mais complexas, como acontece com os ossos dos membros, pelas adaptações na locomoção, e como consequência da diferenciação muscular. É o caso dos processos ósseos (tuberosidades, tubérculos, etc.), para origem e fixação muscular, que se desenvolvem e complexificam desde os anfíbios até os mamíferos. Estudos detalhados em relação ao pós-crânio dos rincossauros ainda estão por serem feitos, sendo pouco conhecidos nas diferentes espécies. Materiais mais raros são representados apenas por crânios ou partes destes, sem pós-crânio associado.

Igualmente contrária à tendência geral na redução dos dentes e ossos portadores de dentes, em muitos grupos de vertebrados acontece uma tendência ao aumento no número de dentes, principalmente no osso maxilar. Aumento no número de dentes ou de fileiras dentárias, são devidas à hipermorfose nos vertebrados em geral, o que também é o caso da

complexificação dentária progressiva que se observa nos mamíferos, e vários grupos de répteis e dinossauros.

Os côndilos occipitais

A evolução dos côndilos occipitais do crânio é frequentemente mal compreendida, em função principalmente de que se considerava um côndilo único mais simples do que côndilos duplos, que são efetivamente os mais simples. Em muitos anfíbios os côndilos são duplos, porque o osso basioccipital não se interpõe entre os ossos exoccipitais. Nos répteis em geral o basioccipital cresce posteriormente, formando com os exoccipitais um côndilo único, mas que é agora uma estrutura mais complexa do que côndilos duplos (apenas dois exoccipitais). Côndilos duplos reaparecem novamente nos cinodontes não mamalianos, por pedomorfose do basioccipital, que novamente deixa de se interpor entre os exoccipitais. Embora uma estrutura mais simples do que um côndilo único, os côndilos duplos são usualmente considerados mais derivados por serem caráter de cinodontes. Nos rincossauros, um caso inusual ocorre, entre todos os vertebrados: o caráter plesiomórfico é representado por um côndilo único, mas agora formado somente pelo basioccipital, e não pelos exoccipitais juntamente com o basioccipital. O estado derivado é aquele quando os exoccipitais vêm a unir lateralmente ao basioccipital.

Que os rincossauros mais antigos tenham apenas o basioccipital no seu côndilo é algo tão inusual que tal anatomia deverá ser reexaminada com mais detalhe. Se se confirmar tal forma, estes serão os côndilos mais simples dentre todos os tetrápodes, incluindo os anfíbios. Sua origem mais provável parece ser a de que derive de um côndilo mais complexo, por pedomorfose dos exoccipitais, que reduzidos deixariam de participar na formação do côndilo; agora formado apenas pelo basioccipital. Nestas circunstâncias, o côndilo dos rincossauros do Triássico médio e superior seria um caso de reversão de caráter, pela volta da participação dos exoccipitais no côndilo.

8.8. O MOSAICO HETEROCRÔNICO

A forma craniana bizarra

Como era de se esperar, foi encontrado um mosaico de caracteres heterocrônicos na evolução dos rincossauros, principalmente tendo por base o estudo do crânio. Foram predominantes as alterações peramórficas por hipermorfose, como é usual em vertebrados de médio a grande porte. Portanto, os achados nos rincossauros vieram uma vez mais a corroborar a importância da hipermorfose na evolução dos vertebrados (principalmente répteis, mamíferos, dinossauros e aves).

O segundo “processo” em importância, considerando-se sua frequência, foi a progênese. Enquanto a hipermorfose levou ao crescimento corporal do grupo, do Triássico inferior ao superior, a progênese levou às modificações pedomórficas que distinguem sensivelmente em termos morfológicos os representantes do Triássico inferior daqueles do Triássico superior.

Mas o que levou às formas bizarras dos rincossauros do Triássico superior não foi nem a hipermorfose nem a progênese. Foi sim a neotenia: enquanto que o crânio crescia como um todo, o rosto, principalmente a pré-maxila, mudou radicalmente sua forma, tornando-se verticalizada, por ter preservado uma forma juvenil.

Novamente aqui os rincossauros anteciparam em quase duzentos milhões de anos uma modificação heterocrônica que levou os proboscídeos às suas formas aberrantes: 1 - crescimento corporal e craniano (hipermorfose), 2 - redução dentária (progênese) e 3 - encurtamento notável dos ossos da face (neotenia).

Reversão de processos

Complexificando ainda mais o mosaico evolutivo está a eventual reversão de certos processos, felizmente em apenas algumas estruturas. Reversões não são alguma espécie de volta exatamente ao padrão plesiomórfico. Normalmente as estruturas que reaparecem o fazem de modo algo distinto daquele de um ancestral remoto. Exemplo é a paleognatia encontrada em algumas aves, a qual é realmente secundária à neognatia. Nos rincossauros do Triássico inferior a barra temporal é incompleta por pedomorfose, quando comparada aos diápsidas mais antigos relacionados aos rincossauros. Todavia, no Triássico médio e superior,

a barra temporal ventral dos rincossauros é completa novamente, como naqueles diápsidas ancestrais. Deste modo, uma modificação possivelmente por progênese (redução da barra), foi invertida no Triássico médio, talvez por hipermorfose.

8.9. O PAPEL DOS PROCESSOS HETEROCRÔNICOS NA EVOLUÇÃO DOS VERTEBRADOS

O papel da neotenia

Como referido antes, a neotenia não sendo responsável pela perda de estruturas como a progênese, nem ao progressivo crescimento, foi o que levou aos caracteres tão peculiares dos rincossauros, principalmente do Triássico superior. Um crânio fortemente triangular foi por um lado devido à hipermorfose, mas o rostro verticalizado e encurtado se deveu à neotenia. Outros arcossauros como os Ornithosuchidae do Triássico superior, *Venaticosuchus rusconii* e *Riojasuchus tenuisiceps*, também apresentam uma pré-maxila recurvada ventralmente, algo verticalizada, embora ainda com a dentição pré-maxilar. Muitos outros arcossauros apresentam tal encurvamento e verticalização, inclusive muitos dinossauros. Nenhum deles, todavia, apresentou perda dos dentes e formação de um “bico”. De modo que os rincossauros representam o grau extremo do processo, que se esboça mais discretamente, até em formas cretáceas de dinossauros.

O papel da Progênese

Progênese, junto com neotenia, mas em menor grau que esta, são os dois principais “processos” pedomórficos nos vertebrados. O principal é a progênese, graças à qual principalmente os animais podem “fugir à especialização” (Gould, 1977), mas muito mais do que isto. A progênese pode levar à origem de novos grupos pedomórficos. Os dinossauros se originaram de arcossauros basais juvenilizados; as aves de dinossauros juvenilizados; e cinodontes não mamalianos juvenilizados originaram os mamíferos. Ver fusionamentos acima.

O papel da Hipermorfose

A hipermorfose leva à especialização, mas é um erro considerá-la como a principal responsável pela “evolução” dos vertebrados (e outros grupos). Animais e plantas hipermórficos são o que se considera “fim de linha evolutiva”, pelo já discutido anteriormente: 1 - excessiva especialização, 2 - longo tempo de geração, 3 - retardo na maturação sexual, 4 - redução no número de crias, o que implica em 5 - baixa diversidade genotípica. Nos mamíferos pelo menos inclui alongamento do tempo dos cuidados maternos e uma complexa estrutura social. Enquanto que uma pedomorfocline por progênese pode levar ao surgimento de novos grupos como referido acima, uma peramorfocline por hipermorfose tende a levar à extinção.

As “vantagens” são apontadas pelos autores que tendem a enfatizar o papel adaptativo dos caracteres; basicamente: 1 - redução nos predadores; 2 - maior habilidade para predação; e 3 - maior flexibilidade térmica; caracteres estes encontrados em grandes mamíferos. As “desvantagens” incluem a pior possível: reduzida diversidade genotípica.

8.10. HETEROCRONIA: ASPECTOS EPISTEMOLÓGICOS

Certas críticas objetam que a heterocronia “explicaria tudo”; mas a rigor esta questão tem uma superficialidade popperiana. Popper (1974) sugeriu que uma hipótese que explicasse tudo não seria científica, porque não poderia ser falseada; onde ele incluiu a psicanálise e até o próprio neodarwinismo (“programa metafísico de pesquisa”; Popper, 1975; 1977). Todavia, a heterocronia não se propõe a “explicar tudo”, porque é da sua natureza ser apenas um recurso teórico para auxiliar no reconhecimento de padrões das estruturas, de suas modificações ao longo do tempo, e das possíveis relações entre tais padrões. Neste sentido ela não é uma teoria científica, mas mais propriamente um método de investigação, ligado necessariamente a teorias sobre ontogenia, filogenia, e a abordagens epigenéticas, além das próprias teorias evolutivas. Os assim chamados “processos” são padrões a serem reconhecidos, os quais são realmente devidos a, estes sim, processos ou mecanismos genéticos, genes reguladores, e genes heterocrônicos.

Todos os padrões cranianos dos rincossauros puderam ser interpretados em termos de processos heterocrônicos. Mas isto não é absolutamente um “explicar tudo”. Teorias sobre

desenvolvimento devem se propor a explicar as ontogenias, mas são necessariamente científicas. É neste contexto que a heterocronia se insere: reconhecimento dos distintos padrões resultantes da ontogenia e das modificações sofridas; em termos do *timing* e das taxas do desenvolvimento. Em relação a cada estrutura individual, a ontogenia é antecipada ou postergada, encurtada ou alongada, entre ancestral e descendente. Isto porque não há a rigor novidades estruturais no esqueleto dos vertebrados, nem em outros sistemas; todas as “novidades” sendo realmente modificações sobre estruturas mais antigas. Ossos da suspensão crânio-mandibular vêm a se tornar ossículos do ouvido médio, uma grande novidade evolutiva, mas no fundo um rearranjo de estruturas mais antigas. O espiráculo se transforma na tuba auditiva e nas cavidades do ouvido médio. O hiomandibular, um osso da suspensão crânio-mandibular nos peixes, é incorporado como columela (estribo), o primeiro ossículo do ouvido médio. Quadrado e articular, ossos da articulação crânio-mandibular nos cinodontes, são juvenilizados e incorporados como os dois ossos seguintes (bigorna e martelo) na cadeia triossicular do ouvido médio dos mamíferos.

Estudos heterocrônicos devem ser entendidos como em todas as áreas científicas: apenas como hipóteses de trabalho, a serem testadas e reformuladas. Muitas vezes não se pode “decidir” entre uma hipótese ou outra, até em função dos futuros novos aprofundamentos, e o desenvolvimento da metodologia. Então, como na ciência em geral, deve-se propor a hipótese mais provável ou mais econômica, para embasar estudos futuros e assim permitir os respectivos testes.

9. CONCLUSÕES

9.1. PROBLEMAS

- 1) Os “processos” heterocrônicos são realmente padrões fenotípicos a serem reconhecidos, os quais estes sim são devidos a mecanismos genéticos;
- 2) o termo “neotenia” tem sido utilizado para significar “pedomorfose”, que mais frequentemente se deve à progênese;
- 3) nos rincossauros e em vertebrados em geral os enganos mais usuais se referem ao termo neotenia: ou a) utilizado como sinônimo de pedomorfose, ou b) no lugar de progênese; c) nunca tendo sido considerado como responsável pelas radicais modificações no rosto; d) atribuir à hiperomorfose casos de aceleração; e e) à hiperomorfose casos de neotenia.
- 4) quando houver maior dificuldade na identificação do processo, o mais adequado é considerar tais casos como “pedomorfose” ou “peramorfose” apenas.

9.2. PROCESSOS HETEROCRÔNICOS NOS RINCOSSAUROS ESTUDADOS

- 1) A evolução dos Rhynchosauria apresenta um mosaico heterocrônico de caracteres cranianos, resultado de processos pedomórficos (progênese e neotenia) e peramórficos (hiperomorfose e aceleração);
- 2) durante a evolução dos Rhynchosauria, do Triássico inferior ao superior, o rosto sofreu uma significativa modificação na forma, se comparado à porção craniana propriamente dita, numa pedomorfoclinal por neotenia;
- 3) na comparação entre as espécies de Rhynchosauria do Triássico inferior, médio e superior, é evidente uma peramorfoclinal principalmente devido à hiperomorfose;

- 4) houve uma predominância da peramorfose sobre a pedomorfose e das heterocronoclinais correspondentes, principalmente por hiperamorfose;
- 5) todavia, dos seis caracteres morfológicos cranianos mais relevantes, quatro se deveram a processos pedomórficos: pré-maxila curvada ventralmente; perda dos dentes da pré-maxila e extremidade do dentário; redução no número dos sulcos da maxila; redução dentária;
- 6) deve-se à progênese: a) a perda de ossos cranianos e dentes; b) a redução do processo cultriforme, e da barra temporal ventral, encurtamento dos processos pterigóide e paraoccipital; e c) a redução nos sulcos oclusais da maxila;
- 7) apenas a redução no comprimento do parietal pode ser atribuída à aceleração;
- 8) o maior desenvolvimento e a complexificação das estruturas foram devidos principalmente à hiperamorfose: a) fusionamento dos parietais; b) fechamento do forame pineal; c) maior expansão ou crescimento ou espessamento de várias estruturas ósseas; d) aumento nas fileiras dentárias; e) sínfise mandibular formada apenas pelos espleniais (mas pode ser devido à progênese do dentário); f) deslocamento anterior dos côndilos dos quadrados; e g) exoccipitais vêm a participar do côndilo occipital;
- 9) a neotenia foi responsável principalmente pela pré-maxila curvada ventralmente; e pela participação do pós-frontal na fenestra temporal dorsal;
- 10) uma inversão de pedomorfose para peramorfose foi encontrada apenas no caso da barra temporal ventral dos rincossauros, no sentido do Triássico inferior para o médio e superior.

