

Leonardo Morato

***Dinodontosaurus* (Synapsida, Dicynodontia):  
reconstituições morfológicas e aspectos biomecânicos**

Dissertação apresentada como requisito à obtenção do grau de Mestre, pelo Curso de Pós-Graduação em Geociências – Área de Concentração Paleontologia, do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Orientador: Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz.

Co-orientadora: Dra. Cristina Vega-Dias.

Porto Alegre  
2006

# **Livros Grátis**

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

Morato, Leonardo

*Dinodontosaurus* (Synapsida, Dicynodontia): reconstituições morfológicas e aspectos biomecânicos. / Leonardo Morato. - Porto Alegre: UFRGS, 2006.  
[xiv + 158 f.] il.

Dissertação (Mestrado). - Universidade Federal do Rio Grande do Sul.  
Instituto de Geociências. Programa de Pós-Graduação em Geociências. Porto Alegre, RS - BR, 2006.

1. Paleontologia. 2. Dicynodontia. 3. Morfologia. 4. Miologia. 5. Biomecânica. I. Título.

---

Catálogo na Publicação  
Biblioteca Geociências - UFRGS  
Renata Cristina Grun CRB 10/1113

A todos que buscam transmitir o conhecimento científico para um público em geral  
e àqueles que são os “intérpretes” dos paleontólogos, dedico.

## Agradecimentos

O autor é grato especialmente ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), por concessão de bolsa, sem a qual a confecção dessa dissertação teria sido ainda mais árdua.

Durante o período de mestrado, o tema dessa dissertação sofreu uma grande mudança. Partir de um enfoque geológico e tafonômico para um estritamente paleobiológico foi um difícil desafio. Àqueles que apoiaram (e mesmo àqueles que criticaram, construtivamente) tal mudança, meus agradecimentos. Tais incentivos e críticas partiram inicialmente dos geólogos Marcos Cristóvão Baptista e Rafael Jaude Gradim, e dos pós-graduandos da UFRGS Ana Luísa Outa Mori, Cristina Bertoni-Machado, Patrícia Hadler Rodrigues e Cláudia Pinto Machado.

Agradecimentos também a Téo Veiga de Oliveira (UFRGS), um grande conhecedor de anatomia comparada, que além de sempre contribuir com críticas e discussões interessantes durante todo o período de mestrado, compartilhou trabalhos relacionados ao tema e providenciou espécimes de animais recentes fundamentais para a presente dissertação. Além dele, Annie Schmaltz Hsiou auxiliou com material de crocilianos atuais, Míriam Reichel e Bianca Martins Mastrantonio forneceram dados de outros amniotas Triássicos para comparações, e Pablo Gusmão Rodrigues auxiliou a tecer comentários sobre a fisiologia dos sinápsidos. Cibele Schwanke (UERJ) disponibilizou fotografias de materiais argentinos atribuídos ao gênero *Jachaleria*, que auxiliaram nas considerações taxonômicas e em algumas comparações morfo-funcionais. Ela também forneceu indiretamente algumas bibliografias pertinentes, assim como Marina Bento Soares. E agradecimentos também a Jorge Ferigolo (FZB-RS), por incentivo indireto, uma pessoa sempre interessada, com trabalhos e livros para discutir.

Fundamental foi o auxílio de Richard Alfredo Fariña, que nos ensinou as bases da Biomecânica e encorajou esse trabalho com opiniões e discussões, além de providenciar diversas bibliografias.

Fábio Pinto da Silva, Samuel Henrique Freese e Wilson Kindlein Jr. (LDSM) auxiliaram na obtenção dos modelos digitais a partir do *scanner* 3D. Agradecimentos também a Cláudio Bortolaz (MGB), Maria Cláudia Malabarba, Fernanda Weiss e Patrícia Perez (PUCRS), por facilitar o acesso a materiais, assim como à equipe do Museu da UFRGS, que abriu suas portas fora do horário de visitação.

Ao orientador desse trabalho, o Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz (UFRGS), agradeço primeiramente por aceitar de rompante um novo orientando, algo que certamente lhe traria ainda bastante trabalho, e pelo crédito e confiança que marcaram suas ações como orientador. À co-orientadora, Prof. Dra. Cristina Vega-Dias (UFPR), este trabalho não fará jus ao seu profundo conhecimento sobre dicinodontes: falhas em potencial se devem exclusivamente ao autor, enquanto os acertos seguramente abraçaram as numerosas sugestões e críticas feitas por ela.

Aos professores Michael Holz (UFRGS) e Ana Maria Ribeiro (FZB-RS), orientadores pretéritos do autor, agradeço a paciência e disponibilidade que tiveram, e lamento muito nosso trabalho não ter sido concluído apenas por empecilhos financeiros. Orientadores impecáveis, especialmente em conjunto, pois dosam equilibradamente cobrança e assistência, sem serem sufocantes.

Considero-me afortunado por ter convivido com profissionais como esses durante o mestrado, e asseguro que outros que contarem com essa equipe de pesquisadores concordarão. Durante outros momentos, contei também com o apoio e inspiração do professor Cástor Cartelle (UFMG e PUC Minas), uma verdadeira enciclopédia paleomastozoológica viva que, parafraseando o título de seu livro mais conhecido, faz do tempo passado a matéria-prima de sua veia lírica, além de sua indignação política. Listo também o Grupo Guano Speleo (UFMG), que indiretamente me fez recomeçar a pintar, e Maurílio de Oliveira (MN-UFRJ), por um exemplo a ser seguido.

Finalmente, os familiares e amigos mais próximos, que compreenderam o distanciamento durante o período de aulas e mesmo na volta, durante os trabalhos de gabinete, merecem sinceros agradecimentos. Citando nomes, mencionaria minhas irmãs, Myrian Morato Duarte, que sempre me auxiliou em meus questionamentos sobre Biologia, e Flávia Morato Duarte, que me disponibilizou equipamentos fundamentais (*scanner* e impressora, além de uma primordial caneta de nanquim) para que eu pudesse finalizar esse trabalho.

Esses agradecimentos se estendem a todos que direta ou indiretamente contribuíram para a realização deste trabalho, incluindo aqueles que simplesmente nos deram amizade.

*“...Ao examiná-los pela primeira vez, todos os fenômenos parecem isolados, e apenas devido à observação múltipla, combinada com a razão, conseguimos descobrir a relação mútua que existe entre eles.”*

Humboldt, *Cosmos* (1847-1858)

## Sumário

<b>Lista de Ilustrações</b> . . . . .	vi
<b>Lista de abreviaturas</b> . . . . .	vii
<b>Resumo</b> . . . . .	ix
<b>Abstract</b> . . . . .	x
<b>1. Introdução</b> . . . . .	1
1.1. Justificativas e objetivos . . . . .	2
1.2. Material estudado, depositórios e procedência . . . . .	3
1.3. Posição sistemática e taxonomia do gênero <i>Dinodontosaurus</i> . . . . .	5
1.3.1. Relações filogenéticas entre os dicinodontes triássicos . . . . .	5
1.3.2. Revisão taxonômica do gênero <i>Dinodontosaurus</i> . . . . .	8
1.4. Contexto estratigráfico do registro fóssilífero . . . . .	13
1.5. Modo de preservação e preparação do material . . . . .	16
<b>2. Revisão bibliográfica</b> . . . . .	19
2.1. Métodos para reconstituição de tecidos moles – um breve histórico . . . . .	19
2.2. Reconstituições miológicas e estudos de morfologia funcional em dicinodontes . . . . .	23
2.3. Metodologias em Biomecânica . . . . .	30
<b>3. Descrição osteológica das formas juvenis.</b> . . . . .	34
3.1. Sincrânio . . . . .	34
3.2. Esqueleto axial pós-craniano . . . . .	51
3.3. Esqueleto apendicular . . . . .	59
<b>4. Resultados e discussões</b> . . . . .	69
4.1. Reconstrução do esqueleto completo de <i>Dinodontosaurus</i> . . . . .	69
4.2. Reconstituição morfológica dos tecidos moles . . . . .	74
4.2.1. Morfologia facial . . . . .	77
4.2.2. Musculatura da região cervical . . . . .	86
4.2.3. Aspecto geral da musculatura do tronco e cauda . . . . .	89
4.2.4. Musculatura da cintura escapular e membros anteriores . . . . .	91
4.2.5. Musculatura da cintura pélvica e membros posteriores . . . . .	99
4.2.6. Inferências sobre a cobertura tegumentar . . . . .	105
4.3. Morfologia funcional e Biomecânica . . . . .	108
4.3.1. Ação da mandíbula em <i>Dinodontosaurus</i> e outros dicinodontes . . . . .	109
4.3.2. Função das presas caniniformes em <i>Dinodontosaurus</i> . . . . .	117
4.3.3. Pastadores <i>versus</i> ramoneadores . . . . .	125
4.3.4. Indicadores de capacidade atlética . . . . .	128
4.3.5. A comparação morfológica com as preguiças gigantes . . . . .	134
<b>5. Considerações finais</b> . . . . .	139
<b>6. Referências Bibliográficas</b> . . . . .	144



## Lista de Ilustrações

<i>Tabela 1</i>	- Descrição geral dos espécimes estudados, atribuídos ao gênero <i>Dinodontosaurus</i> . . . . .	4
<i>Figura 1</i>	- Hipóteses cladísticas indicando as relações filogenéticas dos Dicynodontia . . . . .	6
<i>Figura 2</i>	- Relações filogenéticas entre alguns dicinodontes triássicos . . . . .	7
<i>Figura 3</i>	- Quadro de correlações estratigráficas para o Meso-Neotriássico sul-americano . . . . .	15
<i>Figura 4</i>	- Esqueleto articulado de um indivíduo juvenil de <i>Dinodontosaurus</i> . . . . .	17
<i>Figura 5</i>	- Exemplificação do uso de uma abordagem de inferência de tecidos não preservados . . . . .	22
<i>Figura 6</i>	- Reconstituição da musculatura e ciclo mastigatório . . . . .	24
<i>Figura 7</i>	- Reconstituição do ciclo mastigatório no dicinodonte triássico <i>Kannemeyeria</i> . . . . .	26
<i>Figura 8</i>	- Reconstituições miológicas para o esqueleto apendicular de <i>Stableckeria</i> . . . . .	29
<i>Tabela 2</i>	- Valores para o indicador de capacidade atlética ( $Z/Amgx$ ) para fêmur e úmero. . . . .	33
<i>Figura 9</i>	- Aspecto geral do esqueleto UFRGS/PV0113T . . . . .	35
<i>Figura 10</i>	- Desenho esquemático do aspecto geral do esqueleto UFRGS/PV0113T . . . . .	36
<i>Figura 11</i>	- Aspecto geral do esqueleto UFRGS/PV0113T . . . . .	37
<i>Figura 12</i>	- Desenho esquemático do aspecto geral do esqueleto UFRGS/PV0113T . . . . .	38
<i>Figura 13</i>	- Vista anterior do crânio de UFRGS/PV0133T . . . . .	40
<i>Figura 14</i>	- Crânio de um indivíduo adulto do gênero <i>Dinodontosaurus</i> . . . . .	41
<i>Figura 15</i>	- Desenhos esquemáticos do crânio de um indivíduo adulto do gênero <i>Dinodontosaurus</i> . . . . .	42
<i>Figura 16</i>	- Vista dorsal do crânio de UFRGS/PV0133T . . . . .	43
<i>Figura 17</i>	- Vista lateral direita do crânio de UFRGS/PV0133T . . . . .	45
<i>Figura 18</i>	- Vista lateral esquerda do crânio de UFRGS/PV0133T . . . . .	46
<i>Figura 19</i>	- Região rostral do crânio de alguns dicinodontes . . . . .	47
<i>Figura 20</i>	- Vista occipital do crânio de UFRGS/PV0133T . . . . .	48
<i>Figura 21</i>	- Vista ventral do crânio de UFRGS/PV0133T . . . . .	50
<i>Figura 22</i>	- Detalhe do segmento anterior do pós-crânio de UFRGS/PV0133T . . . . .	52
<i>Figura 23</i>	- Detalhe do segmento anterior do pós-crânio de UFRGS/PV0133T . . . . .	53
<i>Figura 24</i>	- Detalhe do segmento médio do pós-crânio de UFRGS/PV0133T . . . . .	54
<i>Figura 25</i>	- Detalhe do segmento posterior do pós-crânio de UFRGS/PV0133T . . . . .	55
<i>Figura 26</i>	- Configuração de uma vértebra dorsal . . . . .	58
<i>Figura 27</i>	- Fotografias e desenhos esquemáticos dos elementos da placa coracóide. . . . .	61
<i>Figura 28</i>	- Fotografias e desenhos esquemáticos do úmero de um indivíduo juvenil. . . . .	62
<i>Figura 29</i>	- Fotografias e desenhos esquemáticos de rádio e ulna direitos . . . . .	63
<i>Figura 30</i>	- Desenhos esquemáticos dos elementos dos autopódios direitos . . . . .	64
<i>Figura 31</i>	- Fotografias e desenhos esquemáticos dos ossos longos do membro posterior. . . . .	66
<i>Figura 32</i>	- Reconstrução do segmento cervical da coluna vertebral . . . . .	71

<i>Figura 33</i>	-	Reconstrução do segmento caudal da coluna vertebral . . . . .	72
<i>Figura 34</i>	-	Reconstrução esquelética de um indivíduo juvenil do gênero <i>Dinodontosaurus</i> . . . . .	75
<i>Figura 35</i>	-	Reconstrução esquelética de um indivíduo adulto do gênero <i>Dinodontosaurus</i> . . . . .	76
<i>Figura 36</i>	-	Reconstituição dos principais grupos musculares envolvidos no ciclo mastigatório . . . . .	80
<i>Figura 37</i>	-	Região rostral de <i>Dinodontosaurus</i> em vista lateral esquerda . . . . .	81
<i>Figura 38</i>	-	Crânio e mandíbula parciais da tartaruga marinha comum ( <i>Caretta caretta</i> ) . . . . .	83
<i>Figura 39</i>	-	Crânio e mandíbula de um indivíduo juvenil do gênero <i>Dinodontosaurus</i> . . . . .	85
<i>Figura 40</i>	-	Musculatura do complexo atlas-áxis e região cervical . . . . .	88
<i>Figura 41</i>	-	Aspecto geral da musculatura do tronco e cauda de <i>Dinodontosaurus</i> . . . . .	90
<i>Figura 42</i>	-	Reconstituição esquemática dos sítios de origem e inserção . . . . .	92
<i>Figura 43</i>	-	Diferentes arranjos para as origens e inserções da musculatura na cintura escapular . . . . .	94
<i>Figura 44</i>	-	Reconstituição esquemática dos sítios de origem e inserção . . . . .	100
<i>Figura 45</i>	-	Vista lateral do crânio de <i>Dinodontosaurus</i> representando diferentes estágios do ciclo. . . . .	110
<i>Figura 46</i>	-	Representações esquemáticas do efeito de alterações simples na morfologia craniana. . . . .	113
<i>Figura 47</i>	-	Ângulo de ação da musculatura adutora externa em relação à mandíbula . . . . .	113
<i>Tabela 3</i>	-	Ângulos de atuação da musculatura adutora em relação ao eixo da mandíbula. . . . .	115
<i>Figura 48</i>	-	Alguns exemplos de extrema abertura da mandíbula . . . . .	119
<i>Figura 49</i>	-	Crânio de <i>Dinodontosaurus</i> em vista lateral, com mandíbula na posição de abertura . . . . .	121
<i>Figura 50</i>	-	Seqüência buscando ilustrar uma tentativa de utilização das presas . . . . .	122
<i>Figura 51</i>	-	Morfologias cranianas em preguiças terrícolas extintas . . . . .	128
<i>Figura 52</i>	-	Silhuetas utilizadas para as estimativas de massa de <i>Dinodontosaurus</i> . . . . .	129
<i>Figura 53</i>	-	Modelo digital obtido por <i>scanner</i> 3D, para um indivíduo juvenil . . . . .	130
<i>Figura 54</i>	-	Localização do centro de massa para indivíduos juvenis. . . . .	131
<i>Figura 55</i>	-	Chave de medições para as Tabelas 4 e 6 . . . . .	132
<i>Tabela 4</i>	-	Medições dos ossos longos do esqueleto apendicular de <i>Dinodontosaurus</i> . . . . .	132
<i>Tabela 5</i>	-	Indicadores de capacidade atlética . . . . .	133
<i>Figura 56</i>	-	Efeitos da posição dos membros anteriores em relação ao centro de massa. . . . .	134
<i>Figura 57</i>	-	Momentos de resistência da coluna vertebral . . . . .	136

## Lista de abreviaturas

### Instituições:

DGM - Divisão de Geologia e Mineralogia, Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro  
FZB-RS - Fundação Zoobotânica do Estado do Rio Grande do Sul  
LDSM - Laboratório de Design e Seleção de Materiais, Escola de Engenharia, UFRGS  
MCZ - Museum of Comparative Zoology, Harvard University  
MGB - Museu Municipal Guido Borgomanero, Município de Mata, Rio Grande do Sul  
MN-UFRJ - Museu Nacional - Universidade Federal do Rio de Janeiro  
PUC Minas - Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais  
PUCRS - Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul  
UERJ - Universidade do Estado do Rio de Janeiro  
UFMG - Universidade Federal de Minas Gerais  
UFOP - Universidade Federal de Ouro Preto  
UFPel - Universidade Federal de Pelotas  
UFPR - Universidade Federal do Paraná  
UFRGS - Universidade Federal do Rio Grande do Sul

### Demais siglas institucionais, para efeitos de catalogação:

DZMAM - Departamento de Zoologia, Mamíferos  
MCN-R - Museu de Ciências Naturais, Répteis  
PV...T - Paleontologia de Vertebrados, Triássico

### Tecidos moles:

<i>af</i> - <i>Musculus adductor femoris</i>	<i>ds</i> - <i>M. deltoideus scapularis</i>
<i>amb</i> - <i>M. ambiens</i>	<i>ecr</i> - <i>M. extensor carpi radialis</i>
<i>amel</i> - <i>M. adductor mandibulae externus lateralis</i>	<i>ecu</i> - <i>M. extensor carpi ulnaris</i>
<i>amem</i> - <i>M. adductor mandibulae externus medialis</i>	<i>edc</i> - <i>M. extensor digitorum communis</i>
<i>amipa</i> - <i>M. add. mand. internus pterygoideus anterior</i>	<i>edcl</i> - <i>M. extensor digitorum communis longus</i>
<i>amipp</i> - <i>M. add. mand. internus pterygoideus posterior</i>	<i>eta</i> - <i>M. epitrochleoanconeus</i>
<i>amipt</i> - <i>M. add. mandibulae internus pseudotemporalis</i>	<i>fcr</i> - <i>M. flexor carpi radialis</i>
<i>amp</i> - <i>M. adductor mandibulae posterior</i>	<i>fcu</i> - <i>M. flexor carpi ulnaris</i>
<i>an</i> - <i>M. anconeus</i>	<i>fdl</i> - <i>M. flexor digitorum longus</i>
<i>bi</i> - <i>M. biceps</i>	<i>fdp</i> - <i>M. flexor digitorum profundus</i>
<i>br</i> - <i>M. brachialis inferior</i>	<i>fps</i> - <i>M. flexor palmaris superficialis</i>
<i>cbb</i> - <i>M. coraco-brachialis brevis</i>	<i>ft</i> - <i>M. femoro-tibialis</i>
<i>cbl</i> - <i>M. coraco-brachialis longus</i>	<i>fte</i> - <i>M. flexor tibialis externus</i>
<i>cf</i> - <i>M. caudi-femoralis</i>	<i>fii</i> - <i>M. flexor tibialis internus</i>
<i>d</i> - <i>M. deltoideus</i>	<i>gc</i> - <i>M. gastrocnemius</i>
<i>dc</i> - <i>M. deltoideus clavicularis</i>	<i>ic</i> - <i>M. iliocostalis</i>
<i>dm</i> - <i>M. depressor mandibulae</i>	<i>icd</i> - <i>M. ischio-caudalis</i>

*ico* - *M. intercostalis*  
*if* - *M. ilio-fibularis*  
*ife* - *M. ilio-femoralis*  
*ifp* - *M. ilio-femoralis posterior*  
*isp* - *M. interspinalis*  
*it* - *M. ilio-tibialis*  
*itr* - *M. ischio-trocantericus*  
*lao* - *M. levator angularis oris*  
*loca* - *M. longuissimus capitis*  
*loce* - *M. longuissimus cervicis*  
*ld* - *M. latissimus dorsi*  
*ln* - « *Ligamentum nuchae* »  
*lod* - *M. longuissimus dorsi*  
*ls* - *M. levator scapulae*  
*lsp* - *M. levator scapulae profundus*  
*lss* - *M. levator scapulae superficialis*  
*mp* - *Mundplatt*  
*oci* - *M. obliquus capitis inferior*  
*ocs* - *M. obliquus capitis superior*  
*oe* - *M. obliquus externus*  
*oh* - *M. omo-hyoideus*  
*oi* - *M. obliquus internus*  
*pec* - *M. pectoralis*  
*pife* - *M. pubo-ischio-femoralis externus*  
*pifi* - *M. pubo-ischio-femoralis internus*  
*pit* - *M. pubo-ischio-tibialis*  
*pb* - *M. peroneus brevis*

*pl* - *M. peroneus longus*  
*prp* - *M. pronator profundus*  
*prt* - *M. pronator teres*  
*ra* - *M. rectus abdominis*  
*rcdma* - *M. rectus capitis dorsalis major*  
*rcdmi* - *M. rectus capitis dorsalis minor*  
*rcl* - *M. rectus capitis lateralis*  
*rcv* - *M. rectus capitis ventralis*  
*san* - *M. serratus anterior*  
*sas* - *M. serratus anterior superficialis*  
*sc* - *M. subscapularis*  
*scs* - *M. subcoraco-scapularis*  
*sh* - *M. sterno-hyoideus*  
*sha* - *M. scapulo-humeralis anterior*  
*sol* - *M. soleus*  
*sp* - *M. spinalis*  
*spc* - *M. supracostalis*  
*ssp* - *M. semispinalis*  
*sspc* - *M. semispinalis capitis*  
*su* - *M. supinator*  
*sup* - *M. supracoracoideus*  
*ta* - *M. tibialis anterior*  
*tr* - *M. trapezius*  
*tra* - *M. transversus*  
*tri* - *M. triceps*  
*V<sub>2</sub>* - *Ramo maxilar do nervo trigêmeo*  
*V<sub>3</sub>* - *Ramo mandibular do nervo trigêmeo*

## Osteologia:

**a** - astrágalo  
**ac** - acetábulo  
**acr** - processo acrômio  
**ah** - faceta para o arco hemal  
**ane** - arco neural  
**ang** - angular  
**ar** - articular  
**bs** - basisfenóide  
**bo** - basioccipital  
**c** - coracóide  
**ca** - cabeça (do fêmur, úmero...)  
**cal** - calcâneo  
**cap** - capítelo  
**cd** - carpais distais  
**ce** - central

**cl** - clavícula  
**cm** - côndilo medial  
**cn** - crista cnemial  
**cne** - canal neural ou medular  
**co** - costela  
**coc** - côndilo occipital  
**col** - côndilo lateral  
**cr** - crista  
**crd** - crista deltóide  
**crs** - crista supinadora  
**cv** - centro vertebral  
**cva** - canal vértebro-arterial  
**da** - diapófise  
**de** - dentário  
**e** - escápula

<b>ec</b> - ectopterigóide	<b>p</b> - parietal
<b>ect</b> - ectepicôndilo	<b>pa</b> - parapófise
<b>en</b> - espinho neural	<b>pal</b> - palatino
<b>ent</b> - entepicôndilo	<b>pc</b> - pré-coracóide
<b>eo</b> - exoccipital	<b>pf</b> - pré-frontal
<b>ep</b> - epipterigóide	<b>pmx</b> - pré-maxila
<b>es</b> - entalhe sigmóide	<b>po</b> - pós-orbital
<b>f</b> - frontal	<b>pp</b> - pré-parietal
<b>fa</b> - falange	<b>pr</b> - pró-ótico
<b>fao</b> - face articular do odontóide	<b>prz</b> - pré-zigapófise
<b>far</b> - faceta de articulação para o rádio	<b>ps</b> - paraesfenóide
<b>fau</b> - faceta para articulação da ulna	<b>pt</b> - pterigóide
<b>fc</b> - forame coracóide	<b>ptv</b> - processo transversal
<b>fco</b> - faceta para articulação de costela	<b>pu</b> - púbis
<b>fen</b> - forame entepicondilar	<b>pz</b> - pós-zigapófise
<b>fi</b> - fíbula	<b>q</b> - quadrado
<b>fl</b> - forame lacrimal	<b>qj</b> - quadrado-jugal
<b>fm</b> - forame magno	<b>rad</b> - radial
<b>fo</b> - forame obturador	<b>rd</b> - rádio
<b>fol</b> - fossa do olécrano	<b>rqp</b> - ramo quadrado do pterigóide
<b>fp</b> - forame pineal	<b>sa</b> - sinapófise
<b>g</b> - cavidade glenóide	<b>sang</b> - suprangular
<b>ica</b> - intercentro do atlas	<b>smx</b> - septomaxila
<b>I-V</b> - numeração (para dígitos, nervos...)	<b>so</b> - supra-occipital
<b>il</b> - ílio	<b>sp</b> - esplenial
<b>in</b> - narinas internas (coanas)	<b>sph</b> - esfenetmóide
<b>ip</b> - interparietal	<b>sq</b> - esquamosal
<b>is</b> - ísquio	<b>st</b> - estapédio
<b>it</b> - intermédio	<b>t</b> - tubérculo
<b>j</b> - jugal	<b>td</b> - tarsais distais
<b>l</b> - lacrimal	<b>ti</b> - tibia
<b>la</b> - lâmina reflexa do angular	<b>trc</b> - tróclea
<b>mc</b> - metacarpal	<b>trm</b> - trocânter maior
<b>mt</b> - metatarsal	<b>u</b> - úmero
<b>mx</b> - maxila	<b>ul</b> - ulna
<b>n</b> - nasal	<b>uln</b> - ulnar
<b>o</b> - processo olécrano	<b>v</b> - vómer
<b>op</b> - opistótico	<b>vip</b> - vacuidade inter-pterigóide

## Resumo

Dicinodontes possuem um mosaico de características, que incluem, por exemplo, extrema redução dentária, movimento propalinal da mandíbula, e o desenvolvimento de uma postura diferenciada em alguns gêneros. Nesses, enquanto os membros anteriores permanecem abduzidos, em uma postura primitiva, os posteriores se tornam totalmente aduzidos. Para discutir aspectos paleobiológicos, foram efetuadas análises morfofuncionais e biomecânicas em espécimes do gênero *Dinodontosaurus* Romer, 1943, um dicinodonte de porte médio do Mesotriássico do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. É endossada a sinonímia da maioria das espécies do gênero com *Dinodontosaurus turpior*, excetuando-se *Dinodontosaurus platygnathus*, cujos materiais apresentam características conflitantes, e é tratado aqui como *nomen dubium*. É apresentada uma sucinta descrição osteológica para as formas juvenis do gênero, nos quais se observa a presença de seis vértebras sacrais, além de um mínimo de 17 caudais, adicionando informações que permitem novas reconstruções esqueléticas. Enfoque é dado na miologia facial e dos membros, com base na comparação de modelos para diferentes *taxa*, seguindo a abordagem de suporte filogenético de animais vivos. Apenas músculos de presença inequívoca são reconstituídos, a menos quando há argumentos morfológicos convincentes. A partir de observações morfofuncionais, é eliminada a possibilidade de *Dinodontosaurus* utilizar suas presas com a mandíbula aberta, seja para alimentação ou defesa, e é reforçado seu caráter como ornamentação. Na falta de análogos posturais modernos, comparações com preguiças terrícolas extintas levaram alguns autores a propostas de uma postura bípede para os dicinodontes, ao menos facultativa, para se erguerem nas patas traseiras e alcançarem níveis mais elevados de vegetação. Para testar essa hipótese, foram abordados vários aspectos biomecânicos envolvidos na postura bípede, em *Dinodontosaurus*. Seu centro de massa foi localizado a partir da suspensão de modelos em argila, estando posicionado em um ponto, no plano sagital, aproximadamente na metade da distância entre os estilopódios anteriores e posteriores, um pouco mais próximo dos primeiros; para os indivíduos juvenis, um modelo digital obtido através de *scanner 3D a laser* também corroborou esse posicionamento, o que sugere que a postura bípede não poderia ser facilmente mantida sem apoio, e um caminhar bípede seria totalmente impraticável. Foram estimados os momentos de resistência da coluna vertebral, a partir de medidas da largura e altura dos centros vertebrais em sua borda posterior, sendo que os resultados foram compatíveis com um animal de postura quadrúpede. Foram também calculados os índices de capacidade atlética para os ossos longos dos membros anteriores e posteriores; para isso, foram estimadas as massas, com os indivíduos juvenis atingindo entre 23 e 32kg, enquanto o adulto não ultrapassaria 300kg. As massas foram obtidas baseando-se em estimativas de volume a partir de silhuetas e de modelos tridimensionais em computação. Os valores obtidos para os índices de capacidade atlética são muito superiores aos de outros animais descritos na literatura, embora sejam compatíveis com outros terápsidos não-mamalianos julgados quadrúpedes, e estão na mesma ordem de grandeza entre os ossos dos membros anteriores e posteriores, o que também alude à postura quadrúpede. Através de observações morfológicas gerais, localização do centro de massa, estimativa de momentos de resistência da coluna vertebral e cálculo de índices de capacidade atlética para os membros, conclui-se que, ao menos no que concerne a *Dinodontosaurus*, não há evidências que suportem as analogias morfofuncionais com as preguiças terrícolas, animais que apresentam diversas adaptações para o bipedalismo. Os resultados para os índices de capacidade atlética também lançam dúvidas sobre sua aplicabilidade generalizada em comparações paleobiológicas.

