

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

**ALOMETRIA ONTOGENÉTICA NO GÊNERO *DINODONTOSAURUS*
ROMER, 1943 (THERAPSIDA, ANOMODONTIA) DO TRIÁSSICO SUL-
BRASILEIRO**

LUÍSA MENEZES DA SILVEIRA

Orientador: Profa. Dra. Marina Bento Soares

Porto Alegre

2017

LUÍSA MENEZES DA SILVEIRA

**ALOMETRIA ONTOGENÉTICA NO GÊNERO *DINODONTOSAURUS*
ROMER, 1943 (THERAPSIDA, ANOMODONTIA) DO TRIÁSSICO SUL-
BRASILEIRO**

Trabalho de conclusão de curso de graduação
apresentado ao Instituto Biociências da Universidade
Federal do Rio Grande do Sul como requisito parcial
para a obtenção do título de Bacharela em Ciências
Biológicas

Orientador: Profa. Dra. Marina Bento Soares

Banca Examinadora: Dr. Cesar Leandro Schultz

Dr. Agustín Guillermo Martinelli

Porto Alegre

2017

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus pais pelo carinho e apoio em todas as etapas da minha vida, sem o qual nada disto seria possível.

Aos meus irmãos, avós e família, por estarem sempre presentes e constituírem o suporte indispensável ao meu desenvolvimento pessoal e acadêmico.

A todos os amigos e amigas que conheci nestes bons anos que passei desde o início da minha graduação, pelos memoráveis momentos de diversão e de confraternização guardados para sempre em minha lembrança.

Ao Matheus pela convivência, cumplicidade, incentivo e pelos esforços na revisão textual deste trabalho.

À Dra. Marina Bento Soares pela atenciosa orientação, pela disponibilização de material e referências bibliográficas e pelo tempo despendido esclarecendo-me as questões surgidas no desenvolvimento desta pesquisa.

Aos colegas do Laboratório de Paleontologia de Vertebrados da UFRGS, pelas proveitosas discussões, pelas referências bibliográficas compartilhadas e pelo indispensável suporte em um ambiente amigável e acolhedor.

A toda a equipe do Museu Anchieta de Ciências Naturais pelo fraterno acolhimento, pela compreensão incondicional, cedendo-me o tempo necessário para a conclusão desta monografia e, sobretudo, pelo belo exemplo de profissionalismo.

Aos funcionários das seguintes instituições pela disponibilização do material analisado: Museu de Ciências da Terra, Museu de Ciência e Tecnologia da PUCRS, Museu Municipal Padre Daniel Cargnin e Laboratório de Estratigrafia e Paleobiologia da UFSM.

À FAPERGS pelo suporte financeiro.

RESUMO

Os Dicynodontia são terápsidos anomodontes herbívoros registrados entre o Mesopermiano e Neotriássico, exibindo vasta diversidade taxonômica e disparidade morfológica. Porém, adentraram o Triássico com grande restrição morfológica devido à extinção do Permiano. As espécies triássicas revelam traços peculiares relacionados a adaptações a mudanças ambientais ocorridas neste intervalo, como tamanho corporal aumentado, rostro e palato ósseo secundário prolongados, e região intertemporal encurtada e expandida dorsalmente. O gênero sul-americano *Dinodontosaurus*, que se destaca pela gama de fósseis em diferentes estágios ontogenéticos, é elemento relevante da ZA de *Dinodontosaurus* referida à Sequência Pinheiros-Chiniquá (Triássico Médio/Superior) da Supersequência Santa Maria, sendo expressivo também na correlata Formação Chañares da Argentina. Os adultos exibiam duas robustas presas caniniformes e podiam atingir cerca de dois metros de comprimento e pesar 300Kg. Este estudo objetiva analisar os padrões de crescimento de medidas cranianas de *Dinodontosaurus*, em uma série ontogenética, com o intuito de averiguar as modificações transcorridas durante o seu desenvolvimento. Onze variáveis morfométricas foram compiladas de 40 crânios de *Dinodontosaurus*, os quais variaram em tamanho entre 103 a 450 cm de comprimento. O comprimento do crânio (CC) foi parâmetro em comparações bivariadas, nas quais os modelos de regressão OLS e RMA foram empregados obtendo-se os coeficientes de correlação (r) e alometria (α). Relação significativa ao parâmetro (CC) ($p < 0,05$) e altos valores de r , entre 0,91 e 0,98, foram manifestados. Alometria positiva foi revelada nas medidas referentes ao crescimento do rostro (CPR) e das presas (CM), ao alargamento na região orbital (LO), temporal (LF) e occipital (LC) e à altura craniana (AC), enquanto isomeria foi identificada naquelas relativas ao crescimento anteroposterior da região temporal (CPO, CF e CB) e alargamento do rostro (LR). Esses padrões revelam que durante a ontogenia de *Dinodontosaurus*, ocorria, concomitantemente, o alongamento da porção pré-orbital (rostro) e o alargamento e crescimento em altura da região pós-orbital. No entanto, a caixa craniana mantinha um crescimento isométrico no sentido anteroposterior. Nossos resultados refletem as tendências morfológicas observadas nos dicinodontes triássicos. Assim, concluímos que os padrões de crescimento exibidos durante a ontogenia de *Dinodontosaurus* são resultado dos processos evolutivos ocorridos, de modo geral, nos dicinodontes pós-extinção permo-triássica, no sentido de modificações cranianas relacionadas a uma maior especialização do aparato mastigatório.

ABSTRACT

Dicynodontia were herbivorous anomodonts terapsids recorded between the Middle Permian and the Late Triassic, exhibiting wide taxonomic diversity and morphological disparity. However, they entered into Triassic with morphological restriction due to the Permian extinction. Triassic species reveal peculiar traits given to adaptations to environmental changes occurring within this time interval such as increase in body size, increase in relative length of the snout and secondary palate and shortening and dorsal expansion of the intertemporal region. The South American genus *Dinodontosaurus* stands out with fossils showing a variety of ontogenetic stages. The taxon became a relevant element of the *Dinodontosaurus* AZ referred to the Pinheiros-Chiniquá Sequence (Middle/Upper Triassic, Santa Maria Supersequence) being also expressive at the biostratigraphic correlated Chañares Formation in Argentina. Adult specimens exhibit a pair of large tusks and could reach body dimensions of about two meters in length and 300 kg of weight. This study aims to analyze growth patterns of *Dinodontosaurus* cranial measures in an ontogenetic series, in order to investigate the changes occurring throughout its development. Eleven morphometric variables were compiled from 40 *Dinodontosaurus* skulls which ranged from 103 to 450 cm in length. Cranial length (CC) was the parameter in bivariate comparisons and OLS and RMA regression models were used to obtain the correlation (r) and allometry (α) coefficients. Significant relation to the parameter (CC) ($p < 0.05$) and high values of r , between 0.91 and 0.98, were manifested. Positive allometry was revealed in measures related to the growth of the snout (CPR) and the tusks (CM), enlargement in the orbital (LO), temporal (LF) and occipital regions (LC) and cranial height (AC). Isometry was identified in variables relative to anteroposterior growth of the temporal region (CPO, CF and CB) and snout enlargement (LR). These patterns reveal that throughout *Dinodontosaurus* ontogeny have occurred concomitantly elongation of the pre-orbital portion (snout) and enlargement and growth in height of the post-orbital region. However, the braincase maintained an isometric growth in the anteroposterior direction. Our results reflect the morphological trends observed in Triassic dicynodonts. Thus, we conclude that the growth patterns exhibited during *Dinodontosaurus* ontogeny are a result of the evolutionary processes that generally occurred in dicynodonts after permo-triassic extinction, in the sense of cranial modifications related to a greater specialization of the masticatory apparatus.

SUMÁRIO

1. LISTA DE FIGURAS.....	6
2. LISTA DE TABELAS	8
3. INTRODUÇÃO	9
4. OBJETIVOS	12
5. CONTEXTUALIZAÇÃO DO CAMPO DE ESTUDO	13
5.1. DICYNODONTIA.....	13
5.1.1. GÊNERO <i>DINODONTOSAURUS</i>	19
5.2. CONTEXTO GEOLÓGICO E ESTRATIGRÁFICO	22
5.3. ALOMETRIA.....	27
6. MATERIAL E MÉTODOS	31
6.1. AMOSTRA	31
6.2. MEDIÇÕES	34
6.3. ANÁLISE ESTATÍSTICA	38
7. RESULTADOS	39
8. DISCUSSÃO	45
8.1. CRESCIMENTO LONGITUDINAL PRÉ-ORBITAL	45
8.2. CRESCIMENTO LONGITUDINAL PÓS-ORBITAL	48
8.3. CRESCIMENTO EM ALTURA	51
8.4. CRESCIMENTO EM LARGURA	53
9. CONCLUSÃO.....	55
10. REFERÊNCIAS	56

1. LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Cladograma exibindo a posição filogenética de Anomodontia dentro de Synapsida (p. 13).

Figura 2 – Crânio e mandíbula do dicinodonte *Dicynodon limbos*, exibindo presa inserida no processo caniniforme da maxila, bico formado pela pré-maxila, maxila e dentário e articulação que promove movimento propalinal (p. 14).

Figura 3 – Representação do dicinodonte *Lystrosaurus youngi*, evidenciando a postura diferenciada (p. 15).

Figura 4 – Filogenia simplificada de Dicynodontia, indicando as supostas linhagens que ultrapassaram a barreira permo-triássica (p. 16).

Figura 5 – Registros de Dicynodontia em rochas depositadas no intervalo Mesopermiano – Neotriássico (p. 18).

Figura 6 – Relações filogenéticas entre os dicinodontes Kannemeyeriiformes triássicos, evidenciando *Dinodontosaurus* (p. 19).

Figura 7 – Indivíduos juvenis de *Dinodontosaurus* encontrados em associação, expostos no Museu Irajá Damiani Pinto, IGEO-UFRGS (p. 20).

Figura 8 – Localização da Supersequência Santa Maria no estado do Rio Grande do Sul e na Bacia do Paraná (p. 22).

Figura 9 – Bioestratigrafia do Triássico do Rio Grande do Sul baseada em tetrápodes (p. 25).

Figura 10 - Proposta mais recente para a crono e bioestratigrafia do Triássico do Rio Grande do Sul e fauna de tetrápodes da ZA de *Dinodontosaurus*. (p. 26).

Figura 11 – Relação alométrica entre o comprimento da quela e comprimento do corpo em *Uca pugnax* durante o seu crescimento (p. 27).

Figura 12 – Vista dorsal de espécimes componentes da amostra em estágio juvenil de desenvolvimento ontogenético (p. 32).

Figura 13 – Vista dorsal de espécimes componentes da amostra em estágio adulto de desenvolvimento ontogenético. (p. 33).

Figura 14 – Representação das variáveis morfométricas coletadas (p. 35 e 36).

Figura 15 – Listagem de espécimes discutidos no presente trabalho e suas respectivas variáveis morfométricas (p. 37).

Figura 16 – Representação gráfica das retas de regressão linear ajustadas pelos modelos OLS e RMA para cada uma das variáveis cranianas de *Dinodontosaurus* (p. 41, 42, 43 e 44).

Figura 17 – Espécime MPDC 367/99 em vista ventral (p. 47).

Figura 18 – Comparação entre os crânios de *Dinodontosaurus* (A) e *Lystrosaurus* (B) (p. 48).

Figura 19 – Comparação entre os gêneros *Stahleckeria* (A), *Dinodontosaurus* (B) e *Jachaleria* (C) em relação aos ângulos de ação da musculatura (p. 51).

Figura 20 – Comparação dos arranjos musculares entre indivíduo adulto (A) e juvenil (B) de *Dinodontosaurus* (p. 51).

Figura 21 – Reconstruções das porções cerebrais de *Dicynodon sp.* (A) e *Lystrosaurus declivis* (B) (Cluver, 1971) (p. 52).

Figura 22 – Comparação entre os crânios de *Lystrosaurus murrayi* (A), *Dinodontosaurus turpior* (B) e *Kannemeyeria latifrons* (C) (p. 54).

2. LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Resultados estatísticos das comparações pareadas ao comprimento do crânio (CC) de *Dinodontosaurus* (p. 39).

Tabela 2 – Resultados obtidos pelo modelo de regressão OLS para os atributos cranianos de *Dinodontosaurus* (p. 40).

Tabela 3 – Resultados obtidos pelo modelo de regressão RMA para os atributos cranianos de *Dinodontosaurus* (p. 40).

3. INTRODUÇÃO

Os Dicynodontia compõem um clado de sinápsidos terápsidos anomodontes (Synapsida, Therapsida, Anomodontia), que se espalharam por toda a Pangeia do Mesopermiano ao Neotriássico, sendo registrados em praticamente todos os continentes atuais (Rubidge & Sidor, 2001). No Neopermiano tornaram-se os herbívoros terrestres dominantes. O sucesso taxonômico e ecológico dos dicinodontes está relacionado à dieta herbívora, diante disso, exibiam um aparato mastigatório bastante especializado para o melhor aproveitamento do material vegetal consumido (Modesto *et al.*, 1999). Os dicinodontes desenvolveram grande diversidade taxonômica e disparidade morfológica, com espécies exibindo variados tamanhos, abrangendo animais de 40cm até 3m de comprimento (Rubidge & Sidor, 2001; Fröbisch, 2007; Kammerer *et al.*, 2013). Essa disparidade morfológica é indicadora de diversas adaptações ecológicas, incluindo táxons terrestres, semi-aquáticos, fossoriais e dentro do espectro pastadores/ramoneadores (ver Discussão, p. 50).

Dentre as características diagnósticas do grupo, podemos destacar: redução dentária extrema, processos caniniformes na maxila (podendo possuir presas ou não), modificação da pré-maxila e região anterior do dentário adotando a forma de um bico, movimento propalinal da mandíbula e postura quadrúpede diferenciada nos táxons mais derivados, com membros anteriores planígrados e membros posteriores ortógrados (King, 1990).

O grupo dos dicinodontes sofreu severas perdas decorrentes do maior evento de extinção do planeta – a extinção permo-triásica –, que marcou o fim da Era Paleozoica, afetando grande parte da sua diversidade taxonômica e abundância relativa (Fröbisch, 2007). Entretanto, foi um dos poucos grupos de tetrápodes que sobreviveram a esse episódio. Passaram por uma segunda radiação durante o Triássico, mas, desta vez, devido à redução do seu potencial morfológico, emergiram somente dicinodontes de porte médio a grande (Ruta *et al.*, 2013).

Os dicinodontes triássicos diferem dos permianos em diversas especializações, as quais podem alcançar níveis extremos no Neotriássico (e.g. substituição das presas por afiados processos caniniformes na maxila). Essas modificações estão geralmente relacionadas ao aparato mastigatório, sendo atribuídas a adaptações às mudanças ambientais ocorridas durante o intervalo Permo-triássico. Dentre estas podemos enumerar: aumento no comprimento do rostró e do palato ósseo secundário, aumento da região das narinas internas, redução das vacuidades interpterigoides e migração posterior destas para além dos limites da depressão das coanas, encurtamento e expansão dorsal da região intertemporal, encurtamento

dos ossos pós-orbitais e fusão de elementos na parte frontal da caixa craniana (Toerien, 1953; Cox, 1965; Crompton & Hotton, 1967; Cruickshank, 1967, 1968; Cluver, 1971; Keyser, 1974; Keyser & Cruickshank, 1979; Angielczyk & Walsh, 2008; Survok & Benton, 2008).

Além do evidente aumento no tamanho corporal e da mudança de postura, poucas alterações no esqueleto pós-craniano são relatadas para os dicinodontes triássicos, sendo a grande maioria das modificações associadas a elementos crânio-mandibulares. Deste modo, ainda que as alterações pós-cranianas devam ser mais consideradas, o estudo de caracteres cranianos faz-se se essencial para análise dessas remodelagens.

Por ser um grupo distribuído globalmente e reconhecido por apresentar riqueza e abundância de materiais de ocorrência muito bem registrada, os dicinodontes possuem grande relevância em estudos de bioestratigrafia continental (e.g. Bonaparte, 1966; Rubidge, 2005; Mancuso *et al.*, 2014; Horn *et al.*, 2014), bem como em estudos que analisam o impacto da extinção permo-triássica (e.g. King, 1990; Botha & Smith, 2007; Angielczyk & Walsh, 2008; Fröbisch, 2008; Ruta *et al.*, 2013; Benton, 2016), e também em pesquisas paleobiológicas onde uma grande amostra faz-se necessária (e.g. Sullivan, *et al.*, 2003; Botha & Angielczyk, 2007; Angielczyk & Sullivan, 2008).

Apesar destes variados enfoques sobre os Dicynodontia, quando se trata de diferenças anatômicas entre táxons permianos e triássicos, mesmo que bem documentadas, a grande maioria destas foram descritas com base em observações qualitativas (e.g. Toerien, 1953; Cox, 1965; Crompton & Hotton, 1967; Cruickshank, 1967; Cluver, 1971; Keyser, 1974; Keyser & Cruickshank, 1979) sendo escassos os estudos analíticos quantitativos que evidenciam o desenvolvimento destes atributos (e.g. Cruickshank, 1968; Ray, 2005; Angielczyk & Walsh, 2008, Survok & Benton, 2008).

Atualmente, sabe-se que grande parte da evolução morfológica pode ser descrita em termos das alterações na forma e no tamanho de um ou mais elementos individuais. Uma das ferramentas utilizadas para investigar essas alterações é o estudo alométrico, através do qual se pode analisar as diferenças em proporção correlacionadas às mudanças em tamanho. Tendo em vista que essas diferenças podem ser determinadas por fatores ecológicos, a alometria aliada ao estudo morfofuncional do organismo, possibilita fundamentar o significado dessas modificações.

Estudos alométricos em vertebrados extintos podem ser aplicados para diversas finalidades, como, por exemplo, estimar a massa corporal dos organismos (e.g. Fariña *et al.*, 1998; Cassini, *et al.*, 2011; Figueirido *et al.*, 2011) responder questões biomecânicas, como padrões de postura e locomoção (e.g. Reisz, *et al.*, 2005; Maidment *et al.*, 2012; Chan, 2016),

investigar a existência ou inexistência de distinção taxonômica entre espécimes (e.g. Ray, 2005; Botha & Angielczyk, 2007), revelar efeitos evolutivos em atributos morfológicos (e.g. Casinos *et al.*, 1993; Surkov & Benton, 2008), assim como analisar mudanças em caracteres durante o crescimento ontogenético (e.g. Kilbourne & Makovicky, 2010; Jasinowski *et al.*, 2015).

No Triássico do Sul do Brasil, o gênero *Dinodontosaurus* destaca-se pela abundância de materiais fósseis e pela composição de uma série ontogenética provinda de um mesmo nível estratigráfico, situação bastante rara tratando-se de uma espécie paleontológica. O táxon vem a ser um importante componente da Zona-Associação (ZA) de *Dinodontosaurus*, nomeada em sua referência, relacionada à Sequência Pinheiros-Chiniquá (Triássico Médio/Superior – Neoladiniano-Eocarniano) da Supersequência Santa Maria, com registros também na correlata Formação Chañares da Argentina (Langer *et al.*, 2007; Soares *et al.*, 2012; Horn *et al.*, 2014; Martinelli *et al.*, 2017).

Como mencionado, devido à insuficiência de evidências quantitativas na literatura sobre Dicynodontia, este trabalho propõe-se a acrescentar informações desta natureza sobre o gênero *Dinodontosaurus* e, conseqüentemente, sobre os dicinodontes triássicos em geral, a partir do emprego de análise morfométrica em indivíduos que compõem uma série ontogenética. Estudo alométrico em *Dinodontosaurus* foi realizado por Machado (1992), entretanto, este tinha cunho taxonômico e não se encontra formalmente publicado. Assim, justifica-se o uso da alometria para estudo dos padrões de crescimento ontogenético destes animais, de forma inédita.

4. OBJETIVOS

O objetivo geral deste trabalho é analisar os padrões de crescimento de medidas cranianas em relação ao comprimento total do crânio em uma série ontogenética do dicinodonte triássico *Dinodontosaurus* sp., com o intuito de averiguar as modificações cranianas transcorridas durante o seu desenvolvimento.

Para que o objetivo geral seja atingido, são elencados os seguintes objetivos específicos:

1. Compilar dados cranianos morfométricos de indivíduos do gênero *Dinodontosaurus*, em diferentes estágios de desenvolvimento.
2. Avaliar o crescimento ontogenético de atributos cranianos mediante modelos de regressão linear.
3. Discutir os padrões de crescimento obtidos com base em outros estudos qualitativos e quantitativos em dicinodontes.

5. CONTEXTUALIZAÇÃO DO CAMPO DE ESTUDO

5.1. DICYNODONTIA

Os Dicynodontia (*sensu* Owen, 1859) compõem o maior e mais derivado subgrupo de Anomodontia Owen, 1859 que, juntamente com Cynodontia (onde estão inseridos os mamíferos atuais), constituem os dois principais ramos evolutivos do grupo dos Synapsida Osborn, 1903; Therapsida Broom, 1905 (Figura 1). Os sinápsidos anomodontes representaram os herbívoros terrestres dominantes dos ecossistemas permianos e triássicos, distribuindo-se globalmente (Fröbisch, 2009).