Análises realizadas

- 1) Na análise que inclui o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus*, 73% das medidas apresentam alometria negativa e 27% das medidas apresentam alometria positiva; nenhuma tendo apresentado crescimento isométrico;

2) três medidas apresentaram alometria positiva na análise que inclui o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus*: comprimento do parietal, da fenestra temporal dorsal e máximo do rosto; as demais medidas apresentaram um crescimento menos significativo. Durante a ontogenia, o rosto apresentava um crescimento maior comparativamente ao comprimento total do crânio, como acontece com a maior parte dos tetrápodes;

3) na análise que exclui o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus*, 91% das medidas apresentam alometria negativa e 9% das medidas apresentam alometria positiva; nenhuma tendo apresentado crescimento isométrico. O alongamento do crânio foi maior do que o crescimento da maioria das demais estruturas analisadas;

4) a única medida que apresentou alometria positiva na análise que exclui o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus* foi o comprimento máximo do rosto; todas as demais medidas durante a ontogenia e comparativamente ao comprimento total do crânio, apresentaram um crescimento menos significativo. O rosto durante a ontogenia apresentou um crescimento maior comparativamente ao comprimento total do crânio, como na maior parte dos tetrápodes;

5) com base na análise estatística multivariada das 12 medidas, três grupos principais foram formados no dendrograma que exclui o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus*. Estes três grupos foram interpretados como três classes de idades, ou estágios do desenvolvimento ontogenético, para os rincossauros do Estado do Rio Grande do Sul;

6) em todos os gráficos de linha de regressão da equação de alometria incluindo o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus*, os valores do coeficiente de correlação produto-momento (r) obtidos significam que existe regressão de y sobre x (x e y variam no mesmo sentido); i. e., enquanto ocorria um aumento no comprimento total do crânio, as demais medidas analisadas também aumentavam em tamanho; e nenhuma apresentou tendência ao desaparecimento;

7) em todos os gráficos de linha de regressão da equação de alometria excluindo o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus*, os valores do coeficiente de correlação produto-momento (r) obtidos significam que existe regressão de y sobre x (x e y variam no mesmo sentido); i. e., enquanto ocorria um aumento no comprimento total do crânio, as

demais medidas analisadas também aumentavam em tamanho; e nenhuma estrutura apresentou uma tendência ao desaparecimento;

8) na análise estatística multivariada, os dois primeiros componentes principais englobam 80,95% da variação presente na matriz de covariâncias dos 12 caracteres morfométricos na amostra dos 22 crânios de rincossauros, indicando que a alteração da forma craniana nos rincossauros é fortemente dependente do tamanho;

9) assim como no item anterior, as alterações morfológicas nas diferentes regiões do crânio dos rincossauros, refletidas nos coeficientes alométricos, são uma consequência da alteração no tamanho dos indivíduos.

Heterocronia nas diferentes estruturas cranianas e dentárias dos rincossauros

1) Redução e perda de estruturas, que seguem o padrão usual encontrado em répteis, e são devidas mais provavelmente à progênese (pós-deslocamento a ser testado): a) perda dos ossos pós-parietal, tabular e supratemporal; b) processo cultriforme curto ou ausente; c) redução da barra temporal ventral (mas com reversão no Triássico médio e superior); d) encurtamento dos processos pterigóide e paraoccipital; e) dois sulcos na maxila se tornam um sulco maior e único; f) sínfise mandibular formada somente pelos espleniais (incluído também no item “2,i” abaixo; possivelmente por redução dos dentários; g) perda dos dentes palatais, da pré-maxila, dos linguais da maxila e da extremidade rostral do dentário;

2) maior desenvolvimento e complexificação de estruturas, que seguem o padrão usual dos répteis em geral, devido provavelmente à hiper morfose (pré-deslocamento a ser testado): a) fusional dos parietais; b) fechamento do forame pineal; c) quadrado com forte processo dorsal exposto posteriormente; d) articulação da mandíbula posterior ao côndilo occipital; e) quadradojugal se estendendo por trás da abertura temporal ventral; f) porção ossificada do opistótico atingindo a base ou a parte superior do quadrado; g) retroarticular conspicuo; h) barra temporal arredondada e espessada; i) sínfise mandibular formada somente pelos espleniais (por hiper morfose; mas pode ser devido à redução dos dentários); j) o crânio se torna mais largo do que longo; k) o frontal aumenta em comprimento; l) grande número de cristas no jugal; m) côndilos dos quadrados deslocados anteriormente na caixa craniana; n)

jugal aumenta em área; o) exoccipitais vêm participar no côndilo occipital (nos mais antigos o côndilo é formado apenas pelo basioccipital); p) múltiplas fileiras de dentes marginais na maxila.

9.3. HETEROCRONIA, EVOLUÇÃO E EXTINÇÃO NOS VERTEBRADOS

- 1) Não parecem existir “processos globais” nos vertebrados;
- 2) nos vertebrados há sempre associação de pelo menos dois processos (progênese e hiperomorfose), ou mais, como neotenia e aceleração no caso dos rincossauros;
- 3) problemas nos estudos heterocrônicos dos fósseis são a) a falta de espécimes mais completos e em estágios ontogênicos adequados; b) a dificuldade de identificação dos espécimes juvenis; c) os quais são frequentemente ossos isolados; d) dos quais apenas uns poucos permitem identificação;
- 4) os estudos heterocrônicos são substancialmente facilitados valendo-se do conceito de “recapitulação”; em heterocronia há “recapitulação até o ponto onde diverge”;
- 5) processos heterocrônicos não são eventos fortuitos que ocorrem ocasionalmente, mas são quase sempre parte de heterocronoclinais;
- 6) a progênese tem originado estruturas completamente novas na evolução dos vertebrados;
- 7) e grupos completamente novos, como os mamíferos, os dinossauros e as aves;
- 8) a progênese é o principal processo nos vertebrados, em função da tendência geral encontrada desde os peixes até o homem, de perda de estruturas ósseas e de dentes;
- 9) a hiperomorfose é o segundo processo mais frequente nos vertebrados, e leva à complexificação de estruturas, e não raro à extinção, pela extrema especialização e redução na diversidade genotípica;

- 10) a neotenia origina caracteres muito especiais, e por vezes bizarros, como o rosto dos rincossauros;
- 11) a aceleração é menos frequente do que a neotenia, pelo menos nos rincossauros;
- 12) pré-deslocamento e pós-deslocamento são de mais difícil identificação, mas também menos frequentes do que os demais;
- 13) processos heterocrônicos e heterocronoclinais são provavelmente desencadeados como respostas ambientais, tornadas possíveis graças a uma flexibilidade genotípica para respostas alternativas; estas podem ser aprofundadas, canalizadas e finalmente fixadas, em muitos casos levando à extinção, como talvez no caso dos rincossauros;
- 14) a ação diferencial dos processos heterocrônicos sobre as diferentes estruturas nos distintos indivíduos origina as variações intra-específicas;
- 15) as heterocronoclinais nem sempre originam modificações graduais, porque pequenas diferenças no *timing* e nas taxas da ontogenia podem resultar em fenótipos bastante distintos, sem a necessidade de modificações genéticas maiores;
- 16) nos rincossauros como nos vertebrados em geral, um padrão em mosaico é devido à a) associação de dois ou mais processos; e b) ao fato de que os diferentes processos agem diferencialmente sobre cada osso e até sobre diferentes acidentes anatômicos de um mesmo osso; pelo que, o mosaico não se dá apenas no conjunto das estruturas, mas também nos distintos aspectos de uma mesma estrutura;
- 17) no Triássico médio surgem dois dos caracteres mais diagnósticos dos rincossauros: a) a sínfise da qual os dentários são excluídos; e b) o “bico”, pelo encurvamento ventral das pré-maxilas;
- 18) as hipóteses heterocrônicas devem ser testadas contra novas evidências e materiais mais completos, podendo ser corroboradas ou falseadas através de espécimes em determinadas fases ontogênicas pré-adultas;

19) a heterocronia não é o estudo de “processos” ou “mecanismos”, mas sim uma metodologia sobre reconhecimento de padrões fenotípicos muito complexos, objetivando diferenciá-los; e depois chegar a um melhor entendimento da evolução do grupo em questão; este recurso teórico permite ainda reconhecer as modificações nos padrões ao longo do tempo, e as eventuais relações dos padrões entre si;

20) os processos heterocrônicos podem resultar em modificações graduais, mas não necessariamente, de modo que o registro fóssil nem sempre é incompleto como o sugerido por teorias gradualistas.

9.4. ASPECTOS EPISTEMOLÓGICOS

1) A heterocronia não é uma teoria científica (pelo que não pode se propor a “explicar tudo”); mas sim uma metodologia que permite reconhecer diferentes padrões fenotípicos;

2) estudos heterocrônicos devem ser entendidos como hipóteses de trabalho, a serem testadas e reformuladas (como auxiliares às teorias citadas acima).

10. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alberch, P., S. J. Gould, G. F. Oster & D. B. Wake. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology*. Stanford. **5**:296-317.
- Andreis, R. R., Bossi, G. E. Montardo, D. K. 1980. O Grupo Rosário do Sul, Triássico no Rio Grande do Sul. XXXI Congresso Brasileiro de Geologia (Camboriú). *Anais* 2, 659 – 673.
- Araújo, D. C. 1982. *Estudo do material de Parasauroida (Reptilia, Anapsida, Cotylosauria, Procolophonina) do Neopermiano do Estado do Rio Grande do Sul*. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. Tese de doutorado. 145p.
- Azevedo, S. A. K. 1982. *Scaphonyx sulcognathus (sp. nov.) um novo rincossaurídeo do Neotriássico do Rio Grande do Sul, Brasil*. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. Dissertação de Mestrado. 86p.
- Azevedo, S. A. K. & Schultz, C. L. 1987. *Scaphonyx sulcognathus* sp. nov., um novo rincossaurídeo Neotriássico do Rio Grande do Sul, Brasil. *Anais do X Congresso Brasileiro de Paleontologia*, Rio de Janeiro. p. 99-113.
- Azevedo, S. A. K., Schultz, C. L. & Barberena, M. C. 1990. Novas evidências bioestratigráficas e paleoecológicas na análise da evolução explosiva dos rincossauros do Triássico. *Paula-Coutiana*, Porto Alegre. (4):23-33.
- Barberena, M. C. 1971. Algumas considerações sobre o desenvolvimento de rincossaurios. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. Rio de Janeiro. **43**:403-409.
- Barberena, M. C. 1977. Bioestratigrafia preliminar da Formação Santa Maria. *Pesquisas*, Porto Alegre. **7**: 111 – 129.
- Barberena, M. C. 1984. Microevolução e macroevolução: a perspectiva da paleontologia. In: Congresso Brasileiro de Geologia, 33, Rio de Janeiro, SBG, 1984. *Anais*. Rio de Janeiro, v. 1, p. 465 – 476.
- Barberena, M. C.; Lavina, E. L. & Becker, M. R., 1981. Sobre a presença de tetrápodes fósseis na Formação Sanga do Cabral (Grupo Rosário do Sul), Triássico do Rio Grande do Sul, in *Anais do II Congresso Latino-Americano de Paleontologia* (Porto Alegre), p. 295-306.
- Barberena, M. C.; Araújo, D. C.; Lavina, E. L. & Azevedo, S. A. K. 1985. O estado atual do conhecimento sobre os tetrápodos permianos e triássicos do Brasil Meridional. *Coletânea*

- de trabalhos paleontológicos, Série Geologia, Seção Paleontologia e Estratigrafia*. Rio de Janeiro. **27**(2): 21 – 28.
- Barberena, M. C.; Faccini, U. F. & Scherer, C. M. S. 1993. Situação atual e perspectivas da bioestratigrafia da Formação Santa Maria. In: Simpósio sobre a cronoestratigrafia da Bacia do Paraná, 1, Rio Claro, 1993. *Resumos*. Rio Claro, p. 100 – 101.
- Barberena, M. C.; Holz, M.; Schultz, C. L. & Scherer, C. M. S. 2002. Tetrápodes triássicos do Rio Grande do Sul. Vertebrados fósseis de fama mundial. In: C. Schobbenhaun; D. Campos; E. Queiroz; M. Winge & M. Berbert-Born (eds.): *Sítios geológicos e paleontológicos do Brasil*. 554p. Brasília. Publicação do DNPM em co-edição com CPRM e SIGEP.
- Benton, M. J. 1983. The Triassic reptile *Hyperodapedon* from Elgin: functional morphology and relationships. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, London, Series B, **302**:605-717.
- Benton, M. J. 1985. Classification and phylogeny of the diapsid reptiles. *Zool. J. Linn. Soc.* London. **84**, 97 – 164.
- Benton, M. J. 1987. The phylogeny of rhynchosaurs (Reptilia; Diapsida), and two new species. In: P. M. Currie & E. H. Coster (eds.): *Fourth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Short Papers*. p. 12-17.
- Benton, M. J. 1990. The species of *Rhynchosaurus*, a rhynchosaur (Reptilia, Diapsida) from the Middle Triassic of England. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. London. Series B, **328**:213-306.
- Benton, M. J. & Kirkpatrick, R. 1989. Heterochrony in a fossil reptile: juveniles of the rhynchosaur *Scaphonyx fischeri* from the late Triassic of Brazil. *Paleontology*. London. **32**: 335-353.
- Bonaparte, J. F. 1973. Edades/réptil para el Triássico de Argentina y Brasil. *Actas V Congreso Geológico Argentino*. Buenos Aires.
- Bonaparte, J. F. 1979. Dinosaurs: a Jurassic assemblage from Patagonia. *Science*. Washington. 205 (4413): 1377 – 1379.
- Bonaparte, J. F.; Ferigolo, J. & Ribeiro, A. M. 2001. A primitive late Triassic 'Ictidosaur' from Rio Grande do Sul, Brazil. *Paleontology*, London. **44**: 623 – 635.
- Bookstein, F. L. 1993. A brief history of the morphometric synthesis. In: Marcus, L. F.; Bello E. & Garcia-Valdecasas A. (eds.), *Contributions to morphometrics*. Monografias, Museu Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. p. 15 – 40.