## **Abstract**

**Dinodontosaurus (Synapsida, Dicynodontia): morphological restorations and biomechanical aspects.** *Dicynodonts possess a mosaic of features that includes, for example, an extreme dental reduction, propalinal motion of the lower jaw, and the development of a differentiated posture in some genera: while the forelimbs remain abducted, in a “sprawling” primitive posture, the hind limbs became fully adducted. To discuss paleobiological aspects, biomechanical and morphofunctional analyses were effectuated on specimens of the genus Dinodontosaurus Romer, 1943, a medium-sized dicynodont from the Middle Triassic of Rio Grande do Sul state, Brazil. The synonymy of the majority of the species of the genus with Dinodontosaurus turpior is endorsed, except for Dinodontosaurus platygnathus, whose conflicting fossil materials led to its treatment as a nomen dubium. Its is offered a succinct osteological description for the juvenile forms of the genus, in which are observed the presence of six sacral vertebrae, as well as at least 17 caudal vertebrae, adding informations that allowed new skeletal reconstructions. Reference is given to the facial and limb myology, based on the comparison of available models for different taxa, following the extant phylogenetic bracket approach. Only muscles of unequivocal presence are reconstructed, unless when there are convincing morphological arguments showing otherwise. From morphofunctional observations, it is eliminated the possibility that Dinodontosaurus could use its tusks with the jaws opened, for feeding as for defense purposes, and is reinforced their role as an ornamentation. In the lack of modern postural analogues, comparisons with extinct ground sloths lead some authors to propose a bipedal posture for dicynodonts, only facultative, to rise on the hind limbs to reach higher vegetation. To test this hypothesis, some biomechanical aspects required to a bipedal posture were analyzed in Dinodontosaurus. Its center of mass was located from suspension of clay models, being in a position, at the sagittal plane, approximately at half the distance between the stylopodia, near the front limbs; for the juvenile individuals, a digital model obtained from laser 3D-scanner also corroborates this positioning, which suggests that the bipedal posture could not be easily sustained, at least not without support, and a bipedal gait was totally impracticable. The moments of resistance for the vertebral column were estimated, from measurements of breadth and height of vertebral centra in their posterior border, and the results also were compatible with a quadrupedal animal. Also were calculated indicators of athletic ability, as the “long bone strength indicator”, for bones of the front and hind limbs; it required mass estimates for the juvenile individuals, that achieved between 23 and 32kg, and for the adults, that could not surpass 300kg. The masses were obtained based on volume estimates from silhouettes and from the digital models. The values obtained for the indicators of athletic ability were far superior from others available in the literature, although they seem compatible with other non-mammalian therapsids thought to be quadrupedal, and are in the same magnitude for front and hind limb bones, which alludes to the quadrupedal stance. From the observations of general morphology, center of mass, estimation of moments of resistance of the vertebral column, and indicators of athletic abilities, it is concluded that, at least in what concerns Dinodontosaurus, there are no evidences to support the morphofunctional analogies with the ground sloths, animals that present several adaptations to facultative bipedalism. The results for the indicators of athletic ability also shed doubts on the generalized applicability of such indexes for paleobiological comparisons.*

## 1. Introdução

O clado Dicynodontia compreende uma linhagem extinta de sinápsidos, que se originou no Neopermiano e provavelmente desapareceu no Neotriássico, compondo os consumidores primários dominantes ao menos em dois momentos separados nesse intervalo de tempo. Entre um mosaico de características peculiares que apresentam, podemos enumerar: extrema redução dentária, apresentando em diversos *taxa* apenas um par superior de presas caniniformes, enquanto a pré-maxila e a parte anterior do dentário normalmente adotam a forma de um bico, sendo provavelmente coberto por processos córneos em vida (várias formas durante o Triássico perdem a dentição completamente, apresentando apenas processos caniniformes sobre a maxila); outra característica refere-se à articulação da mandíbula, que permite movimento propalinal, e é registrada mesmo em formas basais através de estrias nos dentes (Rybczynski & Reisz, 2001), indicando a possibilidade de algum processamento oral do alimento; patas anteriores e posteriores amplas, de iguais dimensões; membros anteriores e posteriores plesiomorficamente aduzidos e dispostos lateralmente, mas apresentando considerável variação em orientação entre *taxa* posteriores (Surkov, 1998; Ray & Chinsamy, 2003), nos quais o membro anterior pode se dispor próximo a um plano parasagital, mas permanecer aduzido, enquanto o posterior se torna totalmente abduzido; e um tronco em forma de barril, em algumas formas se tornando bastante robusto. Diversos *taxa* podem também apresentar alguma extensão de ornamentações cranianas, com regiões rostrais espessas e esculpturadas, provavelmente cobertas em parte por projeções córneas, indicadas pela presença de *foramina* nutrientes.

A falta de análogos modernos a alguns desses caracteres apresenta dificuldades para interpretações em bases funcionais, embora, para compreender o sucesso dos Dicynodontia durante seu tempo de vida, seja necessário investigar suas adaptações para sobreviver em seu hábitat. Esse sucesso é geralmente creditado a suas capacidades de processamento alimentar (Crompton & Hotton III, 1967; Cox, 1998), associado à sua flexibilidade ecológica (Hotton III, 1986; Rayner, 1992); nesse tópico, uma crescente mobilidade, especialmente no membro posterior, também merece alguma atenção (King, 1981; Fröbisch, 2003).

Hotton III (1986) descreve a forma geral do corpo dos dicinodontes como “*roughly comparable to that of such robust mammals as beavers (Castor) and New World badgers (Taxidea)*” (grifo nosso, também nas demais transcrições), mas com membros mais robustos. Também menciona que os dicinodontes não apresentam as mesmas adaptações específicas que castores e texugos possuem para seus estilos de vida subterrâneos, embora capacidades fossoriais em diversos graus já tenham sido propostas para diferentes gêneros de dicinodontes (e.g. Cox<sup>1</sup> *apud* Cluver, 1974a; Cluver, 1978; King, 1985; King & Cluver, 1991; Ray & Chinsamy, 2003).

---

<sup>1</sup> COX, C. B. 1972. A new digging dicynodont from the Upper Permian of Tanzania. In: JOYSEY, K. A. & KEMP, T. S. (Eds.) *Studies in vertebrate evolution*. Edinburgh: Oliver & Boyd, p. 173-189.



A classificação dos dicinodontes de Cox (1965) em duas famílias levou em conta algumas propostas comparativas. O autor menciona que, entre outras características, uma das famílias seria composta por formas com rostros estreitos, enquanto a outra apresentaria animais com rostros largos e robustos; diferenciação similar foi observada na forma do rosto de rinocerontes atuais, distinguindo as formas herbívoras “ramoneadoras” (esse termo, de origem espanhola, será utilizado equivalendo à palavra *browsers*, em Inglês) de rostros afilados e lábios preênsis, com occiput orientado em ângulo reto em relação ao palato, das formas pastadoras (*grazers*), com lábios amplos e occiput ascendente posteriormente. Entretanto, como o próprio autor observa, comparações de hábitos alimentares entre esses grupos não são diretas, uma vez que dicinodontes com rostros estreitos possuem occiputs ascendentes, enquanto que, nas formas de rostros amplos, o occiput é vertical. Outras tentativas de comparações entre tamanho e forma do corpo foram feitas por Cruickshank (1978), com Suidae modernos, nos quais occiputs ascendentes são encontrados em animais que se alimentam rente ao solo, como pastadores seletivos, enquanto occiputs retos são encontrados em formas ramoneadoras não-seletivas e onívoras. Embora isso pareça corresponder melhor à morfologia de crânio dos dicinodontes, Cruickshank (1978) é cuidadoso em estender essas comparações, pois os suídeos seriam animais relativamente mais ativos, e seus hábitos alimentares, se transferidos para os dicinodontes, não levariam em consideração toda a vegetação disponível fora do alcance da cabeça desses animais.

Finalmente, a análise da morfologia de preguiças terrícolas extintas (*Xenarthra*: Tardigrada) levou Cruickshank (1978) a propor várias inferências de hábitos alimentares em dicinodontes, incluindo a possibilidade de uma postura bípede eventual, apenas facultativa, para que o animal pudesse se elevar sobre os membros posteriores e alcançar vegetação mais alta. As comparações descritas por Cruickshank (1978) se referem mais à morfologia externa geral, com ênfase no pós-crânio, especialmente à ampla cintura pélvica, com alto número de vértebras sacrais (alguns dicinodontes possuem até seis), e a forma do fêmur, que é transversalmente expandido, assim como também se refere a outros ossos apendiculares. Cruickshank (1978) pode assim encontrar uma justificativa para a aparente dicotomia que se desenvolve nos membros, com os posteriores se tornando totalmente aduzidos, com maior mobilidade em relação ao padrão plesiomórfico, sendo aparentemente subutilizados em relação às restrições impostas pelos membros anteriores, que possuem uma postura primitiva, com úmeros abduzidos (Vega-Dias & Schultz, 2004).

### 1.1. Justificativas e objetivos

As últimas comparações expostas acima, envolvendo dicinodontes e xenartros, nunca foram testadas em bases biomecânicas. Aqui, uma primeira tentativa de reconstrução biomecânica será feita, objetivando investigar vários aspectos envolvidos na postura bípede ou quadrúpede em uma espécie de dicinodonte.

Estudos biomecânicos envolvendo pós-crânio de vertebrados, particularmente, requerem esqueletos bem conhecidos, com ossos articulados ou semi-articulados, razoavelmente completos e bem-preservados, pois várias inferências e estimativas necessitam contar com uma reconstrução esquelética acurada, com ossos

associáveis a um único indivíduo. Além disso, a preservação do material deve permitir medições com um mínimo de erro.

Os restos mais completos e abundantes entre os fósseis de dicinodontes coletados no estado do Rio Grande do Sul pertencem ao gênero *Dinodontosaurus* Romer, 1943, um animal de médio porte com até 1,8m de comprimento, encontrado no Mesotriássico da Formação Santa Maria. Esse gênero conta com materiais depositados em diversas coleções do país.

Embora o gênero *Dinodontosaurus* corresponda a descobertas bastante corriqueiras, pouco se acrescentou em caráter figurativo às reconstruções esqueléticas anteriores (destacando-se Cox, 1965). Material bem preservado para esse táxon já é conhecido há décadas; parte do material descoberto representa também estágios juvenis do gênero, e embora tenham sido utilizados em alguns trabalhos de cunho taxonômico (Machado, 1992), foram geralmente pouco figurados e apenas superficialmente descritos. Tais materiais, entretanto, acrescentam informações importantes a esse táxon, especialmente no pós-crânio. Essas características osteológicas adicionais serão apresentadas e comentadas, contudo sem fornecer exaustivas descrições anatômicas para o gênero *Dinodontosaurus* (essas já foram bastante detalhadas em outros trabalhos). Apenas o necessário será repetido aqui, para embasar novas reconstruções esqueléticas, tanto de indivíduos juvenis como adultos, e então serem executadas reconstituições morfológicas e biomecânicas para esse táxon.

Serão discutidas as restrições filogenéticas para a aplicação de modelos miológicos já estabelecidos para dicinodontes, buscando-se uma reconstituição morfológica para *Dinodontosaurus*. A partir dessas reconstituições, serão abordadas questões de postura e locomoção para esse táxon, a fim de esclarecer aspectos de sua paleobiologia. Além das comparações com as preguiças gigantes, serão debatidos também outros aspectos, iniciando-se com o estudo da ação da mandíbula nos dicinodontes, como o faz Cruickshank (1978).

## 1.2. Material estudado, depositórios e procedência

O Setor de Paleovertebrados da Universidade Federal do Rio Grande do Sul conta com esqueletos razoavelmente completos atribuídos ao gênero *Dinodontosaurus*, destacando-se dez indivíduos juvenis (UFRGS/PV0111T-UFRGS/PV0120T) e um adulto (UFRGS/PV0121T) (Tabela 1), nos quais foi efetuada a maioria das medições e análises subseqüentes. Todos foram coletados em janeiro de 1970, no município de Candelária, RS, pelo Padre Daniel Cargnin. Os juvenis foram encontrados próximos uns dos outros, na Sanga Hintz, enquanto o adulto procede da Sanga Pinheiros.

Embora o esqueleto UFRGS/PV0115T seja seguramente o mais completo e melhor preservado, a descrição osteológica dos elementos ósseos individuais, para os indivíduos juvenis, foi baseada no esqueleto UFRGS/PV0113T. Esse foi o material que esteve disponível para análise durante maior período de tempo, pois os demais esqueletos mencionados compuseram parte de uma exposição itinerante, durante a qual os materiais ficaram inacessíveis para medições e observações detalhadas. Os demais esqueletos são

**Tabela 1.** – Descrição geral dos espécimes estudados, atribuídos ao gênero *Dinodontosaurus*.

Espécime	Estágio ontogenético	Descrição geral
UFRGS/PV0111T	Juvenil (-)	Crânio não preservado. Coluna parcial, articulada em uma única seqüência, com segmentos proximais das costelas e cintura pélvica completa. Parte proximal dos fêmures ainda associados à cintura, mas voltados dorsalmente, em articulação não natural. Fêmures partidos na metade da haste. Demais ossos dos membros, quando presentes, se encontram dissociados e fraturados.
UFRGS/PV0112T	Juvenil (-)	Crânio com suturas destacadas, associado à coluna, que se encontra praticamente completa (talvez faltando apenas um último centro caudal, além de alguns elementos menores), apresentando-se arqueada, com uma considerável inflexão na base da cauda. Costelas não estão preservadas, a não ser por segmentos proximais. Ossos do esqueleto apendicular dissociados e fraturados.
UFRGS/PV0113T	Juvenil (19,4cm)	Esqueleto quase completo e bem preservado, embora apresente alguma deformação. O crânio foi separado do resto do esqueleto e se encontra ainda associado com a mandíbula. Fora a porção proximal, ainda encerrada na matriz e danificada para a retirada do crânio, a coluna está bem preservada e completa, faltando apenas alguns elementos caudais; ela apresenta duas inflexões de praticamente 90°, próximas à quinta e à 12ª vértebra; está dividida em três segmentos articulados. Algumas costelas dorsais estão completas, mas a maioria apresenta apenas a porção proximal preservada. Algumas caudais ausentes, assim como elementos do autopódio.
UFRGS/PV0114T	Juvenil (15,9cm)	Esqueleto parcial, com crânio e mandíbula associados. Pós-crânio não se encontra muito bem preservado, comprimido e emaranhado. Seqüência vertebral faltando elementos cervicais e caudais. Cinturas pélvica e escapular associadas, com alguns elementos dos membros presentes.
UFRGS/PV0115T	Juvenil (18,6cm)	Esqueleto praticamente completo, estando o crânio separado do restante do esqueleto. Em relação a UFRGS/PV0113T, esse material apresenta as costelas mais completamente preservadas, além de todos os elementos do autopódio preservados e articulados. A coluna descreve um arco suave, mas, em vista anterior, o esqueleto como um todo sofre uma distorção dextral, resultante de uma compressão predominantemente dorso-ventral. O úmero esquerdo se encontra deslocado de sua articulação, e todos os membros parecem estar em flexões pouco naturais.
UFRGS/PV0116T	Juvenil (17,9cm)	Esqueleto quase completo, no qual faltam apenas elementos dos membros posteriores e vértebras caudais. Todas as peças, incluindo crânio e mandíbula, ainda se encontram associadas, mas a porção posterior está mais desarticulada, com elementos se sobrepondo aleatoriamente. O pós-crânio se encontra limitado em um plano quase contínuo.
UFRGS/PV0117T	Juvenil (-)	Crânio não preservado. É representado por uma seqüência bastante completa da coluna vertebral, se iniciando nas cervicais, com fragmentos das costelas associados. Se encontra intercalado ao esqueleto UFRGS/PV0119T.
UFRGS/PV0118T	Juvenil (17,2cm)	Crânio parcialmente preservado com mandíbula, apresentando ainda uma seqüência de vértebras bastante completa, faltando apenas as caudais terminais. Cintura pélvica, fêmur esquerdo e elementos da cintura escapular associados à coluna. Demais ossos longos dos membros presentes, desarticulados. Pós-crânio comprimido dorso-ventralmente.
UFRGS/PV0119T	Juvenil (-)	Esqueleto parcial com crânio apresentando uma fratura que corta a região rostral. Coluna razoavelmente completa, separada em quatro segmentos articulados, onde faltam apenas partes do atlas e algumas caudais. Costelas pouco preservadas. Elementos da cintura pélvica desarticulados, alguns associados à coluna, mas um flió direito está isolado. Alguns elementos dos membros e da cintura escapular estão presentes, faltando o membro posterior esquerdo. Está preservado sobrejacente ao esqueleto UFRGS/PV0117T.
UFRGS/PV0120T	Juvenil (17,3cm)	Esqueleto parcial com crânio, elementos das cinturas e algumas costelas e ossos longos dos membros preservados. A seqüência da coluna se encontra bem completa, faltando apenas alguns elementos caudais. O esqueleto se encontra bastante comprimido dorso-ventralmente.
UFRGS/PV0121T	Adulto (36,7cm)	Esqueleto praticamente completo. Apresenta uma coloração predominantemente avermelhada, e o perióstio se encontra bastante fragmentado em toda sua extensão, atestando considerável recristalização e deformação diagenética. Ossos estão expandidos volumetricamente. Alguns elementos dos autopódios estão ausentes, substituídos por réplicas, outros se encontram cimentados por calcita, assim como ocorre com elementos caudais. Coluna quase totalmente representada, com 12 vértebras caudais preservadas. As costelas praticamente não estão representadas no tronco, a não ser por segmentos das cervicais e porções proximais das dorsais.
UFRGS/PV0975T	Juvenil (-)	Pré-maxila isolada, embora bem preservada.
MCP 4172-PV	Juvenil, ligeiramente maior que os demais (-)	Esqueleto parcial, crânio e mandíbula fraturados e incompletos, segmento da coluna bastante completo, costelas preservadas proximalmente. A escápula direita e a cintura pélvica estão presentes.
PUC 130	Juvenil, pouco maior que os demais (-)	Cintura pélvica, com parte da coluna vertebral (quatro pré-sacrais, seis sacrais e aparentemente quatro caudais incrustadas em sedimento). Demais elementos não preservados.
PUC 1259	Adulto jovem (-27cm)	Crânio isolado. Maioria das suturas visíveis apenas em vista dorsal.
PUC 266(a e b)	Adulto (44,7cm)	Crânio e mandíbula associados, apresentando considerável recristalização.
PUC 648	Adulto (35,6cm)	Crânio isolado, atribuído a <i>Chanaria</i> sp., embora seja bem estreito na região pós-orbital. Pouco expandido, mas comprimido dorso-ventralmente, apresenta o lado direito reconstruído.
PUC 1645	Adulto (29,8cm)	Crânio parcial em geral bem preservado, atribuído a <i>Chanaria</i> sp. O neurocrânio foi reconstruído em gesso, e a presa direita está ausente.
367/99	Adulto (39,4cm)	Crânio isolado, excepcionalmente bem preservado quanto à morfologia, frente à diagenese. Faltam apenas os quadrados e quadrado-jugais.
0936	Adulto (45,0cm)	Crânio isolado, extremamente expandido diageneticamente, de coloração rósea-avermelhada. A deformação se evidencia pelo formato das órbitas e região temporal. Sutures pouco nítidas.
861/101	Adulto jovem (-)	Crânio parcial, sem mandíbula, e exibindo extensos danos anteriores à coleta. Superficialmente bem preservado, embora as suturas sejam pouco nítidas.

**Notas:** Os espécimes que não possuem sigla pertencem ao MGB. Nas indicações inferidas de estágio ontogenético, o número entre parênteses representa o comprimento do crânio, medido desde a extremidade da pré-maxila até a base do côndilo occipital (dados que não puderam ser medidos são indicados por hífens).

mencionados, quando possível, apenas para complementar informações pouco claras ou não disponíveis no material descrito. Foi observada também uma pré-maxila isolada (UFRGS/PV0975T), que fornece evidências sobre a extensão das projeções córneas.

Materiais adicionais consultados, principalmente para as reconstruções esqueléticas, incluíram crânios bem-preservedos e esqueletos parciais, pertencentes às coleções do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS (materiais identificados a seguir pelas siglas MCP e PUC), em Porto Alegre, e do Museu Municipal Guido Borgomanero (números sem sigla), em Mata (RS). Esses materiais incluíam: um esqueleto parcial de indivíduo juvenil (MCP 4172-PV) com coluna vertebral bastante completa (faltam apenas as vértebras caudais terminais) e porções proximais das costelas, cintura pélvica completa, cintura escapular, crânio e mandíbula fragmentados; uma seção da coluna vertebral (incluindo 4 pré-sacrais, todas as sacrais e possivelmente 4 caudais) e cintura pélvica de indivíduo juvenil (PUC 130); dois crânios parciais possivelmente de adultos jovens (PUC 1259 e 861/101); um crânio (PUC 266-a) com mandíbula (PUC 266-b) de indivíduo adulto; e crânios de adultos sem mandíbula (PUC 648; PUC 1645; 0936; 367/99). O crânio 367/99 se destaca por seu excelente estado de preservação.

Exemplares de outros *taxa* também foram consultados, incluindo materiais atribuídos a *Jachaleria candelariensis* Araújo & Gonzaga, 1980 (UFRGS/PV0147T e UFRGS/PV0151T) (Araújo & Gonzaga, 1980; Vega-Dias & Schultz, 2004) e um crânio (Museu Vicente Palotti, Patronato Antônio Alves Ramos, C-120) de *status* taxonômico incerto (C. Vega-Dias, *com. pess.*), inicialmente tendo sido atribuído a *Ischigualastia* sp. (Peruzzo, 1990).

Foram ainda incluídas observações de um exemplar do crocodiliano recente *Caiman latirostris* (material disponibilizado na FZB-RS, tombado provisoriamente com o número MCN-R-068), do qual foram efetuadas também medições de caráter biomecânico, como parâmetros de estudo e comparação. Além desse material, foram observados dois crânios da tartaruga marinha comum *Caretta caretta* (espécimes da coleção didática da UFPel, não catalogados), que permitiam analisar as respectivas ranfotecas, ainda preservadas.

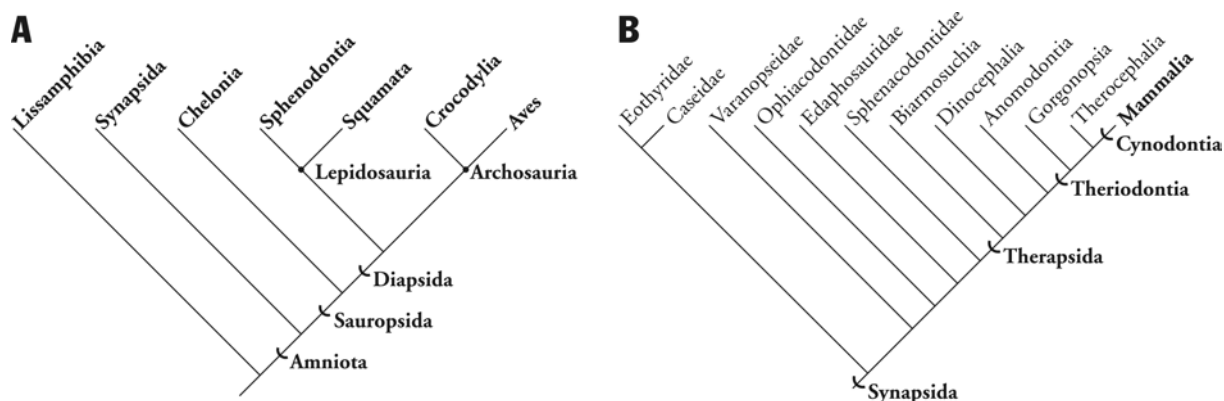
Referências a outros materiais são retiradas da literatura.

### 1.3. Posição sistemática e taxonomia do gênero *Dinodontosaurus*

Muito já se comentou sobre as questões sistemáticas e taxonômicas para *Dinodontosaurus*. Aqui apresentamos um sumário breve sobre suas relações filogenéticas (uma revisão detalhada do histórico de análises filogenéticas recentes para Dicinodontia pode ser encontrado em Vega-Dias *et al.*, 2004, e em suas referências) e um sumário mais aprofundado sobre as questões taxonômicas, para justificar os motivos da denominação da espécie aqui adotada.

#### 1.3.1. Relações filogenéticas entre os dicinodontes triássicos

Dicynodontia Huxley, 1859, compõe o maior e mais derivado subgrupo dentre os anomodontes (*sensu* Hopson & Barghusen, 1986, e Modesto *et al.*, 1999), um dos ramos evolutivos principais do clado Therapsida Broom, 1905 (Fig. 1). Os dicinodontes apresentam um máximo de diversidade no Permiano, sofrendo severas perdas no limite entre o Paleozóico e o Mesozóico, a partir de então passando por um novo processo de diversificação.



**Fig. 1.** – Hipóteses cladísticas indicando as relações filogenéticas dos Dicynodontia com os demais clados de amniotas: *A*, posição sistemática dos sinápsidos entre os principais grupos de tetrápodes vivos; *B*, hipótese filogenética para os sinápsidos, apresentando a posição dos Anomodontia entre os Therapsida (clados com espécies viventes são indicados em negrito); as diversas famílias representadas antes dos Therapsida são o desmembramento do agrupamento antes denominado “pelicossauros”. (Modificados de Pough *et al.*, 2003, p. 274, 480.)