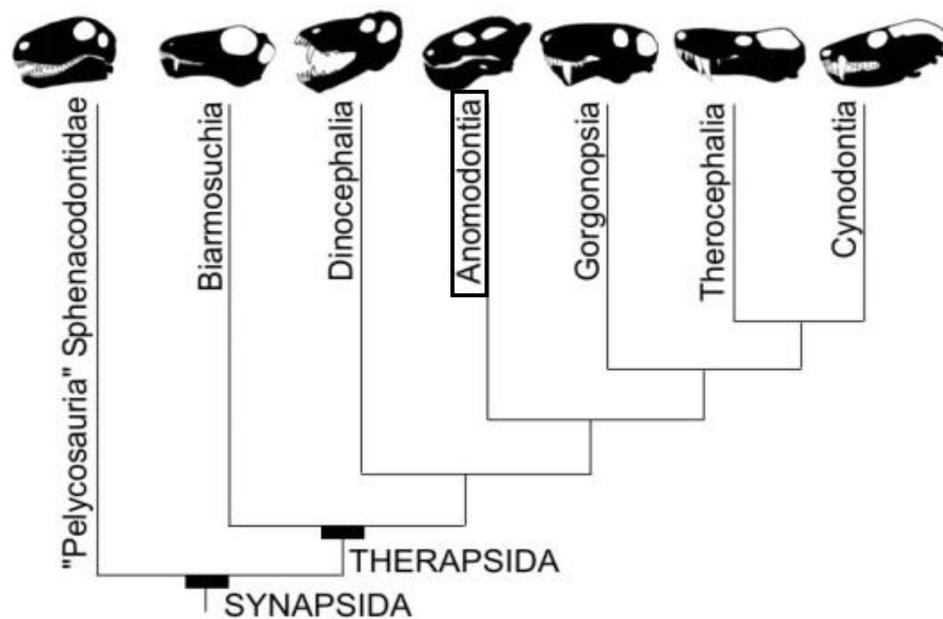


Fig. 1: Cladograma exibindo a posição filogenética de Anomodontia dentro de Synapsida (Therapsida). Modificado de Soares *et al.* (2012).

O sentido etimológico do termo Dicynodontia refere-se à presença de somente dois dentes caniniformes nas maxilas, reconhecidos na maioria dos seus representantes. No entanto, observa-se que as formas mais basais podem portar uma grande quantidade de dentes, às vezes com a presença concomitante das duas presas, enquanto nas formas mais derivadas há uma ausência de dentes e de presas, restando nas maxilas somente os processos caniniformes. Desta maneira, verifica-se que há uma simplificação na dentição ao longo da evolução dos dicynodontes (King 1990, Kammerer & Angielczyk, 2009).

Portanto, a extrema redução dentária, com a presença de um par de presas ou somente dos processos caniniformes nas maxilas, são as principais características crânio-mandibulares dos dicinodontes mais derivados. Dentre os atributos característicos dos dicinodontes estão também a presença de amplas fenestras temporais e a modificação da pré-maxila, maxila e região anterior do dentário formando um “bico”, que provavelmente seria recoberto por processos córneos em vida, semelhante à ranfoteca das atuais tartarugas, ajudando no corte e mastigação do material vegetal consumido (Cluver, 1971; King, 1990; Morato, 2006) (Figura 2).

Como já comentado, o sucesso taxonômico e ecológico dos dicinodontes está relacionado à dieta herbívora, embora alguns autores considerem a presença de espécies onívoras ou até carnívoras (King, 1990; Sues & Reisz, 1998). Diante disso, exibiam um complexo aparato mastigatório bastante especializado para o melhor aproveitamento do material vegetal consumido (Modesto *et al.*, 1999). As amplas fenestras temporais suportavam músculos poderosos utilizados para promover um movimento propalinal da mandíbula, indicando a possibilidade de algum processamento oral do alimento (King, 1990). As presas caniniformes, no entanto, não participavam do processo de alimentação, tendo função, mais provavelmente, de ornamentação, de defesa contra predadores ou, em alguns táxons, de *display* sexual (Schultz, 1995; Sullivan *et al.*, 2003; Morato, 2006).

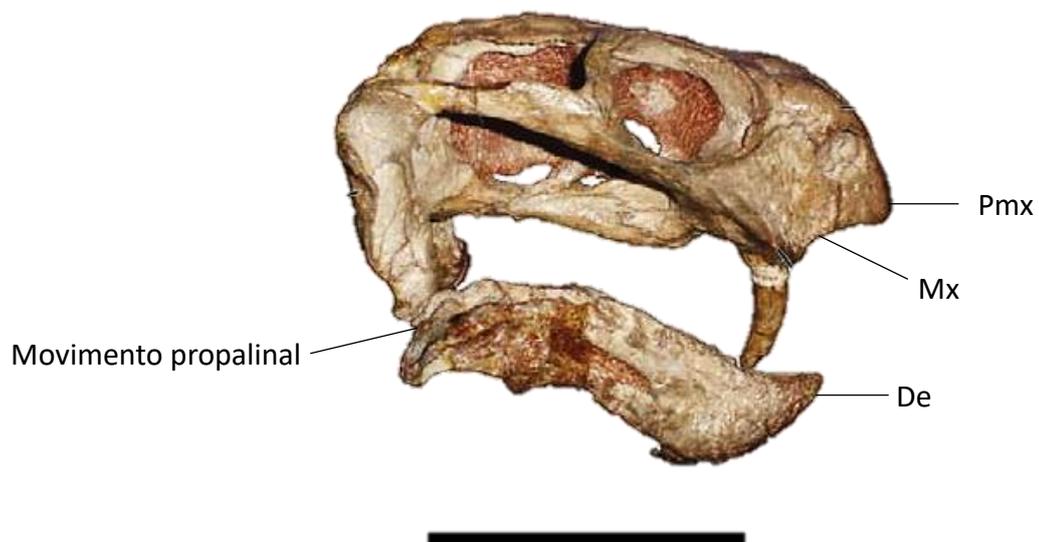


Fig. 2: Crânio e mandíbula do dicinodonte *Dicynodon limbus*, exibindo presa inserida no processo caniniforme da maxila, bico formado pela pré-maxila, maxila e dentário e articulação que promove movimento propalinal. Abreviações: pmx, pré-maxila; mx, maxila; de, dentário. Escala 5cm. Modificado de Kammerer *et al.* (2011).

Além disso, eram quadrúpedes, com alguns táxons exibindo uma postura peculiar. As formas mais basais mantinham o arquétipo *sprawling* (postura planígrada ou aduzida), com todos os membros posicionados paralelamente ao solo e dispostos lateralmente, semelhante aos atuais lagartos. Entretanto, determinadas formas mais derivadas preservavam plesiomorficamente os membros anteriores em postura planígrada, enquanto sustinham os membros posteriores em postura ortógrada (aduzida), mais próxima ao padrão mamaliano (Figura 3; King, 1990; Morato, 2006; Ray, 2006).

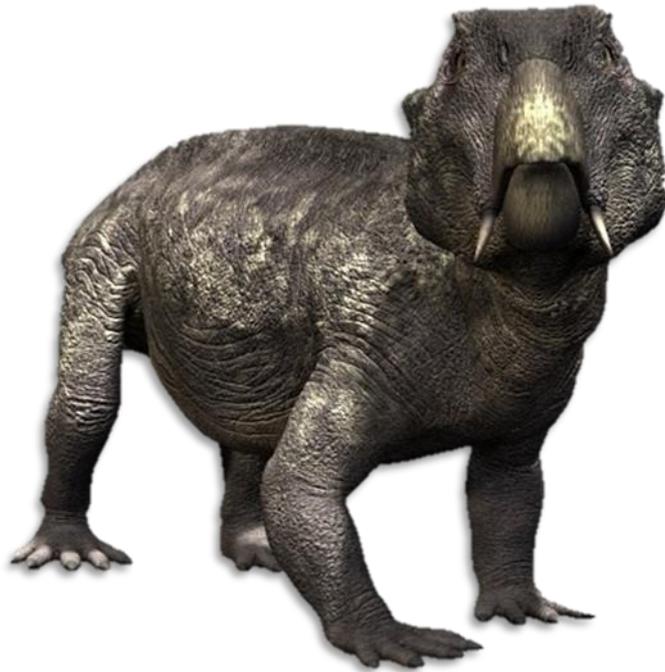


Fig. 3: Representação do dicinodonte *Lystrosaurus youngi*, evidenciando a postura diferenciada. (Fonte: <http://contentparadise.com>)

De acordo com os registros fósseis, os dicinodontes estiveram distribuídos estratigraficamente desde o Permiano médio (Wordiano) até o seu desaparecimento no final do Triássico (Retiano) (Fröbisch & Reisz, 2011). Posto isso, compõem um dos poucos grupos de tetrápodes que sobreviveram ao maior evento de extinção do planeta, ocorrido no limite Permo-triássico, no qual se estima que 90-95% da vida no planeta foi dizimada (Benton, 2016).

O grupo obteve grande sucesso durante o Neopermiano, atingindo o seu máximo de diversidade em relação ao número de espécies e de disparidade morfológica (Rubidge & Sidor, 2001). Sua disparidade morfológica é indicadora de diversas adaptações ecológicas, contendo espécies de tamanhos e configurações variadas ocupando diferentes nichos,

incluindo animais de hábito terrestre, semi-aquático, fossorial e dentro do espectro pastador/ramoneador (ver Discussão, p. 50) (Ruta *et al.*, 2013; Kammerer *et al.*, 2013).

Todavia, grande parte da sua diversidade taxonômica foi perdida em decorrência da extinção permo-triássica, restando pelo menos quatro linhagens sobreviventes para o Triássico: Lystrosauridae, Myosauridae, Kingoriidae e os Kannemeyeriiformes (Figura 4; Fröbisch, 2007; Kammerer *et al.*, 2013). Dentre estas, somente o último grupo passou por uma significativa diversificação, contendo aproximadamente 40 espécies conhecidas. Isso evidencia que os dicinodontes recuperaram, em parte, a sua riqueza de espécies (Kammerer, 2013), no entanto, é registrado um declínio em relação à disparidade morfológica. Assim, no Triássico, emergiram somente formas de dicinodontes restritas a porte médio a grande, em contraste aos táxons permianos, que apresentavam dimensões muito mais variadas (Ruta *et al.*, 2013).¹

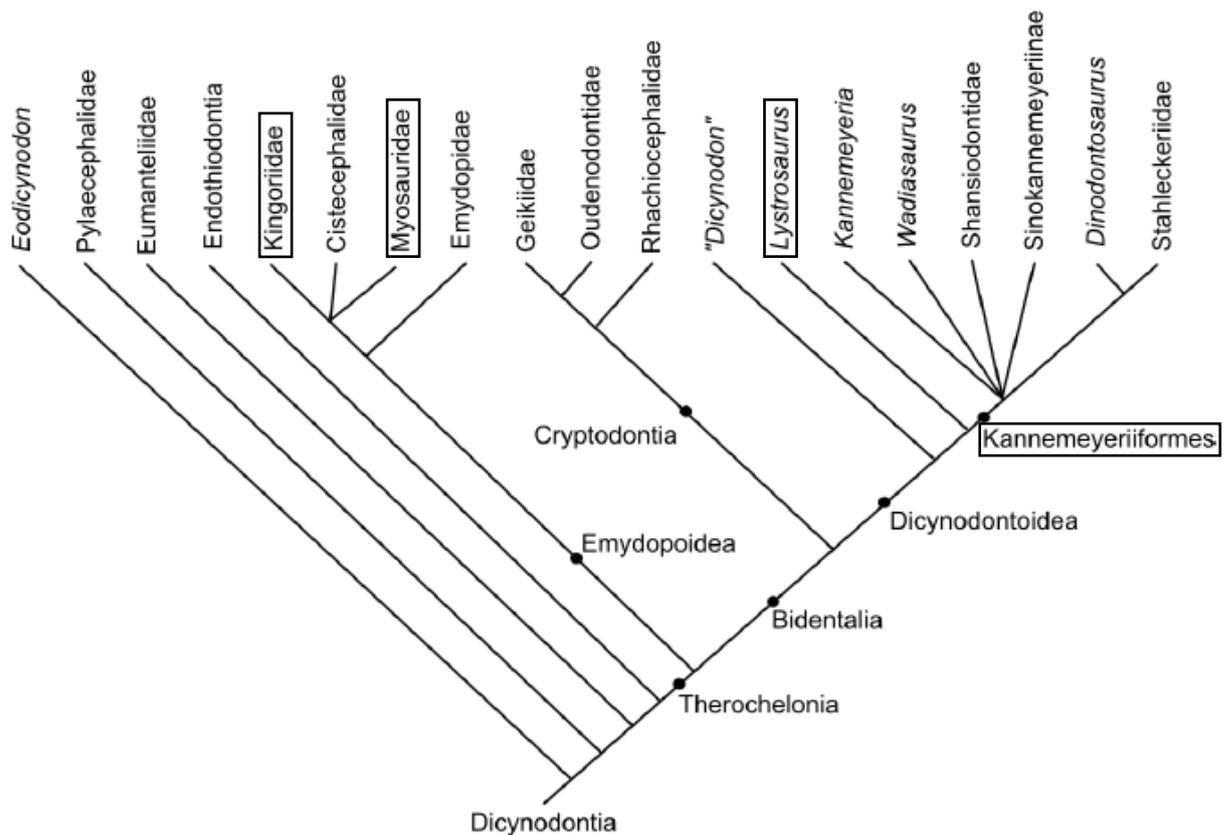


Fig. 4: Filogenia simplificada de Dicynodontia, indicando as supostas linhagens que ultrapassaram a barreira permo-triássica. Baseada nas árvores filogenéticas propostas por Kammerer *et al.* (2011) e Vega-Dias *et al.* (2004). Modificado de Francischini (2014).

¹ Os dicinodontes passaram pelo chamado “efeito gargalo de garrafa” (*evolutionary bottleneck*), quando há uma diversificação após uma extinção em massa acarretando na perda de diversidade filogenética e, assim, limitando a quantidade de novidades morfológicas que poderiam surgir originalmente (Ruta *et al.*, 2013).

Além do aumento relativo no tamanho corporal, diversas modificações crânio-mandibulares foram relatadas para os dicinodontes triássicos em divergência aos táxons permianos, dentre as quais se encontram: aumento no comprimento do rostró e do palato ósseo secundário, aumento da região das narinas internas, redução das vacuidades interpterigoides e migração posterior destas para fora dos limites da depressão das coanas, encurtamento e expansão dorsal da região intertemporal, encurtamento dos ossos pós-orbitais, fusão de elementos na parte frontal da caixa craniana, migração posterior da lâmina refletida do angular, desaparecimento do forame do quadrado e desenvolvimento de um processo anterior no quadrado que se estende junto ao ramo quadrado do pterigoide (Toerien, 1953; Cox, 1965; Crompton & Hotton, 1967; Cruickshank, 1967, 1968; Cluver, 1971; Keyser, 1974; Keyser & Cruickshank, 1979; Surkov & Benton, 2008).

Essas modificações, ocorridas nos dicinodontes triássicos, são atribuídas a adaptações do seu aparato mastigatório para o consumo de plantas de consistência mais rígida, tendo em vista que a flora *Glossopteris*, característica do Permiano, foi substituída pela flora *Dicroidium* a partir do Triássico, devido ao estabelecimento de um clima mais árido (King, 1990; Benton, 2016).

Os Dicynodontia apresentavam uma ampla distribuição paleogeográfica, possuindo, atualmente, representantes em bacias sedimentares de todos os continentes (Figura 5; Boos *et al.*, 2016). Na América do Sul, foram descritos para o sul do Brasil (Permiano e Triássico) e também para a Argentina (Triássico). As espécies brasileiras provêm exclusivamente dos estados do Paraná e Rio Grande do Sul, representados por cinco gêneros.

No estado do Paraná, no Permiano médio/superior, *Endothiodon* (Barberena e Araújo, 1975; Boos *et al.*, 2013); no estado do Rio Grande do Sul, no Permiano superior, *Rastodon* (Boos *et al.*, 2016); no Triássico médio/superior (Neoladiniano-Eocarniano), *Dinodontosaurus* (Romer, 1943; Cox, 1965) e *Stahleckeria* (Huene, 1935 - vide o trabalho traduzido para o Português em Huene, 1990 - ; Maisch, 2001); e no Triássico superior (Noriano), *Jachaleria* (Araújo & Gonzaga, 1980; Vega-Dias & Schultz, 2004; Vega-Dias, 2005); sendo os táxons triássicos representantes do clado Kannemeyeriiformes (Vega-Dias *et al.*, 2004). Além desses, é registrada a possível ocorrência de *Lystrosaurus* (Schwanke & Kellner, 1999) para o Triássico Inferior do Rio Grande do Sul, no entanto, o material refere-se somente a dois *stapes* isolados, dificultado a correta identificação.

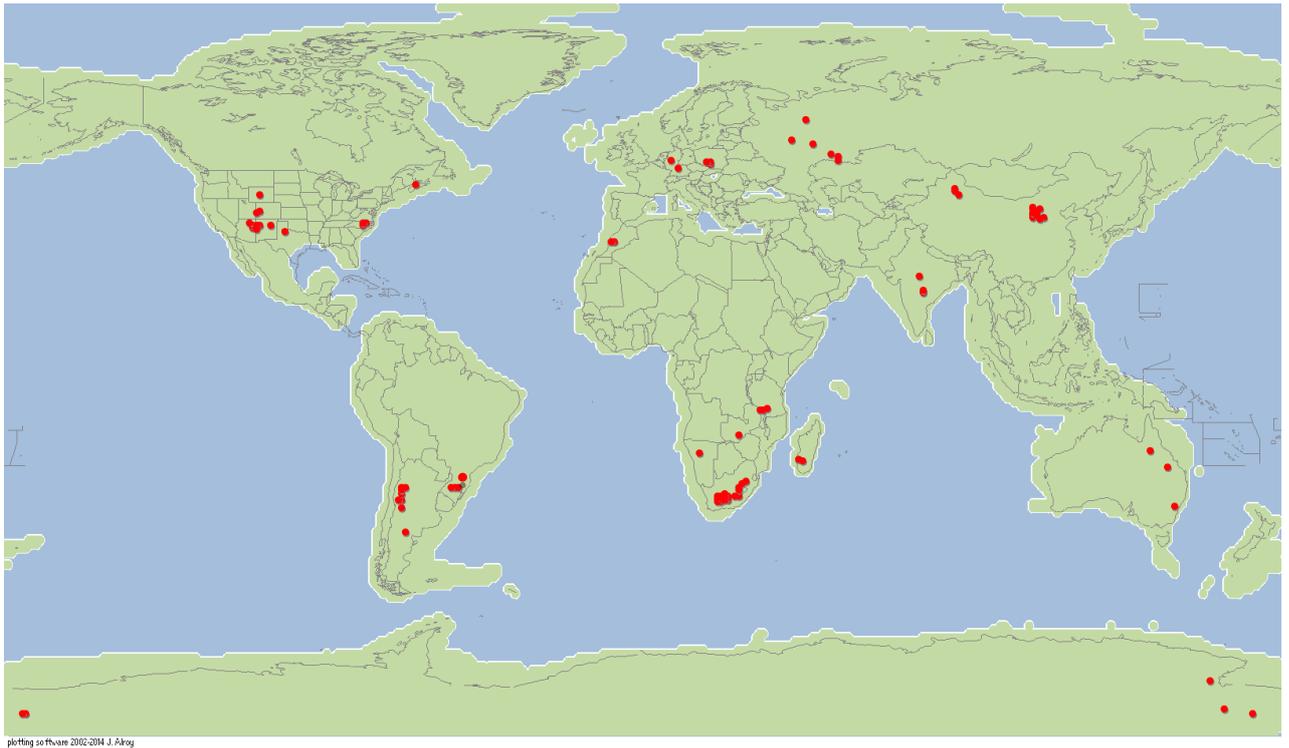


Fig. 5: Registros de Dicynodontia em rochas depositadas no intervalo Mesopermiano – Neotriássico. (Mapa modificado de <http://fossilworks.org>).

5.1.1. GÊNERO *DINODONTOSAURUS*

Dinodontosaurus é um gênero de Kannemeyeriiformes (Figura 6) sul-americano encontrado em depósitos triássicos da Argentina e do sul do Brasil, no estado do Rio Grande do Sul. São considerados dicinodontes de porte médio a grande, podendo atingir cerca de dois metros de comprimento quando adultos. Segundo estimativa de massa realizada para o gênero por Morato (2006), indivíduos deste táxon não ultrapassariam 300 Kg. Entre os fósseis de Dicynodontia coletados no Rio Grande do Sul, *Dinodontosaurus* é quem apresenta os restos mais completos, mais abundantes, representando diferentes estágios ontogenéticos. É, também, o único gênero de dicinodonte triássico brasileiro que possui o par de presas caniniformes que dá nome ao grupo.