- Boonstra, D. 1953. A note on some rhynchosaurian remains from the Tanganyika territory. *Annals of the South African Museum*. Cape Town. 42:1-4.
- Broom, R. 1905. Preliminary notice of some new fossil reptiles collected by Mr. Alfred Brown at Aliwal North, S. Africa. *Records of the Albany Museum*. Grahamstown. 1, 269-271.
- Broom, R. 1913. Note on *Mesosuchus browni* Watson, and a new South African Triassic Pseudosuchian (*Euparkeria capensis*). *Records of the Albany Museum*. Grahamstown. 2: 394-396.
- Buffetaut, E. 1983. *Isalorhynchus genovefae*, n. g. n. sp. (Reptilia, Rhynchosauria), um nouveau Rhynchosauure du Trias de Madagascar. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*. Abhandlungen. 1983:465-480.
- Callegari-Jacques, Sidia M. (2003). *Bioestatística: princípios e aplicações*. Porto Alegre: Artmed. 365p.
- Carrilho, R. R. B. 2004. *Os rincossauros do Rio Grande do Sul*. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. Dissertação de Mestrado. 91p.
- Carroll, R. L., 1988. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. W. H. Freeman & Company. New York, 699p.
- Carroll, R. L., 1991. The origin of reptiles. In Schultze, H. P. & Trueb, L. (ed.). *Origins of the Higher Groups of Tetrapods: Controversy and Consensus*. Cornell University Press, London. 724p.
- Chatterjee, S. 1974. A rhynchosaur from the Upper Triassic Maleri Formation of India. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. Series B, London. 267:209-261.
- Chatterjee, S. 1980. The evolution of rhynchosaurs. *Mémoires de la Société Géologique de France*, Paris. 1980, 139: 57-65.
- Chatterjee, S. 1986. *Malerisaurus langstoni*, a new diapsid reptile from the Triassic of Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology*. Oklahoma City. 6, 297 – 312.
- Contreras, V. H. & Bracco, A. 1989. *Scaphonyx sulcognathus* Azevedo & Schultz 1987, espécie tipo de un nuevo genero de la subfamilia Paradapedontinae (Reptilia : Rhynchosauridae). *Acta*, VI Jornadas Argentinas de Paleontologia de Vertebrados, San Juan, 1: 117-119.
- Cope, E. D. 1896. *The Primary Factor of Organic Evolution*. Open Court, Chicago. 547pp.

- Darwin, C. R. 1859. *The origin of species by means of natural selection, or preservation of favored races in the struggle for life*. John Murray, London, 490 pp.
- Darwin, C. R. 1872. *The origin of species by means of natural selection, or preservation of favored races in the struggle for life*. 6^a ed. John Murray, London, 503 pp.
- Dilkes, D. W. 1995. The rhynchosaur *Howesia browni* from the Lower Triassic of South Africa. *Paleontology*. London. **38**, 665-685.
- Dilkes, D. W. 1998. The Early Triassic rhynchosaur *Mesosuchus browni* and the interrelationships of basal archosauromorph reptiles. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, London, **353**, 501-541.
- Eldredge, N. & Gould, S. J. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism, in T. J. M. Schopf, ed., *Models in Paleobiology* (Freeman, Cooper & Co., San Francisco), pp 82 – 115.
- Evans, S. E. 1988. The early history and relationships of the Diapsida. In *The phylogeny and classification of the Tetrapoda. 1. Amphibians, reptiles, birds. Systematics Symposium Association Special Volume*, vol. 35A (ed. M. J. Benton), pp. 221 – 260. Oxford: Clarendon Press.
- Faccini, U. F. 1989. *O Permo-Triássico do Rio Grande do Sul – Uma análise sob o ponto de vista das Sequências deposicionais*. Curso de Pós-Graduação em Geociências, UFRGS. Dissertação de Mestrado, 133p.
- Faccini, U. F.; Scherer, C. M. S. & Nowatzki, C. H. 1995. Breve panorama sobre a estratigrafia do Permo-Triássico da borda sudeste da Bacia do Paraná: conjecturas e refutações. *Comum. Mus. Ciên. Tecnol. UBEA/PUCRS, Sér. Ciên. Terra*, **1**: 13 – 18.
- Ferigolo, J. 1997. Triossicular ear of mammals: natural selection or heterochrony? In: *XIII Jornadas Argentinas de Paleontologia de Vertebrados*. Resúmenes. La Rioja. p.20.
- Ferigolo, J. 1999. Late Pleistocene South-American land-mammal extinctions: the infection hypothesis. In *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* (ed. J. Rabassa & M. Salemme). Vol. 12, pp. 279 – 310. Balkema.
- Ferigolo, J. 2000. Esfenodontídeos do Neo-Triássico/Jurássico do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. In: M. Holz & L. F. De Ros. (eds.) *Paleontologia do Rio Grande do Sul*, Editora da Universidade Federal do Rio Grande do Sul. pp. 236-245.
- Feyerabend, P. 1989. *Contra o método*. Rio de Janeiro. Francisco Alves. 3^a ed. 488p.
- Futuyma, D. J. 1992. *Biologia evolutiva*. Sociedade Brasileira de Genética / CNPq. Ribeirão Preto. 631 p.

- Garcia, S. M. L. & Fernández, C. G. 2001. *Embriologia*. 2ª Ed. Porto Alegre. Artmed Editora. 416p.
- Garstang, W. 1928. The morphology of the Tunicata, and its bearings on the phylogeny of the Chordata. *Quarterly Journal of Microscopical Science*. Cambridge. **72**:51-187.
- Gauthier, J., Kluge, A. G. & Rowe, T. 1988. Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics*. Hoboken. **4**, 105 – 209.
- Gauthier, J. A. 1994. The diversification of the amniotes. In *Major features of vertebrate evolution* (ed. R. S. Spencer), pp. 129 – 159. The University of Tennessee.
- Gervais, P. 1859. *Zoologie et paleontology française*. 2ª ed. Paris. 544 p.
- Goldschmidt, R. 1940. *The material basis of evolution*. New Haven CT: Yale University Press.
- Gordon Jr., M. 1947. Classification of the Gondwanic rocks of Paraná, Santa Catarina and Rio Grande do Sul. *Notas Preliminares e Estudos*, Rio de Janeiro, Divisão de Geologia e Mineralogia do Departamento Nacional de Produção Mineral, **38**: 1 – 19.
- Gould, S. J. 1974. The origin and function of “bizarre” structures: antler size and skull size in the “Irish elk”, *Megaloceros giganteus*. *Evolution*. Berkeley. **28**: 191-220.
- Gould, S. J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 501p.
- Gregory, W. K. 1951. *Evolution Emerging. A survey of Changing Patterns from Primeval Life to Man*. MacMillan, New York. 2vols. 736+1013pp.
- Haeckel, E. 1866. *Generelle morphologie der organismen: allgemeine grundüge der organischen formen-wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformate descendenz-theorie*, 2 vols. (Georg Reimer, Berlin), 574 pp., 462 pp.
- Hair, J. F.; Anderson, R. E. & Tatam, R. L. 1987. *Multivariate data analysis*. 2ª ed. New York: Macmillan. 345p.
- Hallam, A. 1985. A review of Mesozoic climates. *Journal of Geological Society*, London. **142**: 433 – 445.
- Hammer, O; Harper, D. A.T. & Ryan, P. D. 2001. Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Paleontologia Electronica*. **4**(1): 9p.
- Haughton, S H. 1932. On a collection of Karroo vertebrates from Tanganyika Territory. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*. London. **88**: 634-671.
- Ho, M. W. & Saunders, P. T. (1979). Beyond Neo-Darwinism: an epigenetic approach to evolution. *Journal of Theoretical Biology*. **78**, 573 – 591.

- Huene, F. von. 1929. Über Rhynchosauries und andere Reptilien aus den Gondwana-Ablagerungen Suedamerikas. *Geologische und Palaeontologische Abhandlungen*, 17(1): 1-61.
- Huene, F. von. 1939. Die verwandtschafts-geschichte des Rhynchosauriden des sudamerikanischen Gondwanalandes. *Physis*, **14**: 499-523.
- Huene, F. von. 1946. Die grossen stämme der tetrapoden in den geologischen zeiten. *Biol. Zentralbl.* **65**, 268 – 275.
- Hunt, A. P. & Lucas, S. G. 1991. A new rhynchosaur from the Upper Triassic of West Texas, and the biochronology of Late Triassic rhynchosaur. *Palaeontology*. London. **34**:927-938.
- Huxley, T. H. 1869. On *Hyperodapedon*. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*. London. **25**:138-152.
- Huxley, T. H. 1887. Further observations upon *Hyperodapedon gordonii*. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, London. **25**: 675-694.
- Jablonka, E. & Lamb, M. 1995. Epigenetic inheritance and evolution: the lamarckian dimension. Oxford University Press. Oxford, 346p.
- Krzanowski, W. J. 1988. *Principles of multivariate analysis: a user's perspective*. Clarendon Press, Oxford.
- Kuhn, T. S. 1975. *A Estrutura das Revoluções Científicas*. Perspectiva. São Paulo. 257pp.
- Landim, P. M. B. 2000. *Análise estatística de dados geológicos multivariados*. Laboratório de Geomatemática, DGA, IGCE, UNESP / Rio Claro, Texto didático 03, 128 p. Disponível em <http://www.rc.unesp.br/igce/aplicada/textodi.html>
- Langer, M. C. 1996. *Rincossauros sul-brasileiros: histórico e filogenia*. Programa de Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Dissertação de Mestrado, 361p.
- Langer, M. C. & Schultz, C. L. 2000. Rincossauros – herbívoros cosmopolitas do Triássico. In M. Holz & L. F. De Ros. (eds.) *Paleontologia do Rio Grande do Sul*, Editora da Universidade Federal do Rio Grande do Sul. pp. 246-272.
- Langer, M. C. & Schultz, C. L. 2000. A new species of the Late Triassic Rhynchosaur *Hyperodapedon* from the Santa Maria Formation of South Brazil. *Paleontology*, London. **43**:633-652.
- Langer, M. C.; Ferigolo, J. & Schultz, C. L. 2000. Heterochrony and tooth evolution in hyperodapedontine rhynchosaur (Reptilia, Diapsida). *Lethaia*, **33**: 119-128.

- Langer, M. C., Ribeiro, A. M., Schultz, C. L. & Ferigolo, J. 2007. The continental tetrapod-bearing Triassic of South Brazil. Lucas, S. G. and Spielmann, J. A. eds., *The Global Triassic. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*. Albuquerque. **41**: 201 – 218.
- Laurenti, J. N. 1768. *Specimen medicum, exhibens synopsis reptilium emendate, cum experimentis circa venena et antidota reptilium austriacorum*. Vienna, 214 pp.
- Lavina, E. L. 1982. *Paleontologia, estratigrafia e bioestratigrafia da Formação Sanga do Cabral (Triássico inferior do Grupo Rosário do Sul) na Folha de Catuçaba, Rio Grande do Sul*. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. Dissertação de Mestrado. 155p.
- Lavina, E. L. 1991. *Geologia sedimentar e paleontologia do Neopermiano e Eotriássico (Intervalo Kazaniano-Scythiano) da Bacia do Paraná*. Tese de Doutorado. Programa de Pós-Graduação em Geociências. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre. 2 v. 675 p.
- Long, J. A. 1990. Evolutionary trends in vertebrates: fishes. In K. J. McNamara, ed., *Evolutionary trends*. Belhaven Press, London. pp. 255-278.
- Long, J. A. & McNamara, K. J. 1995. Heterochrony in dinosaur evolution. In K. J. McNamara, ed., *Evolutionary change and heterochrony*. John Wiley & Sons, New York. pp. 151-168.
- Lydekker, R. 1881. Siwalik Rhinocerotidae. *Memoirs of the Geological Survey of India, Paleontologica India Series*. 10, 2: 1 – 62.
- Lydekker, R. 1885. The Reptilia and Amphibia of the Maleri and Denwa groups. *Paleontologia Indica*. **4** (1): 1 – 38.
- Machado, M. 1992. *Estudo taxonômico-populacional dos dicinodontes com presas do Rio Grande do Sul mediante o emprego da análise discriminante canônica (independente do tamanho)*. Programa de Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Dissertação de Mestrado, 261p.
- McKinney, M. L. 1988. *Heterochrony in Evolution A Multidisciplinary Approach*. Plenum Press, New York. 348p.
- McKinney, M. L. & McNamara, K. J. 1991. *Heterochrony: The Evolution of ontogeny*. Plenum Press, New York. 437p.
- McNamara, K. J. 1986. A guide to the nomenclature of Heterochrony. *Journal of Paleontology*. London. **60**:4-13.