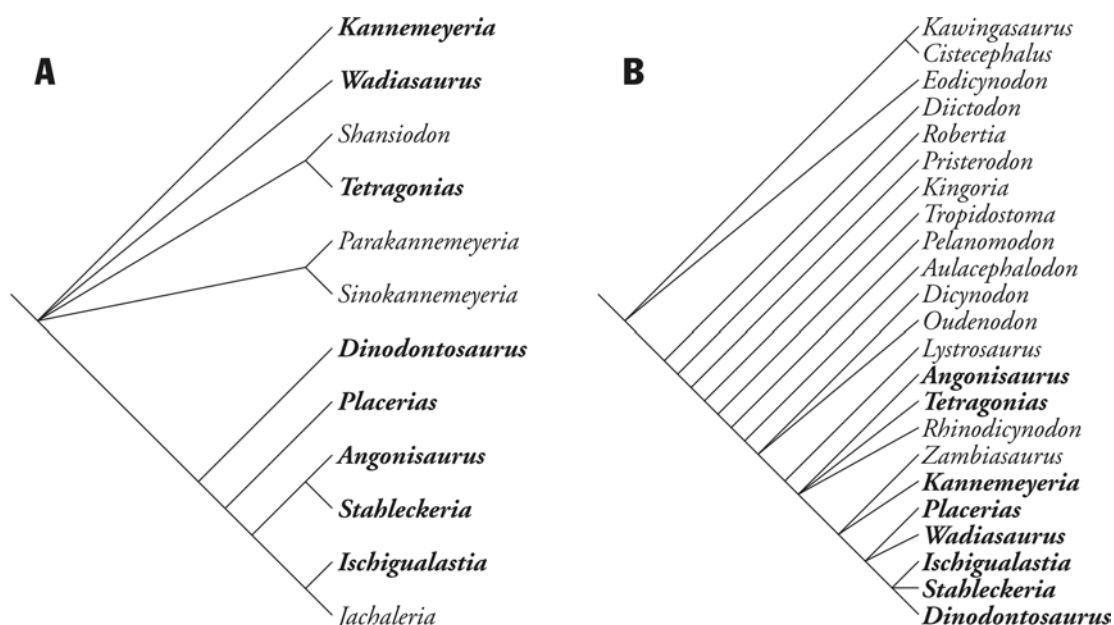
Cox (1965) esboça uma classificação dos dicinodontes triássicos, baseado parcialmente em características cranianas que teriam implicações adaptativas, separando-os em quatro famílias distintas (Lystrosauridae Broom, 1903, Kannemeyeriidae Huene, 1948, Shansiodontidae, e Stahleckeriidae, nessa última incluídos *Dinodontosaurus* e *Stahleckeria*). Cox (1965) observa que provavelmente as três últimas famílias possuem uma ancestralidade comum, e sugere, desse modo, a possibilidade de que as formas tipicamente triássicas possam ser o resultado da irradiação de uma única linhagem sobrevivente.

Bonaparte 1966 comenta sobre a uniformidade da maioria das formas de dicinodontes triássicos (as famílias Shansiodontidae, Kannemeyeriidae e Stahleckeriidae da classificação de Cox, 1965), creditando isso a uma origem monofilética. Na hierarquia lineana, entretanto, ora esse monofilo recebe *status* de família (Bonaparte, *op. cit.*; 1997; Keyser & Cruickshank, 1979; Kemp, 2005), ora de uma categoria superior (como seria de acordo com a classificação de Cox, 1965), e até mesmo como subfamília (King<sup>2</sup>, *apud* Schwanke & Araújo-Barberena, 2000). Mesmo à luz da sistemática filogenética atual, essas hierarquias continuam sendo subjetivas. Para diversos autores, em tempos recentes, os dicinodontes triássicos são agrupados no táxon Kannemeyeriiformes (Maisch, 2001; Vega-Dias *et al.*, 2004), com exceção dos gêneros *Kombuisia* e *Myosaurus* (Angielczyk, 2001), além de *Lystrosaurus* (Cox, 1965; Keyser & Cruickshank, 1979; Maisch, 2001).

<sup>2</sup> King, G. M. 1988. Anomodontia. *Handbuch der Paläoherpetologie*, Teil 17C. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 174p.

Os agrupamentos de gêneros entre os dicinodontes triássicos já foram os mais diversos, dependendo dos caracteres e sinonímias adotados. Keyser & Cruickshank (1979) definem o táxon Dinodontosaurinae, no qual incluem *Dinodontosaurus*, *Sinokannemeyeria*, *Parakannemeyeria*, *Uralokannemeyeria*, *Rhadiodromus*, *Tetragonias*, *Vinceria*, *Rhinodicynodon* e ?*Zambiasaurus*. Cooper (1980) arbitrariamente sugere agrupamentos apenas baseados na presença ou ausência de presas, colocando *Dinodontosaurus* na subfamília Kannemeyeriinae juntamente com *Kannemeyeria*, *Rhinocerocephalus*, *Shansiodon*, *Sinokannemeyeria*, *Rhadiodromus* e *Jachalera* (uma classificação também incorreta em outros aspectos, entre os quais inclui *Jachalera* como uma forma com presas). King (1990) faz uso da tribo Sinokannemeyeriini, na qual posiciona *Dinodontosaurus* juntamente com *Sinokannemeyeria*, *Parakannemeyeria*, *Dolichuranus*, *Shansiodon*, *Tetragonias*, *Vinceria*, *Rhinodicynodon* e ?*Zambiasaurus*. Entretanto, esses estudos se baseiam principalmente em agrupamentos morfológicos.

Análises com metodologia estritamente cladística englobam muitas vezes *taxa* permianos, mas algumas acrescentam ou destacam os dicinodontes triássicos. Embora nem todas abranjam o gênero *Dinodontosaurus*, podemos citar Walter (1991), Vega-Dias (2000), Angielczyk (2001), Maisch (2001; 2002), Surkov & Benton (2004), Vega-Dias *et al.* (2004) e Surkov *et al.* (2005). Em Vega-Dias *et al.* (2004), a mais completa análise com caracteres cranianos e pós-cranianos, o gênero *Dinodontosaurus* figura entre os Kannemeyeriiformes como o grupo-irmão de Stahleckeriidae (que inclui *Placerias*, *Angoniasaurus*, *Stahleckeria*, *Ischigualastia* e *Jachalera*) (Fig. 2, A). Outros Kannemeyeriiformes mais basais não são bem resolvidos.



**Fig. 2.** – Relações filogenéticas entre alguns dicinodontes triássicos: A, cladograma de consenso estrito para Kannemeyeriiformes, modificado de Vega-Dias *et al.* (2004); B, cladograma de consenso estrito, baseado em 18 caracteres pós-cranianos, modificado de Surkov *et al.* (2005). São destacados, em negrito, os nomes genéricos comuns às duas análises.

A série de conflitos na filogenia dos dicinodontes, provavelmente, se deve a um alto índice de homoplasias. Vários dos caracteres adaptativos (como formatos da mandíbula, occiput e arco temporal) englobados nas análises, podem ser convergentes em mais de uma linhagem, como adaptações a um hábito alimentar. Mesmo algumas características que eram consideradas únicas na evolução dos anomodontes, como o desenvolvimento da propalinia, podem ter se desenvolvido independentemente em diferentes ocasiões dentro do grupo (Angielczyk, 2004). A análise de Surkov & Benton (2004), baseada apenas em caracteres da caixa craniana, chega a resultados bastante diferentes dos esperados, inclusive revertendo algumas tendências evolutivas obtidas em outros trabalhos. Nesse trabalho, a perda dos dentes, por exemplo, pode ser uma das características homoplásticas, pois gêneros sem presas como *Stableckeria* figuraram como mais plesiomórficos que *Placerias* e o próprio *Kannemeyeria*. *Dinodontosaurus* não é incluído na análise de Surkov & Benton (2004), mas Surkov *et al.* (2005) fornecem uma nova hipótese filogenética, dessa vez apenas baseada em caracteres do pós-crânio, em que *Dinodontosaurus* figura em uma politomia terminal com *Stableckeria* e *Ischigualastia*, tendo como grupo-irmão outra politomia entre *Wadisasaurus* e *Placerias* (Fig. 2, B).

### 1.3.2. Revisão taxonômica do gênero *Dinodontosaurus*

- Gênero *Dinodontosaurus* Romer, 1943.

Diagnose revisada (modificada de Lucas & Harris, 1996, e baseada em caracteres de Vega-Dias *et al.*, 2004): Dicinodonte kannemeyriforme que apresenta o seguinte conjunto de características: parietais amplamente expostos no teto craniano, forame pineal localizado anteriormente, pós-orbital possui processos parietais bem curtos com pouca expansão além da borda anterior da fenestra temporal, região intertemporal relativamente larga, rostrum direcionado ventralmente, lâmina reflexa do angular separada do articular por sulco estreito, duas presas bem desenvolvidas na maxila, expansão ântero-ventral do processo maxilar ascende anteriormente de forma retilínea, maxila não faz contato com a borda ventral da órbita e crista sagital não se eleva substancialmente, sendo menor que o diâmetro dorso-ventral da órbita. O fêmur apresenta comumente nos adultos o trocânter maior com formato sinuoso em vistas dorso-ventrais.

- *Dinodontosaurus turpior* (Huene, 1935) Cox, 1965. Sinonímias:
  - 1935 *Dicynodon tener* Huene
  - 1935 *Dicynodon turpior* Huene
  - 1936 *Diodontosaurus pedroanum* Tupi-Caldas (nome suprimido pela International Commission on Zoological Nomenclature [ICZN], 1995, na Opinião 1802)
  - 1943 *Dinodontosaurus oliveirai* Romer
  - 1965 *Dinodontosaurus turpior* (Huene) Cox
  - 1965 *Dinodontosaurus tener* (Huene) Cox

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

Como muitas “espécies paleontológicas”, *Dinodontosaurus turpior* possui uma história nomenclatural complexa, repleta de interpretações e deliberações taxonômicas intrincadas que atualmente tornaram difícil uma decisão objetiva sobre o *status* de suas diversas espécies. Diversos trabalhos de revisão (e.g., Brink, 1951; Cluver, 1971; Keyser, 1972; Keyser & Cruickshank, 1979; 1980; Cooper, 1980; King<sup>3</sup>, *apud* Defauw, 1989; King, 1993a; 1993b; King & Rubidge, 1993; Lucas, 1993; Maisch, 2001) sinonimizaram vários *taxa* de dicinodontes, e referem muitos gêneros como monoespecíficos. O mesmo se deu para *Dinodontosaurus* (Lucas & Harris, 1996).

Huene originalmente definiu, em 1935 (*vide* o trabalho traduzido para o Português em Huene, 1990), três morfótipos de dicinodontes no Triássico do Rio Grande do Sul: uma primeira forma, de grande porte, batizada como *Stableckeria potens*, e duas formas menores, cujos restos fragmentários foram associados ao gênero africano *Dicynodon*. Ao morfótipo menor foi atribuído o nome *Dicynodon tener*, enquanto o maior recebia o nome *Dicynodon turpior*.

No ano seguinte, materiais cranianos bastante completos e bem preservados (DGM No. 530R) erigiam a espécie *Diodontosaurus pedroanum* Tupi-Caldas, 1936, um nome corretamente disponibilizado, que foi suprimido pela ICZN (1995) para o Princípio de Prioridade, seguindo a proposta de Lucas (1992). Esse ato nomenclatural se deu em favor da manutenção do gênero *Dinodontosaurus* Romer, 1943.

A espécie *Dinodontosaurus oliveirai* Romer, 1943, foi definida aparentemente alheia à denominação de *Dio. pedroanum*<sup>4</sup>, a partir de um esqueleto bastante completo (MCZ No. 1670). Esse esqueleto seria descrito em detalhe por Cox (1965). Esse autor não vê diferenças entre esse material e os fragmentos descritos por Huene como *Dic. turpior*, e propõe então uma nova combinação genérica, considerando *Din. oliveirai* como sinônimo subjetivo de *Din. turpior*, transferindo ao gênero *Dinodontosaurus* também a espécie *Dic. tener*.

Cox (1965) já comenta a possibilidade de *Din. tener* ser apenas um morfótipo juvenil de *Din. turpior*, mas prefere postergar maiores comparações. Um primeiro problema que emerge, no caso de sinonímia entre as espécies *Din. turpior* e *Din. tener*, é o fato de que ambas tenham sido publicadas simultaneamente, não importando que *Din. tener* tenha sido descrito primeiramente na publicação (Huene, 1990). Mesmo que *Din. tener* tenha sido determinado a partir de material juvenil e fragmentário, o Princípio de Prioridade ainda assim pode ser aplicado a ele, de acordo com o Artigo 23 (ICZN, 1999), da mesma forma como poderia ser aplicado a *Din. turpior*. Nesse caso, o código de nomenclatura zoológica regulamenta que a determinação de precedência é feita de acordo com a ação tomada pelo primeiro revisor. Foi Cox (1965)

---

<sup>3</sup> KING, Anomodontia...



quem efetuou a primeira revisão. Tomando as duas espécies descritas por Huene em 1935, ele considerou *Din. turpior* como a espécie tipo, em favor de seus restos muito mais abundantes (de fato, a espécie tipo do gênero *Dinodontosaurus* é *Din. oliveirai*, como apontado por Lucas, 1992).

Cox (1968) define três novas espécies, descobertas na Argentina, afins a *Din. turpior*. A primeira delas, denominada *Chanaria platyceps*, foi atribuída a um novo gênero em virtude de algumas diferenças no padrão de suturas (como no contato da septomaxila e lacrimal, e na forma e arranjo dos pós-orbitais) e nos formatos do rostro (com presas direcionadas ântero-ventralmente) e região temporal; exemplares do Brasil também foram atribuídos a esse gênero (e.g., Araújo, 1981). As outras duas espécies definidas por Cox (1968) são *Dinodontosaurus brevirostris* e *Dinodontosaurus platygnathus*.

Quanto à atribuição do gênero *Chanaria*, diversos trabalhos sugerem que as diferenças notadas entre esse gênero e *Dinodontosaurus* não são suficientes para justificar uma separação genérica (e.g., Keyser & Cruickshank, 1979; King<sup>5</sup>, *apud* Lucas & Harris, 1996), e até mesmo específica (e.g., Lucas & Harris, 1996; Schwanke & Melo, 2002), dada a variabilidade encontrada em exemplares que eram atribuídos a uma única espécie. Lucas & Harris (1996) traçam os mesmos argumentos para questionar a validade da espécie *Din. brevirostris*, concluindo que o gênero *Dinodontosaurus* seja monoespecífico.

Embora a maior parte dos materiais figurados nesse volume tenham sido atribuídos, originalmente ou em um momento posterior, a *Din. brevirostris*, eles aqui serão referidos apenas como *Din. turpior*, de acordo com a sinonímia proposta em Lucas & Harris (1996) entre esses *taxa*. Porém, não consideramos a atribuição, por Lucas & Harris (1996), das espécies *Din. tener* e, especialmente, *Din. turpior*, como *nomina dubia* em favor a *Din. oliveirai*, um nome praticamente não utilizado desde a revisão de Cox (1965). Há aqui a questão de manutenção do emprego de um nome. A aplicação de Lucas (1992) é acompanhada por uma representativa lista com mais de 20 artigos e trabalhos de revisão que incluem o nome *Din. turpior*. E, concordando com essa aplicação, a Opinião 1802 da ICZN (1995) registra o epíteto *turpior* na *Official List of Specific Names in Zoology*.

Os materiais descritos por Huene (1990), que incluem porções da maxila, das presas, dos frontais e pré-parietal, da porção articular da mandíbula com o crânio, além de diversos outros elementos isolados do pós-crânio, até onde é possível determinar atualmente, não podem ser atribuídos a nenhum outro gênero de dicinodonte triássico descrito para o Brasil. Esses elementos foram reconhecidos por Cox (1965) e mesmo por Lucas & Harris (1996, p. 615) como virtualmente idênticos aos materiais atribuídos a *Din. oliveirai*. Contudo, Lucas & Harris (1996) estão corretos ao argumentar que os materiais tipo (cujos lectótipos foram definidos por eles) não apresentam algumas feições diagnósticas importantes. Porém, ao se reconhecer isso, com tantos materiais descritos para *Din. turpior*, oriundos das mesmas localidades, esses autores (após conferência com especialistas em Dicynodontia) poderiam ter feito um requerimento formal à ICZN para que os tipos anteriores detentores do nome fossem descartados, e fosse designado um

---

<sup>4</sup> Abreviaturas utilizadas para se evitar ambigüidade, de acordo com a recomendação 25A do ICZN (1999).

<sup>5</sup> KING, Anomodontia...

neótipo: essa ação é exposta na Recomendação 75E de ICZN (1985) e no Artigo 75.5 de ICZN (1999), para lectótipos que realmente não sejam diagnósticos, visando a estabilidade nomenclatural.

Observa-se que as considerações de sinonímia apresentadas aqui até o momento são de natureza estritamente subjetiva. Machado (1992), fazendo uso de técnicas morfométricas em crânios, buscou obter uma forma de separar diversas espécies de dicinodontes com presas, e conseguiu separar agrupamentos distintos para exemplares previamente descritos por caracteres diagnósticos para as espécies *Chanaria* sp., *Din. brevirostris* e *Din. turpior*. As espécies do gênero *Dinodontosaurus* foram separadas em função de seu comprimento relativo, largura interorbital, e relação entre o comprimento pré-orbital e pós-orbital. Já entre *Dinodontosaurus* e *Chanaria*, esses gêneros foram separados por dimensões relativas da fenestra temporal, largura do rosto e altura do crânio. Ainda assim, Machado (1992) admite que os agrupamentos aos quais pertencem *Din. brevirostris* e *Chanaria* sp. são morfologicamente muito próximos. Inclusive, eles se encontram parcialmente dentro da amplitude de variação para as dimensões de fenestra, rosto e altura craniana apresentadas apenas para o agrupamento *Din. turpior*. Da mesma forma, os agrupamentos das duas espécies de *Dinodontosaurus* são também próximos entre si (os exemplares atribuídos a *Din. turpior* são mais variados em forma, e mais distintos uns dos outros; de fato, um dos exemplares descritos para essa espécie se encontra muito mais próximo morfologicamente ao coeso agrupamento de exemplares de *Din. brevirostris*, e portanto poderia ter sido atribuído a essa “espécie”).

Entretanto, duas questões permanecem. Até onde essas populações não seriam subjetivas, ainda parte de um contínuo de variação morfológica dentro de uma mesma espécie? E até onde essas populações não seriam meros artefatos tafonômicos? Diversos autores (e.g., Keyser & Cruickshank, 1979; Lucas & Harris, 1996; Schwanke & Melo, 2002) assinalam que as relações entre as suturas, quando visíveis, não são consideravelmente distintas para se justificar separações, principalmente ao nível genérico, apresentando uma variabilidade considerável dentro de exemplares de uma mesma espécie (Cox, 1968). A questão tafonômica será retomada no tópico seguinte, mas *Chanaria* pode representar apenas uma população de fósseis dorso-ventralmente comprimidos, de forma comparável a cisalhamento puro, enquanto *Din. turpior* (*sensu* agrupamentos de Machado, 1992, em distinção de *Din. brevirostris*) representaria fósseis distorcidos ântero-posteriormente, de modo semelhante a cisalhamento simples. Os fósseis melhor preservados, que apresentariam as menores deformações, ou aqueles que tiveram seu volume uniformemente ampliado, seriam agrupados como *Din. brevirostris*.

Machado (1992) discute essas questões, e acrescenta considerações sobre alometria e outras abordagens estatísticas populacionais, além de considerações paleoecológicas para testar a validade dos *taxa*. E conclui (p. 115) que ainda não foi possível definir critérios objetivos e seguros para embasar a separação taxonômica dos dicinodontes com presas do Triássico do Brasil. Machado (1992) ainda sugere que variações na mecânica mastigatória, reflexos de variações no hábito alimentar e, por conseguinte, no nicho ecológico, podem ser um dos únicos caracteres confiáveis para a atribuição de novos *taxa*, o que não foi possível diferenciar na morfologia dos dicinodontes com presas estudados.

- *Dinodontosaurus platygnathus* Cox, 1968, *nomen dubium*. Sinonímia:  
1979 *Jachaleria* [sic] *platygnathus* (Cox) Keyser & Cruickshank

De todas as espécies atribuídas ao gênero, há uma última que ainda requer revisão: *Dinodontosaurus platygnathus* Cox, 1968, descrita a partir de restos fragmentários que incluem ao menos uma mandíbula bem preservada, ligeiramente mais alongada e esguia do que normalmente se observa para esse gênero. Sua configuração pode gerar um comportamento de mecânica mastigatória diferenciado, devido a leves alterações no posicionamento de algumas inserções musculares, que acarretam diferentes vantagens mecânicas, além da influência que ossos mais esguios podem ter na própria resistência da mandíbula para alimentos mais ou menos duros. Na acepção de Machado (1992), esse seria um táxon potencialmente válido.

Poucos comentários são feitos sobre *Din. platygnathus* posteriormente à sua designação. Não nos foi possível comprovar se o nome continua figurando em todas as listas de revisão das espécies de *Dinodontosaurus* (ele é mencionado em Keyser & Cruickshank, 1979; Mones<sup>6</sup>, *apud* ICZN, 1995 menciona cinco espécies nominais para o gênero, e talvez *Din. platygnathus* esteja entre elas, se ele seguir as sinonímias de *Chanaria* e *Din. oliveirai* na relação de Keyser & Cruickshank, 1979, ou se ele não sinonimizar nenhuma espécie; o nome *Din. platygnathus* volta a aparecer mencionado em Bonaparte, 1997), mas nenhum comentário acerca de sua validade é feito por Lucas & Harris (1996).

É interessante notar que, em Keyser & Cruickshank (1979), o material descrito por Cox (1968) como *Din. platygnathus* é atribuído ao gênero *Jachaleria*<sup>7</sup> (como integrante da subfamília Jachalerinae Keyser, 1974). Não acreditamos haver motivo para tal atribuição. *Jachaleria* é um grande dicinodonte sem presas encontrado primeiramente na Argentina, que até então só havia recebido uma breve descrição e ilustração (Bonaparte, 1971), e cujo holótipo é composto por um crânio relativamente completo, embora bastante deformado e sem suturas nítidas, com mandíbula. Posteriormente, novos materiais foram descritos para o Brasil (Araújo & Gonzaga, 1980; Vega-Dias, 2000; Vega-Dias & Schultz, 2004), e novamente para a Argentina (*vide* Vega-Dias & Schwanke, 2005). O gênero *Jachaleria* é conhecido em níveis estratigráficos superiores aos estratos onde se encontra *Din. platygnathus* (segundo as informações estratigráficas em Bonaparte, 1971, e Cox, 1968, ao contrário do que se menciona em King, 1990, que coloca os dois gêneros ocorrendo no Ladiniano Superior; *vide* seção 1.4, nesse volume).

Entre o material referido a *Din. platygnathus*, se corretamente associado, há uma presa fragmentada, enquanto os crânios de *Jachaleria* conhecidos não apresentam nenhuma evidência da presença de presas. Infelizmente, tanto a mandíbula de *Din. platygnathus* como a de *Jachaleria* (a mandíbula só é conhecida para a espécie tipo, *Jachaleria colorata*) são pouco ilustradas, apenas em vistas laterais. Não parece haver muitos caracteres particularmente diagnósticos para a mandíbula de *J. colorata* que a diferenciem da

<sup>6</sup> MONES, A. 1986. Palaeovertebrata Sudamericana catálogo sistemático de los vertebrados fósiles de América Del Sur Parte 1 Lista Preliminar y Bibliografía. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **82**: 1-625.

<sup>7</sup> Keyser & Cruickshank (1979) erroneamente grafam o nome do gênero como *Jachaleria*.

maioria dos dicinodontes, embora, de fato, sua extremidade anterior seja relativamente fina (lateralmente, ela termina com ângulo baixo, por volta de 30°, enquanto que, por exemplo, na maior parte das mandíbulas de *Dinodontosaurus* observadas, esse ângulo é próximo a 45°) e ela seja mais alongada e esguia do que a maioria dos espécimes de outros gêneros. Outro caráter tentativo, embora tenha sido observado em poucos espécimes, é que a fenestra mandibular, em *J. colorata*, parece se iniciar pouco antes da metade do comprimento da mandíbula; no caso de *Din. platygnathus*, ela se inicia exatamente na metade.

A alongação da mandíbula de *Din. platygnathus* não parece fruto de deformação, na opinião de Cox (1968); com essa característica, o respectivo crânio, embora apenas parcialmente preservado (e não figurado) poderia ser também proporcionalmente mais longo e baixo que as demais espécies de *Dinodontosaurus*, tornando-o real candidato a determinar uma espécie própria. No momento não se poderia nem mesmo excluir a possibilidade de que ela represente até mesmo um novo gênero para o Triássico sul-americano, talvez relacionada à ancestralidade de *Jachaleria*, pois mandíbulas aproximadamente retilíneas e alongadas não são associáveis a outros gêneros descritos na Argentina e Brasil (como *Kannemeyeria*, *Vinceria*, *Stableckeria* e *Ischigualastia*). Ainda assim, muita variabilidade existe também nas mandíbulas de *Dinodontosaurus*, e não é possível descartar que ela seja relativa apenas à variação intra-específica. Seguramente *Din. platygnathus* precisa ser reestudado, mas enquanto materiais mais completos para esse morfótipo não forem encontrados, preferimos tratá-lo como *nomen dubium*, devido a suas características contraditórias entre os gêneros *Dinodontosaurus* e *Jachaleria*.

#### 1.4. Contexto estratigráfico do registro fóssil

Dicinodontes possuíam uma ampla distribuição paleogeográfica, sendo encontrados em bacias sedimentares atualmente localizados na África, América do Norte, América do Sul, Ásia e Antártida. O gênero *Dinodontosaurus*, em particular, é conhecido na América do Sul, em depósitos da Argentina e Brasil. Materiais pós-cranianos da Alemanha também foram atribuídos ao gênero (Lucas & Wild<sup>8</sup>, *apud* Schwanke & Araújo-Barberena, 2000), embora isso careça de maior investigação.

Ocorrências de *Dinodontosaurus* no Brasil estão restritas ao estado do Rio Grande do Sul, onde afloram as rochas do Grupo Rosário do Sul (definido por Gamermann<sup>9</sup>, *apud* Barberena *et al.*, 1985b). Esse grupo é subdividido (da base para o topo) nas formações Sanga do Cabral, Santa Maria e Caturrita (Andreis *et al.*, 1980). A primeira unidade compreende arenitos de origem fluvial e eólica; a segunda se inicia com o predomínio de corpos arenosos, se intercalando a uma seqüência de pelitos avermelhados, interpretados como a passagem de um sistema fluvial entrelaçado a anastomosado e meandrante, associado a depósitos de planície de inundação; e a terceira unidade estratigráfica é novamente dominada por corpos arenosos,

<sup>8</sup> LUCAS, S. G. & WILD, R. 1995. A Middle Triassic dicynodont from Germany and the biochronology of Triassic dicynodonts. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, S. B.*, **220**: 1-16.

<sup>9</sup> GAMERMANN, N. 1973. Formação Rosário do Sul. *Pesquisas, Instituto de Geociências da UFRGS*, **2**(1): 5-35.

regressando a sistemas entrelaçados (Holz & Scherer<sup>10</sup>, *apud* Holz & Souto-Ribeiro, 2000). Os fósseis de *Dinodontosaurus* no Brasil ocorrem na Formação Santa Maria, em seu membro superior, denominado Alemoa (Andreis *et al.*, 1980). Faccini (1989) trata essas unidades litoestratigráficas sob a óptica da Estratigrafia de Seqüências, sendo a Formação Santa Maria correspondente à porção inferior a média de sua Seqüência II.

Os afloramentos da Formação Santa Maria são descontínuos e escassos, geralmente acessados em grandes ravinas (localmente denominadas como “sangas”) ou em cortes para construção de estradas e açudes. Os principais afloramentos, de onde se retiraram materiais associáveis a *Dinodontosaurus*, ocorrem próximo ao município de Candelária (região de Pinheiros) e entre os municípios de São Pedro do Sul e Mata (região de Chiniquá) (Machado, 1992).

Grande enfoque tem sido dado ao zoneamento bioestratigráfico dos depósitos continentais do Triássico brasileiro, e sua correlação com outras partes da América do Sul e do mundo. As primeiras tentativas se basearam no grau evolutivo dos “répteis” continentais, definindo as chamadas idades-réptil para o Triássico da Argentina e Brasil (Bonaparte<sup>11</sup>, *apud* Bonaparte, 1979). O conteúdo fóssilífero de alguns afloramentos-chave permitiu a definição de faunas locais para o Permo-triássico (*e.g.*, Bonaparte, 1979; Barberena *et al.*, 1985b; 1991), tentativamente correlacionadas entre Brasil e Argentina. Outros estudos subseqüentes, baseados na descrição de diversos afloramentos aliados a novas descobertas fóssilíferas, e na identificação de horizontes cronocorrelatos, têm se voltado à definição de um zoneamento bioestratigráfico formal (*e.g.*, Barberena<sup>12</sup>, *apud* Barberena *et al.*, 1985b; Barberena *et al.*, 1985a; Scherer, 1994; Schultz *et al.*, 1994; 2000; Abdala *et al.*, 2001; Lucas, 2001; Rubert & Schultz, 2004), apesar das dificuldades de correlação apresentadas em depósitos continentais.