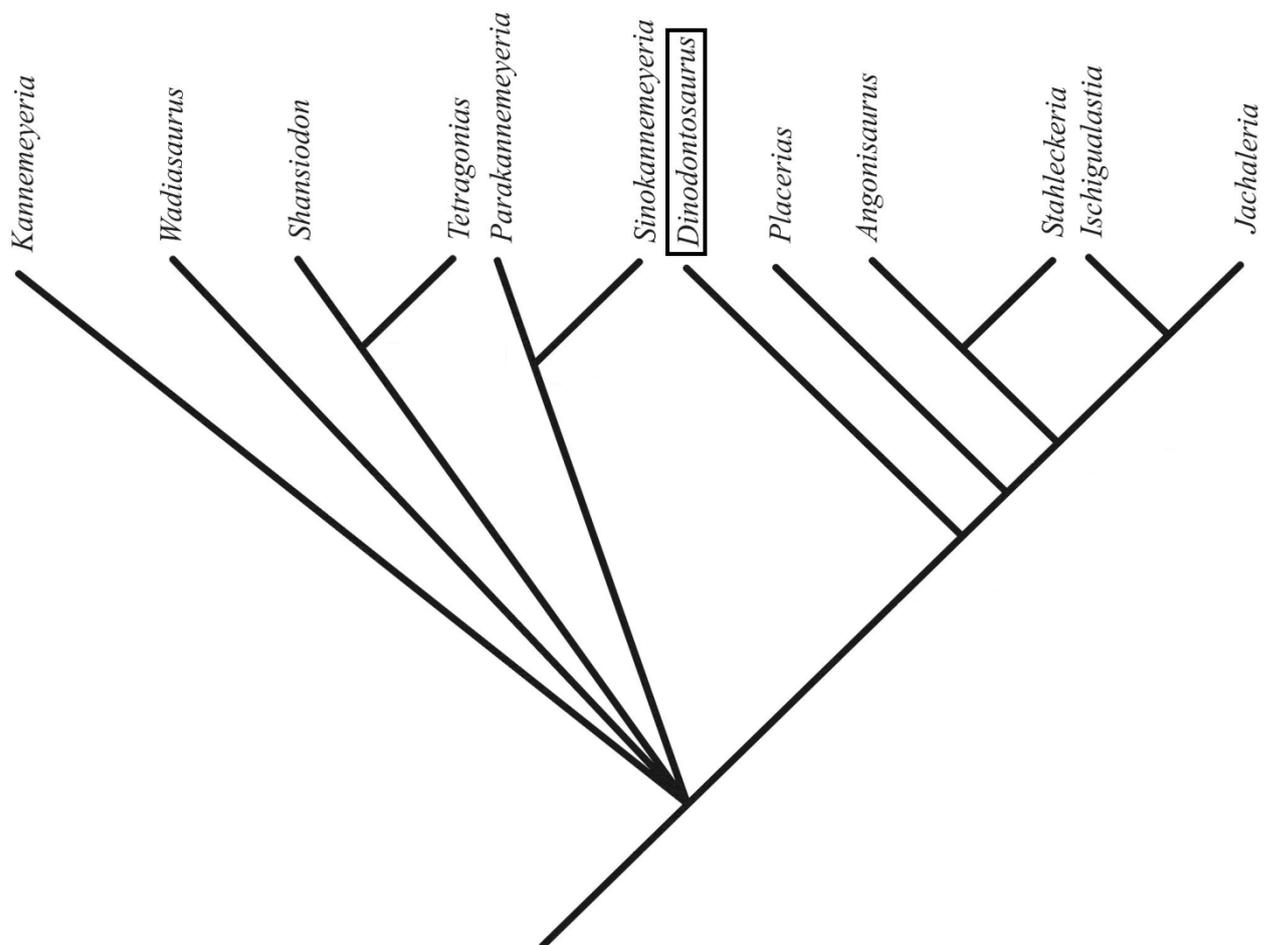


Fig. 6: Relações filogenéticas entre os dicinodontes Kannemeyeriiformes triássicos, evidenciando *Dinodontosaurus*. Modificado de Vega-Dias *et al.* (2004).

A ocorrência de cerca de dez indivíduos juvenis de *Dinodontosaurus* encontrados em associação (Figura 7) levanta uma série de questões a respeito do comportamento desses animais, sugerindo que podiam adotar estratégias gregárias e certo nível de dependência parental (Morato, 2006). Essa associação também levanta a hipótese de que esses filhotes podem ter sido soterrados por colapso de abrigo subterrâneo (Bueno, 2012). Segundo Bandyopadhyay (1988), associações semelhantes já foram registradas para outros gêneros de dicinodontes como *Placerias* e *Parakannemeyeria*. Neste último, do Triássico Médio da China, nove indivíduos juvenis completos e articulados foram encontrados reunidos.



Fig. 7: Indivíduos juvenis de *Dinodontosaurus* encontrados em associação, expostos no Museu Irajá Damiani Pinto, IGEO-UFRGS. O espécime adulto não foi encontrado junto aos juvenis. Fotografia de Luiz Flávio Lopes.

A diagnose do gênero *Dinodontosaurus* é baseada, entre outros, na seguinte combinação de caracteres cranianos: duas presas caniniformes bem desenvolvidas na maxila, parietais amplamente expostos no teto craniano, forame pineal localizado anteriormente, região intertemporal relativamente larga, rostró direcionado ventralmente, maxila não fazendo contato com a borda ventral da órbita e altura da crista sagital menor que o diâmetro dorso-ventral da órbita (modificada de Lucas & Harris, 1996).

A trajetória nomenclatural do gênero *Dinodontosaurus* é complexa, visto que muitas espécies foram erigidas e, mais tarde, sinonimizadas. Materiais atribuídos a *Dinodontosaurus* foram primeiramente descritos por Huene (1935) sob a designação de *Dicynodon turpior* e *Dicynodon tener*. Posteriormente, Tupi-Caldas (1936) erigiu a espécie *Diodontosaurus pedroanum* e Romer (1943) descreveu materiais atribuídos a *Dinodontosaurus oliveirai*. Estes últimos materiais foram reavaliados por Cox (1965) e comparados ao material de Huene e, visto que diferenças relevantes para a separação das espécies não foram encontradas, Cox propôs uma nova combinação genérica: *Dinodontosaurus turpior*.

Em seguida, Cox (1968) definiu novas espécies descobertas na Argentina, dentre estas estão *Chanaria platyceps* e *Dinodontosaurus brevirostris*. Diversos trabalhos sugerem que essas espécies são na verdade sinônimas de *Dinodontosaurus turpior* (e.g. Lucas & Harris, 1996; Schwanke & Melo, 2002).

Além das espécies mencionadas, foi descrita para a Argentina *Dinodontosaurus platygnathus* Cox, 1968, que é considerada por alguns autores como uma espécie potencialmente válida (Keyser & Cruickshank¹ e Bonaparte² *apud* Morato, 2006; Machado, 1992) e por outros como *nomen dubium* (Morato, 2006). Por seu turno, *Diodontosaurus pedroanum* é a única espécie unanimemente considerada não válida, devido a sua supressão do ICZN (1995) endossada por Lucas (1992) em favor da manutenção do gênero *Dinodontosaurus*.

Segundo Machado (1992), para os dicinodontes com presas do Triássico do Brasil, ainda não foi possível definir critérios objetivos e seguros para embasar a separação taxonômica. Lucas & Harris (1996) revisaram o gênero e concluíram que a única espécie válida seria *D. oliveirai*. Adotando a visão de Machado (1992) consideramos todos os espécimes estudados pertencentes a uma mesma espécie, entretanto, contrapondo a interpretação de Lucas & Harris (1996), defendemos o uso da designação *D. turpior*, por ser o epíteto mais amplamente difundido na literatura. Entretanto, neste trabalho optamos por utilizar só o nome genérico *Dinodontosaurus* sp.

5.2. CONTEXTO GEOLÓGICO E ESTRATIGRÁFICO

Fósseis de dicinodontes são encontrados em duas unidades da Bacia do Paraná; Formação Rio do Rasto (Permiano Médio/Superior) e Supersequência Santa Maria (Triássico Médio/Superior). No Rio Grande do Sul, a grande maioria das espécies de dicinodontes são encontradas em camadas da Supersequência Santa Maria (Figura 8), havendo somente uma ocorrência para a Formação Rio do Rasto deste estado (Boos *et al.*, 2016). Essas camadas sedimentares, que afloram numa estreita faixa leste-oeste localizada na região geomorfológica conhecida como Depressão Central sul-rio-grandense, foram acumuladas por sistemas deposicionais continentais flúvio-lacustres (Zerfass *et al.*, 2003).

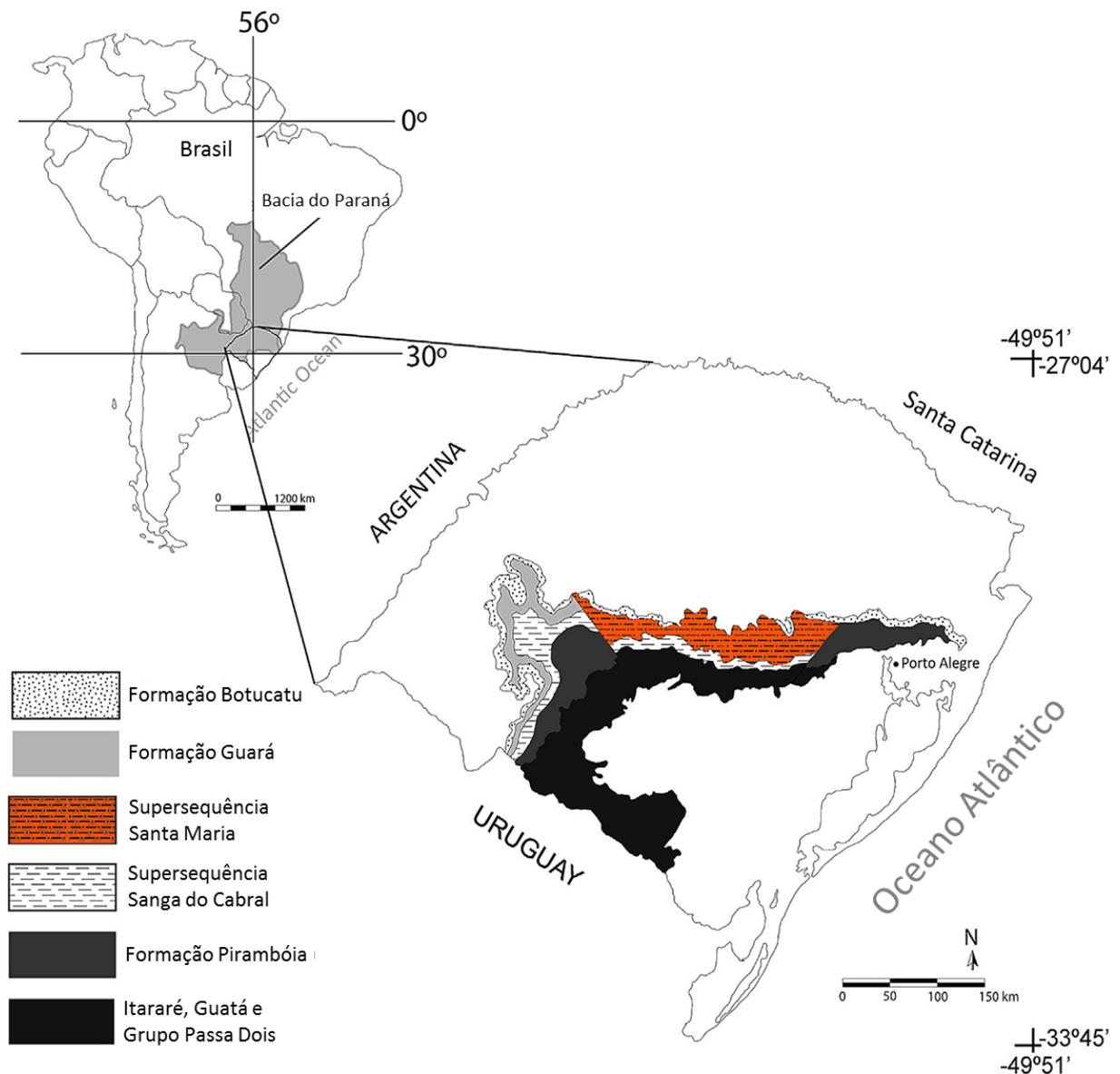


Fig. 8: Localização da Supersequência Santa Maria no estado do Rio Grande do Sul e na Bacia do Paraná. Modificado de Horn *et al.* (2014).

No que tange, especialmente, ao período Triássico, grande importância paleontológica é atribuída a estes estratos por seu conteúdo fóssilífero razoavelmente abundante que representa a diversa fauna de vertebrados deste intervalo de tempo, formada por sinápsidos (cinodontes e dicinodontes), diápsidos (lepidossauros, aetossauros, rincossauros, fitossauros e dinossauros), pararreptilianos (procolofonídeos) e anfíbios Stereospondyli (Barberena *et al.*, 2002; Langer *et al.*, 2007; Soares *et al.*, 2012).

Originalmente, diversos pesquisadores classificaram essas camadas triássicas em termos litoestratigráficos. Gordon Jr. (1947) foi o primeiro a reconhecer a Formação Santa Maria. Andreis (1980) nomeou a Formação Sanga do Cabral (a mais antiga) e a Formação Caturrita (a mais jovem), e dividiu a Formação Santa Maria (intermediária) em dois membros: Passo das Tropas e Alemoa. O autor incluiu as três formações no Grupo Rosário do Sul. Faccini (1989), com base em uma abordagem mais moderna de análise estratigráfica, subdividiu as camadas triássicas em três seqüências deposicionais, delimitadas por superfícies erosivas. Destas, portadoras de tetrápodes fósseis eram a Sequência I, correspondente à Formação Sanga do Cabral (Scytiano), e a Sequência II correspondendo à Formação Santa Maria e à base da Formação Caturrita (Ladiniano a Eonorian) e a Sequência III equivalendo ao Arenito Mata (Retiano) (Scherer *et al.*, 2000). Posteriormente, Zeffass *et al.* (2003) inseriu o termo Superseqüência Santa Maria para nomear a seqüência de segunda ordem que engloba o conjunto de rochas do intervalo Meso-Neotriássico, a qual foi, então, subdividida em três seqüências de terceira ordem: Sequência Santa Maria 1 (Ladiniano), 2 (Carniano a Noriano) e 3 (Retiano-Eojurássico), da base para o topo.

Horn *et al.* (2014) propuseram a incorporação de uma nova seqüência entre as Sequências I e II de Zeffass *et al.* (2003), alterando, assim, a nomenclatura de números para nomes, para possibilitar futuras subdivisões na Superseqüência Santa Maria (Figura 9). Assim sendo, os autores reconheceram quatro seqüências para o pacote Meso-Neotriássico do Rio Grande do Sul: Sequência Pinheiros-Chiniquá (Mesotriássico – Ladiniano Inferior), Sequência Santa Cruz (Mesotriássico – Ladiniano Superior), Sequência Candelária (Neotriássico – Carniano) e Sequência Mata (Neotriássico – Retiano), da base para o topo (Figura 9). Entretanto, a proposta cronoestratigráfica mais recente de Martinelli *et al.* (2017) aponta para mudanças em algumas idades relativas a estas Sequências devido ao descobrimento de novos táxons para as camadas mais basais, referidas à Sequência Pinheiros-Chiniquá, e datações radiométricas realizadas para a correlata Formação Chañares da Argentina (Marsicano *et al.*, 2015). Seguindo essa proposta a Sequência Pinheiros-Chiniquá é posicionada entre o Meso-Neotriássico (Neoladiniano-Eocarniano), a Sequência Santa Cruz

no Neotriássico (Carniano), a Sequência Candelária no Neotriássico (Carniano-Noriano) e a Sequência Mata no Neotriássico (Retiano) (Figura 10).

Em termos litológicos as Sequências Pinheiros-Chiniquá, Santa Cruz e Candelária são compostas por conglomerados clasto-suportado e arenitos de estratificação cruzada, sobrepostos por pelitos laminados, sendo o topo da Sequência Candelária composto por arenitos finos. Já a Sequência Mata é caracterizada por arenitos finos a grossos com estratificação cruzada (Zerfass *et al.*, 2003; Horn *et al.*, 2014).

Quatro biozonas (Zonas de Associação, ZA) individualizadas com base no conteúdo de vertebrados fósseis são identificadas ao longo das Sequências Pinheiros-Chiniquá, Santa Cruz e Candelária. Segundo Soares *et al.* (2011), são elas: ZA de *Dinodontosaurus*, ocorrendo na Sequência Pinheiros-Chiniquá; ZA de *Santacruzodon*, na Sequência Santa Cruz; ZA de *Hyperodapedon*, encontrada na base da Sequência Candelária; e ZA de *Riograndia* registrada no topo da mesma Sequência.

Três gêneros de Dicynodontia são reconhecidos na Supersequência Santa Maria. *Dinodontosaurus* e *Stahleckeria* estão inseridos na ZA de *Dinodontosaurus*, enquanto *Jachalera* faz parte da ZA de *Riograndia*.

A Zona de Associação de *Dinodontosaurus* foi erigida devido à predominante abundância de materiais do referido gênero em afloramentos próximos ao município de Candelária – região de Pinheiros – e entre os municípios de São Pedro do Sul e Mata – região de Chiniquá (Machado, 1992), que compõem a base da Supersequência Santa Maria (Sequência Pinheiros-Chiniquá, Neoladiniano-Eocarniano). Adicionalmente, materiais de *Dinodontosaurus* também foram coletados em outros afloramentos isolados nas proximidades das cidades de Agudo e Porto Mariante (Langer *et al.*, 2007), estando também inclusos na ZA de *Dinodontosaurus*. Como citado anteriormente, a fauna encontrada nessas camadas é correlata a da Formação Chañares na Argentina, onde espécimes de *Dinodontosaurus* também ocorrem em grande quantidade.

A fauna da ZA de *Dinodontosaurus* da Sequência Pinheiros-Chiniquá apresenta também, além dos dicinodontes *Dinodontosaurus turpior* e *Stahleckeria potens*; o procolofonoide *Candelaria barbouri*; o rincossauro *Brasinorhynchus mariantensis*; os arcosauros *Prestosuchus chiniquensis*, *Barberenasuchus brasiliensis*, *Spondylosoma absconditum* e *Decuriasuchus quartacolonias*; além dos cinodontes *Massetognathus ochagaviae*, *M. pascuali*, *Candelariodon barberenai*, *Chiniquodon theotonicus*, *Traversodon stahleckeri*, *Luangwa sudamericana*, *Protuberun cabralense*, *Protheriodon estudante*, *Bonacynodon schultzi*, *Scalenodon ribeiroae* e *Aleodon cromptoni* (Barberena *et al.*, 2002;

Schultz & Langer, 2007; Langer *et al.*, 2007; Liu *et al.*, 2008; Raugust, 2009; Oliveira, 2011; França *et al.*, 2013; Schultz *et al.*, 2016; Melo *et al.*, 2017; Martinelli *et al.* 2017).

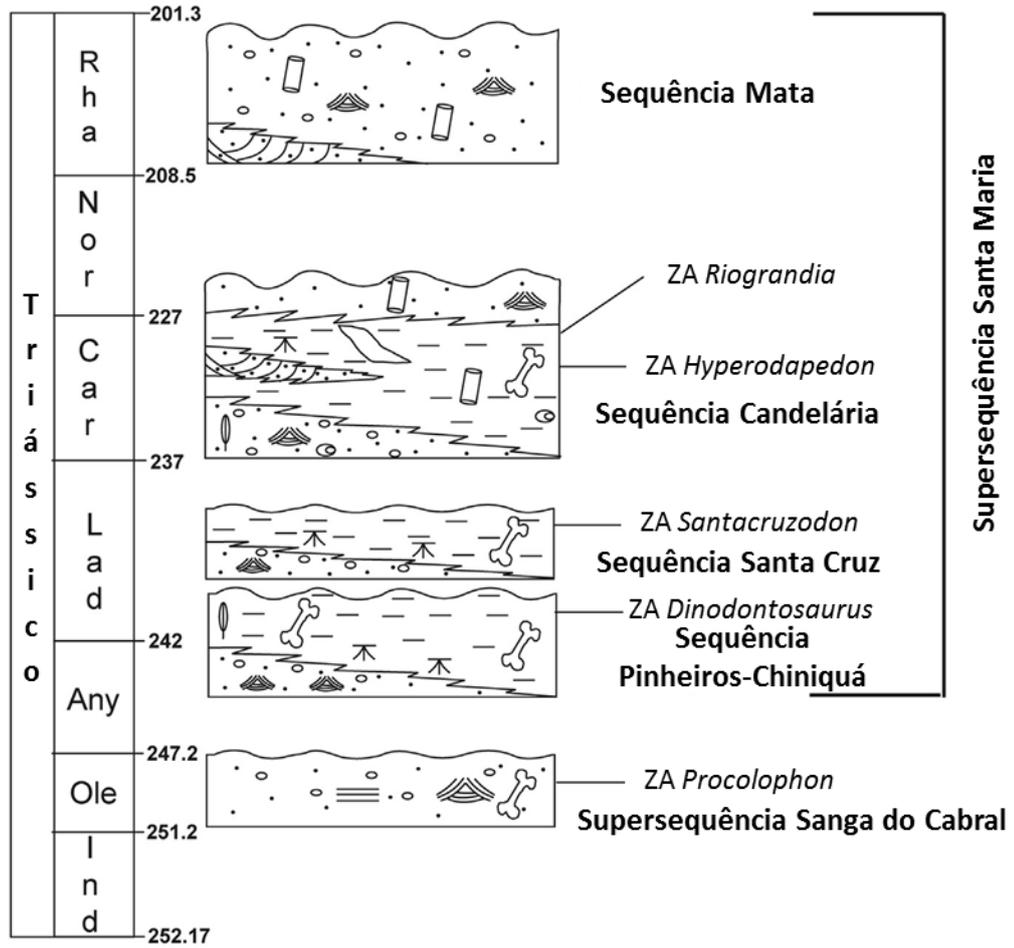


Fig. 9: Bioestratigrafia do Triássico do Rio Grande do Sul baseada em tetrápodes. Modificado de Horn *et al.* (2014).