- McNamara, K. J. 1990. The role of heterochrony in evolutionary trends. *In* K. J. McNamara, ed., *Evolutionary trends*. Belhaven Press, London. pp. 59-74.
- McNamara, K. J. 1995. *Evolutionary Change and Heterochrony*. John Wiley & Sons, New York. 286p.
- McNamara, K. J. 1990. *Evolutionary Trends*. Belhaven Press, London. 368p.
- Medawar, P. B. 1945. Size, shape and age. p. 157-187. *In* W. E. LeGross Clark & P. B. Medawar (eds.). *Essays on growth and form*. Clarendon Press, Oxford.
- Montagu, M. F. A. 1962. Time, morphology, and neoteny in the evolution of man. *In* M. F. A. Montagu, ed., *Culture and evolution of man*. Oxford University Press, New York, pp. 324-342.
- Monteiro, L. R. & Reis, S. F. (1999). *Princípios de morfometria geométrica*. Ribeirão Preto. Holos. 198 páginas.
- Moore, K. L. 1975. *Embriologia clínica*. Interamericana, Rio de Janeiro. 374p.
- Nesbitt, S. J. & Whatley, R. L. 2004. The first discovery of a rhynchosaur from the upper Moenkopi Formation (Middle Triassic) of northern Arizona. *Paleobios*. Berkeley. 24(3):1-10.
- Osborn, H. F. 1903. The reptilian subclasses Diapsida and Synapsida and the early history of the Diaptosauria. *Memoirs of the American Museum of Natural History*. New York. 1(8):449-507.
- Owen, R. 1842a. Description of an extinct lacertian *Rhynchosaurus articeps*, Owen, of which the bones and foot-prints characterize the upper New Red Sandstone at Grinsill, near Shrewsbury. *Transaction of the Cambridge Philosophical Society*. Cambridge. 7:355-369.
- Owen, R. 1842b. Report on British fossil reptiles. Part II. *Report of the British Association for the Advancement of Science*. London. 1841(11): 60-204.
- Popper, K. R. 1974. *A lógica da pesquisa científica*. São Paulo, Cultrix. 567pp.
- Popper, K. R. 1975. *Conhecimento Objetivo*. Itatiaia, EDUSP. B.Horizonte. 394pp.
- Popper, K. R. 1977. *Autobiografia intelectual*. São Paulo, Cultrix. 263pp.
- Pough, F. H.; Heiser, J. B. & McFarland, W. N. 1999. *A vida dos vertebrados*. São Paulo: Atheneu, 2ª ed., 798 p.
- Pough, F. H.; Janis, C. M. & Heiser, J. B. 2008. *A vida dos vertebrados*. São Paulo: Atheneu, 4ª ed., 684 p.
- Radinsky, L. 1984. Ontogeny and phylogeny in horse skull evolution. *Evolution*. Berkeley. 38: 1-15.

- Raath, M. A.; Oesterlen, P. M. & Kitching, J. W. 1992. First record of Triassic Rhynchosauria (Reptilia: Diapsida) from the lower Zambezi Valley, Zimbabwe. *Paleontologia Africana*. Johannesburg. **29**: 1 – 10.
- Ridley, M. 2006. *Evolução*. Porto Alegre: Artmed, 3ª ed., 752 p.
- Romer, A. S. 1956. *The osteology of the reptiles*. University of Chicago Press, Chicago & London. 772p.
- Romer, A. S. 1960. Explosive evolution. *Zool. Jb. Heidelberg*. 88, 79 – 90.
- Romer, A. S. 1962. La evolucion explosiva de los rhynchosaurios del Triasico. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia e Instituto Nacional de Investigacion de las Ciencias Naturales (Ciencias Zoológicas)*. Buenos Aires. **8**:1-14.
- Rubert, R. R. & Schultz, C. L. 2004. Um novo horizonte de correlação para o Triássico superior do Rio Grande do Sul. *Pesquisas em Geociências*. Porto alegre. **3** (1): 71 – 88.
- Scherer, C. M. S. 1994. *Análise faciológica e bioestratigráfica do Triássico superior (topo da Formação Santa Maria) na região de Candelária – RS*. Curso de Pós-Graduação em Geociências, UFRGS. Dissertação de Mestrado, 100p.
- 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. *Comun. Mus. Ciên. Tecnol. UBEA/PUCRS, Série Ciên. Terra*, **1**: 43 – 50.
- Schoch, R. 1995. Heterochrony in the development of the amphibian head. In K. J. McNamara, ed., *Evolutionary change and heterochrony*. John Wiley & Sons, New York. pp. 107-124.
- Schoch, R. 2006. Skull ontogeny: developmental patterns of fishes conserved across major tetrapod clades. *Evolution & Development*. Bloomington. 8:6, 524-536
- Schultz, C. L. & Azevedo, S. A. K. 1990. Dados preliminares sobre a ocorrência de uma nova forma de rincossauro para o Triássico do Rio Grande do Sul – Brasil. *Paula-Coutiana*, Porto alegre. **4**:35-44.
- Schultz, C. L. 1991. *Os rincossauros sul-americanos e suas relações com outros representantes do grupo*. Programa de Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Tese de Doutorado, 416p.
- Schultz, C. L. 1996. Subdivisão do Triássico do RS com base em macrofósseis: problemas e perspectivas. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia UBEA/PUCRS*. **1**: 25 – 32.

- Schultz, C. L. & Barberena, M. C. 1991. On the presence of *Hyperodapedon* (Diapsida, Rhynchosauridae) in the late Triassic of South America. XII Congresso Brasileiro de Paleontologia, *Boletim de Resumos*, São Paulo. 1: 47.
- Schultz, C. L.; Scherer, C. M. S. & Barberena, M. C. 1994. Uma nova proposta de zoneamento bioestratigráfico para o Triássico superior Sul-Riograndense. In: Congr. Bras. Geol., 38. Balneário de Camboriú, 1991. *Anais...* Balneário de Camboriú, SBG, v.1, p. 107 – 108.
- Schultz, C. L.; Scherer, C. M. S. & Barberena, M. C. 2000. Biostratigraphy of southern Brazilian Middle-Upper Triassic. *Revista Brasileira de Geociências*. São Paulo. **30** (3): 491 – 494.
- Schultz, C. L. & Soares, M. B. 2006. Proposta de nova denominação para a Cenozona de Ictidosauria, do Triássico superior (Formação Caturrita) do Rio Grande do Sul. V Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados, *Boletim de Resumos*, p. 41, Santa Maria, RS, 2006.
- Schultze, H. P. & Trueb, L. 1991. *Origins of the Higher Groups of Tetrapods: Controversy and Consensus*. Cornell University Press, London. 724p.
- Shea, B. T. 1988. Heterochrony in primates. In M. L. McKinney, ed., *Heterochrony in evolution: a multidisciplinary approach*. Plenum Press, New York. pp. 237-261.
- Sill, W. D. 1970. *Scaphonyx sanjuanensis*, Nuevo Rincossaurio (Reptilia) de la formación Ischigualasto, Triásico de San Juan, Argentina. *Ameghiniana*, Buenos Aires. **VII** (4): 341-354.
- Strauss, R. E. 1984. Allometry and functional feeding morphology in haplochromine cichlids. In: *Evolution of fish species flocks* (Echelle, A. A. and Jornfield, I. eds.). University of Maine at Orono Press, Orono, pp. 217 – 229.
- Strauss, R. E. 1987. On allometry and relative growth in evolutionary studies. *Systematic Zoology*. Los Angeles. 36: 72 – 75.
- Tompkins, R. 1978. Genic control of axolotl metamorphosis. *American Zoologist*. Los Angeles. **18**: 313-319.
- Tupi-Caldas, J. L. 1933. Contribuição ao estudo do fóssil da Alemoa, Município de Santa Maria, Rio Grande do Sul. In: Tupi-Caldas, J. L. *Curso geral de Mineralogia e Geologia, aplicada ao Brasil*. Edições da Livraria do Globo, p. 333 – 339. Porto Alegre.
- Vieira, Sonia (2003). *Bioestatística: tópicos avançados*. Rio de Janeiro: Campus. 305p.
- Waddington, C. H. 1975. *The evolution of an evolutionist*. Cornell University Press. New York, 328p.

- Watson, D. M. S. 1912. *Mesosuchus browni*, gen. et sp. nov. Records of the Albany Museum. Grahamstown. **2**: 296-297.
- Wilkinson, M. & Benton, M. J. 1995. Missing data and rhynchosaur phylogeny. *Historical Biology*. London. **10**:137-150.
- Windley, B. F. 1977. The evolving continents. 2^a ed. Avon, John Wiley & Sons. 339p.
- Woodward, A. S. 1907. On some fossil reptilian bones from the state of Rio Grande do Sul. *Revista do Museu Paulista*, São Paulo. **7**: 137-150.
- Woodward, A. S. 1908. On some fossil reptilian bones from the state of Rio Grande do Sul. *Geological Magazine*. Cambridge. **5**: 251-255.
- Zerfass, H. 1998. *Estratigrafia da sedimentação Meso e Neotriássica no Município de São Pedro do Sul, RS: faciologia, análise de proveniência e história diagenética*. Dissertação de Mestrado, Universidade do Vale do Rio dos Sinos. p. 183.

11. ANEXOS

Tabelas da análise estatística multivariada incluindo o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus*

Factor Analysis

Communalities		
	Initial	Extraction
med1	1.000	.925
med2	1.000	.746
med3	1.000	.726
med4	1.000	.869
med5	1.000	.598
med6	1.000	.732
med7	1.000	.920
med8	1.000	.776
med9	1.000	.694
med10	1.000	.955
med11	1.000	.741
med12	1.000	.939

Extraction Method: Principal Component Analysis.

Component Matrix ^a

	Component	
	1	2
med12	.889	-.387
med1	.859	-.432
med3	.825	.215
med7	.818	-.501
med4	.779	.512
med9	.763	.334
med11	.763	-.399
med2	.760	.410
med10	.744	.634
med5	.734	-.243
med8	.706	-.527
med6	.587	.622

Extraction Method: Principal Component Analysis.

a. 2 components extracted.

Rotated Component Matrix ^a

	Component	
	1	2
med7	.944	.173
med1	.929	.251
med12	.920	.304
med8	.878	.078
med11	.835	.211
med5	.709	.309
med10	.132	.968
med4	.240	.901
med6	.023	.856
med2	.293	.812
med9	.346	.758
med3	.471	.710

Extraction Method: Principal Component Analysis.

Rotation Method: Varimax with Kaiser Normalization.

a. Rotation converged in 3 iterations.

Component Transformation Matrix

Component	1	2
1	.745	.667
2	-.667	.745

Extraction Method: Principal Component Analysis.
 Rotation Method: Varimax with Kaiser Normalization.

Cluster**Case Processing Summary** ^{a,b}

Cases							
Valid		Missing		Total			
N	Percent	N	Percent	N	Percent		
22	100.0	0	.0	22	100.0		

- a. Squared Euclidean Distance used
 b. Ward Linkage

Ward Linkage

Agglomeration Schedule

Stage	Cluster Combined		Coefficients	Stage Cluster First Appears		Next Stage
	Cluster 1	Cluster 2		Cluster 1	Cluster 2	
1	6	16	.002	0	0	7
2	7	19	.013	0	0	7
3	15	18	.030	0	0	11
4	1	5	.052	0	0	5
5	1	3	.107	4	0	8
6	2	21	.168	0	0	11
7	6	7	.248	1	2	12
8	1	4	.343	5	0	16
9	20	22	.445	0	0	17
10	11	13	.649	0	0	15
11	2	15	.865	6	3	14
12	6	12	1.100	7	0	16
13	9	14	1.427	0	0	18
14	2	8	2.002	11	0	17
15	11	17	3.073	10	0	19
16	1	6	4.161	8	12	19
17	2	20	5.407	14	9	18
18	2	9	8.011	17	13	20
19	1	11	12.968	16	15	21
20	2	10	25.355	18	0	21
21	1	2	42.000	19	20	0

Gráficos de Barra de Erro incluindo o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus*

A tabela 6 mostra a divisão dos *clusters* que foi obtida. Em seguida estão os 12 gráficos de Barra de Erro (*Error Bar*), representando os intervalos de 95% de confiança para a média, que mostram a variabilidade de cada *cluster* em torno da média (o pequeno círculo centrado na linha). No *cluster* de número 4, não está presente a variabilidade, pois ele está representado por apenas um crânio (PV – 0168 T).

A metodologia utilizada para o agrupamento dos espécimes foi o Método da Variância Mínima (Ward Method). No método de agrupamento pela variância mínima o enfoque é sobre a variabilidade que existe dentro de cada caso e os agrupamentos são efetuados ao se determinar que pares de casos, quando tomados em conjunto, apresentam o menor acréscimo de variabilidade (Landim, 2001).