Aqui será adotada a configuração bio-crono-litoestratigráfica apresentada em Rubert & Schultz (2004) (Fig. 3), na qual a base da Formação Santa Maria, correspondente às faunas locais de Pinheiros e Chiniquá, é associada à fauna local de Los Chañares, na Argentina, que caracterizam a idade-réptil continental Chañarensis (Bonaparte<sup>13</sup>, *apud* Bonaparte, 1979), provavelmente mesotriássica, correspondente ao Ladiniano. Bonaparte (1979) e Barberena *et al.* (1985b) atribuem uma idade um pouco mais nova às faunas brasileiras, devido a algumas variações de conteúdo fóssilífero (incluindo a presença de diferentes espécies do gênero *Dinodontosaurus*, em diferentes proporções), separando assim o Chañarensis em dois intervalos de tempo. Lucas & Harris (1996), ao sinonimizarem as espécies de *Dinodontosaurus*, sugerem uma única idade para os estratos argentinos e brasileiros. As faunas locais de Pinheiros e Chiniquá

<sup>10</sup> HOLZ, M. & SCHERER, C. M. 1999. Sedimentological and paleontological evidence of paleoclimatic change during the triassic in South Brazil: evidence of a global trend towards a humid paleoclimate. *In*: BACHMANN, G. H. & LERCHE, I. (Eds.) *Epicontinental Triassic*. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, p. 1589-1611.

<sup>11</sup> BONAPARTE, J. F. 1973. Edades/Reptil para el Triásico de Argentina y Brasil. *Actas del V Congreso Geológico Argentino*, 3: 93-129.

<sup>12</sup> BARBERENA, M. C. 1977. Bioestratigrafia preliminar da Formação Santa Maria. *Pesquisas, Instituto de Geociências da UFRGS*, 7: 111-129.

<sup>13</sup> BONAPARTE, Edades/Reptil...

PERÍODO	IDADE RÉPTIL	FAUNAS LOCAIS		CENOZONAS	LITOESTRATIGRAFIA		SEQUÊNCIA DEPOSICIONAL
	ARGENTINA	ARGENTINA	BRASIL	BRASIL	ARGENTINA	BRASIL	BRASIL
RÉTICO						MATA	III
NORIANO	COLORADENSE	LA ESQUINA			LOS COLORADOS		
			BOTUCARÁ	CENOZONA DE ICTIDOSAURIA		CATURRITA	
CARNIANO	ISCHIGUALASTENSE	ISCHIGUALASTO	ALEMOA	RHYNCHOSAURIA	ISCHIGUALASTO		II
						SANTA MARIA	
LADINIANO	CHAÑARENSE			Biozona de Traversodontideos	LOS RASTROS		
		LOS CHAÑARES	CHINQUÁ	THERAPSIDA	LOS CHAÑARES		
			PINHEIROS				

Fig. 3. – Quadro de correlações estratigráficas para o Meso-Neotriássico sul-americano, baseado nas faunas continentais (retirado de Rubert & Schultz, 2004).

compõem a Cenozona de Therapsida, definida originalmente por Barberena<sup>14</sup> (*apud* Barberena *et al.*, 1985b), e que já recebeu a denominação de Cenozona de *Dinodontosaurus* para caracterizá-la como um todo (Barberena *et al.*, 1985a; Lucas, 2001<sup>15</sup>) ou ao menos em sua porção inferior (Abdala *et al.*, 2001, que denominam esse intervalo como Biozona de *Dinodontosaurus*), visto que esse é o gênero mais abundante da associação.

King (1990), diferentemente de todos os trabalhos de cunho bioestratigráfico citados acima, menciona que, na Argentina, o gênero *Dinodontosaurus* ocorre até o Noriano, na Formação Ischigualasto (à qual normalmente é atribuída idade carniana), sem fornecer maiores referências. Essa autora utiliza um quadro de correlações estratigráficas em que a Formação Ischigualasto é apresentada também como cronocorrelata à Formação Santa Maria, porém outros autores a correlacionam apenas à porção superior do membro Alemoa dessa última formação. A base do membro Alemoa corresponderia à Formação Los Chañares de

<sup>14</sup> BARBERENA, Bioestratigrafia preliminar...

<sup>15</sup> Lucas (2001) utiliza, mais precisamente, a denominação de Zona de Associação (*Assemblage Zone*) para a unidade bioestratigráfica que designou, termo que é sinônimo de Cenozona, de acordo com a North American Commission on Stratigraphic Nomenclature [NACSN] (1983).

Romer & Jensen<sup>16</sup> (*apud* Bonaparte, 1997; *vide* p. 43), de idade mesotriássica, na qual *Dinodontosaurus* é de fato encontrado, juntamente com outro Kannemeyeriiforme indeterminado (Cox, 1968). Outras descobertas de dicinodontes na Argentina incluem os gêneros *Kannemeyeria* e *Vinceria*, em unidades estratigráficas mais antigas (respectivamente nas Formações Puesto Viejo e Río Mendoza, ambas eotriássicas), além de Kannemeyeriiformes não identificados descobertos em formações estratigraficamente subjacentes à Formação Los Chañares (Formação Tarjados, do Eotriássico), além de *Ischigualastia* e *Jachaleria*, que se encontra em formações sobrejacentes (Formações Ischigualasto e base da Formação Los Colorados, respectivamente, de idades neotriássicas) (Bonaparte, 1971; 1997). No Brasil, o registro de dicinodontes triássicos inclui, além de *Dinodontosaurus*, os gêneros *Stableckeria*, também do Mesotriássico da Formação Santa Maria (Huene, 1990), e *Jachaleria*, encontrado no Neotriássico da Formação Caturrita (Araújo & Gonzaga, 1980).

### 1.5. Modo de preservação e preparação do material

Até onde se tem registro, os materiais que serão estudados foram cuidadosamente coletados, mantendo-se a unidade dos indivíduos. Embora tenham sido perdidos dados de orientação espacial entre alguns ossos e especialmente entre indivíduos, alguns dos esqueletos foram mantidos parcialmente articulados, no arranjo em que foram encontrados. As questões de preservação e preparação aqui apresentadas terão implicações nos dados que se espera obter, e alguns problemas pertinentes serão levantados, conforme eles se apresentem. Uma primeira dificuldade deriva do fato de alguns materiais ainda se encontrarem parcialmente articulados. Embora isso auxilie algumas observações tafonômicas, prejudica, por outro lado, a obtenção de medidas e a observação de alguns detalhes anatômicos.

Embora os materiais sejam procedentes de diversas instituições e, portanto, preparados por diferentes pessoas, os métodos utilizados por elas foram basicamente os mesmos (Machado, 1992), utilizando-se métodos químicos (com banhos de ácido clorídrico diluído) e principalmente mecânicos (com agulhas, cinzéis e marteletes hidráulicos) para se retirar os sedimentos clásticos e químicos que cobriam os ossos. Os fósseis, quando não se encontram cobertos apenas pelos pelitos avermelhados no qual foram soterrados, podiam estar recobertos por uma crosta de calcita (e uma película de óxidos, provavelmente hematita, que também pode ser encontrada eventualmente na superfície de contato entre o fóssil e a rocha matriz). Após a retirada dos sedimentos, os ossos são impregnados com laca ou material similar, para proteger a superfície e evitar fraturas posteriores; peças quebradas durante o transporte e preparação foram reparadas, utilizando-se colas de secagem rápida.

Os elementos ósseos de *Dinodontosaurus* podem ser encontrados isolados e fragmentados, normalmente sem apresentar muitos sinais de abrasão, ou compondo segmentos parcialmente articulados, ou ainda podem ser encontrados em esqueletos articulados praticamente completos (Fig. 4). Essas classes

---

<sup>16</sup> ROMER, A. S. & JENSEN, J. 1966. The Chañares (Argentina) Triassic reptiles fauna. II. Sketch of the geology of the Río Chañares-Gualo region. *Breviora, Museum of Comparative Zoology*, **252**.

tafonômicas estão relacionadas à variação do tempo médio de exposição e retrabalhamento das carcaças antes do soterramento final, em um sistema fluvial anastomosado, associado a ambientes de planície de inundação (Holz & Barberena, 1994; Holz & Souto-Ribeiro, 2000).



**Fig. 4.** – Esqueleto articulado de um indivíduo juvenil de *Dinodontosaurus* (UFRGS/PV0116T). Escala = 10cm.

Quanto a alterações diagenéticas, os ossos fósseis podem apresentar variadas qualidades de preservação. Em um extremo, os fósseis podem se encontrar quase totalmente permineralizados, apresentando tons róseos, arroxeados ou azulados predominantes, dependendo das impurezas presentes na calcita que os compõe. Tons metálicos e negros podem também se apresentar devido à presença de óxidos no fóssil (hematita é o principal óxido presente, segundo Costa Jr. *et al.*<sup>17</sup>, *apud* Holz & Schultz, 1998; Reichel *et al.*, 2005, também reforçam a importância da presença de óxidos de manganês, em alguns casos). O sobrecrecimento mineral no interior dos ossos pode gerar uma série de fraturas, a nível microscópico, destruindo ou deslocando a estrutura óssea e podendo gerar uma aparência superficial de fragmentos ósseos “flutuando” em uma matriz carbonática, associada a um substancial aumento no volume do osso (Holz & Schultz, 1998). Em outros casos, o perióstio se encontra perfeitamente preservado, de cor esbranquiçada, sendo possível observar detalhes da estrutura óssea, com as suturas podendo apresentar considerável nitidez.

<sup>17</sup> COSTA JR., M. I., HOLZ, M. & SCHULTZ, C. L. 1994. Mössbauer effect study of the diagenesis on the southern Brazilian Triassic paleoherpetafauna. *Hyperfine Interactions*, **83**: 433-436.



É importante ressaltar que, mesmo bem preservados, os materiais podem ainda oferecer problemas devido à preparação mecânica que sofreram no passado, e suas superfícies normalmente adquirem um aspecto “polido”. Portanto, a preservação dos fósseis, associada às técnicas de preparação dos mesmos, acabou impedindo a observação de algumas cicatrizes de fixação muscular na maioria dos ossos. Em muitos casos, apenas as maiores e mais destacadas áreas de inserção ou origem de alguns músculos puderam ser diretamente observadas.

Como mencionado, podem ser observadas consideráveis modificações durante a diagênese nos fósseis do Rio Grande do Sul, que já foram relatadas como tendo resultado em problemas taxonômicos (*e.g.*, Schultz, 1991; Holz & Schultz, 1998). Em alguns casos, diferentes regiões de um mesmo crânio (ou osso pós-craniano) podem ser deformadas de forma distinta, devido a respostas diferentes frente a tensões compressivas. A região rostral de um crânio, por exemplo, mais maciça e compacta, pode ser menos deformada que os arcos temporais (como ocorre no crânio de *Jachaleria candelariensis* comentado em Morato *et al.*, 2005b). Machado (1992) credita essa heterogeneidade de deformação a três fatores: o aporte de fluidos e sedimentos que percolam nos fósseis, a própria morfologia interna dos ossos (mais ou menos porosos), além da estrutura da região afetada, já comentada. Deformações heterogêneas ficam claras ao se inspecionar superficialmente os materiais: é comum observar fraturamentos diagenéticos mascarando toda a superfície do periósteo, e feições previamente lineares (como o plano sagital, por exemplo) se apresentando de forma sinuosa, irregular (*vide* Peruzzo, 1990). Dimensões lineares e relações angulares podem ser afetadas pela deformação, podendo tornar algumas medidas de pouca utilidade em comparações taxonômicas.

Ao se discutir a sinonímia de *Dinodontosaurus turpior* já se mencionou como alguns *taxa* podem ter sido erigidos tendenciados por deformações diagenéticas, associadas a uma variabilidade intra-específica. Cox (1968) sugere que *Din. brevisrostris* é a espécie mais comum encontrada nos estratos da Argentina, enquanto *Din. turpior* seria a mais abundante no Brasil. Isso provavelmente reflete que deformação e recristalização diagenética sejam mais comuns para os fósseis da Formação Santa Maria, em comparação aos depósitos argentinos de mesma idade. Essa hipótese pode ser melhor investigada no futuro. A preservação de materiais triássicos brasileiros, quanto à diagênese, é consideravelmente melhor na Formação Sanga do Cabral (Holz & Souto-Ribeiro, 2000), assim como na Formação Caturrita.

Muitas vezes não se leva em conta que os tendenciamentos tafonômicos introduzidos no material, especialmente durante a diagênese dos fósseis, irão afetar não só as interpretações taxonômicas e anatômicas anteriormente referidas, como também as inferências biomecânicas. É praticamente impossível julgar, *a priori*, qual será a magnitude dos erros adicionados às medições ósseas, uma vez que mesmo ossos que superficialmente não aparentam nenhum aumento volumétrico podem se apresentar deformados de forma heterogênea, impedindo qualquer tentativa de se aplicar técnicas corretivas usuais da Geologia Estrutural. Buscou-se, no presente trabalho, fazer as medições nos melhores materiais disponíveis para o táxon, mas é possível supor que valores obtidos que sejam superiores aos demais, discrepantes frente à média de valores medidos, podem estar relacionados a fósseis com substancial aumento volumétrico.

## 2. Revisão bibliográfica

Ainda são poucos os trabalhos envolvendo reconstituições morfológicas e biomecânicas de táxons extintos no Brasil. Para os aspectos morfofuncionais, buscou-se executar um extenso levantamento bibliográfico para embasar as reconstituições morfológicas e levantar metodologias que pudessem ser aplicadas aos fósseis de *Dinodontosaurus*. Tal pesquisa se deu no acervo de quatro instituições: foram consultadas as bibliotecas do Departamento de Geociências da UFRGS, do Departamento de Paleontologia da FZB-RS, dos Institutos de Geociências e de Ciências Biológicas da UFMG e do Departamento de Geologia da Escola de Minas da UFOP. Além destas entidades, grande número de periódicos foi obtido em meio digital, por páginas de pesquisa na *World Wide Web*, e várias obras foram disponibilizadas por diversos pesquisadores, de suas bibliotecas pessoais.

A revisão dos trabalhos levantados será dada a seguir, destacando as principais metodologias para reconstituição de tecidos moles, as reconstituições morfofuncionais já efetuadas em dicinodontes, e os aspectos biomecânicos que podem ser levantados para complementar tais análises. Não é intenção fornecer uma lista completa de trabalhos que lidam com esses aspectos, mas sim ilustrar uma diversidade de temas, e indicar referências que podem ser seguidas para se buscar mais informações.

### 2.1. Métodos para reconstituição de tecidos moles – um breve histórico

Os fósseis sempre despertaram a curiosidade humana, mesmo antes que a Paleontologia fosse formalmente iniciada, e há muito tempo as pessoas tentam decifrar seus significados, a partir de comparações com os objetos que lhes são familiares. Relatos de descobertas de fósseis durante a História da Humanidade são comuns, mas as interpretações que foram dadas a eles e as reconstituições dos seres que eles representavam são tão diversas quanto fantasiosas. Algumas lendas, até mesmo na Mitologia Grega, podem ter tido suas origens a partir da interpretação de fósseis (Fortey, 2002, p. 171).

Apenas no início do século XIX a Paleontologia firmaria suas bases como ciência, e um dos responsáveis por isso foi o francês Georges Cuvier (1769-1832), considerado um dos pais da Paleontologia moderna. Tosar (1991) fornece um esboço histórico sobre as considerações teóricas envolvidas no avanço dos estudos de morfologia funcional, mencionando a influência de alguns antecessores, contemporâneos e sucessores a Cuvier. Desse trabalho, destacamos aqui apenas a influência que o texto de Cuvier<sup>18</sup> (*apud* Tosar, 1991) teve ao elaborar os princípios da Anatomia Comparativa, e a oposição que esse pesquisador fazia às incipientes idéias transmutacionistas, que tinham no também francês Jean-Baptiste de Lamarck (1744-1829) sua mais expressiva fundamentação à época. Cuvier, um criacionista arraigado, também conhecido por defender eventos catastróficos para explicar feições geológico-paleontológicas, não buscou explicar as semelhanças e diferenças dos organismos em seu sistema. Essa explicação ainda teria que esperar a

---

<sup>18</sup> CUVIER, G. 1815. *Le règne animal distribué d'après son organisation*. Paris: Deterville, 532p.

conceituação da Teoria Evolucionista, que, como às demais áreas da Biologia (e mesmo do pensamento moderno de forma geral), viria a atingir também a Anatomia.

Os conhecimentos de Cuvier foram utilizados nos primeiros esboços para reconstituir a aparência de animais extintos, embora eles nunca tenham sido publicados sob seu nome (Rudwick, 1992). Cuvier foi capaz de reconstituir, com grande eficiência, a forma básica dos mamíferos extintos encontrados nos arredores de Paris, através de estudos correlacionando os fósseis com organismos viventes. A abordagem comparativa que ele fundamentou, e até hoje ainda é utilizada, buscava nos fósseis evidências da presença de músculos comuns, a partir da observação de cicatrizes nítidas de sua fixação, expressas por rugosidades, tuberosidades e depressões.

A nomenclatura dos músculos é tradicionalmente baseada em suas posições de origem e inserção, em seu formato anatômico ou ainda em suas funções, não existindo, porém, uma nomenclatura universal a todos os tetrápodes (Kischlat, 2003). Para tanto, a homologia de diversos músculos em diferentes linhagens precisaria ser traçada, seja por características topográficas ou embriológicas, mas isso ainda se prova uma questão complexa. Todas as avaliações efetuadas a partir de espécies viventes consideradas primitivas (*e.g.*, Romer, 1923a, e Ellsworth, 1974, que reavaliam as homologias para os músculos pélvicos) sofrem com diferenciações de animais que se adaptam a hábitos e fisiologias distintas. A utilização de crocodilianos e monotremados atuais como padrões primitivos certamente apresenta diversos problemas, uma vez que as formas remanescentes são derivadas, com adaptações específicas para hábitos aquáticos e fossoriais.

Gregory & Camp (1918) e Romer (1922) efetuaram trabalhos de miologia comparada para o pós-crânio de vertebrados, concentrando-se no esqueleto apendicular, especialmente de sinápsidos. As reconstituições miológicas que esses autores apresentaram já se valiam da funcionalidade esperada para os conjuntos ósseo-musculares inferidos, comentando as principais mudanças de orientação de conjuntos musculares com a adoção de posturas aduzidas nos membros. Tais trabalhos foram fundamentais para estudos posteriores em morfologia funcional, que só se tornaram mais comuns após os anos de 1950 (*vide* Tosar, 1991, para algumas considerações epistemológicas a respeito da transição entre ciências descritivas e reducionistas para abordagens de cunho prático e experimental). Destacamos as análises morfofuncionais de Jenkins Jr. (1971) e Kemp (1980), envolvendo cinodontes.

Argumentos para a reconstrução da musculatura da mandíbula em sinápsidos basais, a partir de comparação com o padrão dos Sauropsida, foram expostos por Barghusen (Barghusen<sup>19</sup>, *apud* Barghusen, 1973; 1968; 1973), desenvolvendo um modelo de musculatura adutora primitiva para os terápsidos. Rieppel (2002) utiliza bases semelhantes, a partir da arquitetura muscular de lagartos viventes, para reconstituir a musculatura adutora de sauropteríngios triássicos e inferir mecanismos de alimentação entre eles. Do ponto de vista funcional, os aparatos mastigatórios têm recebido considerável atenção, ao lado do aparelho locomotor (Tosar, 1991, e referências).

---

<sup>19</sup> BARGHUSEN, H. R. 1972. The origin of the mammalian jaw apparatus. *In*: SCHUMACHER, G. H. (Ed.) *Morphology of the maxillomandibular apparatus*. Leipzig: VEB Georg Thieme, p. 26-32.

Diversos aspectos desses e de outros trabalhos, envolvendo reconstituições miológicas, serão relevantes para a reconstituição da miologia de *Dinodontosaurus* e mesmo para a de outros dicinodontes. Eles, entretanto, não apresentam um suporte estritamente cladístico, sendo mais voltados a comparações com grupos morfológicamente relacionados, apenas em alguns casos proximamente aparentados. A abordagem de inferências apenas morfofuncionais acaba sendo especulativa em vários aspectos (o que talvez, segundo Rudwick, 1992, tenha sido um motivo para que Cuvier, em seu rigor científico, normalmente não figurasse as reconstituições miológicas e de morfologia externa em suas obras). Apenas em tempos recentes, após o estabelecimento da Sistemática Filogenética, abordagens de reconstituição de tecidos moles com argumentos sólidos e testáveis foram propostas.

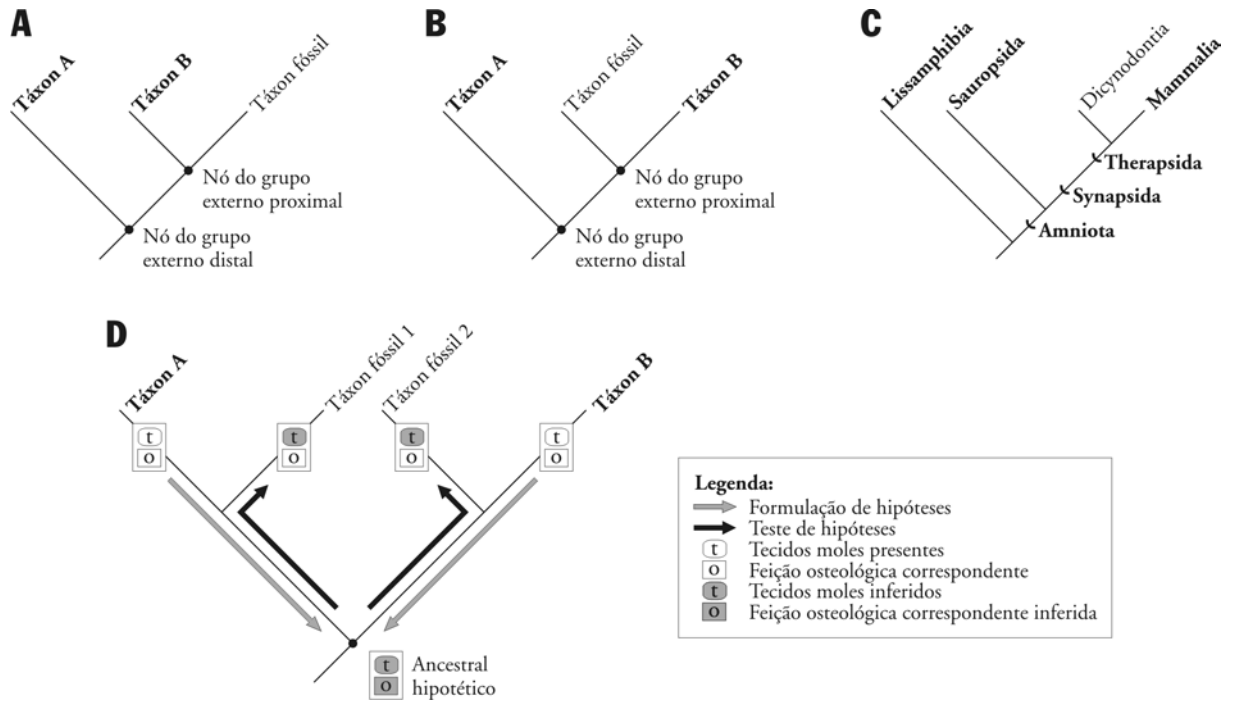
Um programa de pesquisa, com o suporte de um grupo filogenético apresentando espécies viventes, foi delineado por Bryant & Russel (1992). Praticamente ao mesmo tempo, Witmer<sup>20</sup> (*apud* Witmer, 1997) chega a metodologias semelhantes, propondo a denominação (*extant phylogenetic bracket approach*) que passaria a ser amplamente utilizada na literatura em língua inglesa. Kischlat (2003) utiliza também essa abordagem, chamando-a em Português de “cladismo reverso”<sup>21</sup>.

Basicamente, a abordagem compara três *taxa*, sendo um deles o táxon extinto, ao qual se pretende inferir algum atributo não preservado, enquanto os outros dois são grupos coronais imediatamente externos a ele, que apresentam *taxa* viventes nos quais a presença ou ausência do atributo pode ser avaliada (Fig. 5). A partir da análise da variação de estados dos caracteres, três categorias ou níveis de inferência de atributos não preservados podem ser definidos (*vide* Witmer, 1997), de acordo com a acuidade que os dados filogenéticos fornecem sobre a inferência. Em um primeiro nível, a decisão se dá positivamente, em favor da característica inferida, se todos os grupos com espécies viventes a apresentam simpliomorficamente, correlacionadas com feições osteológicas igualmente comuns a todos os *taxa*. Embora autapomorfias possam ocorrer no táxon extinto, características específicas não preservadas não podem ser inferidas a partir dessa abordagem. No segundo nível de inferência, a característica que se tenta inferir é de determinação ambígua ou equívoca, se apenas um dos grupos viventes apresenta o atributo, enquanto o outro não. E no terceiro nível, quando nenhum dos grupos viventes apresenta a característica deduzida, mas há feições osteológicas distintas que tenham levado a ela ser induzida em primeiro lugar, a inferência pode se dar por decisão negativa. As inferências de segundo e terceiro níveis podem ser justificadas apenas em face de argumentos morfológicos convincentes.

---

<sup>20</sup> WITMER, L. M. 1992. *Ontogeny, Phylogeny, and Air Sacs: the importance of soft-tissue inferences in the interpretation of facial evolution in Archosauria*. Baltimore, 461p. Tese (Doutorado). Johns Hopkins University School of Medicine.

<sup>21</sup> Concordamos com Kischlat (2003) que qualquer tradução para o termo original em Inglês (*extant phylogenetic bracket approach*) geralmente irá resultar em uma expressão demasiadamente longa, mas não utilizaremos a denominação “cladismo reverso” pois acreditamos que ela seja muito abrangente, embora não exatamente incorreta. A proposta de Witmer buscava a reconstituição de tecidos moles não preservados e, para tanto, julgava a utilização dos *taxa* viventes, única fonte de informação direta desses tecidos, um aspecto essencial de sua metodologia. Uma abordagem de “cladismo reverso” pode ser utilizada como otimização *a posteriori* de caracteres (Wiley *et al.*, 1991), o que pode ser efetuado sem o suporte de um grupo com *taxa* viventes, não apenas para a reconstituição de tecidos moles. Um exemplo é a utilização de hipóteses filogenéticas para se inferir o estado de caracteres osteológicos entre *taxa* fósseis, cujos esqueletos se encontrem incompletos.



**Fig. 5.** – Exemplificação do uso de uma abordagem de inferência de tecidos não preservados a partir de um grupo filogenético com representantes viventes (*extant phylogenetic bracket approach*): A, relações filogenéticas do táxon fóssil com seus dois grupos coronais externos B, rotação sobre o nó do grupo externo mais próximo, deixando os *taxa* viventes na periferia do cladograma (a filogenia não foi alterada; esse é apenas um mecanismo para evidenciar que o táxon fóssil é abrangido dentro do grupo considerado); C, exemplo real de cladograma mostrando as relações dentro de um grupo filogenético que inclui um táxon fóssil, para o qual se pretende fazer inferências de tecidos não preservados, e os grupos coronais com representantes viventes (essa é a estruturação que será utilizada no presente trabalho); D, cladograma representando a seqüência heurística de formulação de hipóteses, interpolação e testes para se inferir um tecido não preservado em dois *taxa* fósseis. A presença de determinado tecido em dois *taxa* viventes, correlacionável a alguma feição osteológica, leva à inferência de sua presença no ancestral comum a esses *taxa*, como também a todos os seus descendentes, incluindo os *taxa* fósseis (mas a hipótese só permanece válida se esses também possuem a mesma feição osteológica que os *taxa* viventes). (*Taxa* com representantes viventes estão representados em negrito; A, B e D, modificados de Witmer, 1997.)

A utilização da abordagem com suporte filogenético não se limita apenas à reconstituição miológica, mas também serve à inferência de qualquer tecido não preservado. Witmer (1995; 1997) aborda a pneumaticidade cranial de arcossauros, inferindo quais tecidos eram abrigados na cavidade antorbital em dinossauros. Em outro caso, dispondo-se de hipóteses filogenéticas consistentes e da distribuição de um caráter nas espécies atuais, Werdelin & Olsson (1997) utilizam suporte filogenético para propor um padrão primitivo de padronagem de pele para felídeos e sua derivação na linhagem, o que permitiria a inferência do padrão de pele de alguns *taxa* extintos dentro dessa filogenia.