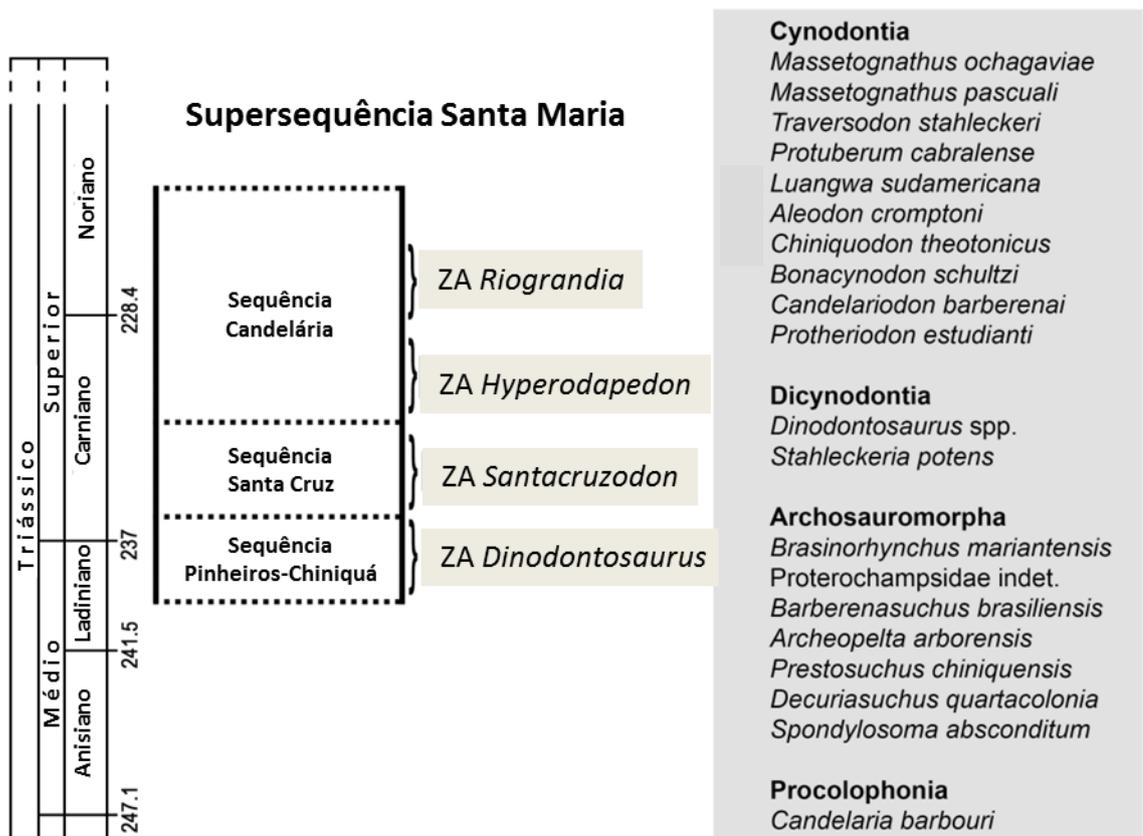


Fig. 10: Proposta mais recente para a crono e bioestratigrafia do Triássico do Rio Grande do Sul e fauna de tetrápodes da ZA de *Dinodontosaurus*. Modificado de Martinelli *et al.* (2017).

5.3. ALOMETRIA

O tamanho e formato são, provavelmente, as características de maior importância de um organismo, compondo os elementos fundamentais do seu *bauplan*². No entanto, de modo geral, é evidente que essa configuração sofre modificações contínuas durante a ontogenia dos indivíduos, visto que, ao longo do processo de crescimento e desenvolvimento, verificam-se mudanças nas proporções relativas entre certas estruturas. Um exemplo clássico dessa relação diz respeito à quela (pinça preensora dos apêndices anteriores) dos caranguejos, que apresenta uma taxa de crescimento maior do que a taxa apresentada pelo restante do corpo do animal: nos indivíduos juvenis, o tamanho da quela equivale ao tamanho do seu abdômen, ao passo que, nos adultos, tal proporção se diferencia, assumindo a quela um tamanho muito maior do que o seu abdômen (Figura 11) (Shingleton, 2010).

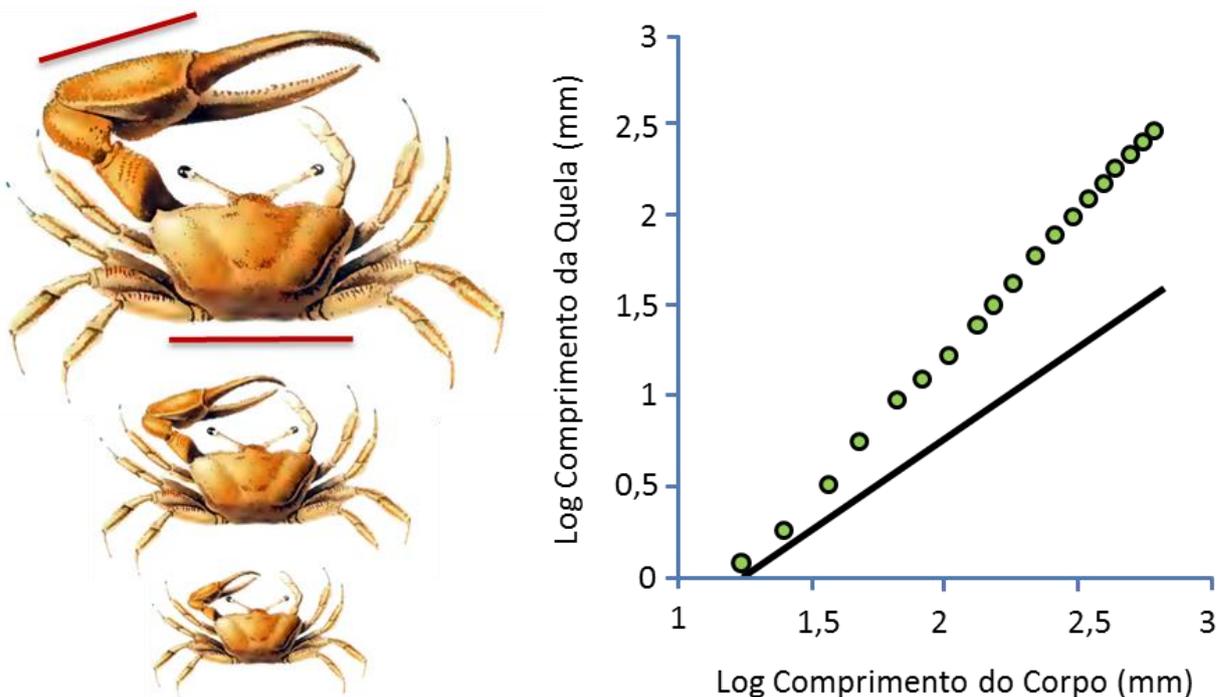


Fig.11: Relação alométrica entre o comprimento da quela e comprimento do corpo em *Uca pugnax* durante o seu crescimento. As medidas tomadas estão indicadas pelas barras vermelhas. Os círculos verdes refletem essas medidas em um gráfico de escala logarítmica; a linha preta demonstra como seria o gráfico desse crescimento admitindo que as taxas entre a quela e o corpo do animal fossem iguais ($\alpha=1$). Modificado de Shingleton (2010).

² O termo *bauplan* (do alemão, plano básico ou projeto estrutural) expressa a ideia de planos corpóreos conservados. Seu conceito representa a estabilidade de forma, que se mantém através do tempo evolutivo e da divergência filogenética (Barrington, 2007).

O estudo da mudança em tamanho ou formato de uma estrutura, em relação à mudança em tamanho ou formato de outra estrutura, é denominado alometria (Kardong, 2012), termo cunhado por Julian Huxley e Georges Tessier (1936) para unificar diferentes estudos a respeito de padrões de crescimento relativo através de um conceito conciso.

A alometria estuda relações de escala em geral, podendo incluir atributos morfológicos (como a relação de tamanho entre a quela do caranguejo e seu abdômen), fisiológicos (relação entre a taxa metabólica e o tamanho do corpo em mamíferos, por exemplo) ou ecológicos (como a relação entre o tamanho da asa e o desempenho de voo de aves). Resumindo, a alometria descreve como os atributos ou processos se escalonam entre si. Assim, os estudos alométricos têm como objetivo investigar as mudanças de proporção em algum atributo biológico, correlacionadas à variação em tamanho (1) do organismo como um todo (*overall body size*) ou (2) de algum outro elemento referencial do seu corpo (Gould, 1966).³

Em síntese, relações alométricas descrevem mudanças em forma que acompanham mudanças em tamanho. Comparados a uma parte de referência, o atributo analisado pode exibir alometria positiva ou negativa, dependendo de sua taxa de crescimento: será positiva quando esta for maior, exibindo um crescimento mais veloz em relação ao outro atributo, ao passo que será negativa quando sua taxa for menor. Já o termo isomeria descreve o crescimento em que as proporções continuam constantes, inexistindo, portanto, alometria (Kardong, 2012). A título de exemplo, no caso da quela do caranguejo, evidencia-se uma alometria positiva desta em relação ao abdômen, tendo em vista que sua taxa de crescimento é maior. Caso as taxas de crescimento da quela e do abdômen fossem estatisticamente iguais, crescendo ambos com a mesma proporção, tratar-se-ia de um caso de isomeria.

O crescimento pode ser avaliado em termos matemáticos mediante a função de potência reconhecida como equação de simples alometria (Huxley & Tessier, 1936), proporcionando uma descrição quantitativa da relação parte/todo:

$$y = bx^{\alpha}.$$

Na biologia, o uso de leis de potência ou leis de escala está muito bem estabelecido. Leis de potência revelam-se em muitos fenômenos da natureza, como na distribuição de magnitude de terremotos, na geometria fractal da ramificação das árvores e do sistema cardiovascular e respiratório, nos estados críticos da termodinâmica, na auto-similaridade das

³ Diante da impossibilidade de mensurar o tamanho corporal total (*overall body size*) do organismo, geralmente determinado pelo seu comprimento total ou peso, costuma-se utilizar outros parâmetros que bem se correlacionem com o mesmo, como o comprimento do crânio ou de ossos longos, como o fêmur.

séries temporais de processos biológicos e não biológicos (Mandelbrot, 1983; Meakin, 1998; Barabasi & Stanley, 1995; *apud* Barbosa, 2007).

Ao aplicar a transformação logarítmica, a equação de simples alometria se converte a uma relação linear simples:

$$\log(y) = \log(b) + \alpha \log(x) ,$$

onde y é o atributo biológico analisado, b é a constante de normalização ou intercepto, α é o coeficiente de alometria (*slope*) e x é, normalmente, o tamanho total do corpo (*overall body size*).

Se as alterações sofridas numa das variáveis realmente for acompanhada por modificações na outra, isso significa que essas variáveis estão correlacionadas. Ao expressar graficamente essa correlação, podemos originar uma reta de regressão linear, cuja inclinação será expressa pelo seu coeficiente de alometria (α). O coeficiente de alometria define as tendências alométricas apresentadas pela reta de regressão e sua interpretação é baseada nas seguintes hipóteses:

$$H_0: \alpha = 1$$

$$H_a: \alpha \neq 1$$

A hipótese nula afirma que o coeficiente α é igual a 1, indicando que as duas variáveis crescem proporcionalmente, portanto, o crescimento é considerado isométrico. A hipótese alternativa afirma que o coeficiente α é diferente de 1, desta maneira, o crescimento é considerado alométrico. Assim, quando $\alpha < 1,0$ têm-se alometria negativa e quando $\alpha > 1,0$ têm-se alometria positiva. Para testar estatisticamente os valores dos coeficientes alométricos, fixa-se um nível de significância e calculam-se limites de confiança, geralmente, empregando testes t bicaudal.

Atualmente são reconhecidos pelo menos três tipos de alometria (Cock, 1966; Gould, 1966; Cheverud, 1982; Pélabon *et al.*, 2013; Voje *et al.*, 2013):

1. Alometria ontogenética: estudo de um indivíduo, ou de indivíduos de uma população, em diferentes estágios ontogenéticos.
2. Alometria estática: estudo de indivíduos de uma população que se encontram no mesmo estágio de desenvolvimento, geralmente adultos.
3. Alometria evolucionária: estudo entre populações ou espécies distintas.

Segundo Gould (1966) as alometrias ontogenética e evolucionária representam as verdadeiras mudanças temporais de proporção, chamadas de “crescimento verdadeiro” (*true growth*). A alometria estática, por sua vez, é uma comparação estática entre diferenças de

proporção, avaliando as variações individuais de cada espécime e, portanto, incapaz de representar curvas de crescimento verdadeiras. Apesar de cada tipo de alometria poder ser estudado separadamente, todas eles podem (e devem) ser considerados como diferentes resultados de um único processo biológico, o crescimento (Pélabon *et al.*, 2013).

Na alometria ontogenética, desvios da isomeria nas trajetórias de crescimento podem levar a grandes mudanças em proporção e, com isso, podem gerar novas configurações. O estudo dessas modificações pode fornecer evidências de plasticidade durante o desenvolvimento, que podem ser determinadas por fatores ecológicos, como um regime de seleção diferente.

Ressalta-se, porém, que estudos de alometria ontogenética em paleontologia são raros na literatura, tendo em vista a dificuldade de preservação de amostras aptas para tal análise. É o que aponta Sánchez-Villagra (2010) ao afirmar que a identificação de uma série ontogenética de fósseis não é trivial e pode ser obtida mais facilmente quando um grande número de indivíduos está disponível em uma área estratigraficamente controlada, uma situação rara e de muita sorte. Entretanto, é possível cogitar a ocorrência desta situação nas rochas triássicas da Supersequência Santa Maria, sede do descobrimento de diversos indivíduos do gênero *Dinodontosaurus* que, compondo uma série ontogenética, permitiu o desenvolvimento desta pesquisa.

Na paleontologia, é de suma importância ponderar a alometria ontogenética, ainda mais em casos onde não há análogos atuais para eventuais comparações. A relevância desse argumento pode ser atestada pelo grande número de táxons erigidos a partir de espécimes juvenis que se tornaram sinônimo júnior de táxons previamente descritos com base em espécimes adultos. Esses equívocos são minimizados através de análises alométricas adequadas, que levam em consideração a gama de diferentes configurações exibidas por indivíduos da mesma espécie, em diferentes estágios ontogenéticos.

6. MATERIAL E MÉTODOS

6.1. AMOSTRA

A amostra estudada foi composta por materiais cranianos referentes a 40 espécimes atribuídos previamente ao gênero *Dinodontosaurus*, os quais diferem substancialmente em tamanho compondo uma série ontogenética (Figuras 12 e 13) onde o crânio do menor indivíduo corresponde a 23% em comprimento do crânio do maior indivíduo.

Os espécimes analisados provêm de diferentes afloramentos da Sequência Pinheiros-Chiniquá (Meso-Neotriássico – Ladiniano a Eocarniano) da Supersequência Santa Maria no estado do Rio Grande do Sul, sul do Brasil.

Estes materiais encontram-se depositados nas seguintes coleções, sob os correspondentes códigos de registro:

- UFRGS-PV - Laboratório de Paleontologia de Vertebrados da UFRGS (Porto Alegre);
- DGM - Museu de Ciências da Terra, Departamento Nacional de Produção Mineral (Rio de Janeiro);
- MCP - Setor de Paleontologia do Museu de Ciência e Tecnologia da PUCRS (Porto Alegre);
- MPDC - Museu Municipal Padre Daniel Cargnin (Mata);
- MVP - Museu Vicente Palloti (Santa Maria).
- UFSM - Laboratório de Estratigrafia e Paleobiologia da UFSM (Santa Maria);

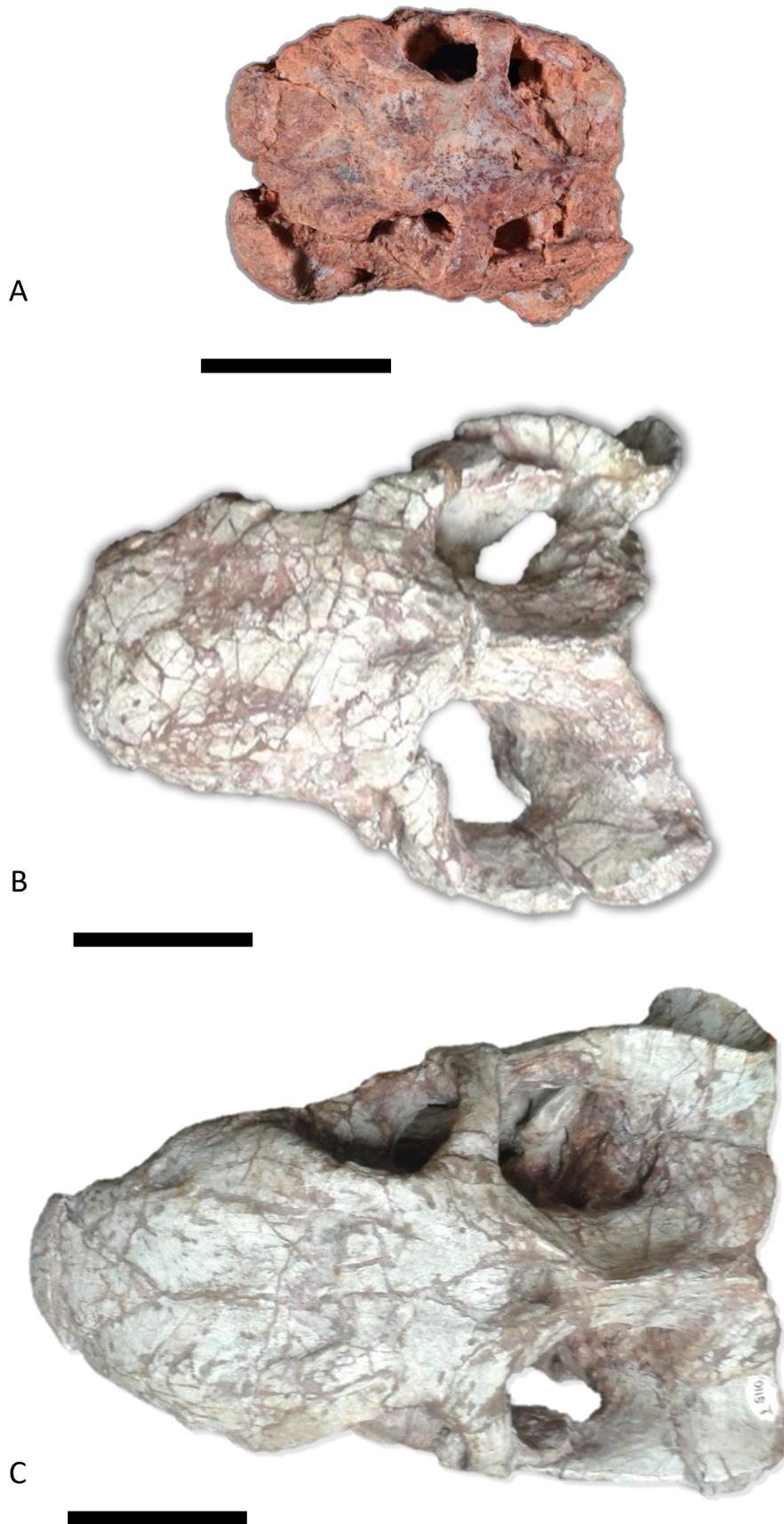


Fig.12: Vista dorsal de espécimes componentes da amostra em estágio juvenil de desenvolvimento ontogenético. Códigos de registro: (A), UFSM 11078; (B), PV 0114 T; (C), PV 0115 T. Escala 5cm.

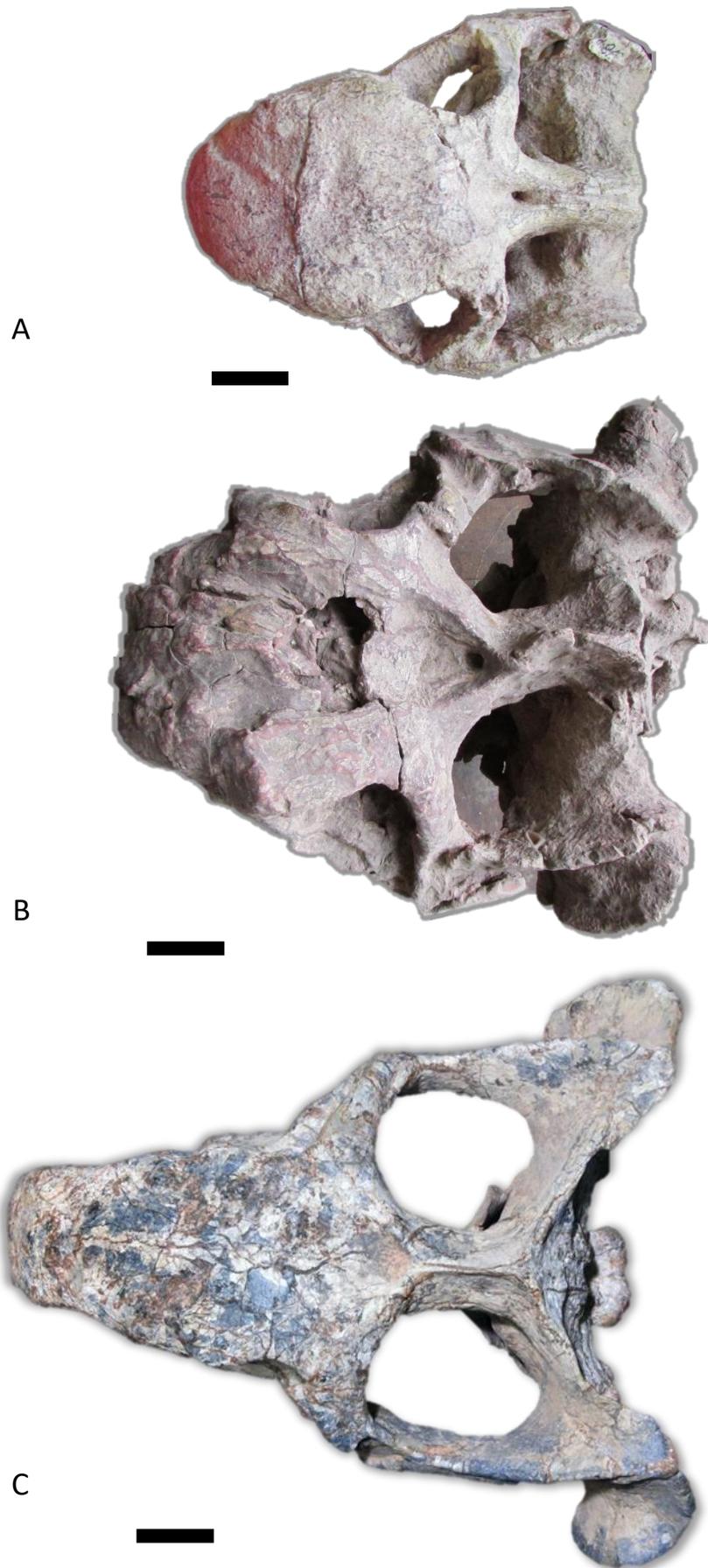


Fig. 13: Vista dorsal de espécimes componentes da amostra em estágio adulto de desenvolvimento ontogenético. Códigos de registro: (A), DGM 0378 R; (B), DGM 0319 R; (C), MPDC 367/99. Escala 5cm.