Case Summaries ^a

	Cluster	Crânio	n
1	1	MCN-PV 1867	1.00
2	1	MCP - 4103 - PV	3.00
3	1	PV - 0132 T	4.00
4	1	PV - 0149 T	5.00
5	1	PV - 0232 T	6.00
6	1	PV - 0261 T	7.00
7	1	UFSM - 11001	12.00
8	1	MVP.05.2215	16.00
9	1	MVP.05.2228	19.00
10	2	MCN-PV 3509	2.00
11	2	PV - 0313 T	8.00
12	2	PV - 0408 T	9.00
13	2	UFSM - 11133	14.00
14	2	MN - 6755 V	15.00
15	2	MVP.05.2224	18.00
16	2	MVP.05.2506	20.00
17	2	MVP.05.2512	21.00
18	2	MVP.05.2508	22.00
19	3	PV - 0298 T	11.00
20	3	UFSM - 11065	13.00
21	3	MVP.05.2210	17.00
22	4	PV - 0168 T	10.00
Total	N	22	22

a. Limited to first 100 cases.

Tabela 6 – Tabela mostrando a divisão dos *clusters* realizada na análise estatística multivariada incluindo o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus*.

Gráfico de Barra de Erro para a medida 1

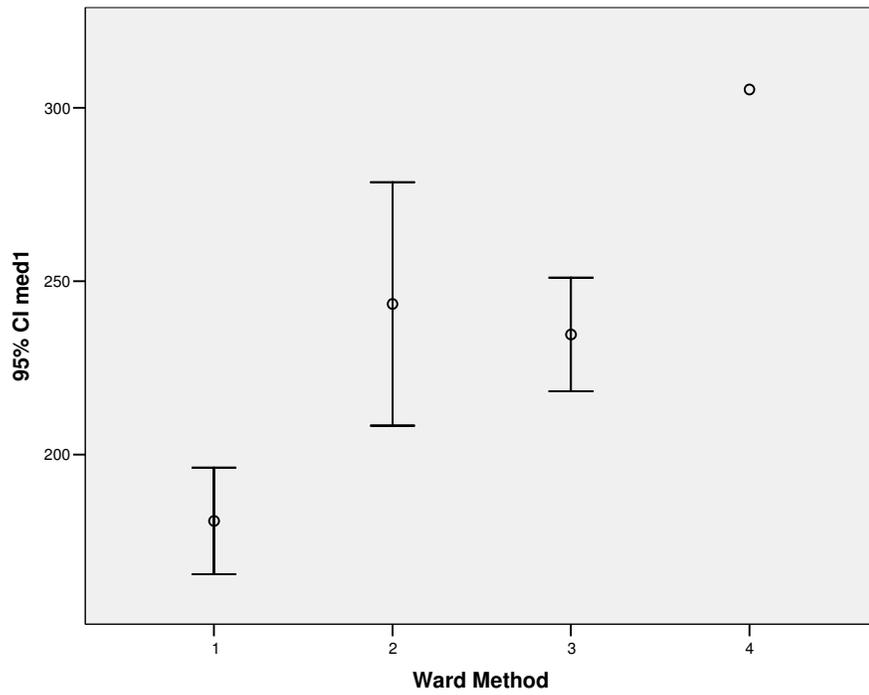


Gráfico de Barra de Erro para a medida 2

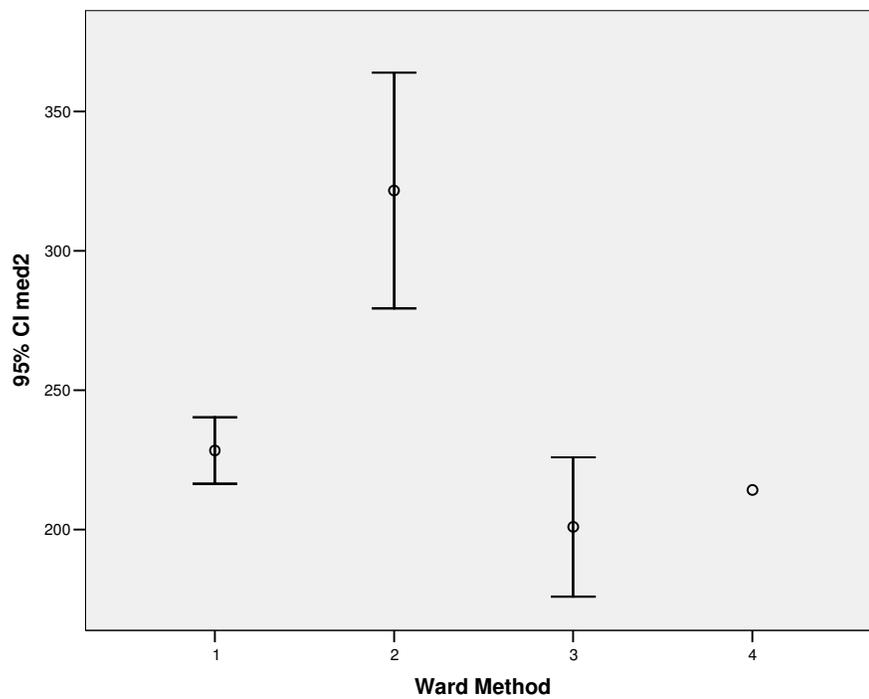


Gráfico de Barra de Erro para a medida 3

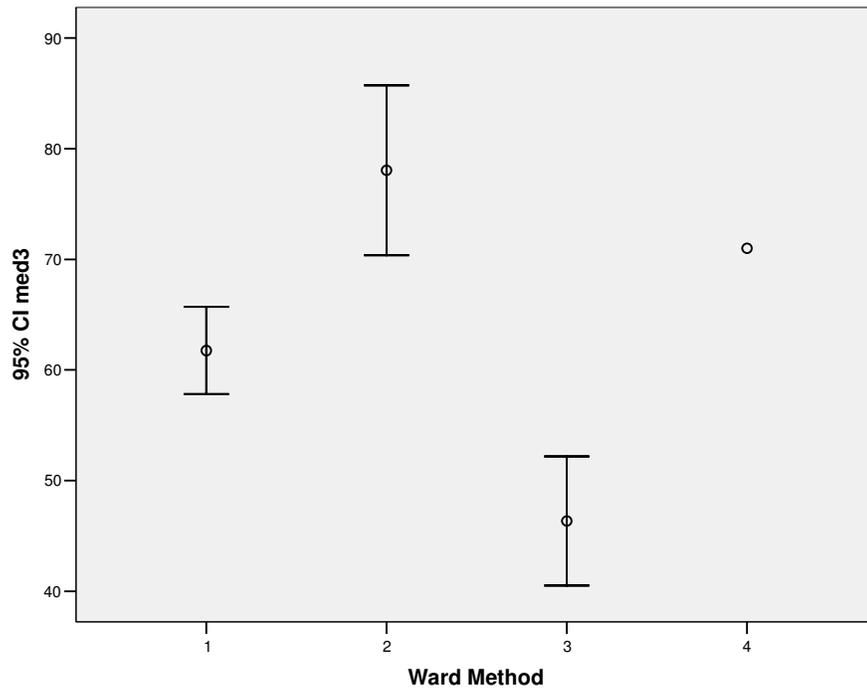


Gráfico de Barra de Erro para a medida 4

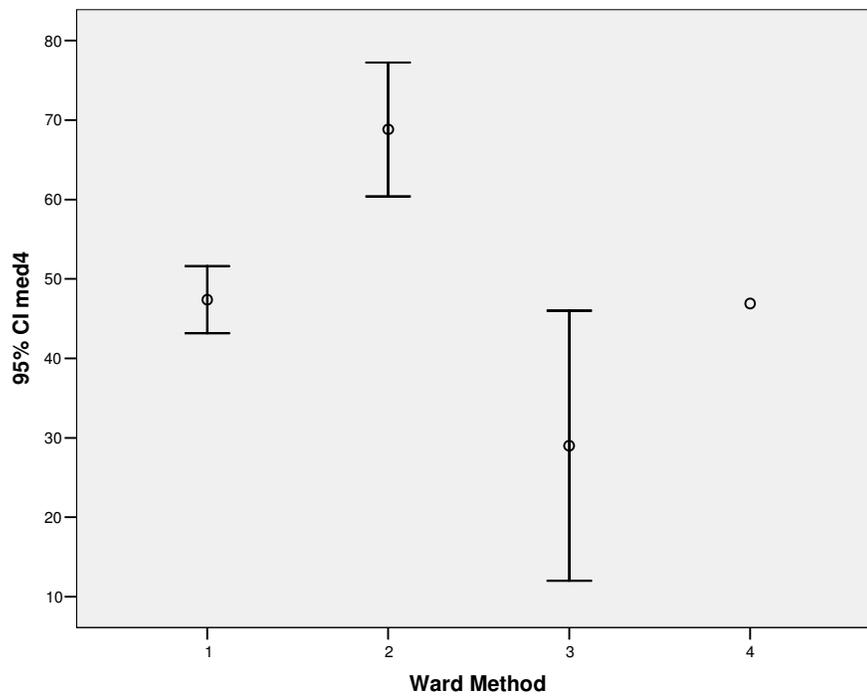


Gráfico de Barra de Erro para a medida 5

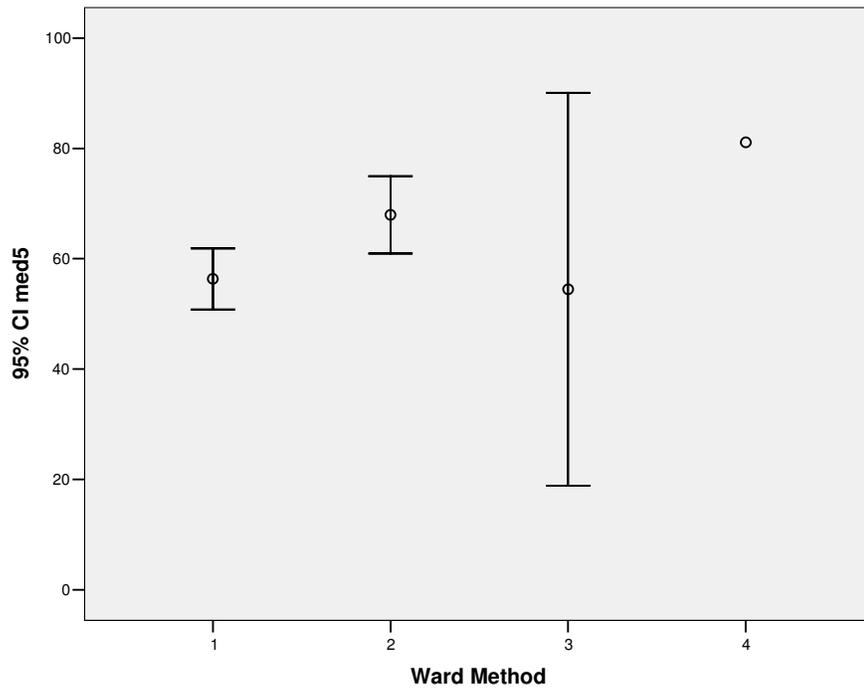


Gráfico de Barra de Erro para a medida 6

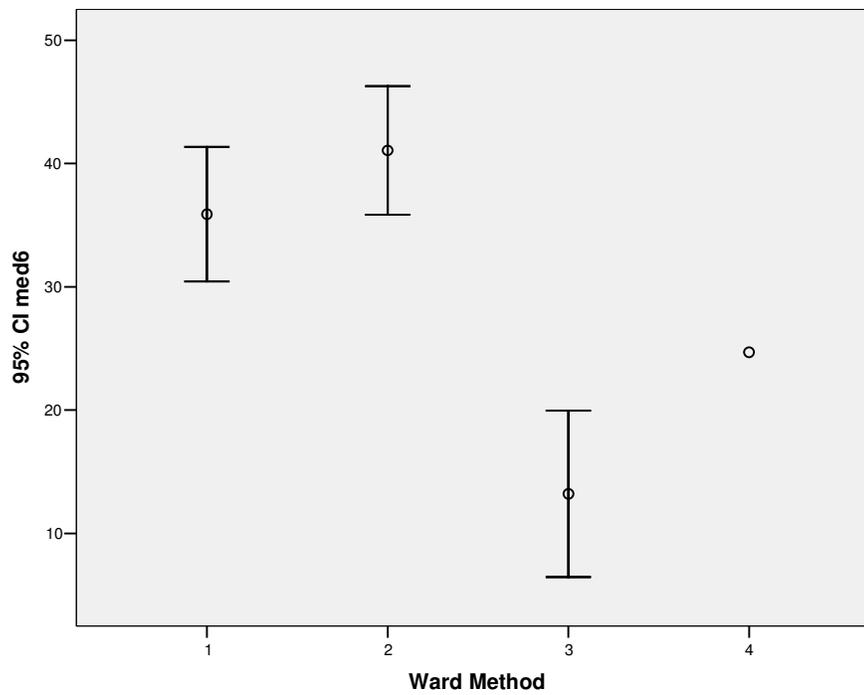


Gráfico de Barra de Erro para a medida 7

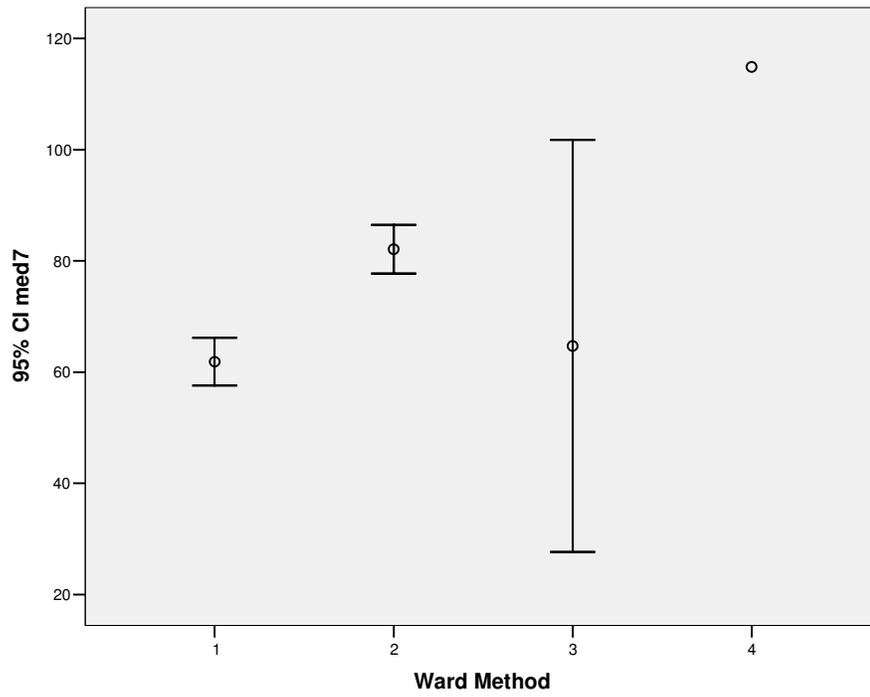


Gráfico de Barra de Erro para a medida 8

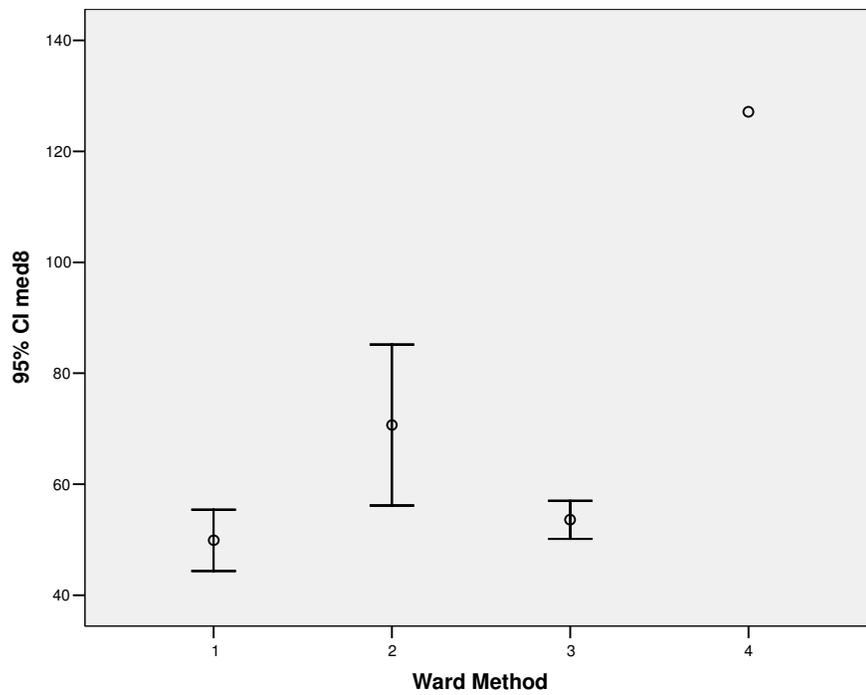


Gráfico de Barra de Erro para a medida 9

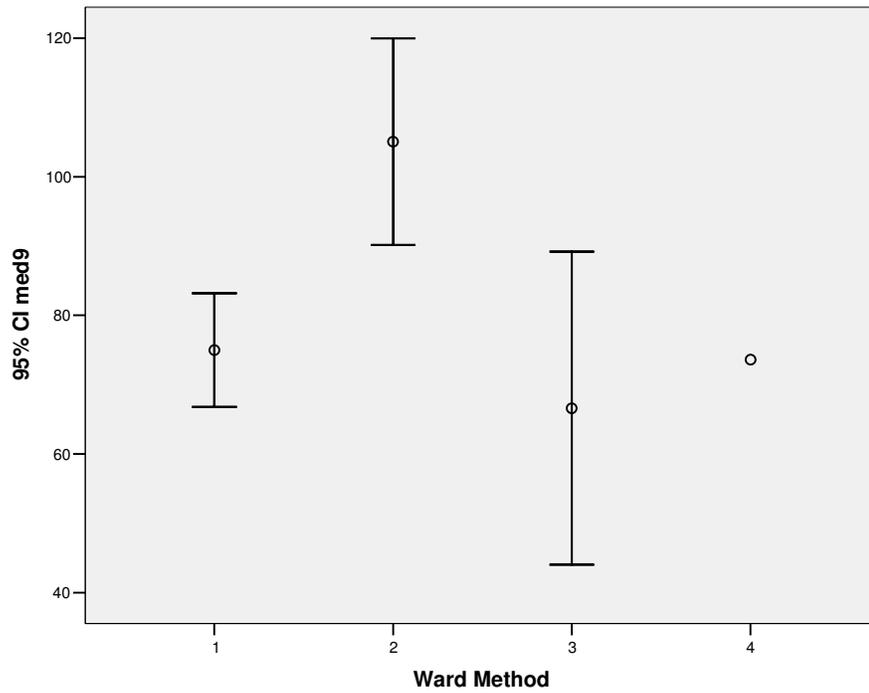


Gráfico de Barra de Erro para a medida 10

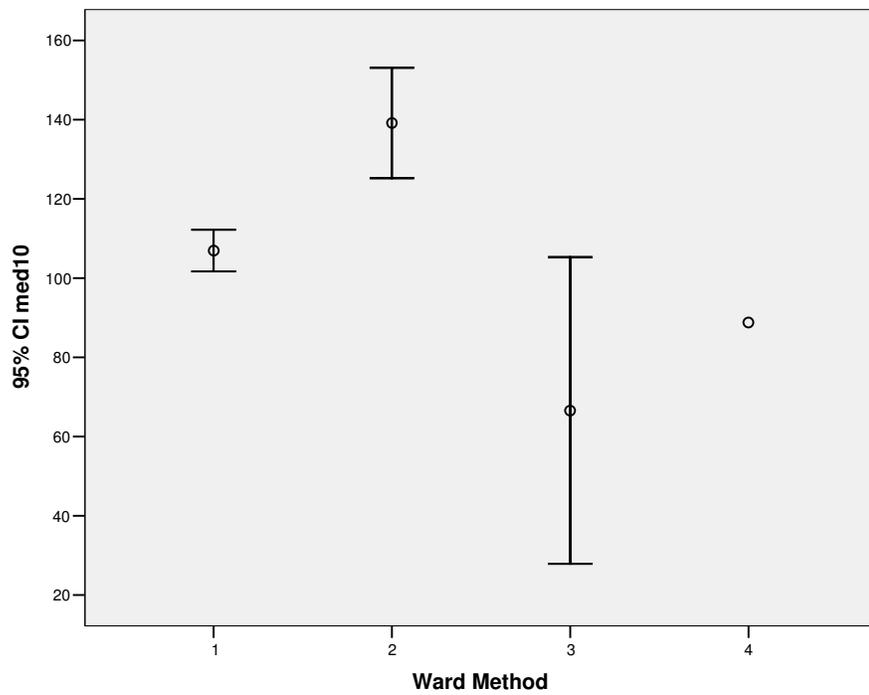