Muito da discussão teórica sobre o suporte filogenético de um grupo com espécies viventes, na reconstituição morfológica de *taxa* extintos, foi desenvolvido em diversos trabalhos envolvendo dinossauros não-avianos e outros arcossauros (uma evolução de conceitos e reconstituições pode ser acompanhado em: Romer, 1923b; Haas, 1955; Coombs Jr., 1978; Gatesy, 1990; Bryant & Russel, 1992; Hutchinson & Gatesy, 2000; Carrano & Hutchinson, 2002; Kischlat, 2003). Os grupos externos nos quais poderiam ser baseadas as inferências compreendem aves e crocodilianos modernos, ambos

representantes viventes do clado Archosauria. Mesmo nesses casos, ainda existem diversas inferências ambíguas, uma vez que os grupos coronais envolvidos (Fig. 5, C) apresentam expressivas diferenças morfológicas, fisiológicas e comportamentais (Carrano & Hutchinson, 2002).

No caso de sinápsidos extintos, os *taxa* coronais que podem ser utilizados como grupo filogenético vivente também resultam em problemas de resolução, pois são muito abrangentes, além de apresentarem expressivas variações morfo-ecológicas. Muitas inferências acabam se provando ambíguas entre o observado em mamíferos e saurópsidos, os grupos externos mais imediatos. Embora o enfoque filogenético tenha seu papel, a morfologia funcional ainda é uma parte fundamental das inferências nesse caso, uma vez que qualquer apomorfia observada em mamíferos pode ter sido criada em diferentes momentos da história evolutiva dos sinápsidos como um todo.

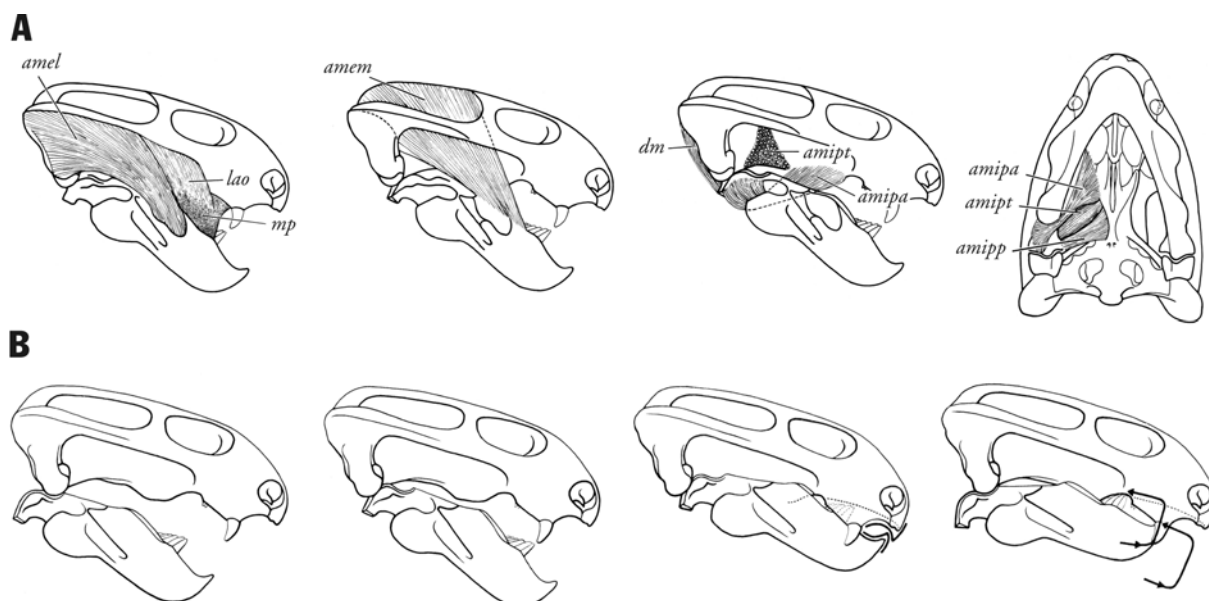
## 2.2. Reconstituições miológicas e estudos de morfologia funcional em dicinodontes

Entre tantos estudos de reconstituição miológica e morfologia funcional, dicinodontes também foram abordados. Em relação às questões de designação dos músculos, a nomenclatura que será aqui adotada é a normalmente utilizada para a descrição da musculatura dos Dicynodontia, procedente do padrão saurópsido, embora, filogeneticamente, padrões transicionais entre a miologia saurópsida e mamaliana são possíveis, em casos de inferências ambíguas. Configurações musculares intermediárias já foram inferidas para cinodontes (Gregory & Camp, 1918).

Nas descrições osteológicas de Pearson (1924a, b) para o gênero *Kannemeyeria*, a autora já mencionava algumas áreas principais de fixação muscular. Esses trabalhos, pioneiros no tratamento detalhado de um *Kannemeyeriiforme*, permaneceram durante algum tempo isolados.

Uma das características mais destacadas nos dicinodontes é sua peculiar articulação da mandíbula, que se apresenta com superfícies convexas tanto no articular quanto no quadrado. Ântero-dorsalmente, o articular apresenta um recesso côncavo. Watson<sup>22</sup> (*apud* King, 1981) já inferia, a partir dessa configuração, a possibilidade de movimento propalinal para os dicinodontes: em um crânio acinético (Agnew, 1959), processamento oral do alimento poderia ocorrer pela protração e retração da mandíbula em relação ao palato, ao invés de se dar apenas um movimento ortal. Após a década de 1950, diversos trabalhos têm buscado elucidar o mecanismo que regulava esse movimento.

Os principais aspectos da musculatura da mandíbula e de seu funcionamento foram abordados em detalhe por Crompton & Hotton III (1967). Esses autores trataram da morfologia do aparato mastigatório dos gêneros “*Emydops*” do Permiano (posteriormente sinonimizado com *Pristerodon*, em King, 1990; Fig. 6) e *Lystrosaurus* do Triássico. O alimento seria processado durante o movimento de retração da mandíbula, através de corte na ponta das ranfotecas sobre o dentário e a borda anterior da maxila e pré-maxila, sem apresentar trituração e moagem como parte do ciclo mastigatório. A protração foi considerada apenas um movimento de recuperação, portanto não havendo uma verdadeira propalinia.



**Fig. 6.** – Reconstituição da musculatura e ciclo mastigatório no dicinodonte permiano “*Emydops*” (=Pristerodon) (segundo Crompton & Hotton III, 1967): *A*, crânio e mandíbula em vista lateral direita (três primeiras figuras) e em vista ventral, apresentando grupos musculares reconstituídos; *B*, seqüência do ciclo mastigatório, se iniciando, à esquerda, com o início da depressão e protração, seguindo-se pela elevação, oclusão e retração. No último quadro, as setas indicam o sentido do movimento da dentição pós-canina e da extremidade anterior do dentário.

A musculatura envolvida no processo foi dividida em diferentes grupos funcionais, comparáveis aos encontrados no padrão saurópido (Fig. 6, *A*). A musculatura adutora externa parte ântero-ventralmente, se diferenciando em dois ramos, o *Musculus (M.) adductor mandibulae externus lateralis* e o *medialis*. O primeiro foi reconstituído partindo desde a face lateral côncava da placa suspensória do esquamosal até a superfície ventral do zigoma, se estendendo anteriormente até a base da barra pós-orbital. Sua inserção na mandíbula se dá na placa lateral do dentário em uma área côncava dorsal. O *M. adductor mandibulae externus medialis* preenchia a fossa temporal, originando-se de suas margens medial e posterior (no pós-orbital e no dorso do esquamosal, respectivamente), e se inseria (ainda segundo Crompton & Hotton III, 1967) em um entalhe longitudinal notado no dorso do dentário de algumas espécies. A extensão da musculatura adutora externa, permitida pela ausência de um processo coronóide, também auxilia no uso de propalinia na mastigação (King *et al.*, 1989; King, 1996), aumentando o componente horizontal de força dirigida para trás.

O desenvolvimento do padrão de musculatura adutora externa dos dicinodontes parece ter sido único na história dos sinápsidos, excetuando-se a diferenciação que ocorre nos cinodontes, e por isso foi utilizado como suporte para relações filogenéticas (*e.g.*, Barghusen, 1976). O desenvolvimento evolutivo dessa configuração é discutido por King *et al.* (1989), Cox (1998) e Angielczyk (2004).

A musculatura adutora interna se direciona póstero-ventralmente, e é representada pelas unidades do *M. pterygoideus* (Renaut, 2001). Desse grupo de músculos, Crompton & Hotton III (1967) reconhecem apenas que a origem do *M. adductor mandibulae internus pterygoideus* deve se dar na superfície lateral do

<sup>22</sup> WATSON, D. M. S. 1948. *Dicynodon* and its allies. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **118**: 823-877.

pterigóide, talvez se estendendo anteriormente até os ectopterigóides; esse músculo passava pela margem ventral do angular, para se inserir na borda lateral do articular. Ainda é sugerida, tentativamente, a presença de um *M. adductor mandibulae internus pseudotemporalis*, que se originava ventralmente à origem do *M. adductor mandibulae externus medialis*, e se inseria no dentário posteriormente à inserção desse último, e um músculo “pterigóide posterior”, que possivelmente partia da lateral do osso pterigóide e se inseria à frente do côndilo medial do articular.

A abdução da mandíbula era executada pelo *M. depressor mandibulae*. Em uma posição saurópsida, ele se originava da parte posterior do esquamosal, se inserindo na terminação distal do processo retro-articular.

Crompton & Hotton III (1967) e Cluver (1975) comentam ainda sobre a possibilidade de ocorrer uma membrana “reptiliana” de recobrimento na bochecha (*Mundplatt*) (Fig. 6, A), semelhante ao que foi proposto por Galton (1973) para dinossauros ornitíscios. Essa membrana seria ampla o suficiente para permitir a variedade de movimentos ântero-posteriores e dorso-ventrais previstos pelo mecanismo de articulação, e se fixaria em recessos posteriores ao processo caniniforme na maxila e na margem látero-dorsal do dentário. Nos lagartos, ela é mantida tensa e afastada da mandíbula pela ação do *M. levator angularis oris*, que também foi inferido em dicinodontes, se originando da porção ventral da barra infra-orbital, por Crompton & Hotton III (1967). Cox<sup>23</sup> (*apud* Crompton & Hotton III, 1967) sugeria nesse local a origem de um *M. masseter superficialis* em dicinodontes, indicada por uma cicatriz de fixação muscular que não é freqüentemente observada por outros autores (excetuando-se, por exemplo, Ray, 2000, que também a observa em indivíduos do gênero *Endothiodon* e admite a presença do *masseter*). Essa cicatriz, se presente, poderia estar também apenas relacionada com uma origem mais anterior para o *M. adductor mandibulae externus lateralis*. De qualquer modo, esse último músculo também já foi denominado como *M. masseter* em Watson<sup>24</sup> (*apud* Crompton & Hotton III, 1967), termo que é preferencialmente não utilizado, uma vez que o músculo em questão pode não ser estritamente homólogo ao *masseter* mamaliano.

Crompton & Attridge (1986), por outro lado, comentam que uma membrana recobrindo lateralmente a cavidade oral não estaria presente (talvez se referindo apenas a *Lystrosaurus*), prevenindo a manipulação e quebra progressiva de alimento na cavidade oral. King (1996) concorda que uma membrana é desnecessária, mas acredita que a inserção da musculatura adutora, muito anterior na mandíbula, era suficiente para permitir que o alimento se mantivesse na cavidade oral.

A partir do trabalho de Crompton & Hotton III (1967), o ciclo mastigatório de diversos dicinodontes passou a ser apresentado (*e.g.*, Cluver, 1970; 1971; 1974a, b; King, 1981; Cruickshank & Keyser, 1984; Cox, 1998; Renaut, 2001), em alguns casos também com a distribuição dos músculos adutores. Poucos diferem muito do modelo básico, em alguns casos apenas sugerindo áreas ligeiramente diferentes para a fixação de alguns músculos. Cluver (1974b) discute que a configuração craniana apresentada em *Cistecephalus* e formas afins poderia possibilitar, também, movimento lateral durante o ciclo de

---

<sup>23</sup> COX, C. B. 1959. On the anatomy of a new dicynodont genus with evidence of the position of the tympanum. *Zoological Society of London Proceedings*, **132**: 321-367.

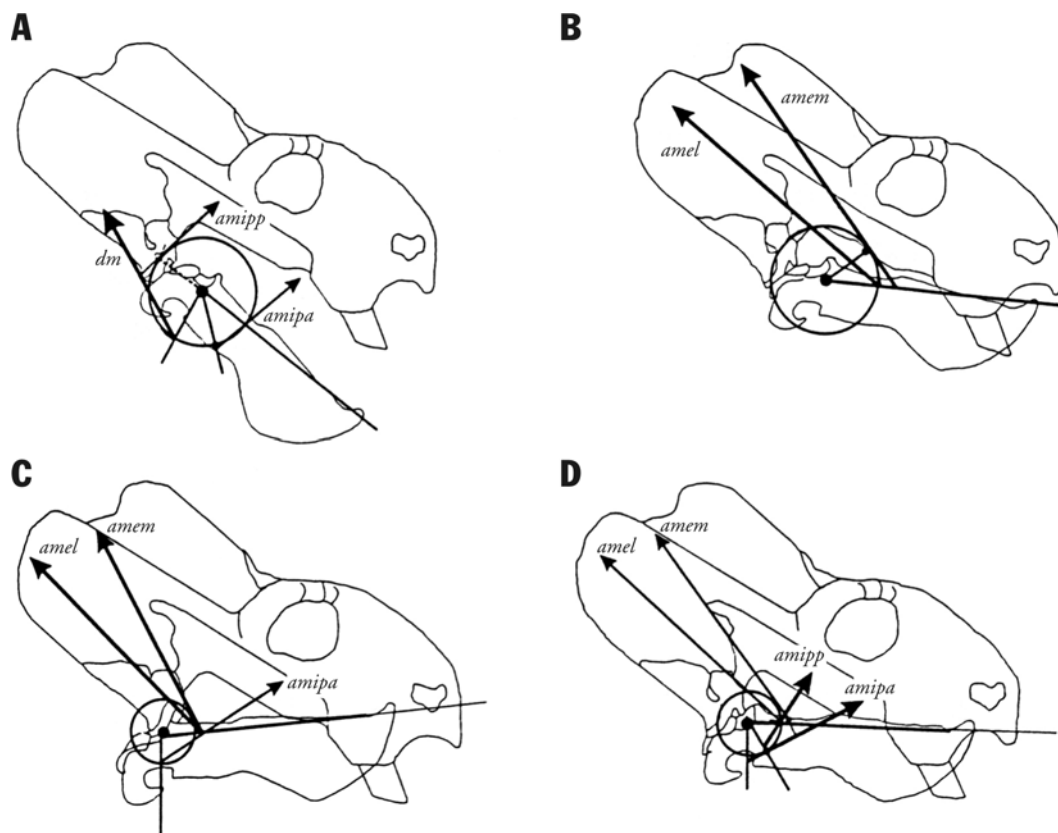
<sup>24</sup> WATSON, *Dicynodon* and...



movimentos ântero-posteriores da mandíbula. Cluver (1975) redefine alguns pontos de inserção muscular (por exemplo, a leve eminência de um processo coronóide o faz sugerir que a inserção do *M. adductor mandibulae externus medialis* se desse um pouco mais posteriormente que o antes sugerido), e indica a origem de um *M. adductor mandibulae posterior* na lâmina dorsal do quadrado, se dirigindo para o interior da mandíbula. King (1981) acrescenta informações ao modelo original, entre outras coisas sugerindo que também o movimento de protração pode ter sido ativo no processamento de comida. Cox (1998) descreve uma ação de pivô para o contato da ponta do dentário com o final do entalhe palatal, o que justifica para ele a configuração duplamente convexa da articulação da mandíbula.

Finalmente, Renaut (2001) descreve o mecanismo mastigatório em um Kannemeyeriiforme, propondo um ponto pivô único em todo o ciclo mastigatório, localizado ventralmente ao recesso articular, e descreve as forças ao redor de uma curva de alavanca excêntrica (*bell-crank curve*) (Fig. 7). Esse estudo propõe que a protração da mandíbula fazia parte do ciclo mastigatório ativo, e não apenas corte, mas esmagamento e trituração, também tinham papéis importantes no processamento do alimento em, ao menos, alguns dicinodontes.

Os modelos de classificação de Cox (1965) já sugeriam a diversificação dos dicinodontes quanto a hábitos alimentares, ao reconhecer diferentes padrões de organização do rostro. Cluver (1974a) alerta sobre



**Fig. 7.** – Reconstituição do ciclo mastigatório no dicinodonte triássico *Kannemeyeria* (segundo Renaut, 2001): *A*, depressão e protração; *B*, elevação; *C*, oclusão e retração; *D*, protração com a mandíbula elevada. As setas indicam as direções de atuação dos músculos envolvidos em cada estágio do ciclo mastigatório. O círculo representa a curva de alavanca excêntrica, com seu ponto pivô central.

variações alimentares que, em algumas formas cuja configuração da mandíbula não incluía grande extensão de superfície sinfiseal, poderiam sugerir até a possibilidade de formas insetívoras. Cruickshank (1978) correlaciona fauna e flora no Permo-triássico e faz analogias entre o crânio de dicinodontes e o dos suídeos, propondo uma separação de nicho ecológico para dicinodontes baseada na relação angular entre occiput e palato: ele identifica formas pastadoras seletivas, nas quais o occiput é inclinado em relação ao palato e o rosto é estreito, e formas “ramoneadoras”, que se alimentavam de vegetação à altura da cabeça, nas quais o occiput forma um ângulo reto com o palato. Ainda nesse mesmo trabalho, o autor descreve semelhanças tanto no sínclínio como no esqueleto pós-craniano de dicinodontes e preguiças terrícolas extintas. A morfologia da mandíbula dos dois grupos, por exemplo, o levou a inferir a presença de uma língua preênsil em ambas as formas. Já diversas características do pós-crânio o levaram a inferir hábitos de vida análogos entre eles, propondo que formas ramoneadoras de dicinodontes poderiam se erguer nas patas traseiras e assim atingir vegetação elevada. Um último trabalho a ser mencionado a respeito de inferências de hábitos alimentares é o de Hotton III (1986), que faz comparações entre a morfologia craniana de alguns dicinodontes permianos, pressupondo-lhes diferentes mecanismos de alimentação, com formas cujo crânio era voltado para baixo (incluindo todos os animais com dentes caniniformes no estudo) sendo interpretadas como arrancadoras de raízes, processo no qual as presas poderiam fazer parte, enquanto formas cujo crânio era mantido horizontalmente forrageavam à altura da cabeça.

Mesmo não sendo o enfoque principal dos autores, diversos trabalhos contemplando o pós-crânio de dicinodontes acrescentam observações sobre miologia e morfologia funcional (*e.g.*, Camp & Welles<sup>25</sup> e Cox<sup>26</sup> *apud* Fröbisch, 2003; Cluver, 1978; King<sup>27</sup> *apud* Walter, 1986; King, 1985; Rubidge *et al.*, 1994; Vega-Dias, 2000; Vega-Dias & Schultz, 2004). Especial ênfase é dada ao esqueleto apendicular, uma vez que as adaptações do membro anterior já foram subsídio para diversos cenários paleoecológicos cogitados para dicinodontes (*e.g.*, Cluver, 1978; King, 1985; King & Cluver, 1991) e o membro posterior apresenta, entre os dicinodontes, a tendência ao desenvolvimento de algumas feições mamalianas (Surkov, 1998). Diversos desses trabalhos tratam apenas com formas permianas, mas já identificam uma passagem de posturas tipicamente primitivas, onde os estilopódios eram mantidos orientados horizontalmente, para posturas mais avançadas no membro posterior (King, 1981).

Alguns dicinodontes apresentam diversas características associáveis a hábitos fossoriais. Cluver (1978), por exemplo, as identifica no pós-crânio de *Cistecephalus*, além de discutir as principais inserções musculares e a extensão de movimentos para os membros. Alguma capacidade escavadora também já foi atribuída a outros gêneros, incluindo até mesmo animais de maior porte, como *Lystrosaurus* (King & Cluver, 1991), como alternativa às hipóteses de que ele seria uma forma semi-aquática. Entretanto, algumas características associadas ao hábito fossorial no úmero de algumas formas podem ser apenas uma

---

<sup>25</sup> CAMP, C. L. & WELLES, S. P. 1956. Triassic dicynodont reptiles. Part I. The North American genus *Placerias*. *Memoirs of the University of California*, **13**: 255-304.

<sup>26</sup> COX, On the anatomy...

<sup>27</sup> KING, G. M. 1981. The postcranial skeleton of *Robertia broomiana*, an early dicynodont (Reptilia, Therapsida) from the South African Karoo. *Annals of the South African Museum*, **84**: 203-231.

condição plesiomórfica, como sugerem Rubidge *et al.* (1994) (trabalho esse que apresenta, ainda, observações sobre vantagens mecânicas no arranjo da musculatura delto-peitoral). Ray & Chinsamy (2003) observam que, em *Diictodon feliceps*, um dicinodonte seguramente encontrado em crotovinas, diversas adaptações esperadas para o hábito fossorial, e comparáveis com gêneros como *Cistecephalus*, estão ausentes. Apesar disso, outras características (como as dimensões do corpo, orientação e formato dos membros e autopódios, e ampliação de alguns grupos musculares) sugerem para esses autores que *Diictodon* de fato escavava suas próprias tocas.

Já foram efetuados estudos para a reconstituição da morfologia dos membros entre os Kannemeyeriiformes. Destaca-se Walter<sup>28</sup> (*apud* Fröbisch, 2003; *vide* também Walter, 1986, que apresenta seus principais resultados), que trata da postura dos membros, principalmente interpretada em *Dinodontosaurus*, e fornece diversas reconstituições miológicas para os membros e cinturas em *Stableckeria* (Fig. 8). Fröbisch (2003) aplica para *Tetragonias njalilus* algumas das considerações feitas por Ray & Chinsamy (2003), para reconstituir o ciclo de passada do membro posterior, acrescentando comparações entre os modelos musculares de saurópsidos e terápsidos.

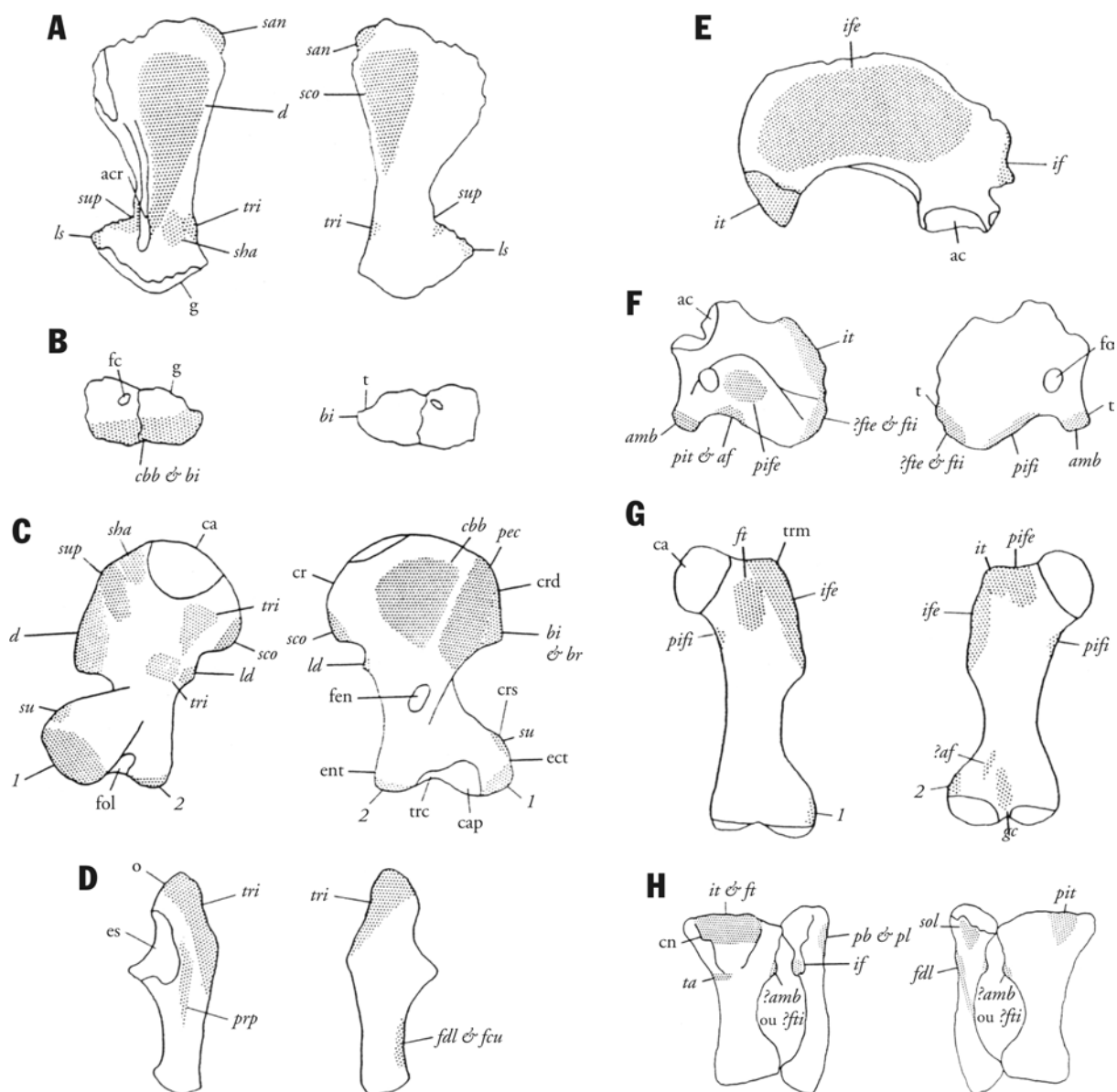
Em Walter (1986), os músculos principais, reconstruídos, refletem a dicotomia funcional entre os membros anteriores e posteriores, sugerida por King (1981), na qual os primeiros estariam mais adaptados ao suporte corporal, enquanto os últimos eram efetivamente utilizados na locomoção. Diferenças de postura funcionalmente semelhantes foram reportadas para cinodontes (Jenkins Jr., 1971; Kemp, 1980) e em trabalhos pioneiros sobre dinossauros ceratopsianos (*e.g.*, Hatcher *et al.*<sup>29</sup>, *apud* Walter, 1986; *vide* Bakker, 1987, e Paul & Christiansen, 2000, para hipóteses alternativas). Walter (1986) comenta ainda que estudos em cinodontes e dinossauros devem ser observados para melhor averiguar se a dicotomia locomotora proposta para os dicinodontes também ocorre naqueles grupos.

No membro anterior, os músculos *pectoralis* e o grupo do *deltoideus* se destacam. O primeiro se originava no esterno e costelas, enquanto os segundos se originavam na lateral da escápula e na clavícula, e se inseriam, respectivamente, nas faces ventral e dorsal da crista deltóide do úmero. Esses músculos eram bem desenvolvidos e estavam mais relacionados com a rotação do úmero ao longo de seu eixo, além de ter um papel na manutenção postural, enquanto os relacionados predominantemente com protração e retração não eram igualmente expressivos. A localização da origem e inserção de diversos desses músculos é ambígua, gerando interpretações distintas (podem ser observadas várias diferenças entre a interpretação de Walter, 1986, e a de Ray & Chinsamy, 2003), e alguns músculos importantes, como o *M. latissimus dorsi*, se originam basicamente nas fâscias dorsais, e não podem ser avaliados pela osteologia.

No membro posterior, uma ampla placa ílaca comportava a origem do *M. ilio-femoralis*, que se inseria no trocânter maior, uma feição bastante proeminente no fêmur. Esse e outros músculos faziam os movimentos de retração e protração do fêmur serem os mais significativos, além de características da

<sup>28</sup> WALTER, L. R. 1985. *Limb adaptations in kannemeyeriid dicynodonts*. New Haven, 263p. Tese (Doutorado). Yale University.