6.2. MEDIÇÕES

Os dados craniométricos em análise referem-se a medidas tomadas da amostra com auxílio de paquímetro ou fita métrica e, adicionalmente, foram inclusas medidas previamente coletadas por Machado (1992) que passaram por verificação, quando possível. Deste modo, foram compiladas um total de onze variáveis morfométricas (Figura 14). Os valores correspondentes às onze medidas craniométricas de cada um dos 40 exemplares encontram-se relacionados na figura 15.

As variáveis em questão estão descritas abaixo:

1. CC – Comprimento máximo do crânio: medido a partir da ponta do focinho até a máxima expansão do esquamosal, em vista lateral, com o palato orientado no plano horizontal.
2. CPR – Comprimento pré-orbital: distância entre bordo anterior da pré-maxila e bordo anterior da órbita, em vista lateral, na transição entre as superfícies dorsal e lateral do crânio.
3. CPO – Comprimento pós-orbital: distância entre o ângulo póstero-ventral da órbita e o esquamosal, medida tirada paralela ao bordo lateral da fenestra temporal superior.
4. CM – Comprimento da maxila: distância entre a extremidade proximal e a distal da maxila, tomado na borda ventral, acima do processo caniniforme.
5. CB – Comprimento da barra intertemporal: tomada entre o bordo posterior do forame pineal e o bordo dorsal da superfície occipital do interparietal.
6. CF – Comprimento da fenestra temporal: tomado entre o bordo posterior do arco pós-orbital e a face occipital anterior do esquamosal;
7. LF – Largura da fenestra temporal: tomada ao longo de uma linha, iniciando-se na metade do bordo lateral da fenestra até a barra intertemporal.
8. LO – Largura entre órbitas: distância tomada entre os bordos dorsais das órbitas exatamente na metade deles.
9. LR – Largura do rosto: largura do focinho tomada entre as narinas, na metade do bordo dorsal das mesmas.
10. LC – Largura do crânio: medida através da placa occipital nos pontos de maior expansão do esquamosal;
11. AC – Altura do crânio: tomada entre interparietal e o basioccipital.

As medidas expressam o tamanho e o formato nos eixos x, y e z, possibilitando a observação de padrões de crescimento nas três dimensões durante a ontogenia de *Dinodontosaurus* que devem responder às modificações cranianas ocorridas no gênero.

Em determinados indivíduos, houve a impossibilidade de coleta de alguma(s) variável(is) por questões decorrentes de deformações diagenéticas. Machado (1992) realizou regressão linear de modo a estimar as medidas desses atributos faltantes em sua análise. Entretanto, apesar de nossa compilação abranger estas estimativas, optamos por não estimar medidas quando estas estavam ausentes. Portanto, apesar do n amostral total ser composto por 40 indivíduos, as análises subsequentes apresentam diferentes valores amostrais.

A

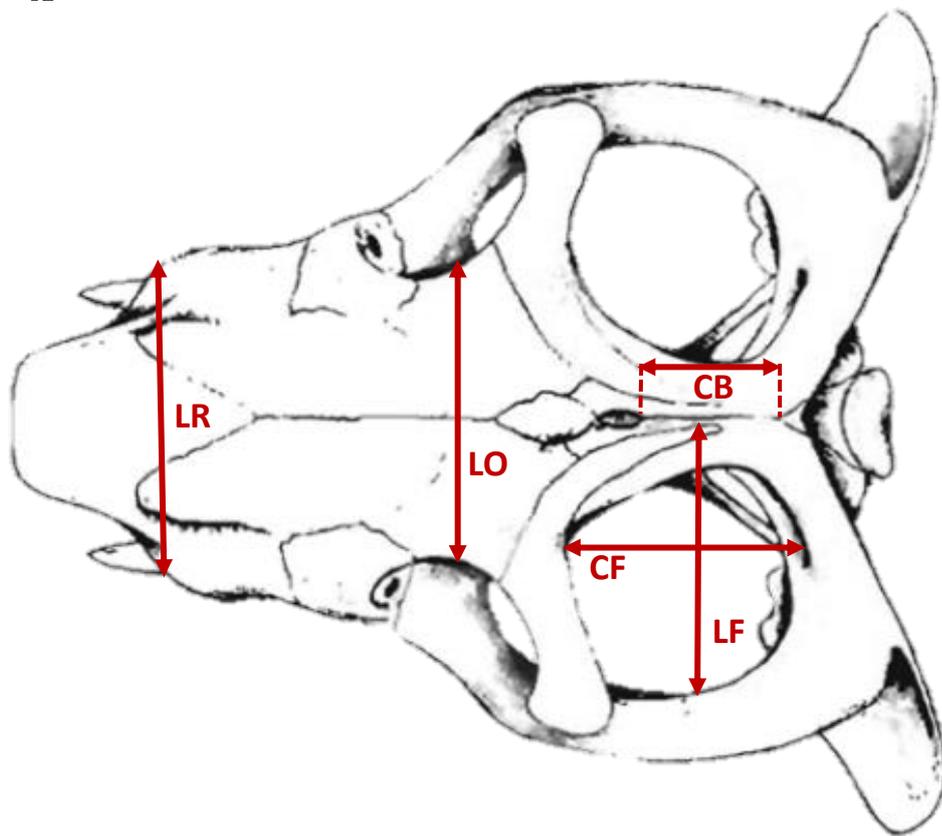


Fig.14: Representação das variáveis morfométricas coletadas. Imagens modificadas de Keyser & Cruickshank (1979). A, vista dorsal; B, vista lateral; C, vista occipital.

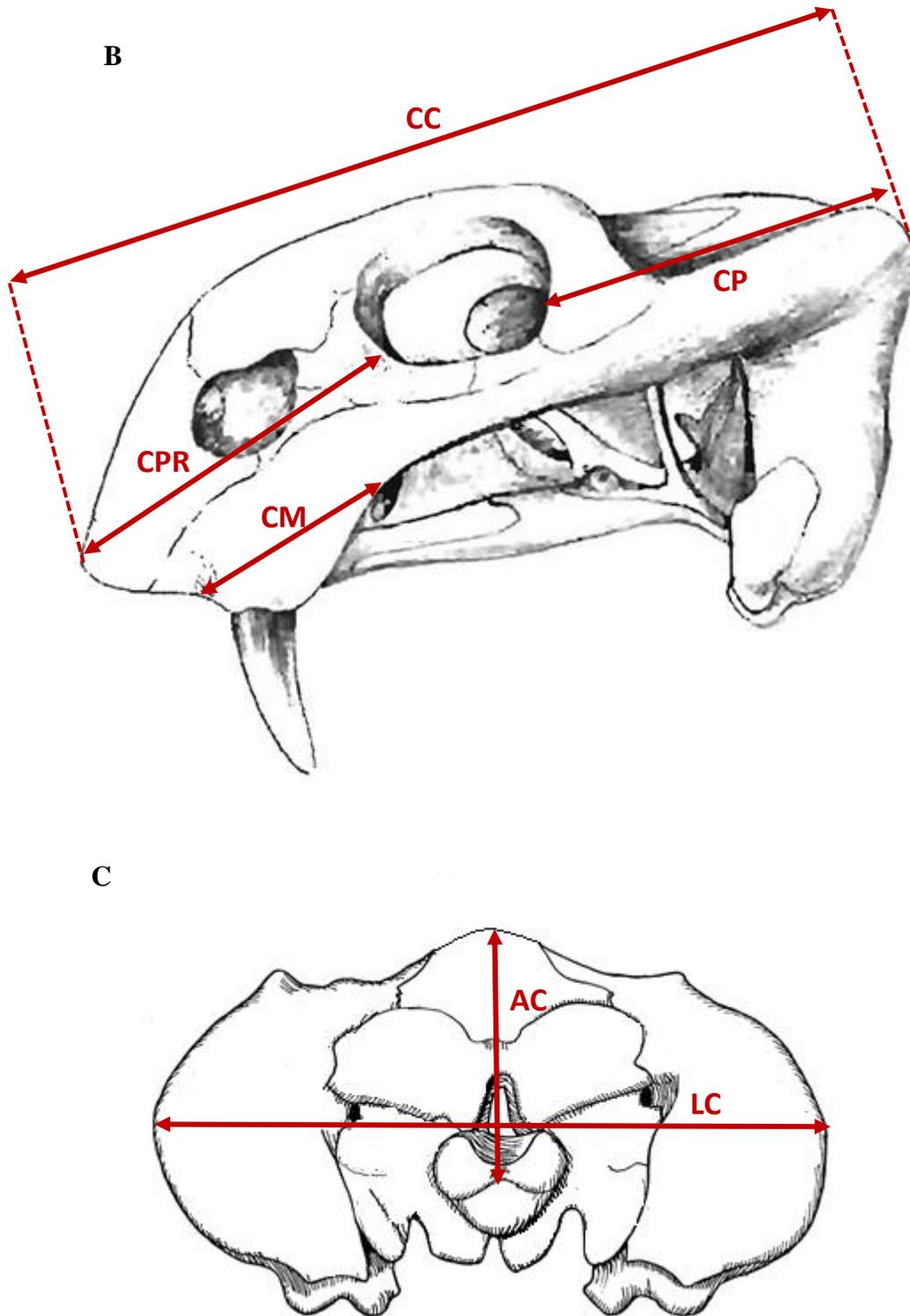


Fig. 14: Continuação.

NUM.	CÓDIGO DE CATÁLOGO	MEDIDAS (mm)										
		CC	CPR	CPO	CM	CB	CF	LF	LO	LR	LC	AC
01	PV 0113 T	194	69	86	55	42	45	31	50	41	130	72
02	PV 0114 T	159	46	73	56	46	47	39	54	42	140	97
03	PV 0115 T	186	65	75	63	49	45	35	51	39	158	85
04	PV 0116 T	179	75	77	57	42	42	45	52	41	147	84
05	PV 0118 T	172	57	84	60	37	52	36	50	39	174	81
06	PV 0119 T	182	–	–	63	–	–	–	–	–	–	–
07	PV 0120 T	173	67	77	–	41	42	35	48	45	150	81
08	PV 0121 T	367	138	177	147	87	83	76	108	110	347	190
09	PV 0227 T	290	84	116	–	58	79	53	68	47	185	108
10	PV 0229 T	390	157	190	–	142	89	108	130	131	428	250
11	PV 0230 T	371	125	186	–	90	104	75	97	82	360	135
12	PV 0300 T	173	63	89	–	47	37	27	42	46	161	88
13	DGM 0269 R	355	143	163	–	94	93	57	134	80	331	147
14	DGM 0275 R	377	163	153	–	73	77	71	105	93	316	156
15	DGM 0288 R	110	47	43	24	35	23	19	36	26	80	45
16	DGM 0309 R	330	180	150	–	73	88	83	128	96	280	164
17	DGM 0315 R	179	65	85	55	37	48	40	49	56	142	72
18	DGM 0319 R	311	103	140	131	71	71	80	114	108	314	129
19	DGM 0349 R	366	–	–	–	–	–	–	–	–	126	115
20	DGM 0378 R	241	85	120	80,5	70	62	67	83	77	254	129
21	DGM 0405 R	432	–	–	149	–	–	–	–	–	–	–
22	DGM 0421 R	406	101	168	146,5	101	74	93	132	103	350	200
23	DGM 1478 R	156	34	78	–	38	40	39	38	42	166	65
24	DGM 1479 R	123	44	52	–	12	26	25	37	26	104	43
25	DGM s/nº	210	–	–	63	–	–	–	–	–	157	57
26	MCP 0128 PV	371	190	174	170	99	78	82	123	114	364	180
27	MCP 0266 PV	447	212	198	–	123	120	120	155	119	464	200
28	MCP 0334 PV	410	173	182	–	100	105	95	130	115	470	160
29	MCP 0338 PV	350	–	–	190	–	–	–	–	–	–	–
30	MCP 0579 PV	385	181	184	–	105	79	72	133	112	366	212
31	MCP 0648 PV	356	121	161	–	62	87	110	106	88	354	140
32	MCP 1189 PV	387	210	161	–	86	114	109	149	109	424	202
33	MCP 1259 PV	270	–	–	92	–	–	–	–	–	–	–
34	MCP 1645 PV	298	131	138	–	76	71	72	84	64	280	114
35	MPDC 936	450	154	215	–	134	127	94	120	119	420	178
36	MPDC 286/51	406	170	178	–	84	68	56	129	91	366	186
37	MPDC 367/99	394	134	177	117	69	99	82	107	76	326	154
38	MVP 0158	303	116	141	–	82	71	68	68	47	258	138
39	MVP 0162	410	145	180	–	118	129	104	129	99	387	149
40	UFSM 11078	103	38	46	33	22	20	22	32	31	78	30
<i>n</i> amostral		–	34	34	19	34	34	34	34	34	36	36

Fig. 15: Listagem de espécimes discutidos no presente trabalho e suas respectivas variáveis morfométricas. Medidas em mm. Abreviações vide texto.

6.3. ANÁLISE ESTATÍSTICA

As medidas compiladas foram logaritimizadas para a realização de comparações bivariadas nas quais a variável que mensura o comprimento total do crânio (CC) foi utilizada como parâmetro (eixo x) a fim de acessar as trajetórias de crescimento das outras dez variáveis medidas.

Para representar a correlação entre as variáveis emparelhadas ao parâmetro (CC), um diagrama de dispersão de pontos foi empregado, a partir do qual foram traçadas retas de regressão linear através de dois modelos: o Método dos Mínimos Quadrados (OLS) e Eixo Principal Reduzido (RMA).

O crescimento relativo foi analisado mediante a equação $\log(y) = \log(b) + \alpha \cdot \log(x)$, que é a transformação logarítmica da função exponencial de simples alometria $y = bx^\alpha$ (Huxley & Tessier, 1936), onde: y = variável a ser analisada; b = intercepto; x = comprimento total do crânio (CC); α = coeficiente de alometria.

Assim, os coeficientes de alometria (α) e coeficientes de correlação (r) das retas obtidas pelos métodos OLS e RMA foram determinados. Intervalos de confiança de 95% a partir da técnica de reamostragem *bootstrapping* (2000 réplicas) foram utilizados para identificar a significância do coeficiente alométrico (α) adotando a hipótese nula $\alpha=1,0$ (isomeria). Deste modo, a interpretação dos valores α ocorreu da seguinte maneira: quando α não difere estatisticamente da hipótese nula ($\alpha=1,0$), o crescimento relativo é considerado isométrico; já em desvios estatísticos significantes onde $\alpha < 1,0$ considera-se alometria negativa, e onde $\alpha > 1,0$ considera-se alometria positiva. Todas as análises supracitadas foram conduzidas no software PAST (Hammer *et al.*, 2001).

Segundo McArdle (1988), o método RMA tende a ser o mais aconselhado quando as duas variáveis x e y estão igualmente sujeitas a erro. Deste modo, apesar das análises contemplarem ambos os modelos de regressão (OLS e RMA), as discussões foram baseadas no método RMA, pois, em se tratando de atributos biológicos, todas as variáveis estão igualmente sujeitas a erro inerente à medida ou a fatores biológicos individuais, como plasticidade morfológica e fatores diagenéticos.

7. RESULTADOS

Todas as variáveis apresentaram-se significativamente relacionadas ao comprimento do crânio (CC) apresentando valores $p < 0,05$. As regressões exibiram altos valores de coeficiente de correlação (r), oscilando entre 0,91 e 0,98, indicando uma correlação positiva de forte intensidade entre as variáveis emparelhadas (Tabela 1).

Os coeficientes alométricos (α) não apresentaram valores menores que 1,0 em ambos os métodos de regressão empregados, variando entre 1,01 – 1,26 pelo OLS, e 1,02 – 1,31 pelo RMA, revelando que nenhuma das variáveis manifestou crescimento alométrico negativo, entretanto, isomeria e alometria positiva foram identificadas (Tabelas 2 e 3; Figura 16).

Os padrões de crescimento inferidos pelos métodos OLS e RMA diferiram em cinco das 10 comparações bivariadas efetuadas, as quais correspondem às seguintes variáveis: comprimento pré-orbital (CPR), largura entre órbitas (LO), largura da fenestra temporal (LF), largura do crânio (LC), altura do crânio (AC). Nestes, os resultados do método OLS apontam para um crescimento isométrico em relação ao comprimento do crânio, ao passo que, pelo método RMA, alometria positiva é identificada.

Nas demais variáveis não houve divergência nos resultados entre os dois métodos, sendo identificado crescimento alométrico positivo na variável que mensura o comprimento da maxila (CM), e isomeria nas variáveis: comprimento pós-orbital (CPO), comprimento da barra intertemporal (CB), comprimento da fenestra temporal (CF) e largura do rosto (LR).

Tabela 1. Resultados estatísticos das comparações pareadas ao comprimento do crânio (CC) de *Dinodontosaurus*.

Variável	n	Valor p	r
CPR	34	<0,0001	0,93454
CPO	34	<0,0001	0,98826
CM	19	<0,0001	0,96175
CB	34	<0,0001	0,91081
CF	34	<0,0001	0,95254
LF	34	<0,0001	0,93231
LO	34	<0,0001	0,96018
LR	34	<0,0001	0,92454
LC	36	<0,0001	0,91773
AC	36	<0,0001	0,94655

n , número de espécimes; r , coeficiente de correlação. Para as abreviações das variáveis ver texto (pág. 30).

Tabela 2. Resultados obtidos pelo modelo de regressão OLS para os atributos cranianos de *Dinodontosaurus*.

Variável (y)	n	OLS				
		b	α	Lim. Inferior (95% IC)	Lim. Superior (95% IC)	Tendência
CPR	34	-0,71813	1,1203	0,9405	1,251	=
CPO	34	-0,37431	1,0121	0,9579	1,079	=
CM	19	-1,0753	1,258	1,034	1,448	+
CB	34	-0,87021	1,101	0,829	1,317	=
CF	34	-0,69614	1,0321	0,9307	1,179	=
LF	34	-0,8521	1,0771	0,9505	1,215	=
LO	34	-0,70477	1,0754	0,9652	1,156	=
LR	34	-0,65851	1,0237	0,9051	1,132	=
LC	36	-0,2771	1,0903	0,9878	1,243	=
AC	36	-0,54852	1,0779	0,9455	1,234	=

X, comprimento do crânio (Variável CC); Y, demais variáveis cranianas; n, número de espécimes; b, intercepto; α , coeficiente alométrico; IC 95%, intervalo de confiança de 95% para os valores de α ; =, isomeria; +, alometria positiva. Para as abreviações das variáveis ver texto (pág. 30).

Tabela 3. Resultados obtidos pelo modelo de regressão RMA para os atributos cranianos de *Dinodontosaurus*.

Variável (y)	n	RMA				
		b	α	Lim. Inferior (95% IC)	Lim. Superior (95% IC)	Tendência
CPR	34	-0,9088	1,1987	1,021	1,34	+
CPO	34	-0,40353	1,0242	0,9678	1,087	=
CM	19	-1,1938	1,3081	1,083	1,518	+
CB	34	-1,1322	1,2088	0,9339	1,456	=
CF	34	-0,82108	1,0835	0,9941	1,205	=
LF	34	-1,0421	1,1553	1,023	1,281	+
LO	34	-0,81314	1,12	1,003	1,213	+
LR	34	-0,86153	1,1073	0,9708	1,217	=
LC	36	-0,51465	1,1881	1,073	1,274	+
AC	36	-0,69645	1,1388	1,014	1,284	+

Abreviações vide tabela 3.