Gráfico de Barra de Erro para a medida 11

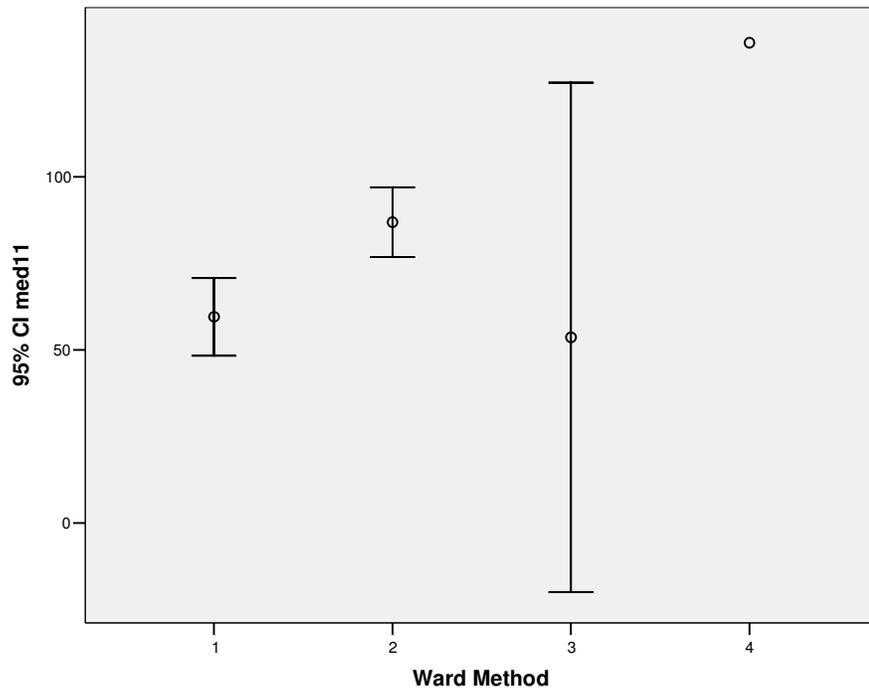
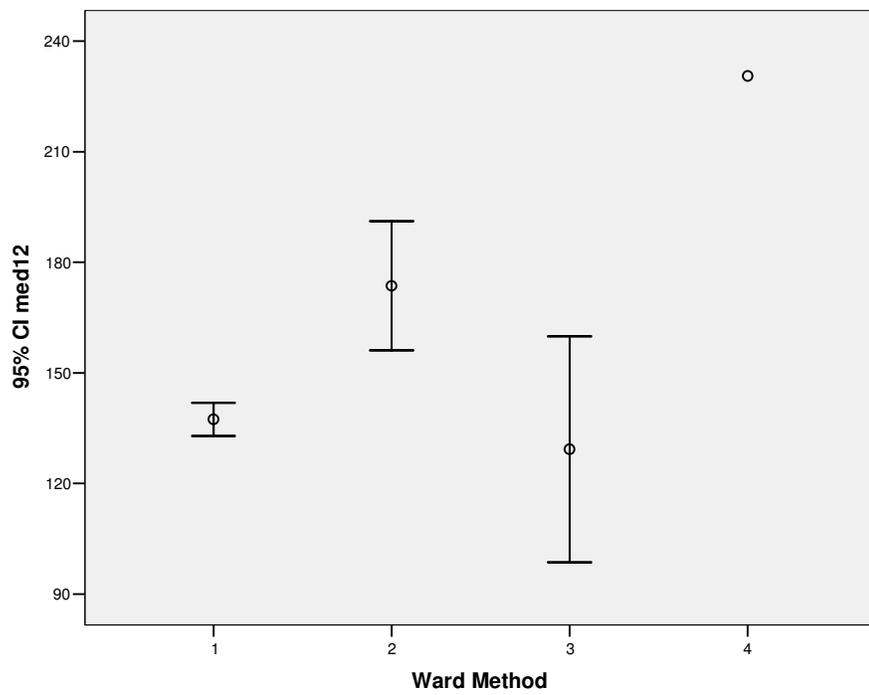


Gráfico de Barra de Erro para a medida 12



Tabelas da análise estatística multivariada excluindo o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus*

Factor Analysis

Communalities		
	Initial	Extraction
med1	1.000	.924
med2	1.000	.775
med3	1.000	.724
med4	1.000	.871
med5	1.000	.825
med6	1.000	.801
med7	1.000	.923
med8	1.000	.897
med9	1.000	.708
med10	1.000	.961
med11	1.000	.925
med12	1.000	.945

Extraction Method: Principal Component Analysis.

Component Matrix ^a

	Component		
	1	2	3
med12	.916	-.260	.195
med1	.875	-.305	-.256
med7	.874	-.280	-.285
med2	.846	.083	-.229
med9	.837	-.027	-.085
med10	.826	.521	.083
med4	.822	.437	.064
med3	.818	.179	.154
med11	.760	-.107	-.579
med8	.756	-.336	.461
med5	.651	-.438	.458
med6	.627	.616	.169

Extraction Method: Principal Component Analysis.

a. 3 components extracted.

Rotated Component Matrix ^a

	Component		
	1	2	3
med11	.928	.239	.073
med7	.834	.224	.420
med1	.821	.211	.453
med2	.676	.508	.245
med9	.596	.443	.395
med10	.315	.906	.204
med6	.101	.883	.105
med4	.351	.832	.235
med3	.354	.643	.431
med8	.234	.259	.881
med5	.199	.117	.879
med12	.508	.359	.747

Extraction Method: Principal Component Analysis.

Rotation Method: Varimax with Kaiser Normalization.

a. Rotation converged in 5 iterations.

Component Transformation Matrix

Component	1	2	3
1	.630	.575	.522
2	-.277	.794	-.541
3	-.726	.196	.659

Extraction Method: Principal Component Analysis.
 Rotation Method: Varimax with Kaiser Normalization.