<sup>29</sup> HATCHER, J. B., MARSH, O. C. & LULL, R. S. 1907. The Ceratopsia. *United States Geological Survey Monography*, **49**: 1-300.



**Fig. 8.** – Reconstituições miológicas para o esqueleto apendicular de *Stahleckeria* (modificadas de Walter, 1986): A, escápula esquerda, em vistas lateral e medial (as vistas são sempre indicadas da posição esquerda para a direita, na figura); B, placa coracóide esquerda, em vistas lateral e medial; C, úmero esquerdo, em vistas dorsal e ventral; D, ulna esquerda, em vistas anterior e posterior; E, ílio esquerdo, em vista lateral; F, placa pubo-isquiática esquerda, em vistas lâtero-ventral e dorso-medial; G, fêmur esquerdo, em vistas anterior e posterior; H, tíbia e fíbula esquerdas, em vistas anterior e posterior. Walter (1986) adota, para alguns músculos, padrões tipicamente mamalianos. Ela identifica, por exemplo, o *M. soleus*, uma subdivisão do *M. gastrocnemius* observada nos mamíferos, que figura acima. Tirando esse caso, a nomenclatura miológica foi uniformizada com os termos utilizados no presente trabalho, baseados no padrão saurópsido. Legendas adicionais: 1, musculatura extensora; 2, musculatura flexora.

morfologia do acetábulo e fêmur preveniriam que esse último apresentasse grandes movimentos de abdução ou rotação ao longo de seu eixo (Walter, 1986; Fröbisch, 2003).

Um dos trabalhos mais completos envolvendo morfologia funcional foi realizado por King (1981) em *Dicynodon*, do Permiano, que incluía não só reconstituições da musculatura facial e dos membros, como também detalhava aspectos da musculatura axial. Cluver (1971) chegou a descrever a musculatura do

complexo atlas-áxis e as inserções musculares occipitais em *Lystrosaurus*, mas seu enfoque era basicamente direcionado ao crânio.

Vega-Dias & Schultz (2004, p. 29-30) apresentam um sumário de algumas opiniões sobre a mobilidade da coluna vertebral de dicinodontes. Diversos autores advogam uma certa rigidez para a coluna, sem significativa ondulação lateral auxiliando na locomoção. King (1981), por exemplo, adiciona informações miológicas à osteologia e conclui que o esqueleto axial até mesmo poderia apresentar adaptações para restringir ondulações laterais. Hotton III (1986) questiona essa rigidez, acreditando que ela tenha sido superestimada em outros trabalhos, uma vez que vários esqueletos encontrados articulados mostram considerável curvatura da coluna, que poderia ser ainda mais elástica em vida, devido à sua estrutura notocordal.

### 2.3. Metodologias em Biomecânica

Em diversos trabalhos envolvendo morfologia funcional, as comparações com espécies viventes são utilizadas para reconstruir o modo de vida de *taxa* extintos. No caso de dicinodontes, onde não há análogos modernos, ferramentas adicionais são necessárias (esses argumentos foram levantados por Bargo, 2003, para xenartros extintos). Os estudos de Biomecânica complementam as informações obtidas a partir da morfologia dos *taxa* investigados, e diversos aspectos podem ser levantados para auxiliar a esclarecer, por exemplo, as questões posturais nos dicinodontes.

Alguns textos que reúnem aspectos biomecânicos diversos podem ser encontrados em Alexander (1983a; 1985; 1989a, b) e Fariña (2001). Para o aparato mastigatório, além dos trabalhos citados para dicinodontes, listam-se aqui diversos outros, que abordam vantagens mecânicas de diferentes configurações de mandíbulas em tetrápodes, além de aspectos gerais de modelagens da mecânica mastigatória (*e.g.*, Ostrom, 1966; Herring & Hering, 1974; Greaves, 1978a, b; 1982; Fariña, 1985; Tosar, 1991; Rieppel, 2002; Smith, 1993; Weishampel, 1993; Therrien, 2005).

Uma variável fundamental para uma série de análises biomecânicas, especialmente quando se envolve o pós-crânio, é a massa em vida do animal em estudo. Ela pode ser estimada a partir do volume de modelos reconstituídos em escala, multiplicado pelo fator de ampliação ou redução em relação ao tamanho real do animal, além da densidade média do corpo (Colbert, 1962; Alexander, 1983a). O volume dos modelos tem sido obtido através de imersão em água (Charig<sup>30</sup>, *apud* Alexander, 1985), deslocamento de areia (Colbert, 1962), pesagem no ar e na água, baseando-se no Princípio de Arquimedes (Alexander, 1983a; 1985), ou aproximado a partir de silhuetas laterais e dorso-ventrais (Jerison<sup>31</sup>, *apud* Hurlburt, 1999, aplica um método baseado em silhuetas para estimar volumes de moldes endocraniais; Bramwell & Whitfield, 1974, e Henderson, 1999, desenvolvem a abordagem, com bases geométricas e matemáticas para a

<sup>30</sup> CHARIG, A. 1979. *A new look at the dinosaurs*. London: Heinemann.

<sup>31</sup> JERISON, H. J. 1973. *Evolution of the brain and intelligence*. New York: Academic Press, 482p.

estimativa de massa). Esse último princípio também é utilizado pelo *software PaleoMass* (Motani, 2001), disponível na *World Wide Web*.

Uma das desvantagens dessas metodologias é que um modelo real do animal tem que ser manufaturado, quando não existe um já disponível, ou ao menos as silhuetas precisam ser traçadas, reconstituindo-se a extensão dos tecidos moles – e é notório que a informação osteológica não fornece dados precisos sobre o tamanho dos músculos. Assim, a acuracidade da reconstrução ainda depende da ponderação do artista e de sua familiaridade com o mundo natural (Alexander, 1989a, b). Outro problema que impede a aplicação generalizada desses métodos é que, para se propiciar uma restauração minimamente precisa, são necessários também esqueletos razoavelmente completos e bem conhecidos.

Outros autores têm buscado equações alométricas para se estimar a massa a partir de medidas de ossos isolados. Anderson *et al.* (1985), por exemplo, propôs equações que utilizam as circunferências de ossos longos de aves e mamíferos, e aplicou-as para dinossauros. Diversas fórmulas figuram em Damuth & MacFadden (1990), em que são avaliados diversos tipos de medidas, incluindo cranianas, para a estimativa de massa de mamíferos. Anyonge (1993) utiliza várias medidas de úmero e fêmur para estimar massas de mamíferos carnívoros, com destaque para felídeos. Essas fórmulas foram utilizadas posteriormente por Fariña *et al.* (1998), utilizando-as em conjunto. Esses autores obtiveram ao final médias geométricas, medianas e médias modais dos valores de massa estimados, para fornecer uma base de dados de massa para a mastofauna pleistocênica da América do Sul.

Uma vantagem da utilização de modelos em escala é que, a partir deles, o centro de massa pode ser facilmente localizado através da suspensão das esculturas por fios, em duas posições, presumindo que ele se encontra em um ponto do plano sagital; uma vez que os modelos geralmente são feitos de material sólido e homogêneo, o volume dos pulmões também pode ser considerado na localização do centro de massa, embora cálculos aproximados demonstrem que esse volume irá influenciar pouco (Alexander, 1985). Finalmente, conhecendo-se o centro de massa, é possível também estimar a distribuição de massa corporal sustentada por cada par de membros (Fariña, 1995; 2001).

Esse último dado, aliado à massa corporal estimada e a medições nos ossos longos dos membros, permite calcular alguns parâmetros de resistência óssea (*vide* Alexander, 1983a; 1985). Quando um osso é submetido a uma força perpendicular a seu eixo longo, na extremidade distal, sua resistência à flexão é proporcional ao módulo de seção ( $Z$ ), uma propriedade de seu corte transversal (que pode ser estimada através de medidas dos diâmetros sagital e transversal do osso estudado; *vide* Alexander, 1983a, p. 129), e inversamente proporcional ao comprimento do osso e à força exercida. Essa força corresponde, em situações normais para os ossos dos membros de vertebrados, à porcentagem ( $a$ ) do peso total ( $mg$ ) que o par de membros correspondentes sustenta, sejam os anteriores ou os posteriores. Para forças aplicadas ao longo do eixo, a resistência à tensão axial exercida é proporcional apenas à área da seção transversal ( $A$ ) e ao inverso da fração de peso. Assim, dois indicadores de resistência dos ossos longos são formulados. O primeiro é dado pela expressão  $Z/amgx$ , um indicador de resistência de ossos longos à flexão (denominado originalmente na literatura inglesa de *long bone strength indicator*, em Alexander, 1983a), onde  $x$

corresponde aproximadamente à metade do comprimento do osso, onde ele é mais estreito e mais sujeito a quebra (a medição pode ser deslocada ligeiramente se existirem processos ou protuberâncias que alterem demasiadamente a forma do osso nessa região) (*vide* também Alexander, 1985). O segundo indicador é dado por  $A/\text{amg}$ , e representa um parâmetro de resistência a compressões axiais (*vide* Alexander, 1983b). Casinos (1996) denomina ambos de “indicadores de capacidade atlética” (embora essa denominação seja utilizada mais freqüentemente, como em Fariña, 1995, apenas para o indicador de resistência à flexão), pois são utilizados para se fazer comparações entre animais vivos e extintos, inferindo a esses últimos a capacidade atlética de animais modernos, similares em geometria dos membros, que possuam a mesma resistência óssea relativa.

Esses índices já foram calculados em uma grande variedade de vertebrados vivos e extintos (Tabela 2). Alexander (1985) fornece valores para os gêneros modernos *Loxodonta* (elefante africano), *Syncerus* (búfalo) e *Struthio* (avestruz). Alexander & Pond (1992) adicionam o rinoceronte branco *Ceratotherium*. Alexander (1983b) calcula os valores para a recém-extinta moa (*Pachyornis elephantopus*). Entre *taxa* extintos, grande destaque foi dado para a capacidade atlética de dinossauros não-avianos, dos quais alguns exemplos podem ser citados. Diversos autores apresentam valores para o terópode *Tyrannosaurus rex* (*e.g.*, Alexander, 1985; Farlow, 1990; Farlow *et al.*, 1995), baseados em diferentes espécimes e estimativas de massa<sup>32</sup>. Alexander (1985) também apresenta valores para *Diplodocus*, *Apatosaurus* e *Triceratops*. Fariña & Alvarez (1994) e Fariña (1995) adicionam *Ankylosaurus* e *Stegosaurus armatus*. Mazzetta *et al.* (1998) apresentam os valores para os terópodes sul-americanos *Carnotaurus sastrei* e *Piatnitzkysaurus floresi*. Entre mamíferos fósseis, os índices já foram calculados para *Toxodon platensis* (Fariña & Alvarez, 1994), mas o maior enfoque parece recair sobre os xenartros. Entre as preguiças gigantes, Casinos (1996) calcula os índices para *Megatherium americanum*, Bargo *et al.* (2000) para *Scelidotherium leptcephalum*, *Lestodon armatus* e *Glossotherium robustum*, e Christiansen & Fariña (2003) fazem novos cálculos para *G. robustum*, além de acrescentar dados de *Myiodon darwini*. Medições para xenartros também incluem Cingulata vivos e extintos (*e.g.*, Fariña, 1995).

Os indicadores de capacidade atlética normalmente são calculados utilizando-se um modelo de cilindros sólidos, uma vez que informações sobre a espessura cortical dos ossos fósseis nem sempre estão disponíveis (a não ser quando os ossos estão fraturados). Entretanto, em alguns casos, análises radiográficas e utilização de valores médios para a cavidade medular podem permitir que seja utilizado um modelo de cilindros ocos, subtraindo da área ou módulo de seção total a parte correspondente ao vazio ocupado pelo canal medular (Farlow, 1990).

Apesar do uso comum desses índices em correlações de capacidade atlética, a observação de que eles variam com a massa (Fariña *et al.*, 1997) sugere que comparações diretas não podem ser feitas sem o

---

<sup>32</sup> Entre esses trabalhos, é importante ressaltar que Farlow (1990) especialmente critica o emprego desses índices, demonstrando como os resultados podem ser alterados em função de diferentes estimativas de massa. Uma vez que tais estimativas para *taxa* fósseis podem variar razoavelmente, dependendo, entre outros fatores, do método empregado e do grau de conhecimento do esqueleto do animal, essa é uma fonte de erro considerável, mas existem aplicações para esses índices que independem da massa, como será exposto adiante.

**Tabela 2.** – Valores para o indicador de capacidade atlética ( $Z/amgx$ ) para fêmur e úmero em diversos *taxa*.

Táxon	Massa ( $10^3$ kg)	$a$ (post.)	$Z/amgx$ (fêmur) ( $GPa^{-1}$ )	$Z/amgx$ (úmero) ( $GPa^{-1}$ )
<i>Apatosaurus</i> sp. <sup>d</sup> +	33,5	0,70	9	14
<i>Tyrannosaurus rex</i> <sup>d</sup> +	7,7	1,00	9	-
<i>Triceratops horridus</i> <sup>d</sup> +	6,4	0,52	19	22
<i>Ankylosaurus magniventris</i> <sup>d</sup> +	5,0	0,6	6	12
<i>Lestodon armatus</i> <sup>m</sup> +	4,1	0,68	9	10
<i>Stegosaurus unguatus</i> <sup>d</sup> +	4,0	0,7	12	32
<i>Megatherium americanum</i> <sup>m</sup> +	3,80	0,60	28	21
<i>Loxodonta africana</i> <sup>m</sup>	2,5	0,42	7	11
<i>Glyptodon clavipes</i> <sup>m</sup> +	2,00	0,60	22	11
<i>Carnotaurus sastrei</i> <sup>d</sup> +	1,5	1,00	29	-
<i>Glossotherium robustum</i> <sup>m</sup> +	1,5	0,69	18	25
<i>Doedicurus clavicaudatus</i> <sup>m</sup> +	1,40	0,57	31	14
<i>Panochthus tuberculatus</i> <sup>m</sup> +	1,10	0,56	27	13
<i>Allosaurus fragilis</i> <sup>d</sup> +	1,0	1,00	10	-
<i>Scelidotherium leptcephalum</i> <sup>m</sup> +	0,85	0,63	27	29
<i>Ceratotherium simum</i> <sup>m</sup>	0,75	0,40	26	31
<i>Syncerus caffer</i> <sup>m</sup>	0,5	0,40	22	21
<i>Piatnitzkysaurus floresii</i> <sup>d</sup> +	0,45	1,00	29	-
<i>Sclerocalyptus ornatus</i> <sup>m</sup> +	0,28	0,56	46	22
<i>Pachyornis elephantopus</i> <sup>a</sup> +	0,137	1,00	94	-
<i>Struthiomimus currellii</i> <sup>d</sup> +	0,11	1,00	15	-
<i>Propalaeoboplophorus australis</i> <sup>m</sup> +	0,05	0,6	64	55
<i>Priodontes maximus</i> <sup>m</sup>	0,047	0,55	57	...
<i>Propraopus grandis</i> <sup>m</sup> +	0,045	0,22	23	...
<i>Struthio camelus</i> <sup>a</sup>	0,04	1,00	44	-
<i>Dasyus hybridus</i> <sup>m</sup>	0,002	0,55	70	...

**Fontes:** Alexander (1983b), Farlow (1990), Fariña (1995), Casinos (1996), Fariña *et al.* (1997), Mazzetta *et al.* (1998), Bargo *et al.* (2000) e referências.

**Notas:** Dados organizados em ordem decrescente de massa (estimada para a maioria dos *taxa*). É dada também a percentagem do peso suportado pelos membros posteriores ( $a$ ). Estão representados dinossauros não-avianos (<sup>d</sup>), aves (<sup>a</sup>) e mamíferos (<sup>m</sup>). Os demais símbolos representam os *taxa* extintos (+), os dados não disponíveis (...) e cálculos que não procedem (-).

emprego de equações alométricas. Ainda assim, sua utilidade não é descartada em outras abordagens. Fariña (1995) utiliza razões entre os valores desses índices nos membros anteriores e posteriores para fazer considerações posturais, cujo resultado independe da massa.

Slijper (1946) argumenta que os momentos de resistência da coluna vertebral refletem diretamente o padrão postural adotado por diferentes animais e podem ser calculadas aproximações de seus valores apenas pelas dimensões de largura e altura da margem posterior dos centros vertebrais. Os dados resultantes podem ser representados em um gráfico de linha, no qual o eixo das abscissas dá a posição da vértebra na coluna, por seu número, enquanto o produto da largura vezes a altura ao quadrado ( $bh^2$ ) é representado no eixo das ordenadas. Os valores obtidos não são diretamente comparáveis entre *taxa* muito distintos, uma vez que não são levados em conta diferentes fatores nessa aproximação, incluindo, principalmente, a massa corporal, além da geometria dos ossos, entre outros. Ainda assim, o padrão exposto no gráfico pode ser diretamente correlacionado com a postura, pois expressa a variação dos momentos de resistência relativos entre as vértebras de um mesmo animal. Em geral, animais bípedes apresentarão momentos de resistência crescentes em direção à cintura pélvica, enquanto que, nos quadrúpedes, existirão dois patamares de valores mais elevados que os imediatamente ao redor, um próximo à cintura escapular, e o outro próximo à cintura pélvica.



### 3. Descrição osteológica das formas juvenis

Abaixo serão descritas brevemente as formas juvenis de *Dinodontosaurus*, baseando-se principalmente no esqueleto UFRGS/PV0113T (por motivos expressos no item 1.2) (Figs. 9, 10, 11 e 12). A atribuição ao gênero é corroborada na análise populacional, independente de tamanho, realizada por Machado (1992), na qual os espécimes aqui referidos apresentam-se dentro da variação morfológica para esse gênero.

Embora os espécimes em questão sejam conhecidos desde a década de 1970 e utilizados eventualmente em alguns estudos, eles jamais receberam um tratamento descritivo formal. Descrições osteológicas (com ilustrações) para indivíduos adultos de *Dinodontosaurus* foram fornecidas por Cox (1965; 1968). Será repetido desses trabalhos o mínimo de informações, apenas para efeito de contextualização e continuidade, mas os objetivos desse capítulo são os de acrescentar dados sobre a anatomia do táxon e apresentar subsídios que auxiliem nas reconstituições miológicas e posturais subseqüentes. Os dados serão confrontados e complementados, sempre que necessário, com o que se observa também nos espécimes adultos do gênero.

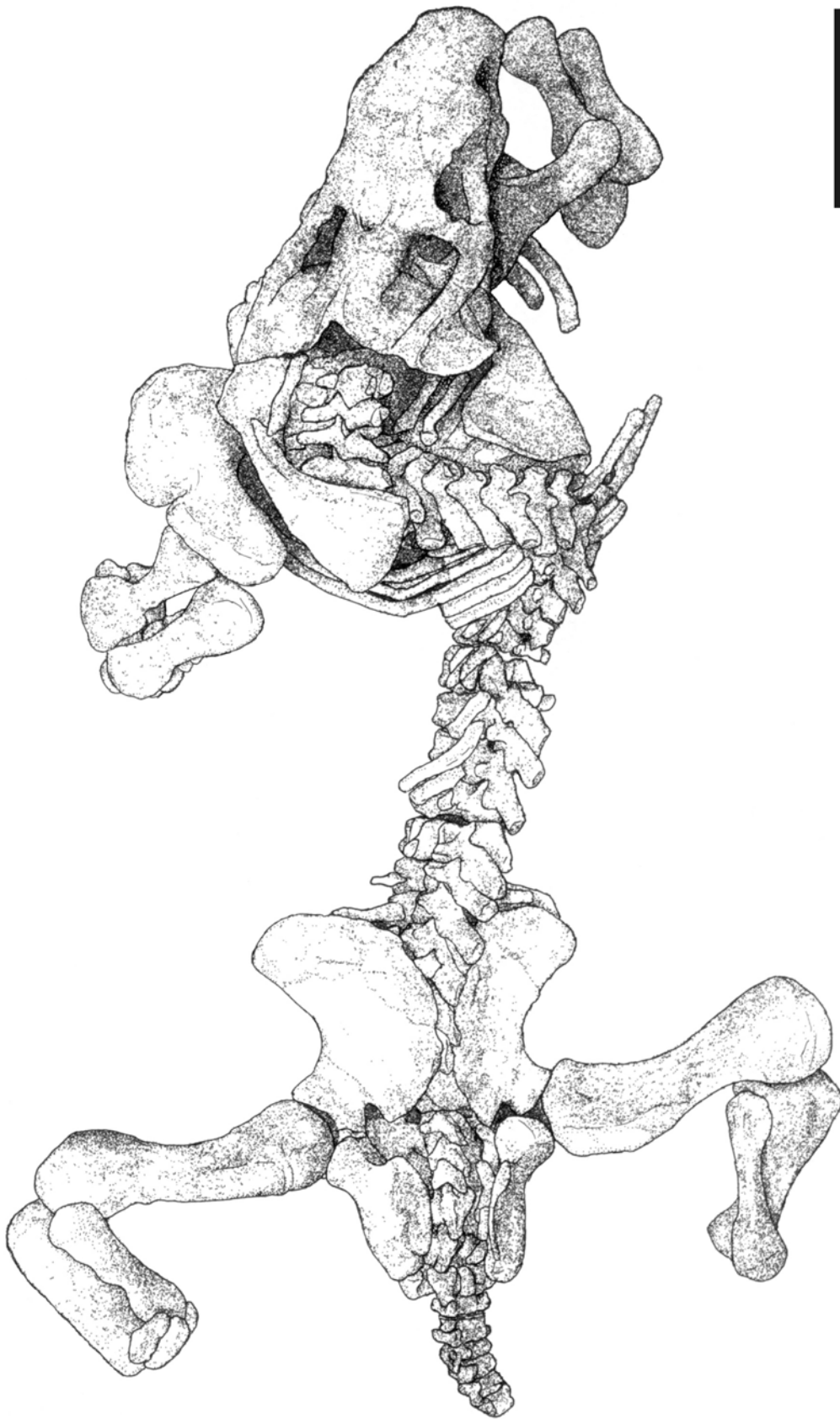
#### 3.1. Sincrânio

Será reforçado, nessa seção, o que já se manifestava na análise de Machado (1992). Todo o padrão de suturas e a distribuição geral dos ossos cranianos dos espécimes UFRGS/PV0111T a UFRGS/PV0120T, aliados à presença de presas, são condizentes com o que se conhece para *Dinodontosaurus* (a partir de Cox, 1965; 1968), apenas em uma forma reduzida, além de apresentar certas proporções distintas às dos indivíduos adultos descritos para o gênero. O caráter juvenil desses espécimes se ilustra, por exemplo, no tamanho relativo das órbitas (em seu diâmetro ântero-posterior, elas compõe quase 1/4 do comprimento total do crânio, enquanto nos adultos elas não chegam a 1/5 dessa extensão) e na dimensão das presas, ainda pouco desenvolvidas. O crânio de UFRGS/PV0118T apresenta as presas ainda parcialmente inclusas nas maxilas, mal tendo eclodido. A análise do material craniano dos espécimes juvenis, particularmente os que foram encontrados próximos uns aos outros, reforça também a extrema variabilidade de padrões suturais em *Dinodontosaurus* (que Cox, 1968, já comentava). Isso resulta em um mosaico de caracteres que antes, tomados em espécimes isolados, geraram as diversas espécies do gênero, e que ainda oferece um desafio à escolha de caracteres para sua diagnose e sua utilização em análises filogenéticas.

O crânio de UFRGS/PV0113T foi separado do resto do esqueleto, e será a base para a descrição que se segue. Apesar de seu bom estado geral de preservação, esse crânio apresenta algumas feições pouco claras, sendo necessária a complementação de observações a partir de outros espécimes. Isso se deve, em parte, a algumas porções que não puderam ser completamente preparadas, à presença da mandíbula ainda articulada e a diversas pequenas fraturas no perióstio, que confundem o padrão de suturas. Essas fraturas, expandidas durante a diagênese e cimentadas por calcita, não chegam a comprometer totalmente a forma



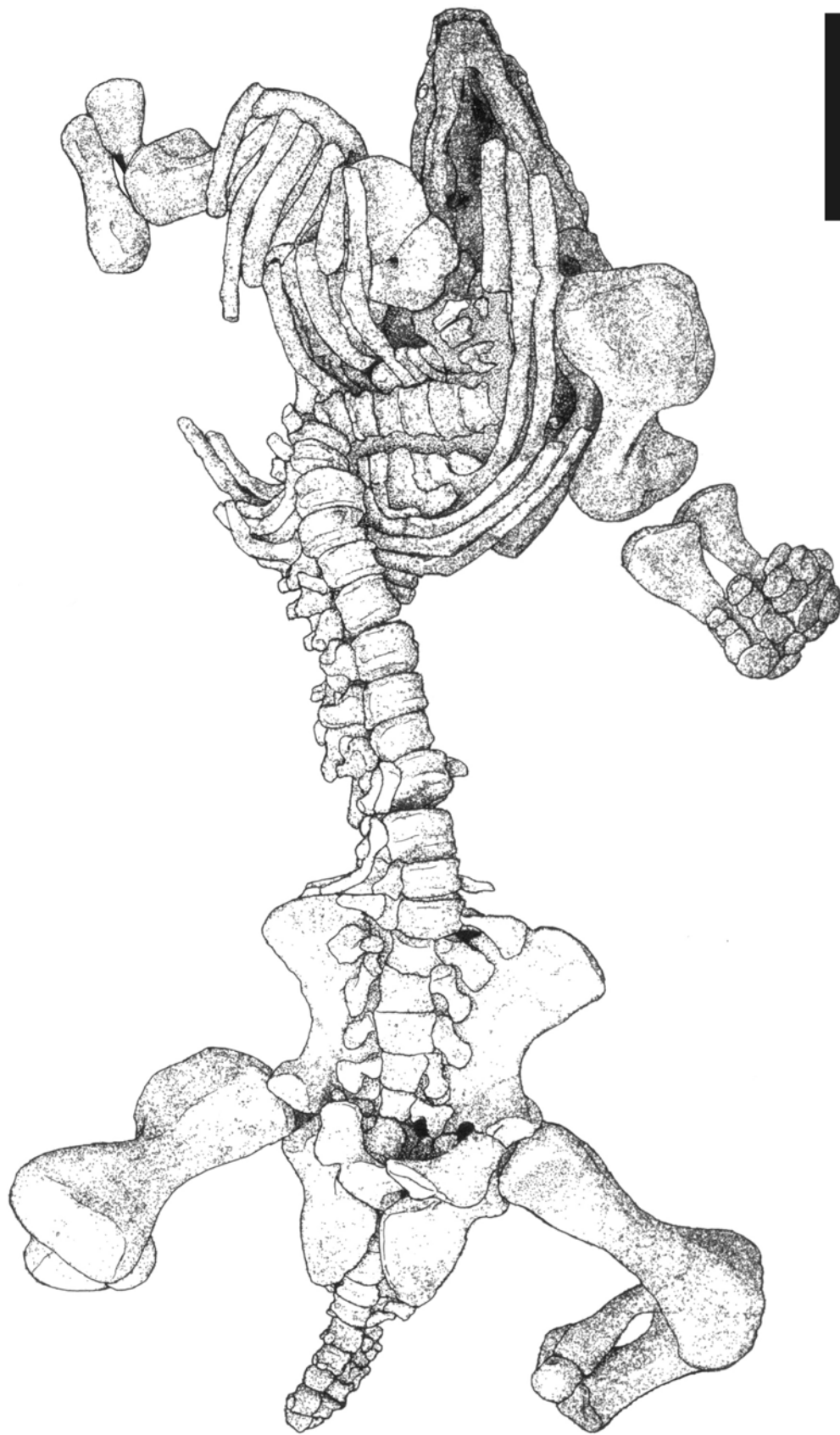
**Fig. 9.** – Aspecto geral do esqueleto UFRGS/PV0113T, como preservado, enfocando aproximadamente o lado dorsal. Crânio, zeugopódios anteriores e membros posteriores se encontravam separados do restante do esqueleto. Escala = 10cm.



**Fig. 10.** – Desenho esquemático do aspecto geral do esqueleto UFRGS/PV0113T, como preservado, enfocando aproximadamente o lado dorsal. Detalhes serão fornecidos mais adiante, analisando-se cada seção do esqueleto separadamente. Escala = 10cm.



*Fig. 11.* – Aspecto geral do esqueleto UFRGS/PV0113T, como preservado, enfocando aproximadamente o lado ventral. Escala = 10cm.