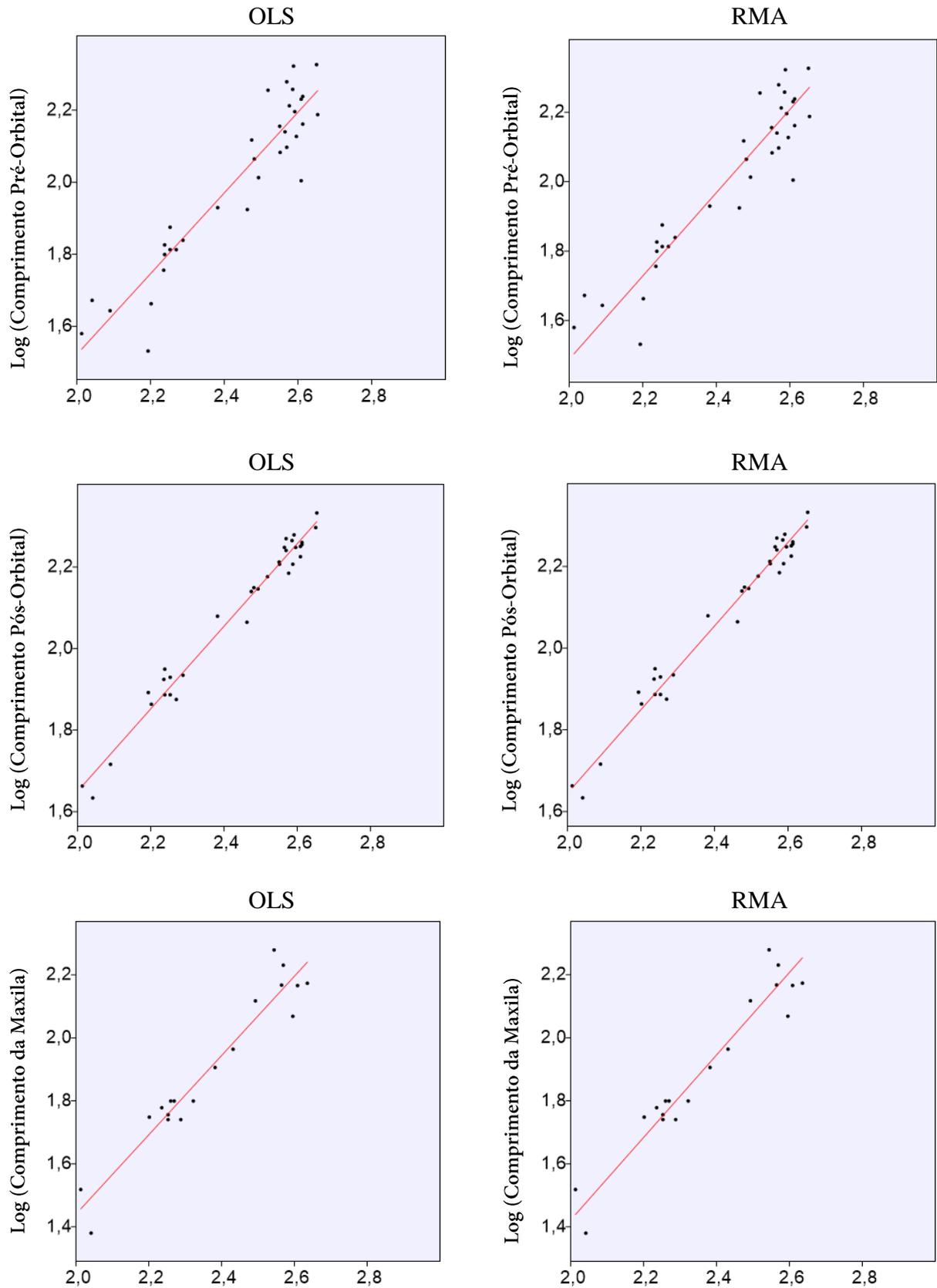


Fig. 16: Representação gráfica das retas de regressão linear ajustadas pelos modelos OLS e RMA para cada uma das variáveis cranianas de *Dinodontosaurus*. O eixo X é o comprimento do crânio (CC) em todas as comparações. As medidas estão em milímetros e foram transformadas para escala logarítmica.

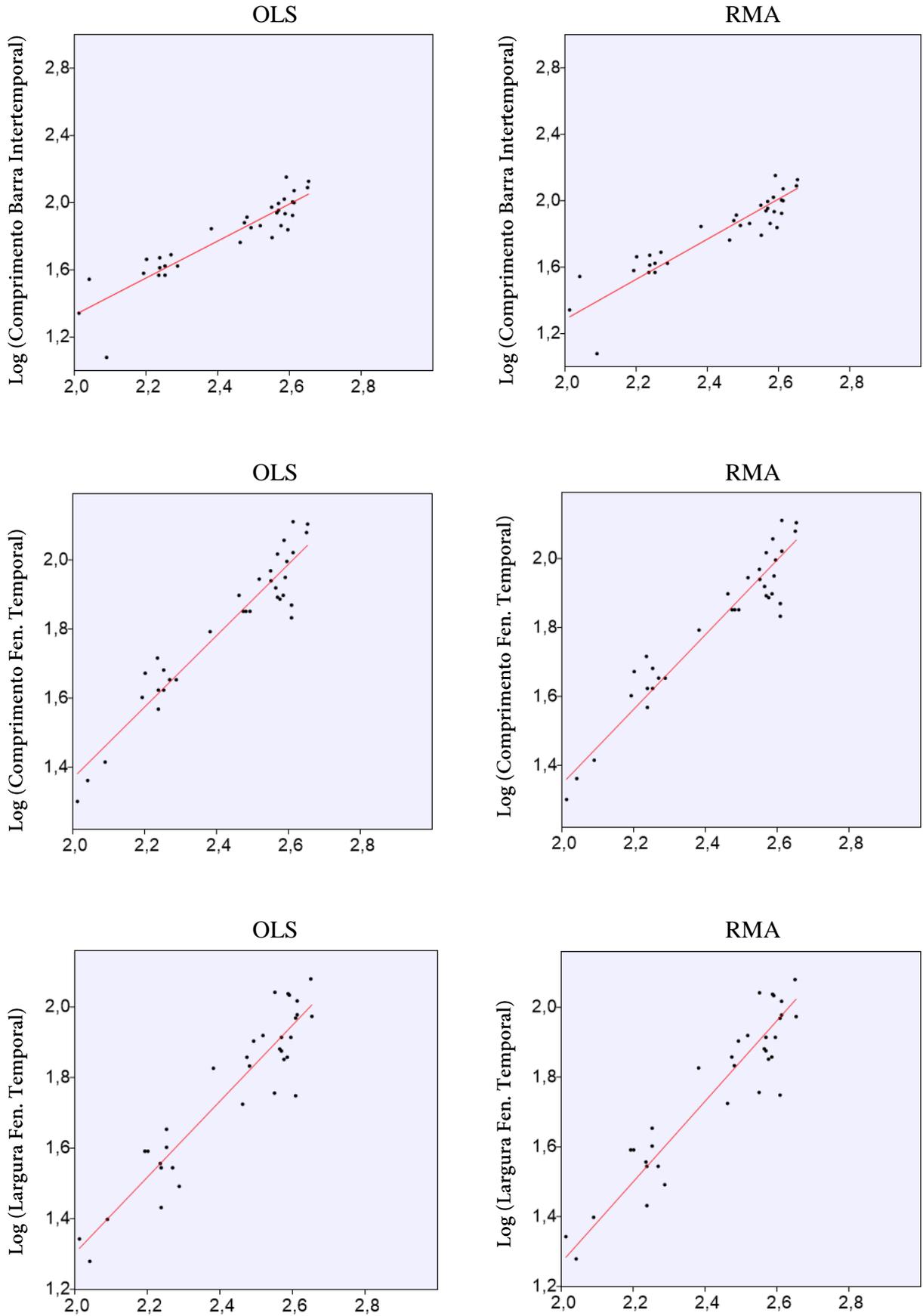


Fig. 16: Continuação.

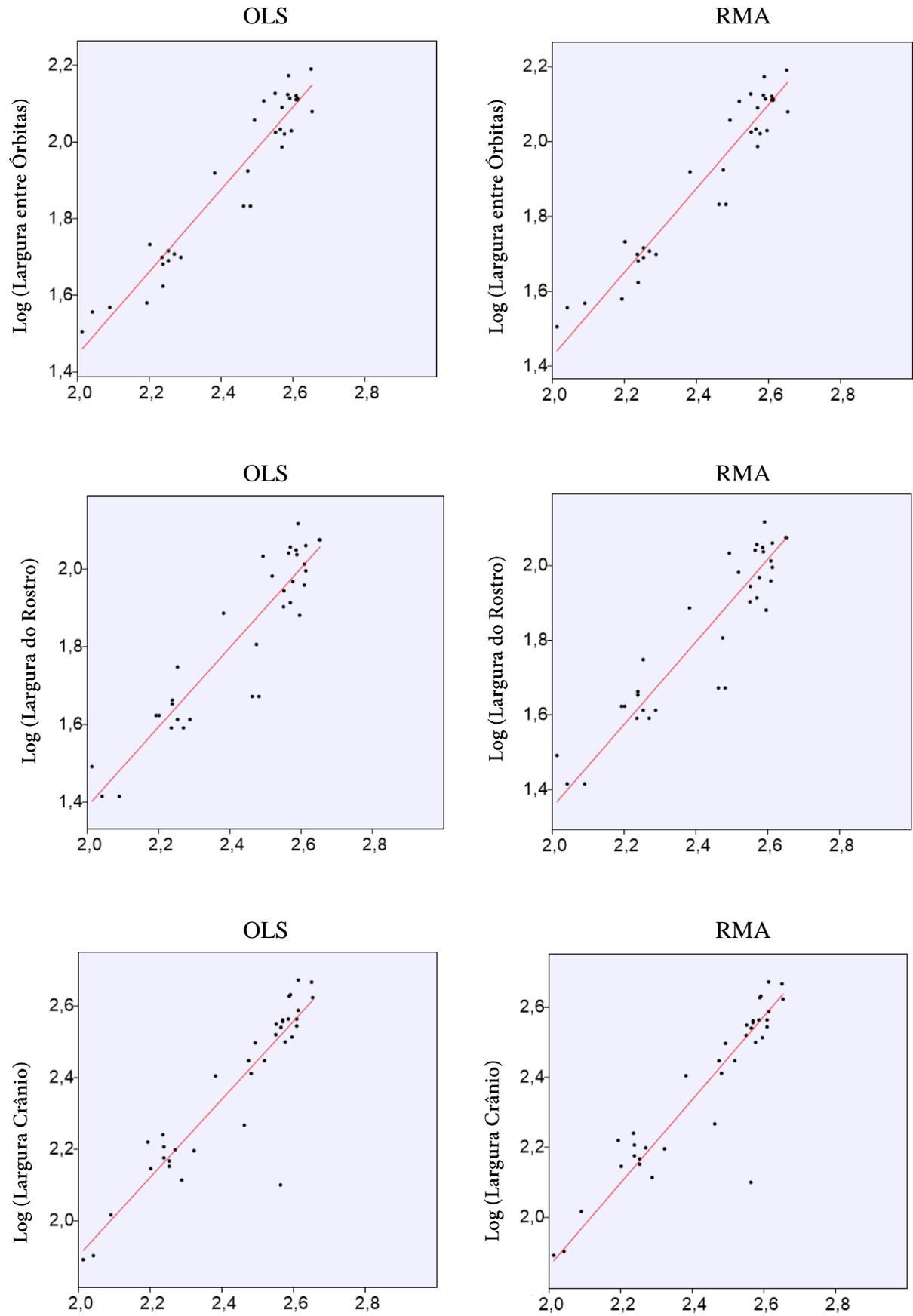


Fig. 16: Continuação.

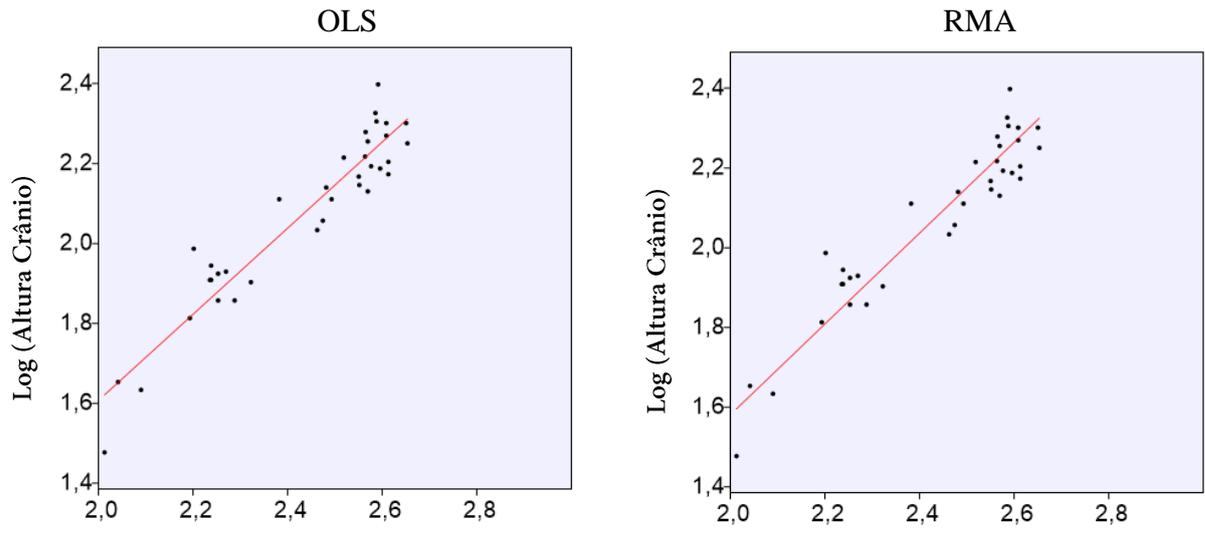


Fig. 16: Continuação.

8. DISCUSSÃO

Como detalhado na metodologia, escolhemos os dados resultantes do modelo RMA para embasar nossa discussão, uma vez que este método é mais aconselhado quando as duas variáveis emparelhadas x e y estão igualmente sujeitas a erro (McArdle, 1988).

8.1. CRESCIMENTO LONGITUDINAL PRÉ-ORBITAL

As variáveis CPR (distância entre pré-maxila e órbita) e CM (comprimento da maxila) estão relacionadas ao desenvolvimento da porção pré-orbital de *Dinodontosaurus* e ambas apresentaram crescimento alométrico positivo em relação ao comprimento total do crânio.

Segundo Morato (2006) o rosto dos espécimes do gênero *Dinodontosaurus* apresenta-se alongado em relação à sua região temporal, tornando-se levemente recurvado em direção ventral, sendo essa última característica menos expressiva nas formas juvenis. Os indivíduos adultos apresentam grandes presas, tão proeminentes a ponto de intitular o gênero, sustentadas por processos caniniformes bem desenvolvidos na maxila.

Dentre as principais tendências evolutivas identificadas para os dicinodontes triássicos, em divergência à maioria dos táxons permianos, está o alongamento em sentido longitudinal da região rostral. Concomitante a esse alongamento rostral, é relatado um aumento no comprimento do palato secundário (Toerien, 1953; Keyser, 1974; Keyser & Cruickshank, 1979).

A evolução do palato em anomodontes foi primeiramente analisada por Toerien (1953), sendo identificados padrões de desenvolvimento diferenciados em elementos relacionados a essa região entre os espécimes observados. Desta maneira, o autor diagnosticou traços que levam ao aumento do rosto e, simultaneamente, do palato ósseo secundário.

Toerien (1953) concluiu que a medida longitudinal do rosto é afetada pela presença e tamanho das presas inseridas nas maxilas. Tal conclusão decorreu de análise quantitativa em espécimes de dicinodontes que apresentam dimorfismo sexual (machos com presas, fêmeas sem presas): *Dicynodon sollasi* e *Dicynodon grimbeeki* (ambas posteriormente sinonimizadas à *Diictodon feliceps*). De acordo com o autor, as fêmeas possuem um rosto menor proporcionalmente do que os machos, apresentando crescimento quase isométrico nessa estrutura em relação ao crânio como um todo. Por sua vez, os machos apresentam um aumento progressivo rápido na região rostral. Assim, ao longo da ontogenia, espécimes com

presas ostentam uma porção pré-orbital maior proporcionalmente do que espécimes sem presas. O mesmo é creditado para indivíduos juvenis nos quais as presas ainda não despontaram, exibindo palatos proporcionalmente menores que adultos devido ao posterior crescimento dessas estruturas ao longo da ontogenia.

O autor também observa que presas vestigiais parecem afetar o tamanho do rosto, haja vista que supostas fêmeas adultas detentoras desta característica apresentam rosto apenas um pouco menor que machos com presas desenvolvidas. Ressalvamos que, embora o autor tenha utilizado métodos quantitativos para chegar a tais resultados, suas análises foram bastante simples, não envolvendo testes estatísticos que poderiam apontar para resultados mais precisos.

As presas de dicinodontes possuem crescimento contínuo durante o desenvolvimento do animal devido à presença de anéis de crescimento concêntricos (Cluver, 1971). Essa visão é aceita para o gênero *Dinodontosaurus* (Cox, 1968), sendo que alguns indivíduos considerados juvenis apresentam presas com menos de um centímetro de comprimento (Morato, 2006), ao passo que nos adultos essas estruturas são bastante salientes, podendo alcançar aproximadamente 15 centímetros.

A perspectiva de Toerien (1953) aliada à morfologia das presas de *Dinodontosaurus* suportam os resultados obtidos na variável que mensura o comprimento da maxila (CM) e, conseqüentemente, o comprimento da porção pré-orbital (CPR), visto que é plausível considerar um crescimento alométrico positivo para atributos relacionados à sustentação de presas consideravelmente robustas.

Quanto ao palato, novamente, Toerien (1953) observou dois tipos de expansão palatal: os ossos palatinos se desenvolvendo anteriormente encontrando as pré-maxilas, ou as pré-maxilas se alongando posteriormente encontrando os palatinos.

Mais tarde, Keyser (1974) e Keyser & Cruickshank, (1979) admitem que o tipo de desenvolvimento palatal através do alongamento anterior dos palatinos, fazendo com que esses ossos formem a maior parte do palato secundário ósseo, ocorre, majoritariamente, em gêneros permianos. Em contraste, na maioria dos táxons triássicos, os palatinos são insignificantes no que tange à formação do palato ósseo secundário, sendo este originado através de um acentuado prolongamento das pré-maxilas em direção posterior, o que parece conferir um palato secundário ósseo maior para estes animais em comparação aos anteriores.

De fato, análises quantitativas mais recentes em anodontes permianos e triássicos confirmam uma diferença significativa de tamanho em seus palatos ósseos secundários, apresentando-se maior proporcionalmente nos táxons triássicos (Angielczyk & Walsh, 2008).

Em *Dinodontosaurus* essa característica torna-se perceptível em vista ventral, onde é evidente a extensão do palato secundário, formado principalmente pelo prolongamento posterior das pré-maxilas na face palatal (Figura 17). Essa configuração acaba contribuindo para uma porção pré-orbital alongada, feição observada por Cox (1965) quando revisou o gênero, e corroborada pelo nosso resultado alométrico positivo para a variável CPR.

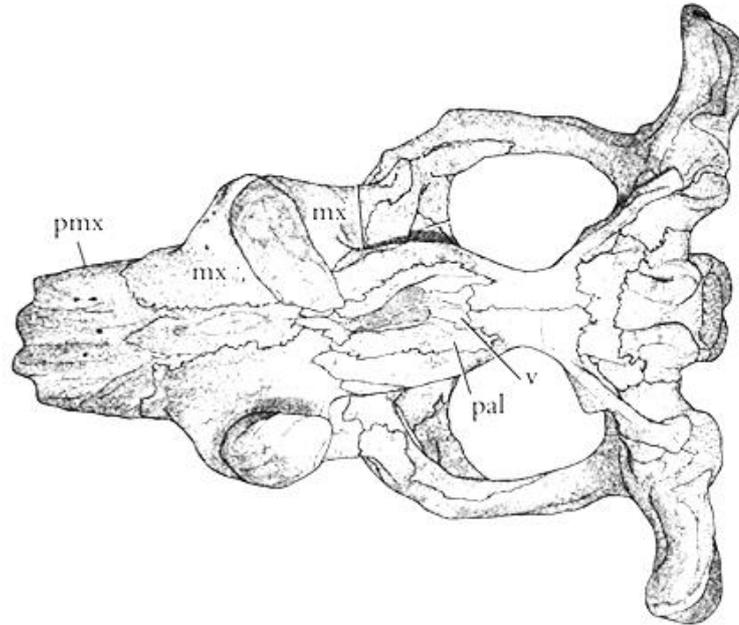


Fig. 17: Espécime MPDC 367/99 em vista ventral. Abreviações: pmx, pré-maxila; mx, maxila; pal, palatinos; v, vômer. Modificado de Morato (2006).

O aumento relativo do rostró, em função do crescimento do palato ósseo secundário nos táxons pós-permianos, é geralmente atribuído a adaptações do aparato mastigatório em relação à alteração do suprimento alimentar disponível, dada a uma mudança substancial ocorrida na flora do hemisfério sul no limite Permo-Triássico. A flora *Glossopteris*, até então dominante nos ecossistemas da porção sul do Gondwana, foi substituído por uma nova flora mais resistente, na qual predominavam gimnospermas do gênero *Dicroidium* (Keyser, 1974, King, 1990). Essa alteração florística seria devida ao impacto causado pelo aquecimento global, gerando grande perda de espécies vegetais, desaparecimento das florestas e consequente erosão do solo (Benton, 2016).

Além de um melhor aproveitamento do material vegetal consumido através da maceração e processamento oral do alimento, a presença de um palato secundário ósseo fechado também permite a respiração simultânea à alimentação, aumentando a capacidade de inspiração do oxigênio. Tendo em vista essa eficiência respiratória, Retallack *et al.* (2003) levantam a hipótese de que o palato secundário ósseo dos dicinodontes evoluiu como resposta

a uma seleção causada pelo decréscimo nos níveis de oxigênio atmosférico durante o permo-triássico. Entretanto, Angielczyk & Walsh, (2008), embora confirmem desproporção nessa estrutura entre dicinodontes permianos e triássicos, refutam o pressuposto de hipóxia para essas modificações palatais, uma vez que tanto as espécies permianas quanto as triássicas do gênero *Lystrosaurus* (único anomodonte conhecido que ocorre em ambos os lados do limite permo-triássico) não apresentam diferenças significativas em relação aos seus palatos.

Adicionalmente, estudo alométrico em *Lystrosaurus* triássicos, conduzido por Ray (2005) também relata padrão alométrico positivo de crescimento na variável que mede a distância entre a pré-maxila e a órbita. Todavia, as espécies de *Lystrosaurus* analisadas apresentam ventralização rostral extrema em comparação a *Dinodontosaurus* (Figura 18), com maior angulação entre o plano facial e o eixo basicranial, podendo este atingir em torno de 80°. Desta maneira, ainda que ambos os gêneros tenham apresentado resultados similares para esta região, a alometria positiva identificada em *Lystrosaurus* foi mais intensa, apresentando grande desvio da condição isométrica.