Cluster

Case Processing Summary^{a,b}

Cases					
Valid		Missing		Total	
N	Percent	N	Percent	N	Percent
19	100.0	0	.0	19	100.0

a. Squared Euclidean Distance used

b. Ward Linkage

Ward Linkage

Agglomeration Schedule

Stage	Cluster Combined		Coefficients	Stage Cluster First Appears		Next Stage
	Cluster 1	Cluster 2		Cluster 1	Cluster 2	
1	6	16	.012	0	0	4
2	12	18	.055	0	0	9
3	1	5	.132	0	0	8
4	6	9	.235	1	0	11
5	3	4	.424	0	0	10
6	2	7	.642	0	0	9
7	17	19	.928	0	0	10
8	1	13	1.290	3	0	13
9	2	12	2.008	6	2	15
10	3	17	3.093	5	7	12
11	6	11	4.919	4	0	14
12	3	15	7.885	10	0	14
13	1	10	11.184	8	0	17
14	3	6	15.281	12	11	16
15	2	8	20.465	9	0	18
16	3	14	28.823	14	0	17
17	1	3	39.463	13	16	18
18	1	2	54.000	17	15	0

Gráficos de Barra de Erro excluindo o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus*

A tabela 7 mostra a divisão dos *clusters* que foi feita. Em seguida estão os 12 gráficos de Barra de Erro (*Error Bar*) que representam os intervalos de 95% de confiança para a média, que mostram a variabilidade de cada *cluster* em torno da média (o pequeno círculo centrado na linha).

Case Summaries ^a				
	crânios	numero	Ward Method	
1	MCN-PV 1867	1	1	
2	MCP - 4103 - PV	3	1	
3	PV - 0132 T	4	1	
4	PV - 0149 T	5	1	
5	PV - 0261 T	7	1	
6	UFSM - 11065	13	1	
7	MVP.05.2215	16	1	
8	MVP.05.2210	17	1	
9	MVP.05.2228	19	1	
10	MCN-PV 3509	2	2	
11	PV - 0313 T	8	2	
12	MVP.05.2224	18	2	
13	PV - 0408 T	9	3	
14	UFSM - 11001	12	3	
15	UFSM - 11133	14	3	
16	MN - 6755 V	15	3	
17	MVP.05.2506	20	3	
18	MVP.05.2512	21	3	
19	MVP.05.2508	22	3	
Total	N	19	19	19

a. Limited to first 100 cases.

Tabela 7 – Tabela mostrando a divisão dos *clusters* realizada na análise estatística multivariada excluindo o “Rincossauro de Mariante” e *Scaphonyx sulcognathus*.