*Fig. 12.* – Desenho esquemático do aspecto geral do esqueleto UFRGS/PV0113T, como preservado, enfocando aproximadamente o lado ventral. Escala = 10cm.

do crânio. Entretanto, os nasais apresentam-se deslocados, com o osso direito sobreposto ao esquerdo, ultrapassando o plano sagital.

Em vista anterior (Fig. 13), percebe-se que o rostro é mais largo dorsalmente, formando uma área um pouco proeminente, cujo limite ventral acompanha uma linha horizontal, a partir da altura das narinas externas. Os juvenis possuem o rostro relativamente mais largo que os adultos na região após as narinas, o que pode ter implicações fisiológicas importantes. Ainda em vista anterior, se destaca também a margem ventral da pré-maxila, que se encerra com dois pares de endentações, com um par medial separando as duas pontas laterais. Nos adultos elas podem ser bem pronunciadas, sendo as mediais mais desenvolvidas que as laterais, resultando em um formato de “W” (como se observa no crânio do MGB, 367/99; Figs. 14, A e 15, A). Essa feição pode apresentar alguma variação dentro dos espécimes, com formas de endentações mais pronunciadas que outras, e embora isso possa estar relacionado com o desenvolvimento ontogenético, pode também ser apenas um artefato tafonômico em alguns exemplares, aliado à preparação; no momento, sem um estudo populacional mais amplo, não podemos relacionar essa feição com diferenças intra-específicas.

Em vista dorsal (Fig. 16), o afilamento em direção rostral é mais tênue do que nas formas adultas (Figs. 14, B e 15, B), nas quais o contraste de largura entre a região temporal e o rostro é mais destacado. A margem ântero-lateral da pré-maxila é angular, dando-lhe um contorno retangular em sua porção anterior (também em vista ventral).

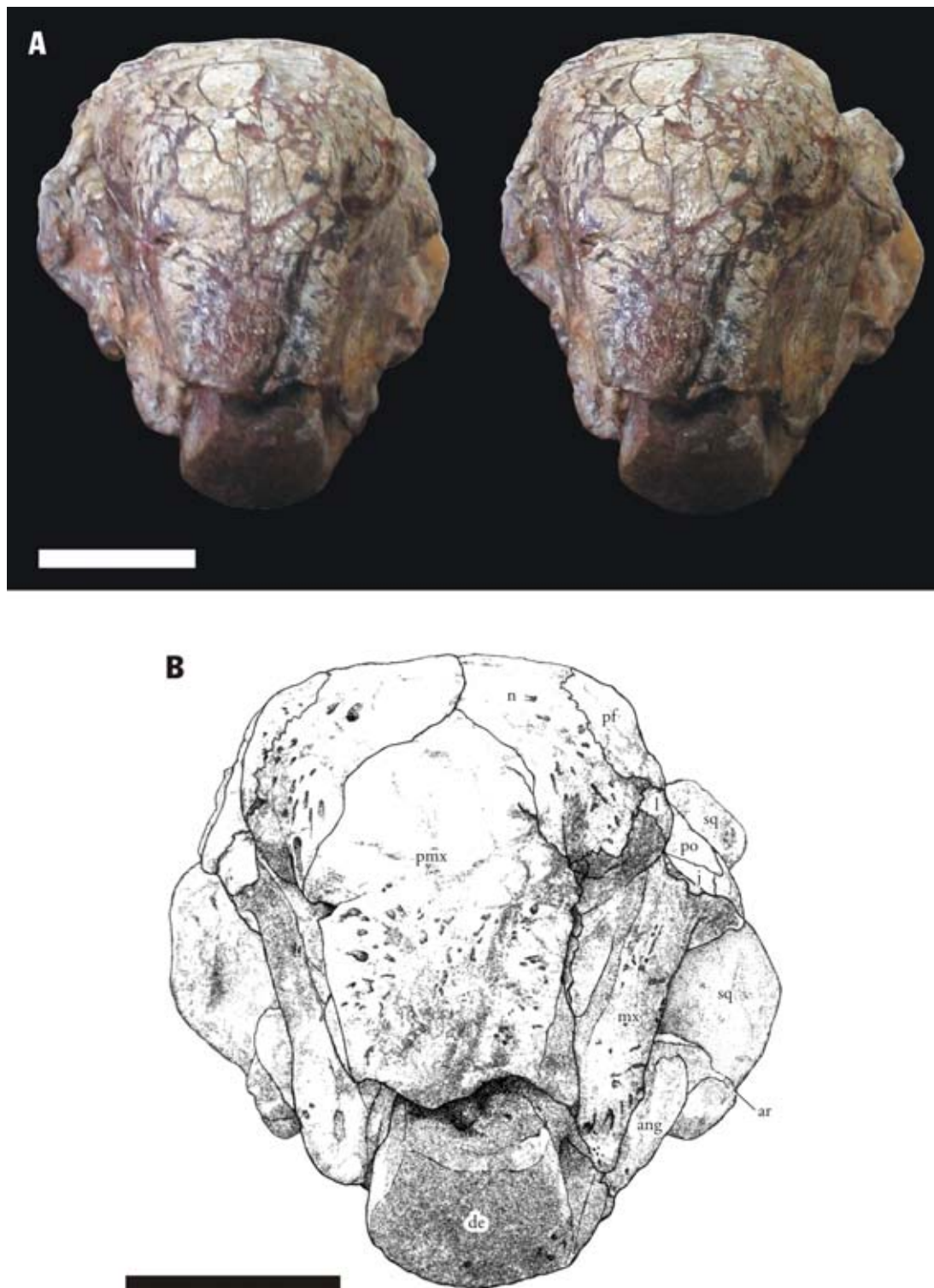
Os ossos nasais se desenvolvem posteriormente, a partir da pré-maxila, com a qual apresenta uma sutura aproximadamente em formato de V invertido. Sobre a superfície de cada nasal, na área sobre as narinas externas, eles apresentam uma série de grandes *foramina*, distribuídos em um arranjo radial. Não há protuberâncias em forma de crista medial sobre os nasais nos indivíduos juvenis, e elas também não são reportadas, na literatura, para os adultos (Cox, 1965). Entretanto, alguns espécimes, como, por exemplo, um dos crânios do MGB, 0936, um exemplar de grandes dimensões provavelmente pertencente a um indivíduo adulto senil, apresenta claramente uma protuberância ou crista meso-nasal se desenvolvendo desde o dorso das pré-maxilas. A protuberância certamente foi destacada pela deformação e sobrecrecimento mineral, mas deveria ser uma característica intrínseca ao exemplar, e também pode ter sido destacada pela idade avançada do indivíduo. Esse crânio também apresenta nítidos processos laterais cobrindo a porção dorsal das narinas externas. Essas podem ser características que indiquem dimorfismo sexual, como já foi sugerido para *Dinodontosaurus* e outras espécies de dicinodontes (Cox, 1965; Cruickshank, 1967).

Os pré-frontais são mais ou menos retangulares e se suturam com as margens póstero-laterais dos nasais e ântero-laterais dos frontais. Eles se localizam na porção onde o rostro é mais largo transversalmente e compõem ainda a borda anterior das órbitas, que são parcialmente visíveis em norma dorsal.

O contato entre os nasais e os frontais ilustra a variabilidade de padrões suturais em *Dinodontosaurus*. Em UFRGS/PV0115T essa sutura se dá medialmente perpendicular ao plano sagital, em seguida se desenvolvendo em direção paralela ao plano, posteriormente, e se encerra novamente perpendicular nas laterais (esse padrão é apresentado como característica de *Din. platyceps* em Cox, 1968); em



UFRGS/PV0113T, ela se dá quase inteiramente perpendicular ao plano sagital. Os frontais são menores que os nasais e compõem a maior parte da porção dorsal da região interorbital. Suas projeções laterais fazem contato com a órbita.



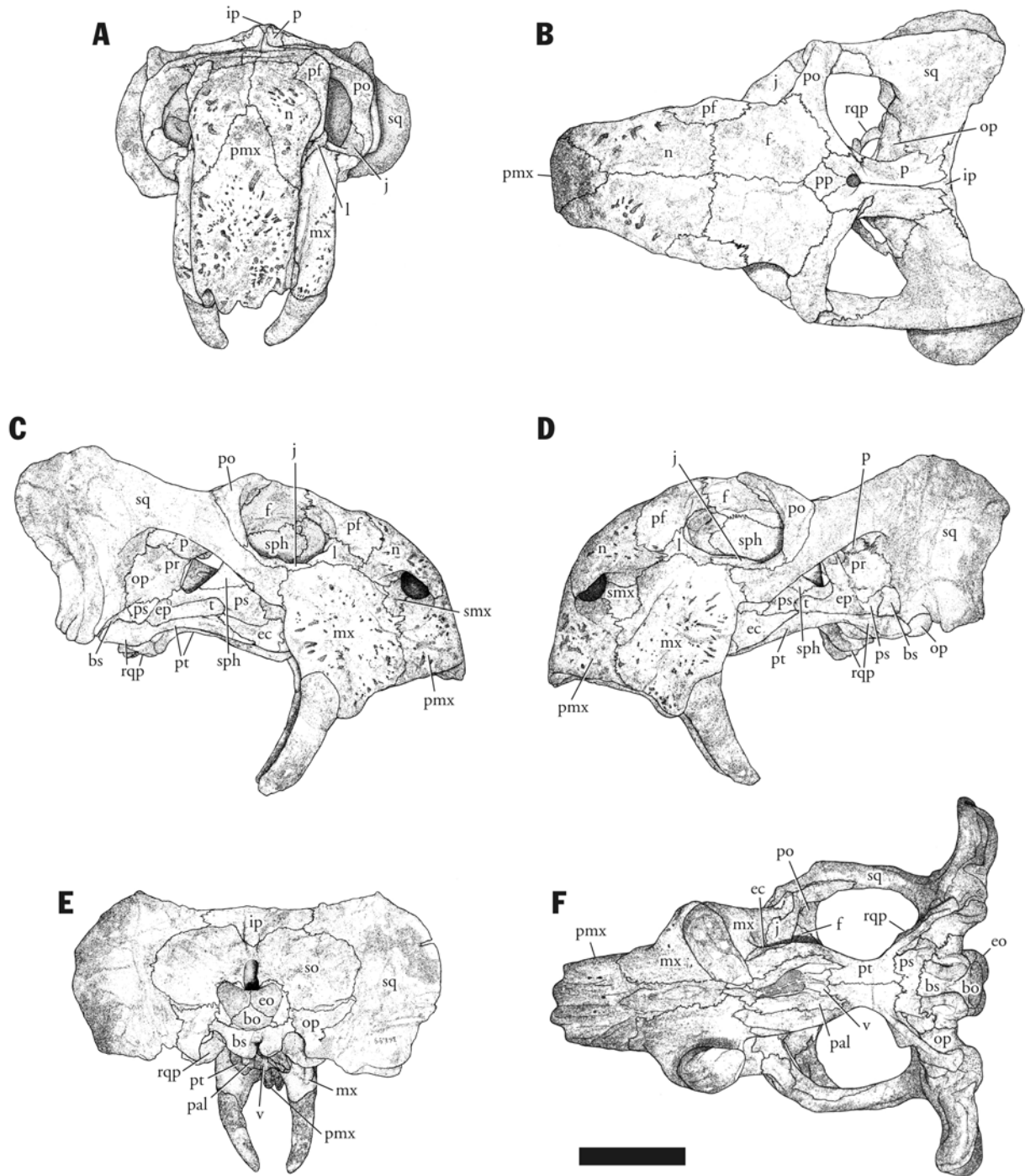
**Fig. 13.** – Vista anterior do crânio de UFRGS/PV0113T, como preservado: *A*, estereopar; *B*, desenho esquemático. Escala = 5cm.



**Fig. 14.** – Crânio de um indivíduo adulto do gênero *Dinodontosaurus* (367/199), para efeitos de comparação com os indivíduos juvenis: *A*, vista anterior; *B*, vista dorsal; *C*, vista lateral direita; *D*, vista lateral esquerda; *E*, vista occipital; *F*, vista ventral. Escala = 5cm.

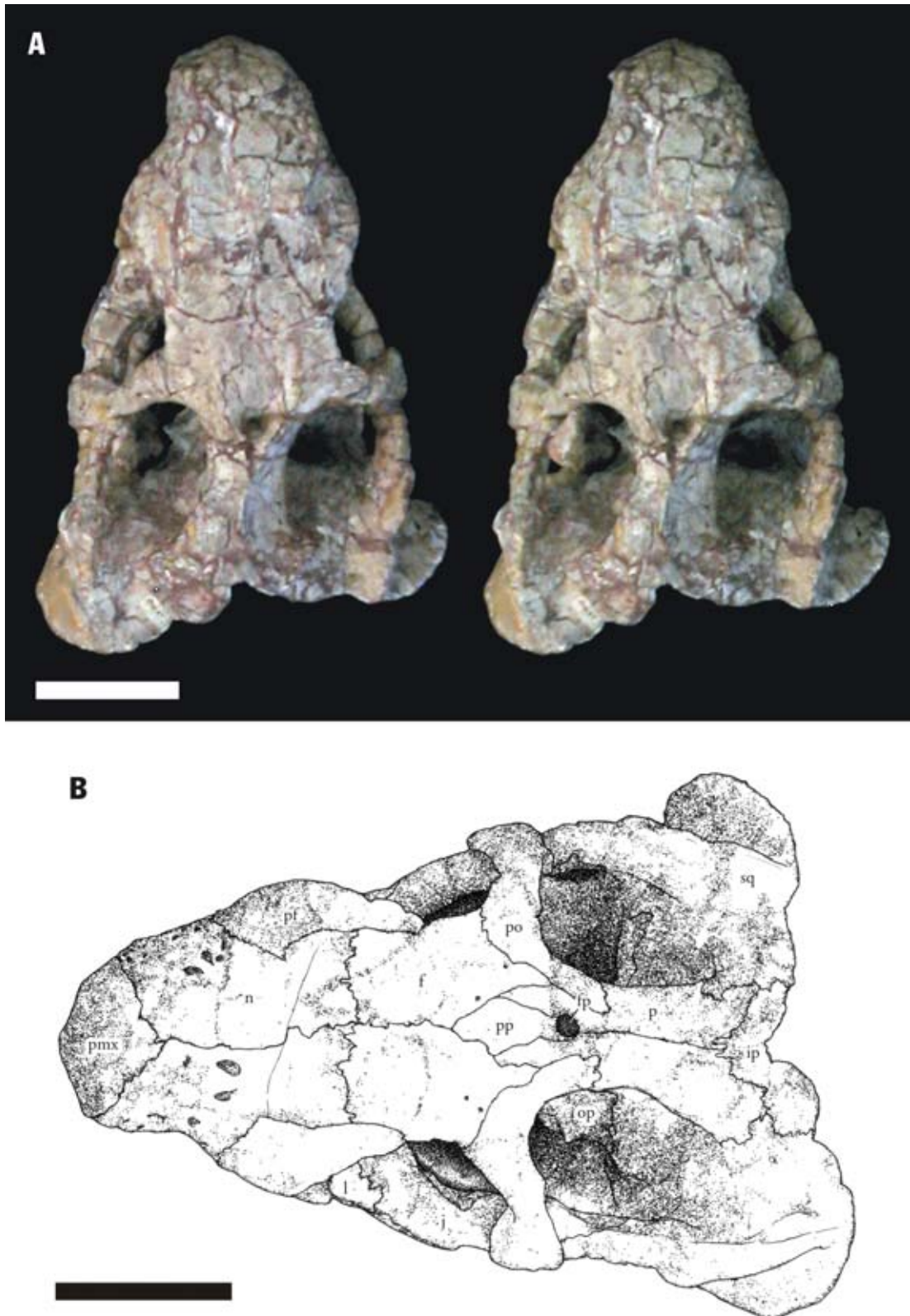
Os pós-orbitais se estendem posteriormente ao forame pineal, mas seu desenvolvimento é restrito ao primeiro terço da estreita barra intertemporal. A distância relativa que os separa do forame pineal é variável. Em UFRGS/PV0119T, por exemplo, os pós-orbitais são anteriormente mais afastados do pré-parietal, em comparação aos demais espécimes.





**Fig. 15.** – Desenhos esquemáticos do crânio de um indivíduo adulto do gênero *Dinodontosaurus* (367/99), para efeitos de comparação com os indivíduos juvenis: *A*, vista anterior; *B*, vista dorsal; *C*, vista lateral direita; *D*, vista lateral esquerda; *E*, vista occipital; *F*, vista ventral. Escala = 5cm.

Os parietais são expressivos em vista dorsal, e se unem formando uma crista sagital. A extensão anterior dos parietais também é um pouco variável. Em UFRGS/PV0113T, eles se estendem até a linha entre as bordas anteriores dos pós-orbitais, margeando o pré-parietal e o forame pineal. Em UFRGS/PV0112T, eles se encontram muito recuados, após as barras pós-orbitais. No geral, essa extensão se dá até



**Fig. 16.** – Vista dorsal do crânio de UFRGS/PV0113T, como preservado: *A*, estereopar; *B*, desenho esquemático. Escala = 5cm.

aproximadamente a metade do comprimento do pré-parietal. Posteriormente, eles encontram o interparietal, e póstero-lateralmente, os esquamosais. O interparietal apresenta-se aproximadamente

triangular em vista dorsal, compondo a extensão posterior da crista sagital. Já os esquamossais compõem a maior parte da porção póstero-lateral das fenestras temporais, limitadas medialmente por parietais e interparietais, e anteriormente pelos pós-orbitais. As fenestras são um pouco mais longas do que largas, e têm formato retangular.

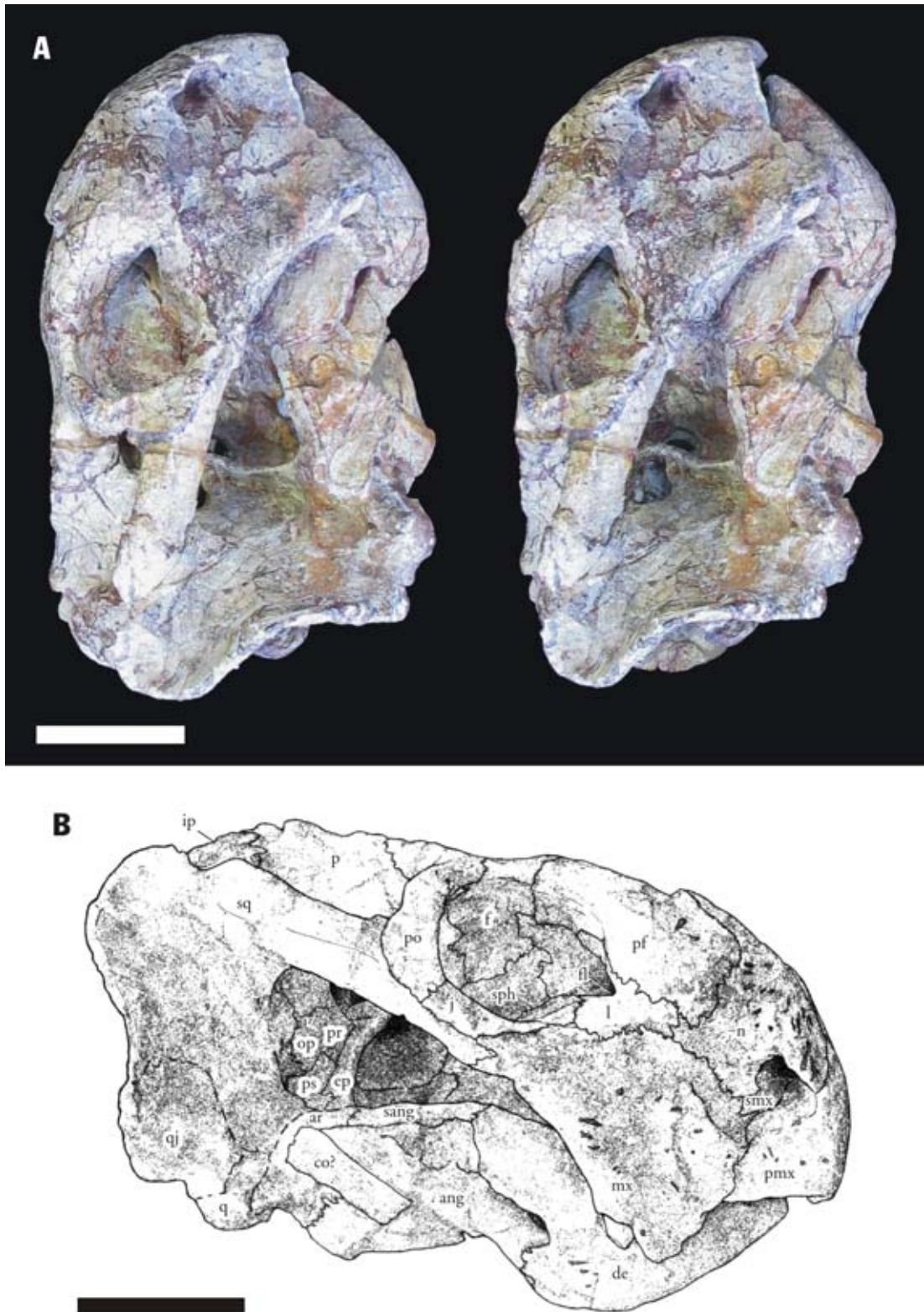
Em vista lateral (Figs. 17 e 18), o rostro de *Dinodontosaurus* apresenta-se ligeiramente recurvado ventralmente. Nas formas juvenis, essa característica é menos expressiva que nos adultos (Figs. 14, *C* e *D* e 15, *C* e *D*), embora UFRGS PV0112T apresente o rostro mais voltado ventralmente que os demais espécimes juvenis.

A pré-maxila irá fazer contato dorsalmente com o nasal (que ainda é bem visível, em vista lateral), e abaixo da abertura da narina externa encontra a septomaxila e a maxila. A sutura da pré-maxila com a maxila se dá em direção vertical, ventralmente à septomaxila, passando a se desenvolver na forma de um arco, até encontrar a borda anterior do processo caniniforme. A maxila é um osso expressivo, que ainda irá contatar dorsalmente o nasal e o lacrimal e póstero-dorsalmente o jugal e esquamossal, enquanto, ventralmente, se desenvolve em um processo caniniforme. As superfícies externas da pré-maxila e do processo caniniforme da maxila, assim como as internas, são recobertos por *foramina* nutrientes, sugerindo os limites da ranfoteca.

Ainda em vista lateral, Cox (1965), mesmo lidando com materiais deformados e expandidos diageneticamente, descreve a ocorrência de uma crista ao longo da pré-maxila e maxila, que se desenvolve a partir da margem anterior da abertura nasal, se reduzindo até desaparecer em uma porção média da maxila. Essa característica é associada a um recesso medial da abertura da narina externa, peculiar a alguns dicinodontes. King & Cluver (1991) comentam sobre feição similar em *Lystrosaurus*, contornando uma depressão em formato de “pêra”, também observada sutilmente em *Oudenodon* e *Dicynodon*.

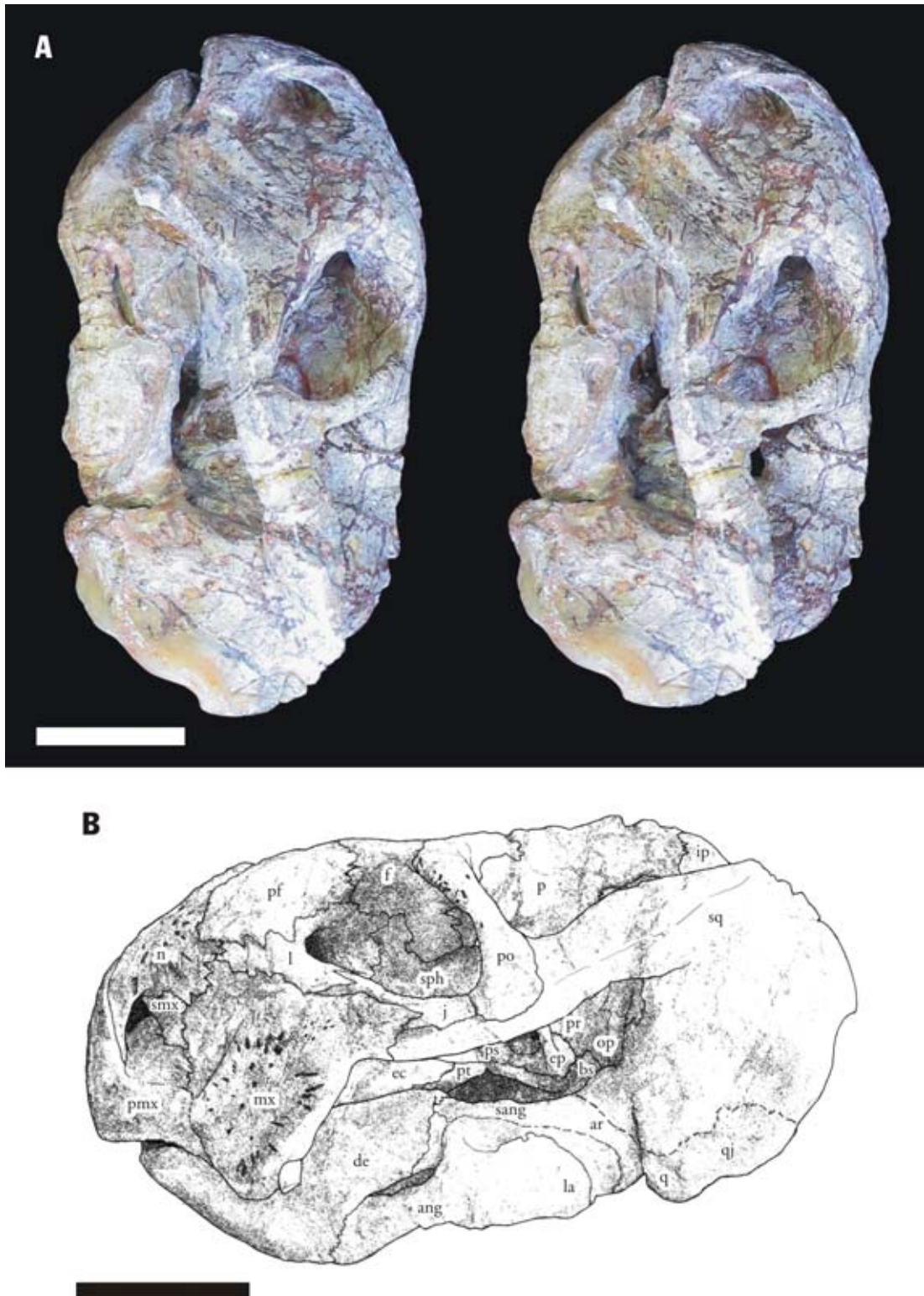
Essa feição é observada na maioria dos crânios de *Dinodontosaurus* estudados (só não sendo nítida naqueles demasiadamente deformados ou expandidos). Talvez um dos motivos para que King & Cluver (1991) não mencionem *Dinodontosaurus* se deva às figurações para esse gênero apresentadas por diversos autores, a partir de crânios deformados, que não destacam as similaridades dessa depressão para com outros dicinodontes. Dos gêneros mencionados por esses autores, *Lystrosaurus* parece apresentar mais nitidamente a estrutura, e, nas palavras de King & Cluver (1991), parece ser “*an exaggeration of a morphology found to some extent in other genera*”. No entanto, pelo que é possível notar em *Dinodontosaurus*, é possível afirmar que a condição apresentada por *Lystrosaurus* é análoga, se encontrando apenas ântero-posteriormente comprimida, devido à extrema redução rostral apresentada por esse gênero. Enquanto que, nesse último, a crista se encerra ventralmente com uma borda angular fechada, não ultrapassando 45° (Figs. 19, *A*), em *Dinodontosaurus* esse mesmo ângulo facilmente excede os 90°, sendo observado tanto nas formas juvenis quanto em adultos (Figs. 19, *B* e *C*). Tal feição pode estar de fato presente em outros dicinodontes, mas ainda requer averiguação. Muita atenção foi dada a esse particular, pois se corretamente identificada, a mesma pode ser utilizada como caráter para análises filogenéticas e sua identificação é menos equívoca do que medições de proporções e ângulos cranianos, frequentemente utilizadas, mas que podem estar

amplamente afetadas por deformação; e também porque essa feição foi alvo de diversas discussões sobre a morfologia facial de alguns dicinodontes e seus hábitos em vida, em particular para *Lystrosaurus*.