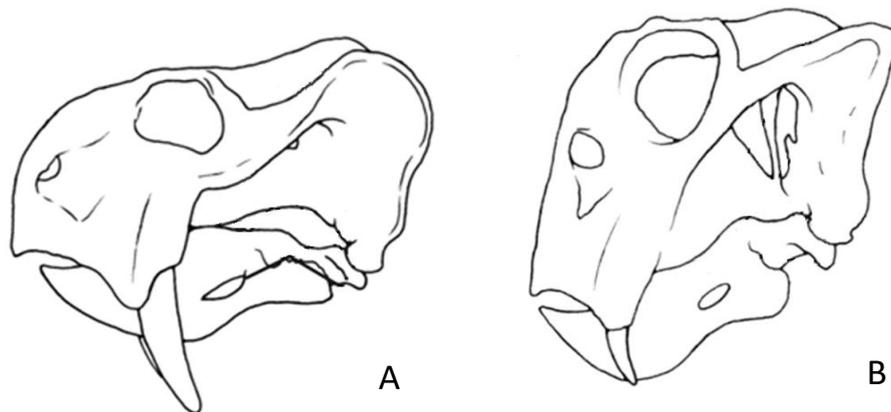


Fig. 18: Comparação entre os crânios de *Dinodontosaurus* (A) e *Lystrosaurus* (B). Imagens modificadas de Morato (2006).

8.2. CRESCIMENTO LONGITUDINAL PÓS-ORBITAL

Nas variáveis CPO (distância entre órbita e esquamosal), CF (comprimento anteroposterior da fenestra temporal) e CB (comprimento da barra intertemporal) foi identificado crescimento isométrico em relação ao comprimento total do crânio de *Dinodontosaurus*. Todas essas variáveis estão relacionadas ao crescimento longitudinal da região pós-orbital do crânio.

Assim, observamos que enquanto os elementos da porção pré-orbital de *Dinodontosaurus* crescem de maneira positiva no sentido anteroposterior, sua caixa craniana cresce em isomeria. Por conseguinte, durante o desenvolvimento desses animais, a região posterior do crânio vai tornando-se proporcionalmente menor em comparação à anterior, dando a impressão de ser encurtada. Deste modo, as curtas aberturas temporais apontadas por Cox (1965) como uma das características diagnósticas do gênero *Dinodontosaurus*, é corroborada pelos nossos resultados isométricos nessa região.

Muitos trabalhos relatam uma redução na região pós-orbital dos dicinodontes triássicos em comparação aos permianos (eg. Cruickshank, 1967; Cox; 1965; Crompton & Hotton, 1967; Cluver, 1971; Keyser, 1974; Surkov & Benton, 2008). Nos primeiros, esse encurtamento parece advir de um conjunto de modificações em diferentes estruturas relacionadas à região temporal. Dentre estas, estão a redução dos ossos pós-orbitais, no que tange à formação da barra intertemporal, e o concomitante encurtamento e elevação dessa estrutura. Essas modificações parecem levar a uma diminuição das fenestras temporais e, conseqüentemente, da caixa craniana como um todo.

A barra intertemporal nos táxons triássicos é extremamente estreita, condição devida à pouca representação dos ossos pós-orbitais na formação dessa estrutura, já que esses elementos são relativamente curtos, formando apenas os arcos pós-orbitais. Entretanto, na maioria dos táxons permianos, os pós-orbitais estendem-se junto à barra intertemporal, encontrando os esquamais acima da placa occipital, formando, assim, uma cobertura sobre os parietais (Cruickshank, 1967; Keyer 1974; Keyser & Cruickshank, 1979). Isto posto, parece que a diminuição dos ossos pós-orbitais é um dos fatores envolvidos no processo de encurtamento da região intertemporal do crânio nos dicinodontes triássicos.

De acordo com Cox (1968) e Morato (2006) os pós-orbitais de *Dinodontosaurus*, de uma maneira geral, se estendem posteriormente ao forame pineal através de processos parietais bem curtos, nunca encontrando o esquamosal, e possuindo desenvolvimento restrito ao primeiro terço da estreita barra intertemporal. Essa morfologia reafirma a tendência observada por Keyer (1974) e Keyser & Cruickshank (1979) e é corroborada pelo nosso resultado quantitativo de crescimento isométrico na variável que mensura a barra intertemporal (CB).

Concomitante a esse encurtamento, é relatada uma expansão sagital da barra intertemporal formando uma crista (e.g. Cruickshank, 1967; Cox; 1965; Crompton & Hotton, 1967; Cluver, 1971; Keyser, 1974; Surkov & Benton, 2008). De acordo com Crompton & Hotton, (1967) e Keyser (1974), essa feição forneceu um alojamento mais dorsal

para a musculatura associada ao mecanismo mastigatório, sendo consequência de adaptações a uma dieta predominantemente composta por plantas da flora *Dicroidium*, que possuem consistência mais dura em relação às da flora *Glossopteris*.

Em *Dinodontosaurus* a barra intertemporal encontra-se bastante estreita formando uma crista sagital que, todavia, não se eleva substancialmente, encontrando-se somente um pouco mais elevada do que o limite posterior dos arcos zigomáticos (Morato, 2006). Comparando as cristas sagitais entre os gêneros de dicinodontes triássicos do Brasil *Dinodontosaurus*, *Stahleckeria* e *Jachaleria*, podemos visualizar morfologias distintas nessa região. A maior elevação nessa estrutura é observada em *Stahleckeria*, que apresenta também o maior encurtamento pós-orbital e a maior altura craniana, ao passo que o táxon que apresenta a crista sagital menos proeminente é *Jachaleria*, o qual possui o crânio mais esguio e baixo proporcionalmente. Por sua vez, *Dinodontosaurus* encontra-se em um estágio intermediário a ambos nos atributos supracitados.

Survok & Benton (2008) acreditam que a elevação da barra intertemporal pode estar refletindo padrões de forrageamento em vegetações de níveis diferentes, bem como a sustentação da cabeça através dos tendões do pescoço. Os autores conduziram análise morfométrica na placa occipital de dicinodontes e observaram a separação de dois grupos, ditos pastadores e ramoneadores. Os gêneros *Dinodontosaurus* e *Stahleckeria* encontram-se entre os pastadores, capazes de alimentarem-se de vegetação rasteira e de pequeno porte, enquanto que *Jachaleria* seria ramoneador, apto a forragear folhas e outros vegetais mais altos que suas cabeças, apresentando uma dieta mais generalizada. Deste modo, *Dinodontosaurus* e *Stahleckeria* compartilhariam os mesmos recursos alimentares, porém, a dessemelhança observada entre suas cristas sagitais é atribuída à presença de uma mais robusta cabeça em *Stahleckeria*, necessitando de maior desenvolvimento dos tendões do pescoço, inseridos nas regiões laterais e dorsais da placa occipital.

Entretanto, Morato (2006) afirma que entre os dicinodontes triássicos brasileiros há adaptações mastigatórias distintas que devem se relacionar com o consumo de diferentes tipos de vegetais, podendo estas estarem ou não associadas com diferentes estratos vegetais. O autor sugere que *Jachaleria* possui um maior aproveitamento das forças anteroposteriores, adaptando-se, conseqüentemente, ao corte de alimentos mais brandos e sem trituração palatal, enquanto que em *Stahleckeria* predominam as forças verticais, conferindo-lhes uma mordida rápida. Por sua vez, *Dinodontosaurus* estaria em uma condição intermediária, aproveitando melhor a força vertical gerada pelos músculos mandibulares do que *Stahleckeria*, em detrimento, contudo, da velocidade da mordida (Figura 19).

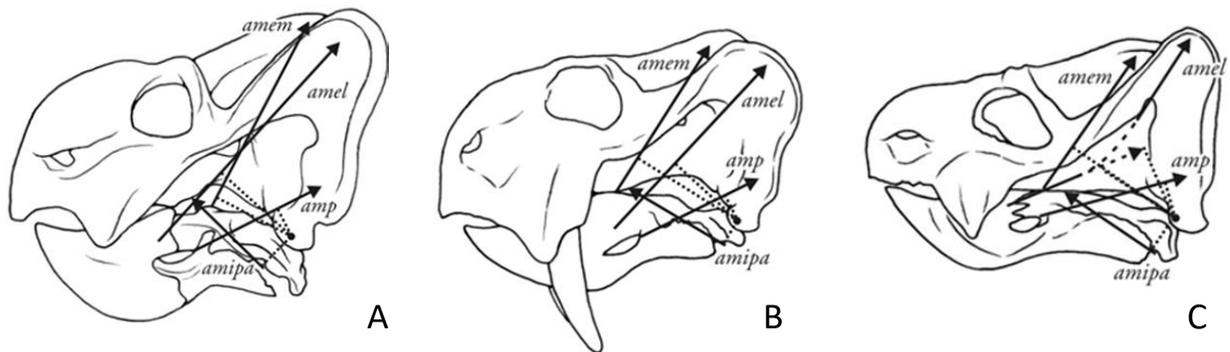


Fig. 19: Comparação entre os gêneros *Stahleckeria* (A) *Dinodontosaurus* (B) e *Jachaleria* (C) em relação aos ângulos de ação da musculatura. Imagens de Morato (2006).

8.3. CRESCIMENTO EM ALTURA

Concomitante ao alongamento rostral e ao crescimento proporcional da região pós-orbital, foi observado o aumento da altura craniana durante a ontogenia de *Dinodontosaurus*, através do resultado alométrico positivo para a variável AC, mensurada na região occipital.

Morato (2006) observou que os indivíduos juvenis de *Dinodontosaurus* apresentam um crânio mais baixo proporcionalmente, com ângulos mais reduzidos em sua musculatura adutora, ao passo que nos adultos, devido ao crescimento em altura e direcionamento mais anterior da região temporal, é gerada uma ampliação nestes ângulos. No entanto, o autor ressalva que, embora o crescimento amplie os ângulos de atuação de diferentes músculos, não há vantagens mecânicas entre os arranjos musculares de juvenis e adultos, pois eles manifestariam os mesmos braços de alavanca. Portanto, os filhotes apresentariam menor força na mastigação simplesmente por serem menores (Figura 20).

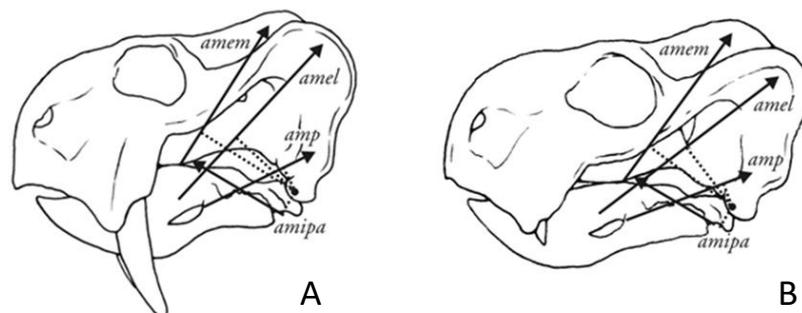


Fig. 20: Comparação dos arranjos musculares entre indivíduo adulto (A) e juvenil (B) de *Dinodontosaurus*. Imagens de Morato (2006).

Em estudo comparativo entre o gênero típico do Permiano *Dicynodon* e a espécie triássica *Lystrosaurus declivis* (= *L. murray*), Cluver (1971) observa crescimento na altura craniana do segundo, através de reconstruções de suas porções cerebrais. De acordo com o autor, o acentuado encurtamento craniano observado em *Lystrosaurus* implicou em uma expansão dorsoventral do cérebro, configurando-se em um formato de “S”, mais alto do que comprido, diferindo, portanto, da condição permiana de cérebros mais compridos e baixos proporcionalmente (Figura 21).

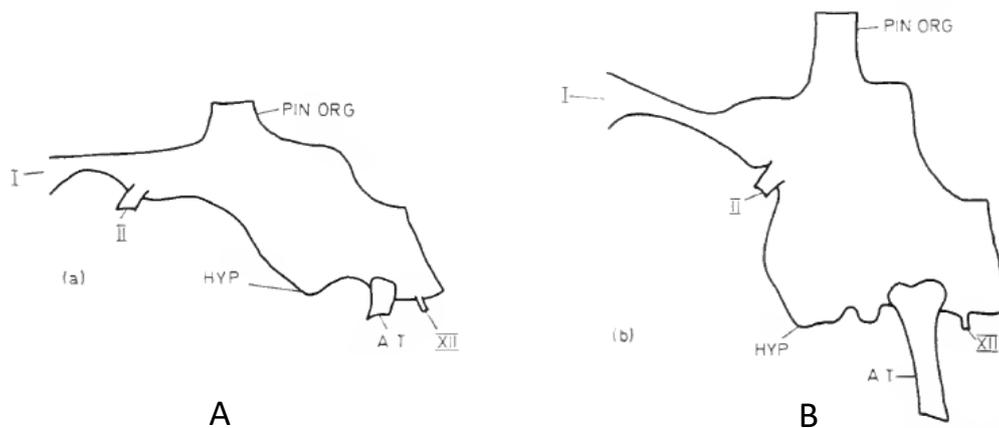


Fig. 21: Reconstruções das porções cerebrais de *Dicynodon sp.* (A) e *Lystrosaurus declivis* (B) (Cluver, 1971).

Adicionalmente, Cluver (1971) e King & Cluver (1990) acreditam que o encurtamento e o aprofundamento da região temporal do crânio dos dicinodontes são efeitos de um rearranjo na musculatura adutora da mandíbula em um cenário onde diversas modificações cranianas estão ocorrendo concomitantemente, no sentido de tornar o aparato mastigatório mais específico e eficiente, sendo este padrão observado em *Lystrosaurus*.

Considerando tais afirmações, seria admissível um crescimento alométrico positivo em altura craniana de *Lystrosaurus*, a fim de comportar a expansão cerebral supracitada e rearranjo muscular. Entretanto, de acordo com a análise morfométrica de Ray (2005), esse padrão só pode ser observado pelo método RMA, na variável que mensura a máxima altura occipital, tomada através das maiores expansões dorsal e ventral do esquamosal. Enquanto que na medida de altura tomada entre o interparietal e o basioccipital, similar a nossa variável AC, o crescimento identificado foi isométrico.

8.4. CRESCIMENTO EM LARGURA

Alometria positiva também foi identificada na maioria dos atributos relacionados ao alargamento craniano de *Dinodontosaurus*, com exceção da variável posicionada mais anteriormente, que apresentou padrão isométrico. Esse resultado foi expresso através das seguintes variáveis: LF, largura lateromedial da fenestra temporal; LC, largura do crânio medido na face occipital; LO, distância entre as órbitas; e LR, largura do rosto entre as narinas, cujo crescimento isométrico foi detectado, diferindo das demais.

Cruikshank (1967) admite que, apesar da considerável variação entre os gêneros triássicos de Dicynodontia, seus crânios podem ser divididos em dois tipos: aqueles que são curtos e largos (formato quadrado), tipificados por *Lystrosaurus verticalis* (= *Lystrosaurus murrayi*), e aqueles que são longos e finos, exemplificados por *Kannemeyeria latifrons*.

Dentre as características assinaladas por Romer (1943) para a diagnose do gênero *Dinodontosaurus*, tem-se a atribuição de um crânio relativamente longo e fino, com a largura sendo aproximadamente dois terços do comprimento. De acordo com os resultados apresentados pela nossa amostra, essa proporção não se confirma quando a largura é medida através da maior expansão das abas dos esquamais, a qual resulta em aproximados 5/6 do tamanho total do crânio na maioria dos exemplares. Desta maneira, o crânio de *Dinodontosaurus*, em geral, apresenta-se longo e estreito na sua porção anterior – corroborado pelo resultado isométrico da variável LR – enquanto que, posteriormente, configura-se curto e alargado transversalmente – confirmado pela alometria positiva dos demais atributos relacionados ao alargamento craniano.

Enfim, a expansão em largura do crânio de *Dinodontosaurus* está relacionada à sua porção posterior, principalmente na região temporal e occipital, em função de uma ampliação em sentido transversal destas regiões. Todavia, há indivíduos que apresentam outras configurações cranianas, as quais podem estar refletindo deformações diagenéticas associadas à variabilidade intraespecífica, como observado por Morato (2006). Essas modificações de cunho tafonômico foram historicamente interpretadas como diferenças capazes de embasar a separação de grupos de espécimes que sofreram o mesmo tipo de deformação, em espécies distintas (Cox, 1968). Este é o caso do gênero *Chanaria*, e das espécies *D. turpior* e *D. brevirostris*, os quais, segundo Morato (2006), podem representar populações de fósseis que sofreram compressões dorso-ventral, antero-posterior e ampliação volumétrica, nesta ordem. Entretanto, Machado (1992) concluiu, a partir de análise morfométrica nos crânios designados a esses três táxons, que não era possível separar esses dicinodontes em espécies diferentes.

Retomando, a separação simplista proposta por Cruickshank (1967) em apenas dois tipos cranianos para os dicinodontes triássicos não parece coerente, uma vez que, mesmo admitindo a grande variação intraespecífica e levando em consideração os aspectos tafonômicos, os crânios de *Dinodontosaurus* não podem ser comparáveis aos extremos *Lystrosaurus verticalis* e *Kannemeyerua latifrons*, situando-se, portanto, em uma posição intermediária a estes (Figura 22).

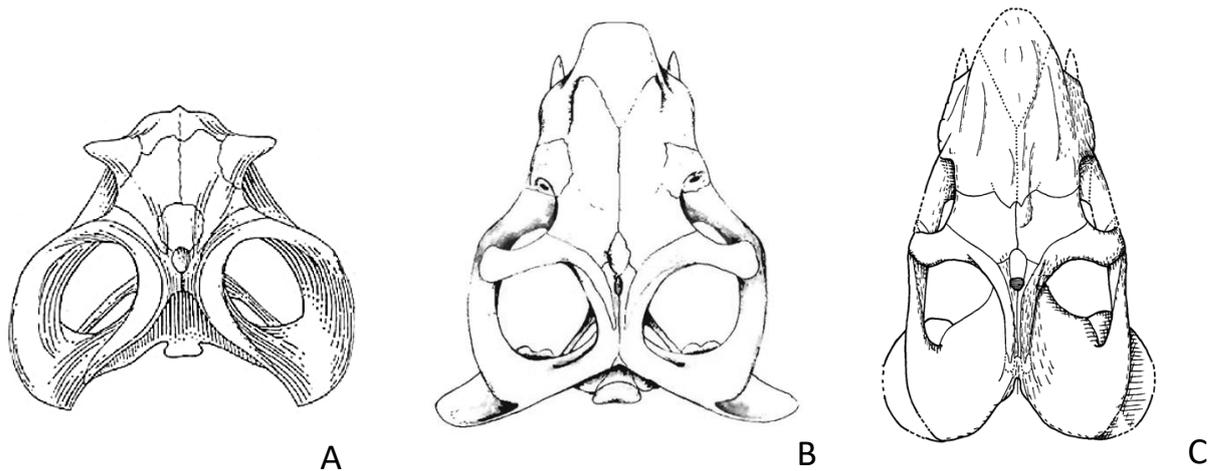


Fig. 22: Comparação entre os crânios de *Lystrosaurus murrayi* (A) e *Dinodontosaurus turpior* (B) *Kannemeyeria latifrons* (C). Ilustrações modificadas de Ray (2005), Keyser & Cruickshank (1979) e Cruickshank (1965).

A distância entre as órbitas (variável LO) também foi analisada em crânios de *Lystrosaurus* triássicos, onde um resultado semelhante ao de *Dinodontosaurus* foi obtido, sendo igualmente identificado um crescimento alométrico positivo sob o método RMA (Ray, 2005). Contudo, a alometria positiva encontrada em *Dinodontosaurus* figura-se muito fraca, beirando a isomeria, com os intervalos de confiança de 95% entre 1,003 a 1,213, enquanto que *Lystrosaurus* parece apresentar uma alometria positiva bastante forte nesta variável (IC95% 1,29 – 1,35). Esses resultados sugerem que os indivíduos de *Lystrosaurus* exibem uma separação entre órbitas mais acentuada em comparação a *Dinodontosaurus* durante o seu desenvolvimento ontogenético.

Ainda em comparação a *Lystrosaurus*, o resultado do atributo relacionado à largura occipital (variável LC) apresentou-se distinto ao encontrado em *Dinodontosaurus*. Neste, assim como na maioria das variáveis relacionadas ao alargamento craniano, foi identificada alometria positiva, enquanto em *Lystrosaurus* a largura occipital não apresentou crescimento relativo diferenciado, sendo, por conseguinte, isométrico (Ray, 2005).

9. CONCLUSÃO

Este estudo, tendo como foco o gênero triássico *Dinodontosaurus*, identificou alometria positiva nas variáveis relacionadas ao crescimento do rostro e das presas caniniformes (CPR e CM), ao alargamento craniano na região orbital e temporal (LO, LF, LC) e à altura do crânio (AC). Por sua vez, isomeria foi apresentada pelas variáveis relacionadas ao crescimento longitudinal da região temporal do crânio (CPO, CF e CB) e alargamento na região anterior do rostro (LR).

Esses resultados revelam que durante a ontogenia de *Dinodontosaurus* ocorriam, concomitantemente, o alongamento da porção pré-orbital (rostro e palato secundário) e o alargamento e crescimento em altura da região pós-orbital. No entanto, a caixa craniana mantinha um crescimento isométrico no sentido anteroposterior. Isso indica que distintas regiões cranianas respondiam a diferentes padrões de crescimento durante o desenvolvimento do animal, refletindo as tendências morfológicas observadas nos dicinodontes triássicos.