Gráfico de Barra de Erro para medida 1

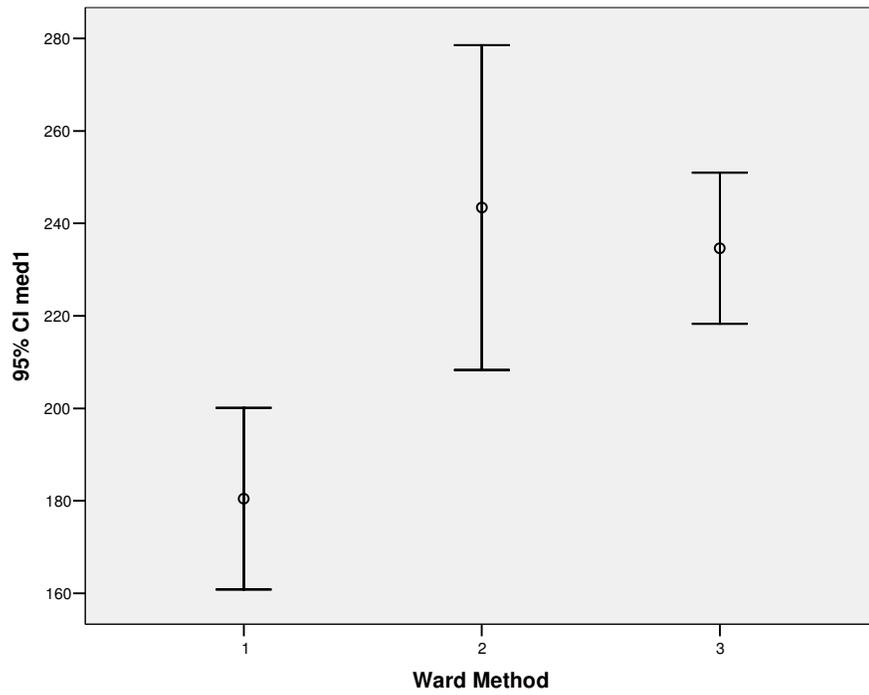


Gráfico de Barra de Erro para medida 2

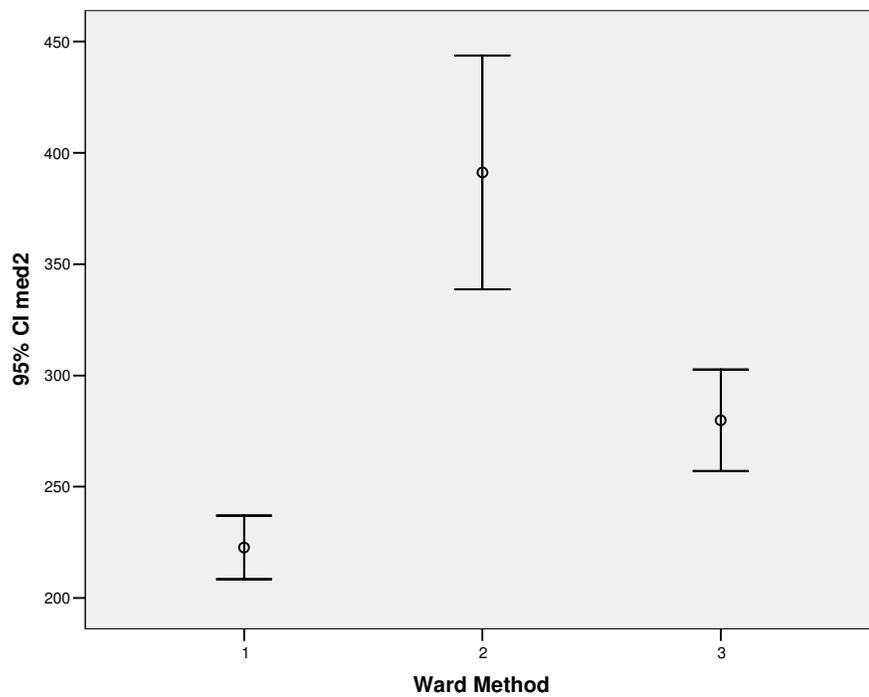


Gráfico de Barra de Erro para medida 3

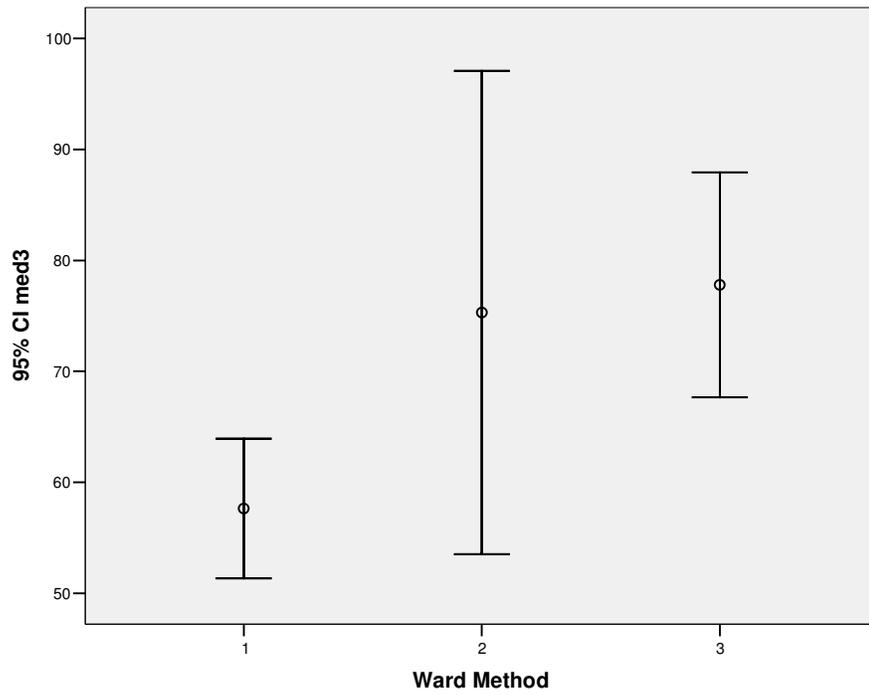


Gráfico de Barra de Erro para medida 4

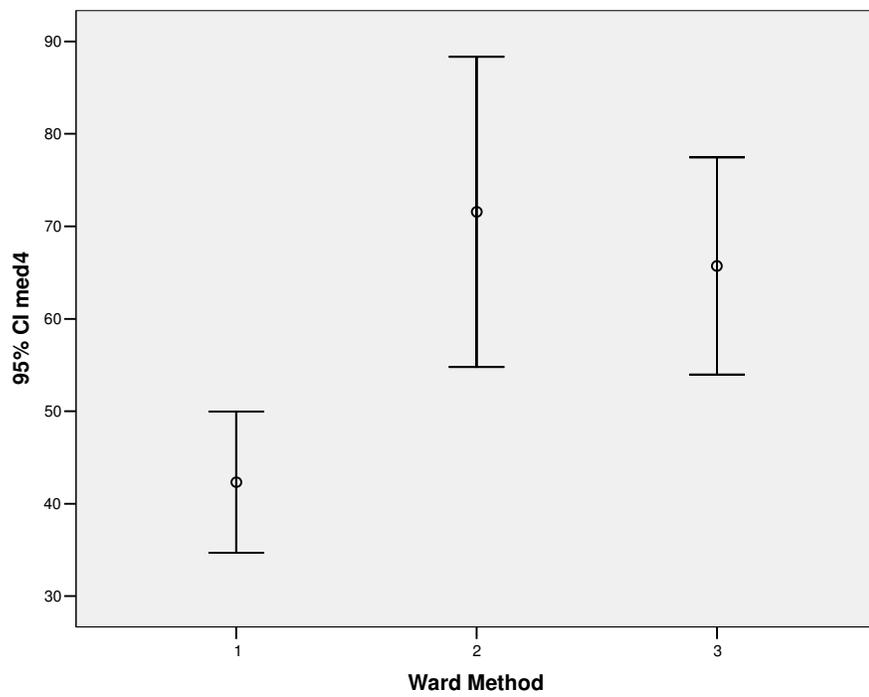


Gráfico de Barra de Erro para medida 5

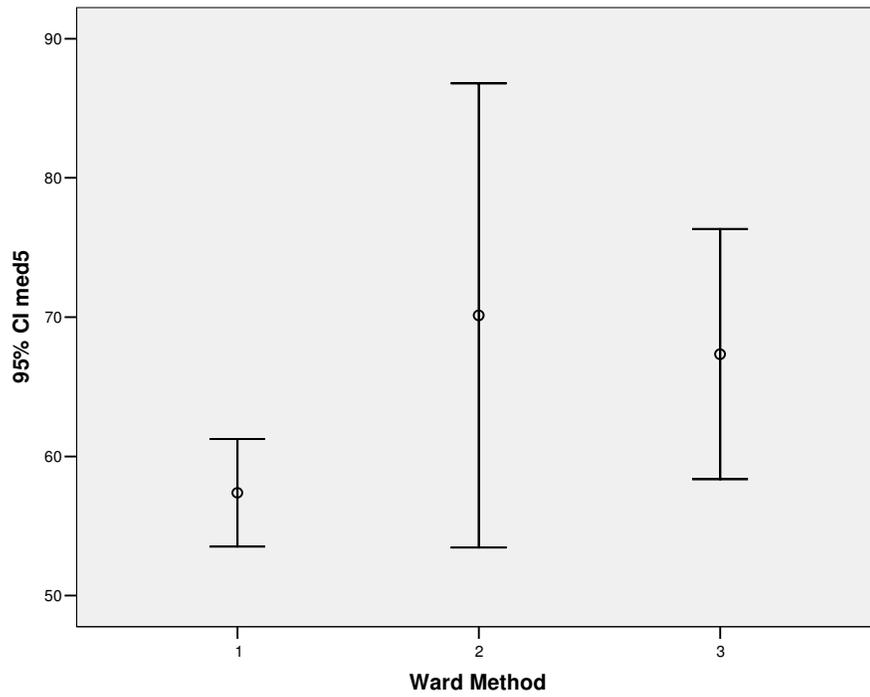


Gráfico de Barra de Erro para medida 6

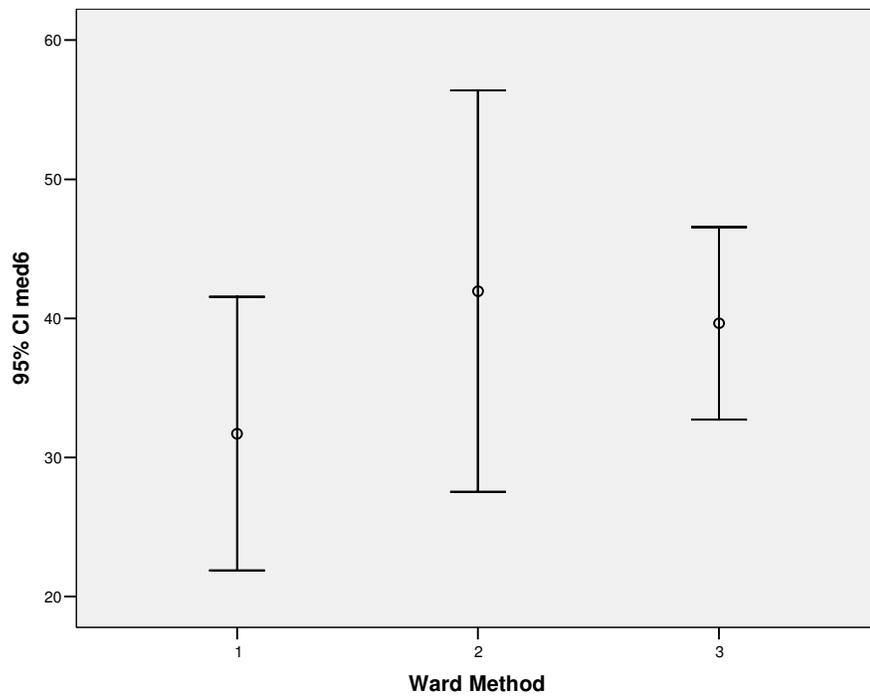


Gráfico de Barra de Erro para medida 7

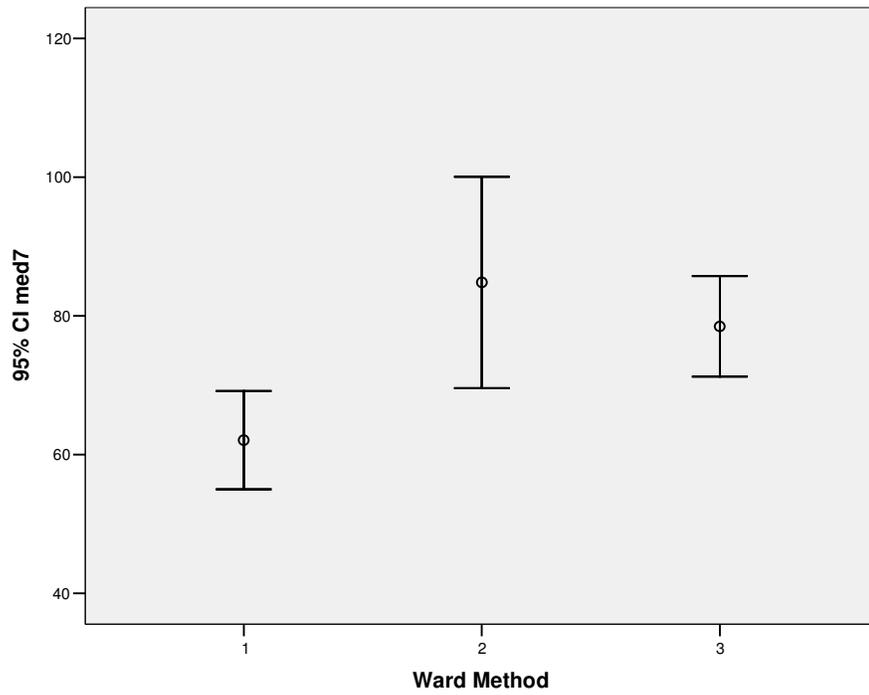


Gráfico de Barra de Erro para medida 8

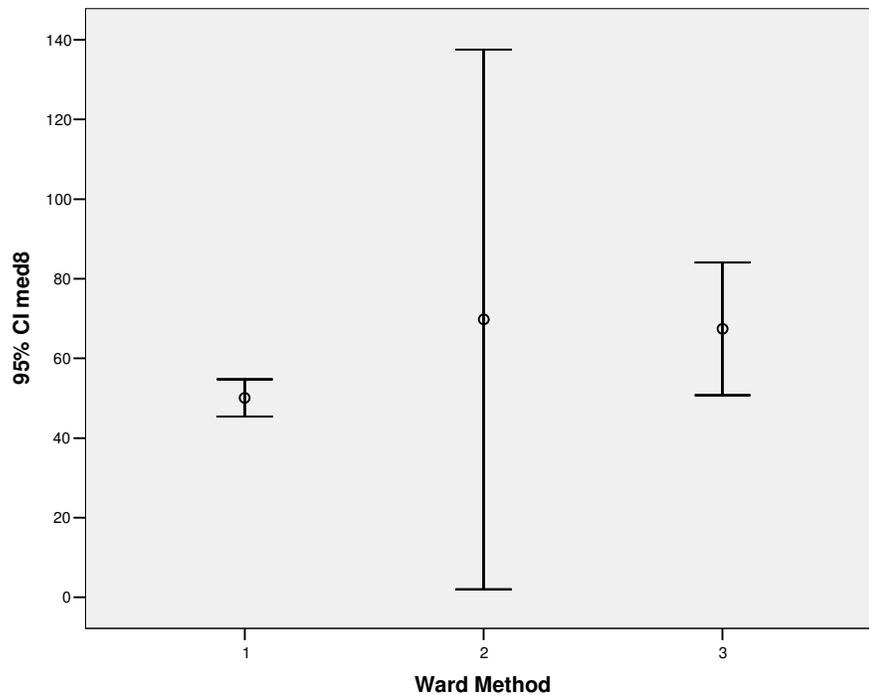


Gráfico de Barra de Erro para medida 9

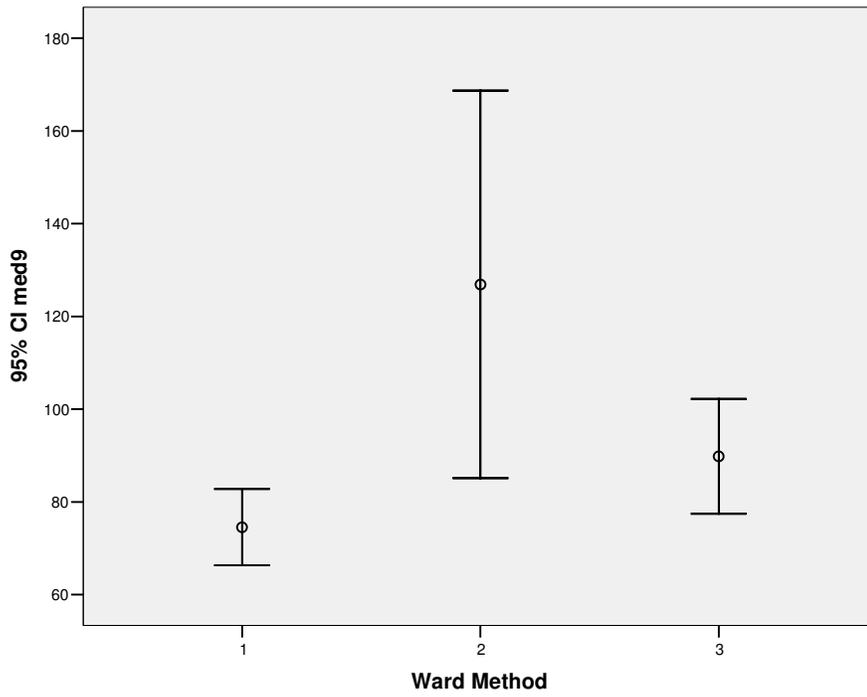


Gráfico de Barra de Erro para medida 10

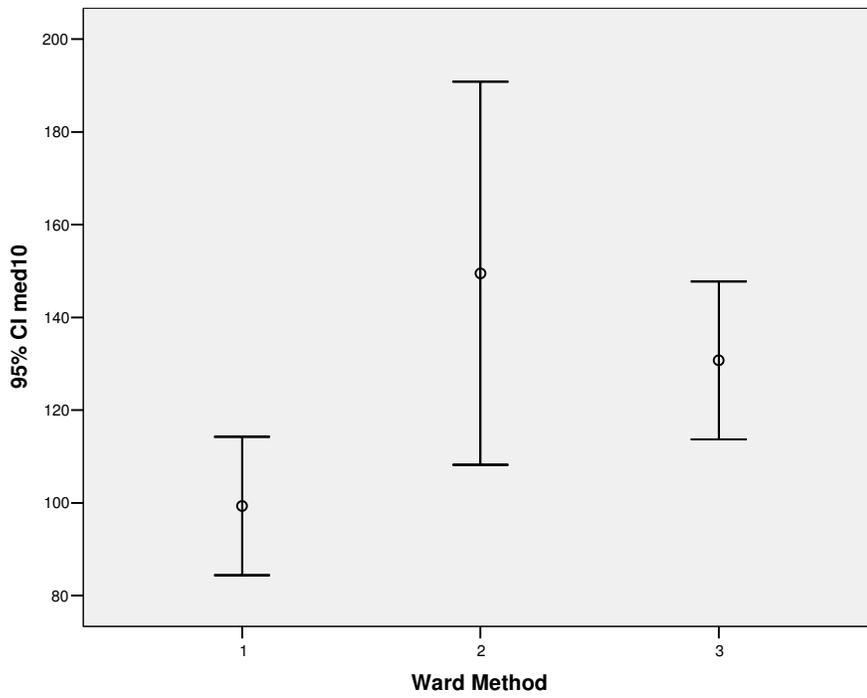


Gráfico de Barra de Erro para medida 11

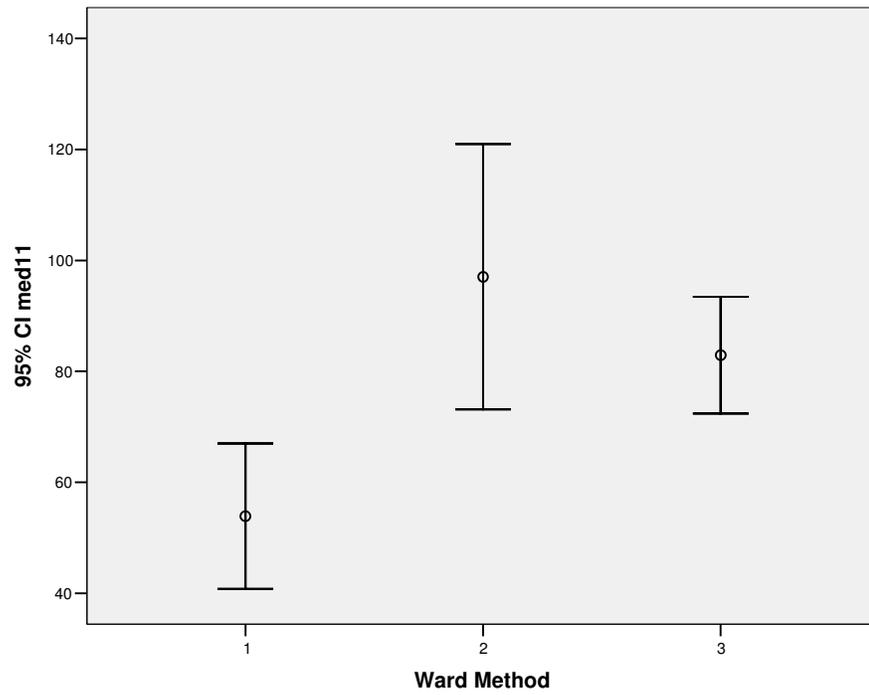
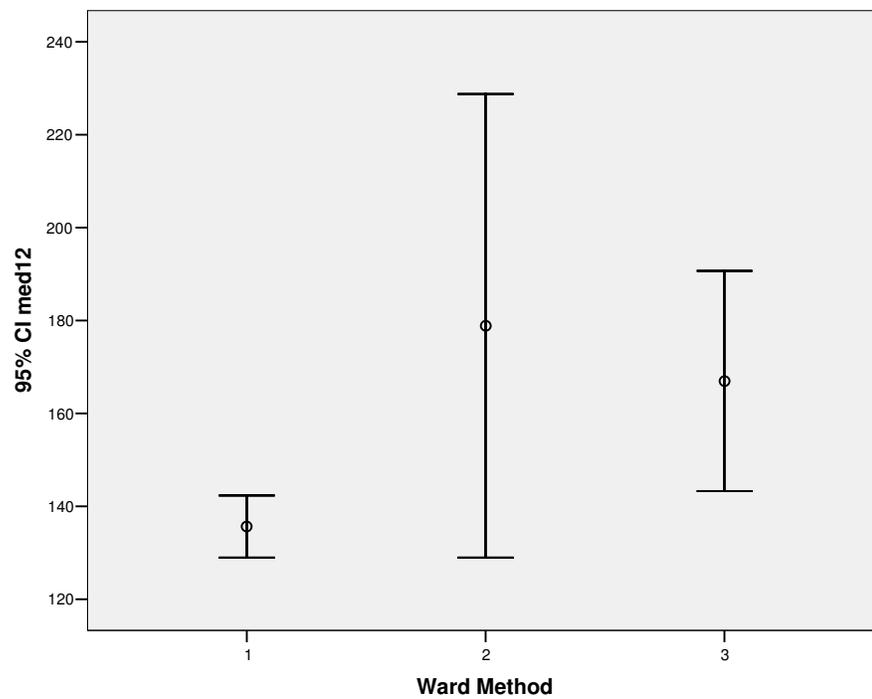


Gráfico de Barra de Erro para medida 12



Crânios de rincossauros utilizados na análise