Assim, a análise alométrica em *Dinodontosaurus* corrobora a visão de que os padrões de crescimento exibidos durante a sua ontogenia são resultado dos processos evolutivos ocorridos, de modo geral, nos dicinodontes pós extinção permo-triássica, estando tais modificações cranianas relacionadas à uma maior especialização do aparato mastigatório para o processamento de matéria vegetal. Desta maneira, nossa análise quantitativa produziu resultados que dão suporte para estudos qualitativos realizados anteriormente por outros pesquisadores.

10. REFERÊNCIAS

- ANDREIS, R. R.; BOSSI, G. E.; MONTARDO, D. K. O Grupo Rosário do Sul (Triássico) no Rio Grande do Sul, Brasil. In: 31º Congresso Brasileiro de Geologia (Camboriú), Anais 2, p. 659-673, 1980.
- ANGIELCZYK, K. D.; SULLIVAN, C. *Diictodon feliceps* (Owen, 1876), a dicynodont (Therapsida, Anomodontia) species with a Pangaeian distribution. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 28, n. 3, p. 788–802, 2008.
- ANGIELCZYK, K. D.; WALSH, M. L. Patterns in the evolution of nares size and secondary palate length in anomodont therapsids (Synapsida): implications for hypoxia as a cause of end-permian tetrapod extinctions. **Journal of Paleontology**, v. 82, n. 3, p. 528–542, 2008.
- ARAÚJO, D. C.; GONZAGA, T. D. Uma nova espécie de *Jachaleria* (Therapsida, Dicynodontia) do Triássico do Brasil. **Actas II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología**. Buenos Aires. p. 159-174, 1980.
- BANDYOPADHYAY, S. A kannemeyeriid dicynodont from the Middle Triassic Yerrapalli Formation. **Philosophical transactions of the Royal Society of London: Biological Sciences**, v. 320, n. 1198, p. 185-233, 1988.
- BARBERENA, M.C.; ARAÚJO, D.C. Tetrapodos fósiles de Sudamerica y Deriva Continental. **Congreso Argentino de Paleontología e Bioestratigrafía**. Tucumán. v.1, p. 497 – 504, 1975.
- BARBERENA, M. C., HOLZ, M., SCHULTZ, C. L., SCHERER, C. M. S. Tetrápodes Triássicos do Rio Grande do Sul: vertebrados fósseis de fama mundial. **Sítios geológicos e paleontológicos do Brasil**, p.11-22, 2002.
- BARBOSA, L. A. *Leis de escala alométricas para as taxas metabólicas interespecíficas e para cadeias alimentares*. 2007. 112 f. Tese (Doutorado em Ciências). Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte. 2007.
- BARRY, T. H. The cranial morphology of the Permo-Triassic anomodont *Pristerodon buffaloensis* with special reference to the neural endocranium and visceral arch skeleton. **Annals of South African Museum**, v. 50, pt. 7, p. 131-161, 1967.
- BARRINGTON E. J. W. Arquitetura animal e o conceito de Bauplan. In: BRUSCA, R. C.; BRUSCA, G.J. **Invertebrados**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan. p. 42-95, 2007.
- BENTON, J. M. The Triassic. **Current Biology**. v. 26, n. 23, p. 1214-1218, 2016.
- BONAPARTE, J.F., Chronological survey of the tetrapod-bearing Triassic of Argentina. **Breviora**, v. 251, p. 1–13, 1966.
- BOOS, A. D. S.; KAMMERER, C. F.; SCHULTZ, C. L.; SOARES, M. B.; ILHA, A. L. R. A new dicynodont (Therapsida: Anomodontia) from the Permian of southern Brazil and its implications for bidentalians origins. **PLoS ONE**, v. 11, n. 5, p. 5–18, 2016.

BOOS, A. D. S.; SCHULTZ, C. L.; VEGA, C. S.; AUMOND, J. J. On the presence of the Late Permian dicynodont *Endothiodon* in Brazil and the age of the Rio do Rasto Formation. **Palaeontology**, v. 56, n. 4, p. 837-848, 2013.

BOTHA, J.; ANGIELCZYK, K. D. An integrative approach to distinguishing the late permian dicynodont species *Oudenodon bainii* and *Tropidostoma microtrema* (Therapsida: Anomodontia). **Palaeontology**, v. 50, n. 5, p. 1175–1209, 2007.

BOTHA, J.; SMITH, R. M. H. *Lystrosaurus* species composition across the Permo-Triassic boundary in the Karoo Basin of South Africa. **Lethaia**, v. 40, n. 2, p. 125–137, 2007.

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

CALDAS, J. A. L. T. Paleontologia do Rio-Grande-do Sul o fóssil de São-Pedro. - **Revista Instituto Histórico e Geográfico do Rio-Grande-do-Sul**. v. 16, p. 243-249, 1936.

CASSINI, G. H.; VIZCAÍNO, S. F.; BARGO, M. S. Body mass estimation in Early Miocene native South American ungulates: A predictive equation based on 3D landmarks. **Journal of Zoology**, v. 287, n. 1, p. 53–64, 2011.

CASINOS, A.; QUINTANA, C.; VILADIU, C. Allometry and adaptation in the long bones of a digging group of rodents (Ctenomyiinae). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 107, n. 2, p. 107-115, 1993.

CHAN, N. R. Phylogenetic variation in hind-limb bone scaling of flightless theropods. **Paleobiology**, v. 43, n. 1, p. 129–143, 2017.

CHEVERUD, J. M. Relationships among ontogenetic, static and evolutionary allometry. **American Journal of Physiological Anthropology**. v. 59, n. 2, p. 139-149, 1982.

CLUVER, M. A. The cranial morphology of the dicynodont genus *Lystrosaurus*. **Annals of the South African Museum**, v. 56, n. 5, p. 155-274, 1971.

COCK AG. Genetical aspects of metrical growth and form in animals. **The Quarterly Review of Biology**, v. 41, n. 2, p.131–190, 1966

COX, C. B. New Triassic dicynodonts from South America, their origins and relationships. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 248, n. 753, p. 457–514, 1965.

COX, C. B. The Chanares (Argentina) Triassic reptile fauna: IV. The dicynodont fauna. **Breviora**, v. 295, p. 1–27, 1968.

CROMPTON, A. W.; HOTTON, N. Functional morphology of the masticatory apparatus of two dicynodonts (Reptilia, Therapsida). **Peabody Museum of Natural History Yale University**, v. 109, p. 1-51, 1967.

- CRUICKSHANK, A. R. I. A new dicynodont genus from the Manda Formation of Tanzania (Tanganyika). **Journal of Zoology**, v. 153, n. 2, p. 163–208, 1967.
- CRUICKSHANK, A. R. I. A comparison of the palates of Permian and Triassic dicynodonts. **Palaeontographica Africana**, v. 11, p. 23–31, 1968.
- FACCINI, U. F. *O Permo-Triássico do Rio Grande do Sul. Uma análise sob o ponto de vista das seqüências deposicionais*. 1989. 133 f. Dissertação (Mestrado em Geociências). Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1989.
- FARIÑA, R. A., VIZCAÍNO, S. F. & BARGO, M. S. Body mass estimations in Lujanian (Late Pleistocene-Early Holocene of South America) mammal megafauna. **Mastozoología Neotropical**, v. 5, n.2, p. 87-108, 1998.
- FIGUEIRIDO, B., PÉREZ-CLAROS, J.A., HUNT, R.M. JR., PALMQVIST, P. Body mass estimation in amphicyonid carnivoran mammals: a multiple regression approach from the skull and skeleton. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 56, n.2, p. 225–246, 2011.
- FRANÇA, M. A., LANGER, M. C., & FERIGOLO, J. The skull anatomy of *Decuriasuchus quartacolonina* (Pseudosuchia: Suchia: Loricata) from the middle Triassic of Brazil. **Geological Society**, London, Special Publications, v. 379, p. 469-501, 2013.
- FRANCISCHINI, H. R. F. *Paleobiologia de Jachaleria Candelariensis Araújo & Gonzaga, 1980 e comentários sobre a termorregulação em Dicynodontia*. 2014. p. 137. Dissertação (Mestrado em Geociências). Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2014.
- FROBISCH, J. The cranial anatomy of *Kombuisia frerensis* Hotton (Synapsida, Dicynodontia) and a new phylogeny of anomodont therapsids. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 150, n. 1, p. 117–144, 2007.
- FRÖBISCH, J. Global taxonomic diversity of anomodonts (Tetrapoda, Therapsida) and the terrestrial rock record across the Permian-Triassic boundary. **PLoS ONE**, v. 3, n. 11, 2008.
- FRÖBISCH, J. Composition and similarity of global anomodont-bearing tetrapod faunas. **Earth-Science Reviews**, v. 95, n. 3–4, p. 119–157, 2009.
- FRÖBISCH, J.; REISZ, R. R. The postcranial anatomy of *Suminia getmanovi* (Synapsida: Anomodontia), the earliest known arboreal tetrapod. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 162, p. 661–698, 2011.
- GOULD, S. J. Allometry and Size in Ontogeny and Phylogeny. **Biological Review of the Cambridge Philosophical Society**, v. 41, p. 587-640, 1966.
- GORDON JR, M. Classification of the gondwanic rocks of Paraná, Santa Catarina and Rio Grande do Sul. **Divisão de Geologia Mineral, Notas Preliminares e Estudos**, v. 38a, p. 1-19, 1947.
- HAMMER, Ř., HARPER, D. A. T., RYAN, P. D. 2001. *PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis*. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm

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

HUENE, F. V. 1990. **Répteis fósseis do Gondwana sul-americano: resultado das escavações no Brasil meridional em 1928/29**. Tr. de Carlos Burger Júnior. Santa Maria: Universidade Federal de Santa Maria, 353p. + 38 pranchas. Original alemão (Die fossilien reptilien des südamerikanischen gondwanalandes), 1990.

HUXLEY, J. S.; TESSIER, G. Terminology of relative growth. **Nature** v. 137, p. 780-781, 1936.

ICZN [INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE]. **International Code of Zoological Nomenclature**. Third Edition. London: International Trust for Zoological Nomenclature, 338p, 1985.

JASINOSKI, S. C.; ABDALA, F.; FERNANDEZ, V. Ontogeny of the Early Triassic cynodont *Thrinaxodon liorhinus* (Therapsida): cranial morphology. **The Anatomical Record**, v. 1464, n. August 2014, p. 1440–1464, 2015.

KAMMERER, C. F.; ANGIELCZYK, K. D. A proposed higher taxonomy of anomodont therapsids. **Zootaxa**, v. 24, n. 2018, p. 1–24, 2009.

KAMMERER, C. F.; ANGIELCZYK, K. D.; FRÖBISCH, J. A comprehensive taxonomic revision of *Dicynodon* (Therapsida, Anomodontia) and its implications for dicynodont phylogeny, biogeography, and biostratigraphy. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 31, n. sup1, p. 1–158, 2011.

KAMMERER, C. F.; FRÖBISCH, J.; ANGIELCZYK, K. D. On the validity and phylogenetic position of *Eubrachiosaurus browni*, a Kannemeyeriiform dicynodont (Anomodontia) from Triassic North America. **PLoS ONE**, v. 8, n. 5, 2013.

KARDONG, KENNETH V. **Vertebrates: Comparative Anatomy, Function, Evolution**. New York: McGraw-Hill, 2012.

KEYSER, A. W. Evolutionary trends in Triassic Dicynodontia (Reptilia Therapsida). **Palaeontologia Africana**, v. 17, p.57–68, 1974.

KEYSER, A. W.; CRUICKSHANK, A. R. I. The origins and classification of Triassic dicynodonts. **Transactions of the Geological Society of South Africa**, v. 82, p. 81–108, 1979.

KING, G. M. The dicynodonts: a study in palaeobiology. **London: Chapman and Hall**, 233 p., 1990.

KILBOURNE, B. M.; MAKOVICKY, P. J. Limb bone allometry during postnatal ontogeny in non-avian dinosaurs. **Journal of Anatomy**, v. 217, n. 2, p. 135–152, 2010.

LANGER, M.C., RIBEIRO, A.M., SCHULTZ, C.L., FERIGOLO, J. The continental tetrapod-bearing Triassic of south Brazil. The Global Triassic, **New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin**, p. 201-218. 2007.

LUCAS, S. G.; HARRIS, S. K. Taxonomic and biochronological significance of specimens of the Triassic dicynodont *Dinodontosaurus* Romer 1943 in the Tübingen collection. **Paläontologische Zeitschrift**, v. 70, n. 3–4, p. 603–622, 1996.

LUCAS, S. G. Case 2807: *Dinodontosaurus* Romer, 1943 (Reptilia, Synapsida): proposed conservation. **Bulletin of Zoological Nomenclature**, v. 49, n. 1, p. 52-54, 1992.

MACHADO, M. *Estudo taxonômico-populacional dos dicinodontes com presas do RS mediante o emprego da análise discriminante canônica (independente do tamanho)*. 126 f. + 11 estampas + anexos. 1992. Dissertação (Mestrado em Geociências). Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. 1992.

MAIDMENT, S. C. R., LINTON, D. H., UPCHURCH, P., BARRETT, P. M. Limb-bone scaling indicates diverse stance and gait in quadrupedal ornithischian dinosaurs. **PLoS ONE**, v. 7, n.5, 2012.

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

MANCUSO, A. C.; GAETANO, L. C. .; LEARDI, J. M.; ABDALA, F. .; ARCUCCI, A. B. The Chañares formation: A window to a Middle Triassic tetrapod community. **Lethaia**, v. 47, n. 2, p. 244–265, 2014.

MARTINELLI, A. G., KAMMERER, C. F., MELO, T. P., NETO, V. D. P., RIBEIRO, A. M., DA-ROSA, A. A. S. The African cynodont *Aleodon* (Cynodontia, Probainognathia) in the Triassic of southern Brazil and its biostratigraphic significance. **PLoS ONE**, v. 12, n. 6, 2017.

MARTINELLI, A. G., SOARES, M. B., SCHWANKE, C. Two new cynodonts (Therapsida) from the Middle-Early Late Triassic of Brazil and comments on South American probainognathians. **PLoS ONE**, v. 11, n.10, 2016.

MARSICANO, C. A., IRMIS, R. B., MANCUSO, A. C., MUNDIL, R., CHEMALE, F. The precise temporal calibration of dinosaur origins. **PNAS**, v. 113, n. 3, p. 509-513, 2016.

MCARDLE, B. H. The structural relationship: regression in biology. **Canadian Journal of Zoology**, v. 66, n. 11, p. 2329–2339, 1988.

MODESTO, S.; RUBIDGE, B.; WELMAN, J. The most basal anomodont therapsid and the primacy of Gondwana in the evolution of the anomodonts. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 266, n. 1417, p. 331, 1999.

MORATO, L. *Dinodontosaurus (Synapsida, Dicynodontia): reconstituições morfológicas e aspectos biomecânicos*. 158 f., 2006. Dissertação (Mestrado em Geociências). Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2006.

OLIVEIRA, T. V.; SCHULTZ, C. L.; SOARES, M. B.; RODRIGUES, C. N. A new carnivorous cynodont (Synapsida, Therapsida) from the Brazilian Middle Triassic (Santa Maria Formation): *Candelariodon barberenai* gen. et sp. nov. **Zootaxa**, 3027: 19-28, 2011.

PÉLABON, C., BOLSTAD, G. H., EGSET, C. K., CHEVERUD, J. M., PAVLICEV, M., ROSENQVIST, G. On the relationship between ontogenetic and static allometry. **The American Naturalist**, v. 181, n. 2, p. 195-212, 2013.

RAUGUST, T. *Um novo registro de Chanaresuchus bonapartei Romer 1971 (Archosauriforme, Proterochampsidae) para o Triássico Médio Sul-Rio-Grandense e considerações acerca da sistemática de Proterochampsidae*. 140 f., 2009. Dissertação (Mestrado em Geociências), Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2009.

RAY, S. *Lystrosaurus* (Therapsida, Dicynodontia) from India: Taxonomy, relative growth and cranial dimorphism. **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 3, n. 2, p. 203–221, 2005.

RAY, S. Functional and evolutionary aspects of the postcranial anatomy of dicynodonts. **Geology**, v. 49, p. 1263–1286, 2006.

REISZ, R. R., SCOTT, D., SUES, H. D., EVANS, D. C., RAATH, M. A. Embryos of an Early Jurassic prosauropod dinosaur and their evolutionary significance. **Science**, v. 309, p. 761-764, 2005.

RETALLACK, G. J.; SMITH, R. M. H.; WARD, P. D. Vertebrate extinction across Permian – Triassic boundary in Karoo Basin, South Africa. **GSA Bulletin**, v. 115, n. 9, p. 1133–1152, 2003.

ROMER, A.S. Recent mounts of fossil reptiles and amphibian in the Museum of Comparative Zoology. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, v. 92, p. 331-338, 1943.

RUBIDGE, B. S. Re-uniting lost continents - Fossil reptiles from the ancient Karoo and their wanderlust. **South African Journal of Geology**, v. 108, n. 1, p. 135–172, 2005.

RUBIDGE, B. S.; SIDOR, C. A. Evolutionary patterns among Permo-Triassic therapsids. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 32, n. June 2001, p. 449–480, 2001.

RUTA, M.; ANGIELCZYK, K. D.; FROBISCH, J.; BENTON, M. J. Decoupling of morphological disparity and taxic diversity during the adaptive radiation of anomodont therapsids. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 280, n. 1768, p. 20131071–20131071, 2013.

SÁNCHEZ-VILLAGRA, M. R. Developmental palaeontology in synapsids: the fossil record of ontogeny in mammals and their closest relatives. **Proceedings of the Royal Society**, v. 277, p. 1139-1147, 2010.

SCHERER; C. M. S., FACCINI; U. F., & LAVINA, E. L. **Arcabouço estratigráfico do Mesozóico da Bacia do Paraná**. In M. Holz, & L. F. De-Ros (Eds), Paleontologia do Rio Grande do Sul (pp. 335-354). Porto Alegre: CIGO/UFRGS, 2000.

SCHULTZ, C. L., & LANGER, M. C. **Tetrápodes triássicos do Rio Grande do Sul, Brasil.** In I.S. CARVALHO, R. C. T. CASSAB, C. SCHWANKE, M. A. CARVALHO, A. C. S FERNANDES, M. A. C. RODRIGUES, M. S. CARVALHO, M. ARAI, & M. E. Q. OLIVEIRA (Eds). *Paleontologia: cenários da vida* (pp. 277-290). Rio de Janeiro: Interciência, 2007.

SCHULTZ, C.L. Os répteis fósseis da região de Santa Maria. **Ciência & Ambiente**, Santa Maria, v. 10, p. 7-25, 1995.

SCHWANKE, C., KELLNER, A. W. A. Sobre o primeiro registro de Synapsida no Triássico basal do Brasil. **Boletim de resumos do XVI Congresso Brasileiro de Paleontologia (Crato)**, p. 101, 1999.

SCHWANKE, C.; MELO, D. J. Descrição craniana preliminar de um espécime juvenil de dicinodonte (Therapsida, Anomodontia, Dicynodontia) do Triássico do Rio Grande do Sul, Brasil: uma discussão acerca da validade do gênero *Chanaria* Cox, 1968. **Arquivos do Museu Nacional**, v. 60, n. 3, p. 177-182, 2002.

SOARES, M. B.; BOOS, A. D. S.; OLIVEIRA, T. V. Antes dos mamíferos: Os sinápsidos permotriássicos do sul do Brasil. **Geologia do Brasil**, p. 763-776, 2012.

SOARES, M. B., SCHULTZ, C. L., & HORN, B. D. New information on *Riograndia guaibensis* Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 2001 (Eucynodontia, Tritheledontidae) from the Late Triassic of southern Brazil: anatomical and biostratigraphic implications. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, vol. 83, n. 1, p. 329-354, 2011.

SUES, H. D.; REISZ, R. R. Origins and early evolution of herbivory in tetrapods. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 13, n. 4, p. 141–145, 1998.

SULLIVAN, C.; REISZ, R. R. Cranial anatomy and taxonomy of the Late Permian dicynodont *Diictodon*. **Annals of Carnegie Museum**, v. 74, n. 1, p. 45–75, 2005.

SULLIVAN, C.; REISZ, R. R.; SMITH, R. M. H. The Permian mammal-like herbivore *Diictodon*, the oldest known example of sexually dimorphic armament. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 270, n. 1511, p. 173–178, 2003.

SURKOV, M. V.; BENTON, M. J. Head kinematics and feeding adaptations of the Permian and Triassic dicynodonts. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 28, n. 4, p. 1120–1129, 2008.

SHINGLETON, A. Allometry: The study of biological scaling. **Nature Education Knowledge**, v. 3, n. 10, p. 2, 2010.

TOERIEN, M. J. The evolution of the palate in South African Anomodontia and its classificatory significance. **Paleontologia Africana**, v. 1, p. 49-118, 1953.

VAN HOEPEN, E. C. N. Bijdragen tot de kennis der reptielen van der Karroo formatie. I. De Schedel van *Lystrosaurus latirostris* Owen sp. **Annals of the Transvaal Museum**, v. 4, p. 1-46, 1913.

VEGA-DIAS, C. *Os dicinodontes triássicos (Synapsida, Therapsida): morfologia, filogenia e paleobiologia*. 291 f., 2005. Tese (Doutorado em Geociências), Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2005.

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

VEGA-DIAS, C.; SCHULTZ, C. L. Postcranial material of *Jachaleria candelariensis* Araújo and Gonzaga 1980 (Therapsida, Dicynodontia), Upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. **PaleoBios**, v. 24, n. 1, p. 7-31, 2004.

VOJE, K. L., HANSEN, T. F., EGSET, C. K., BOLSTAD, G. H., PÉLABON, C. Allometric constraints and the evolution of allometry. **International Journal of Organic Evolution**, v. 68, n. 3, p. 866-885, 2014.

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