**Fig. 17.** – Vista lateral direita do crânio de UFRGS/PV0113T, como preservado: *A*, estereopar; *B*, desenho esquemático. Escala = 5cm.

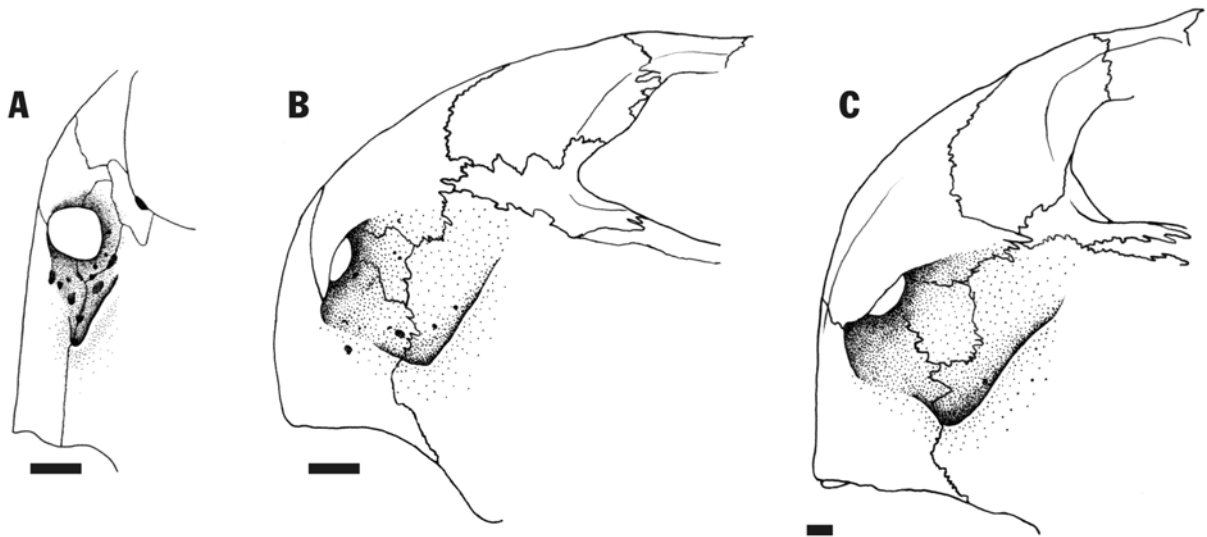




**Fig. 18.** – Vista lateral esquerda do crânio de UFRGS/PV0113T, como preservado: *A*, estereopar; *B*, desenho esquemático. Escala = 5cm.

As presas caniniformes são observadas em maior ou menor extensão em todos os espécimes juvenis. Elas apresentam formato cônico, são ligeiramente recurvadas para trás e não chegam a alcançar um centímetro de comprimento nos maiores exemplares. Elas despontam na margem posterior do processo caniniforme

da maxila, onde provavelmente terminava a extensão da ranfoteca. Desenvolvendo-se na borda posterior do processo caniniforme, dorsalmente à presa, ocorre uma depressão rasa vertical que poderia sustentar algum tipo de tecido mole, não preservado. Cox (1968) apresenta o corte longitudinal de uma presa de um indivíduo adulto, onde é possível observar o zoneamento de camadas de dentina na presa, indicando seu crescimento contínuo durante o desenvolvimento do animal.



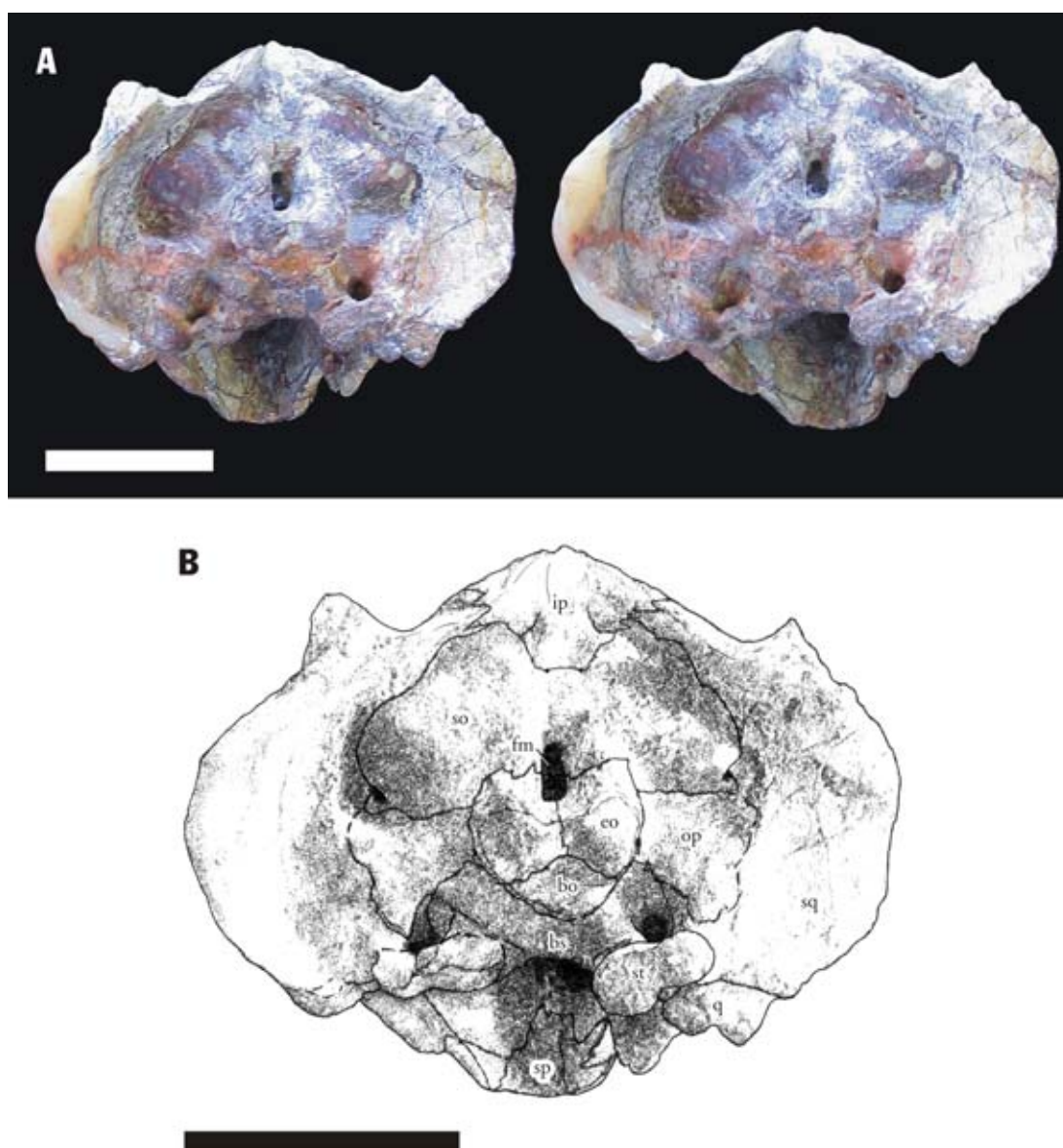
**Fig. 19.** – Região rostral do crânio de alguns dicinodontes, em vista lateral, destacando a presença de cristas entre a pré-maxila e a maxila, ventrais ao recesso da narina externa: *A*, crânio de um indivíduo adulto do gênero *Lystrosaurus*; *B*, crânio de um indivíduo juvenil de *Dinodontosaurus*; *C*, crânio de um indivíduo adulto desse mesmo gênero. Essa feição pode ser mais conspícua entre os dicinodontes do que se tem registrado. Escala = 1cm.

Os lacrimais compõem a borda anterior da órbita. São geralmente pouco expressivos, se estendendo quase até a septomaxila, embora nenhum tenha sido observado em contato com ela, mas sua configuração exata varia ligeiramente entre os espécimes juvenis, com alguns se apresentando mais curtos dorso-ventralmente, enquanto outros se mostram mais curtos ântero-posteriormente. Acima deles, os pré-frontais são bem desenvolvidos, compondo a borda ântero-dorsal da órbita. Abaixo, os jugais participam da borda ventral da órbita. Tanto lacrimais como pré-frontais se encontram no contato posterior do osso nasal.

Os pós-orbitais compõem toda a borda posterior da órbita, fazendo contato com o arco zigomático ventralmente, suturando-se aos ossos jugal e esquamosal. Os esquamosais compõem a maior parte do arco zigomático, fazendo contato anteriormente com a maxila e o jugal, e posteriormente apresentam uma considerável expansão látero-ventral, perfazendo o suspensório. Os quadrados e quadrado-jugais estão freqüentemente ausentes nos crânios em que a mandíbula também não se encontra preservada, tanto em juvenis como adultos, sugerindo uma ligação frouxa com a placa suspensória do esquamosal, ligação que pode ter papel significativo na amplificação de sinais sonoros. Nos espécimes em que estão preservados (*e.g.*, 861/101), eles se apresentam unidos, e o quadrado-jugal compõe uma ampla lâmina ântero-ventral.

Medialmente ao arco zigomático se observa a parede lateral da caixa craniana. A sutura ventral dos parietais não é nítida em nenhum dos espécimes observados. Abaixo deles, o pró-ótico e o opistótico estão

aparentemente fusionados, formando um periótico. Na lateral, o entalhe por onde o nervo trigêmeo e a veia *capitis lateralis* partem da caixa craniana é aproximadamente localizado, ântero-dorsal ao periótico e posterior ao epipterigóide, ainda que a pila antótica não se desenvolva como uma estrutura em bastão, como ocorre com algumas formas de dicinodontes basais (embora não se possa descartar totalmente a possibilidade dela ter sido obliterada pela preparação). O epipterigóide é robusto, embora mal preservado, e parece exibir uma ampla área articular com o pterigóide, como uma base horizontal que diverge anteriormente da haste vertical. Ele limita anteriormente o entalhe para o nervo trigêmeo.



**Fig. 20.** – Vista occipital do crânio de UFRGS/PV0113T, como preservado: *A*, estereopar; *B*, desenho esquemático. Escala = 5cm.

Em vista occipital (Fig. 20), a crista sagital se encontra um pouco mais elevada do que o limite posterior dos arcos zigomáticos. O interparietal abrange ampla área, se estendendo lateralmente até a

metade do comprimento da barra posterior da fenestra temporal, e ventralmente faz contato com o supra-occipital.

A porção média da placa occipital é composta principalmente pelo supra-occipital, que se expande lateralmente, fazendo contato com os esquamosais. Ele encerra o forame magno, que é lateralmente comprimido, apresentando-se como uma fenda elíptica.

Ventralmente ao supra-occipital, nas laterais, surgem os perióticos no occiput. O processo paroccipital do periótico apresenta lateralmente, próximo ao contato com os esquamosais, um nítido processo timpânico.

Em UFRGS/PV113T, o côndilo occipital foi danificado, durante a preparação, para permitir a separação do crânio do resto do esqueleto. Embora se apresente ligeiramente partido em dois côndilos, ele foi provavelmente “esculpido” na porção remanescente do côndilo durante a preparação do crânio. No exemplar adulto 376/99 (Figs. 14, *E* e 15, *E*), o côndilo é tripartido, embora os dois elementos dorsais (exoccipitais) se destaquem, dando-lhe um aspecto funcional de côndilo duplo, e são claramente observáveis as suturas entre esses e o elemento ventral (basioccipital). Esse exemplar também auxiliará na descrição de outros detalhes do basicrânio e palato (Figs. 14, *F* e 15, *F*), que são pouco expostos nos indivíduos juvenis, uma vez que, na maioria deles, se optou por manter a mandíbula associada ao crânio (Fig. 21).

Em vista ventral, observa-se o palato secundário, que é formado principalmente pela extensão palatal da pré-maxila. Duas cristas partem aproximadamente posteriores às endentações da pré-maxila, e se encontram em uma única crista medial, que se prolonga até a borda anterior das coanas.

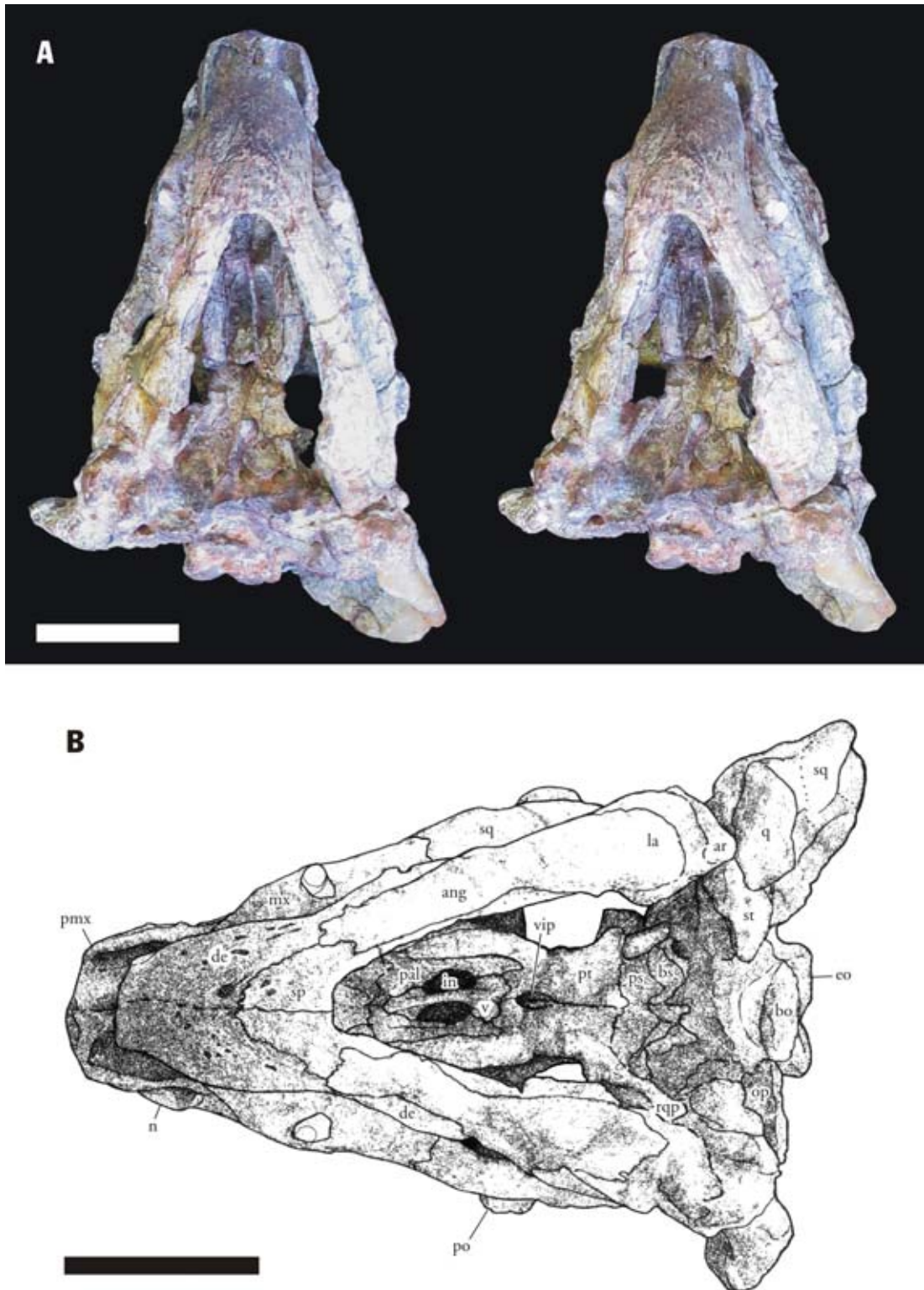
A má preservação do palato nos espécimes estudados não permite identificar com segurança as áreas recobertas por *foramina*, que poderiam indicar os limites posteriores da ranfoteca no palato. Tais áreas são aparentes ao menos na superfície da pré-maxila e na maxila e parecem estar restritas à porção anterior dos processos caniniformes.

O ectopterigóide se desenvolve dorso-lateralmente, ao final dos processos caniniformes, enquanto os palatinos ocorrem medialmente e compõem as margens látero-posteriores das coanas. O vômer limita anteriormente a vacuidade interpterigóide.

Os pterigóides são longos, se estendendo desde a margem posterior dos processos caniniformes até a região posterior do crânio. Os ramos quadrados dos pterigóides são delgados e divergem formando um ângulo de cerca de 80°.

Em vista palatal, o basisfenóide apresenta largo processo parasfenóide (que é observado também em vista lateral, acima dos pterigóides, e à frente do periótico). O contato anterior do basisfenóide com os pterigóides não é nítido, mas são observados os *foramina* para as carótidas internas, próximos à constrição média dos pterigóides. O estapédio não é bem preservado em nenhum dos espécimes estudados, e na maioria dos casos está ausente. Sua forma geral pode ser observada em UFRGS/PV0113T, além de ser inferida pelo que se conhece dos *tubera fenestra ovalis* e da base dos quadrados, indicando ser um osso bastante robusto. Cox (1965, p. 59) o descreve como “*of normal dicynodont structure*”.





**Fig. 21.** – Vista ventral do crânio de UFRGS/PV0113T, como preservado: *A*, estereopar; *B*, desenho esquemático. Escala = 5cm.

Algumas informações complementares foram obtidas a partir de um dos crânios de indivíduos adultos do MGB, 861/101. Esse crânio se encontrava próximo à superfície e, segundo consta, foi danificado por maquinário agrícola. Sua quebra acidental permitiu a preparação interna de áreas normalmente

inacessíveis, revelando parte da estrutura interna, especialmente das cavidades nasal e encefálica. Embora não se ressaltem muitos detalhes quanto a suturas e *foramina*, devido à qualidade não muito boa de sua preservação, observa-se a presença de uma cavidade que se estende desde a maxila até o início da barra infra-orbital, na qual protrude a raiz da presa caniniforme. Essa cavidade maxilo-jugal foi chamada por Watson<sup>33</sup> (*apud* King 1981) e Cluver (1971) de antro maxilar, embora seja duvidoso que tal estrutura seja homóloga ao antro maxilar dos mamíferos (King, 1981). Cluver (1971) observa que essa cavidade não está apenas relacionada com o alojamento da presa caniniforme, pois, embora nem sempre as cavidades estejam presentes, elas podem ocorrer igualmente em formas sem presas, cujos processos caniniformes são desenvolvidos, como observado no crânio parcial UFRGS/PV0147T, atribuído ao gênero *Jachaleria*.

Quanto à mandíbula, essa se encontra bem preservada apenas nas formas juvenis, sendo a porção anterior, do dentário, a que normalmente se encontra em melhor estado. O dentário, como a pré-maxila, também termina anteriormente com um par de endentações, que acompanham os sulcos principais no palato, ao longo de sua crista medial. Lateralmente, a margem anterior apresenta uma série de *foramina* nutrientes que devem corresponder aproximadamente à extensão da ranfoteca. Esses *foramina* se estendem, dorsalmente, até a área acima da fenestra mandibular. A sínfise é robusta, e o esplenial participa dela ventro-medialmente. As relações entre os outros ossos da mandíbula não são claras em nenhum espécime, tendo sido utilizadas as reconstruções de Cox (1965) e comparações com outros gêneros para se esclarecer os contornos de sua região posterior.

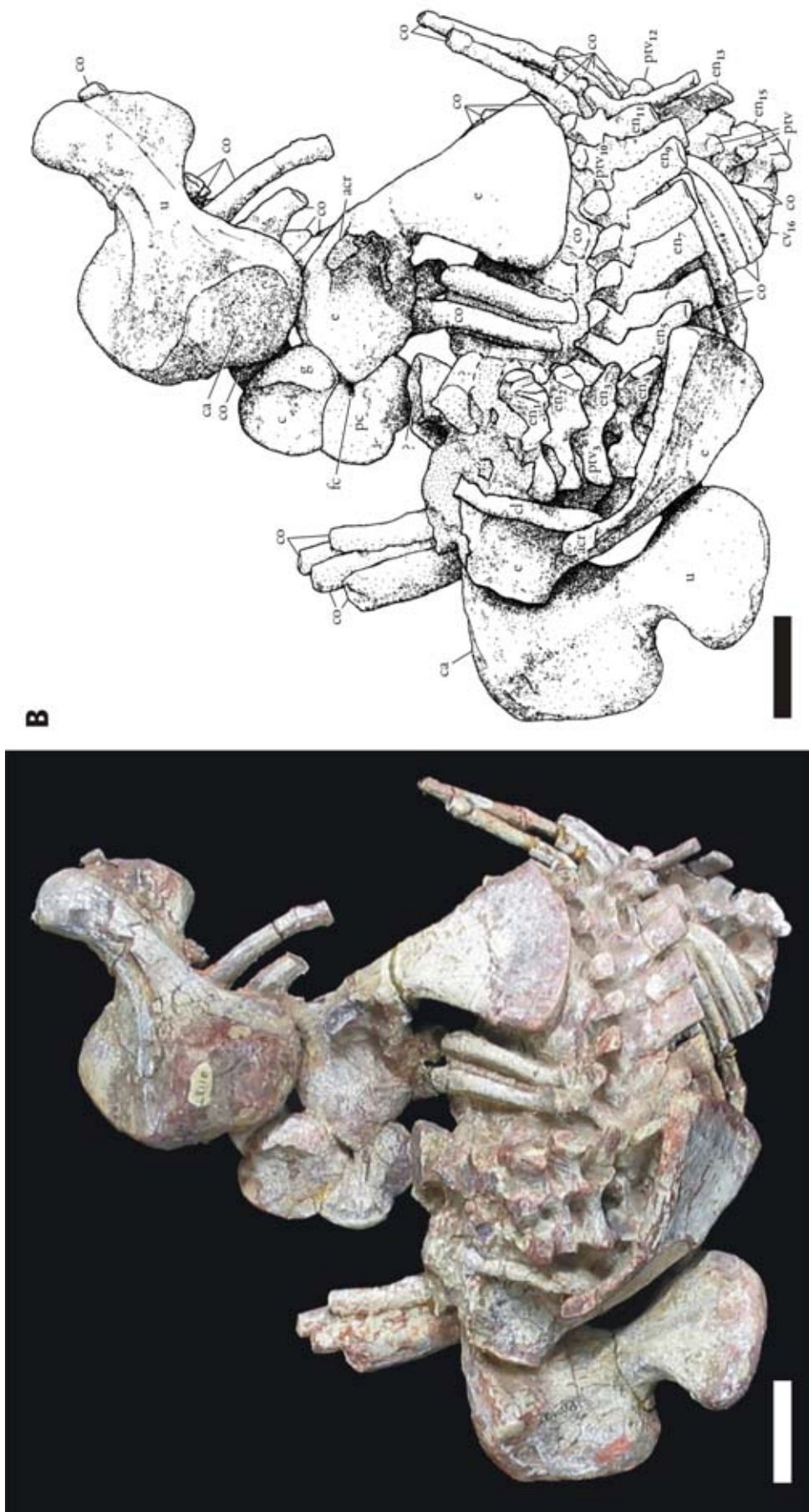
### 3.2. Esqueleto axial pós-craniano

No esqueleto axial, poucas diferenças são notáveis entre os diferentes estágios ontogenéticos. Nos indivíduos juvenis, se destaca que, nas vértebras, o arco neural apresenta-se como um elemento independente, pouco fusionado aos centros vertebrais. Nos adultos, essa fusão é considerável, embora seja ainda possível notar a linha de sutura em diversos espécimes.

No exemplar juvenil UFRGS/PV0113T são contadas, pela observação dos espinhos neurais, pelo menos 22 vértebras pré-sacrais, 6 sacrais, e 11 caudais preservadas. A coluna vertebral está preservada em três segmentos articulados, o primeiro abrangendo a região cervical e a porção anterior da seqüência dorsal (Figs. 22 e 23), o segundo incluindo apenas quatro centros vertebrais e arcos neurais associados do final da seqüência dorsal (Fig. 24), e o terceiro incluindo as duas últimas vértebras pré-sacrais, todas as sacrais e as caudais (Fig. 25). Os centros vertebrais são todos anficélicos e arredondados.

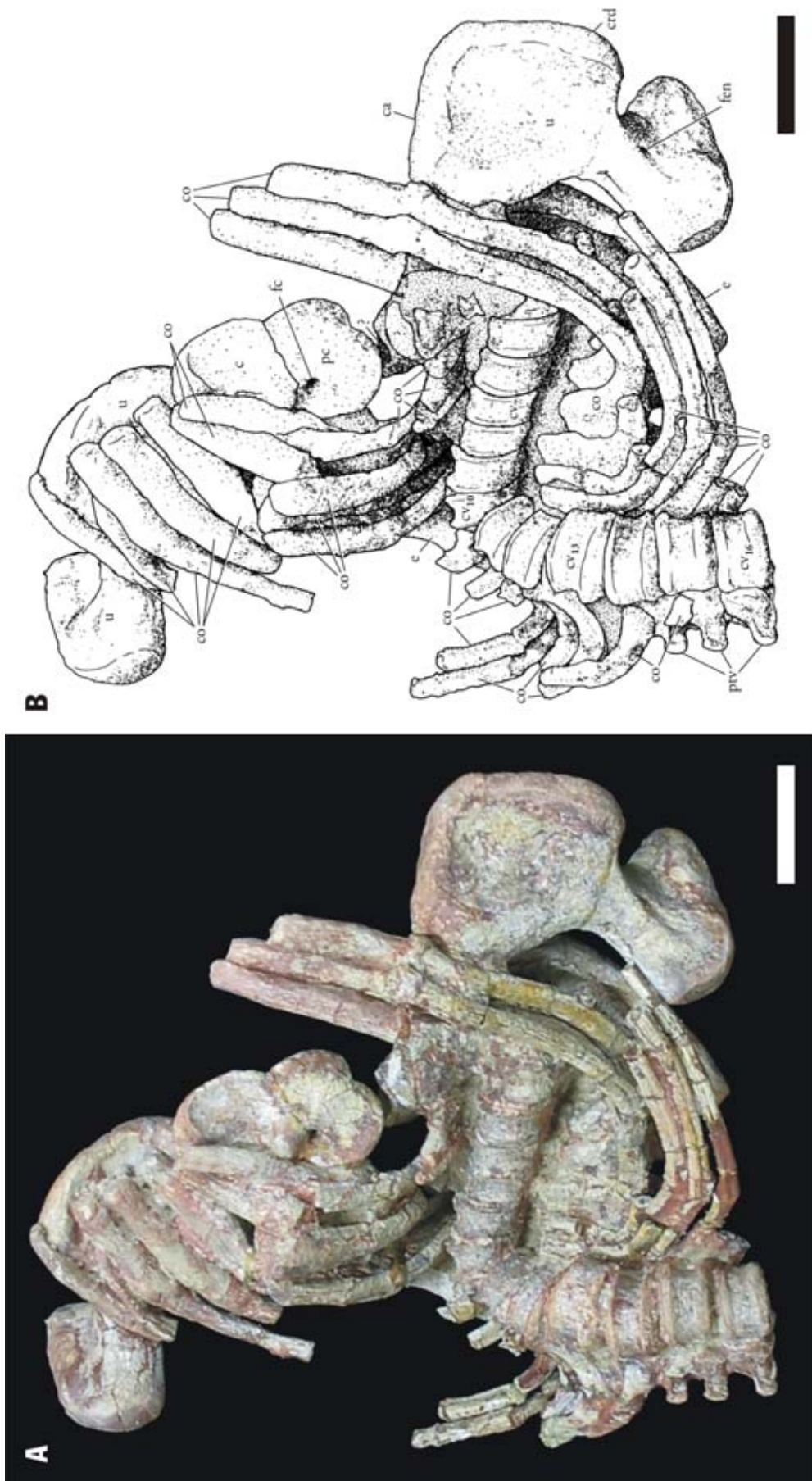
Nesse espécime, observações na região cervical não são muito claras, pois ela ainda apresenta muito sedimento consolidado ao redor dos ossos, além de ter sido danificada para a preparação total do crânio. O sedimento não poderia ser retirado sem comprometer mais a estrutura e a articulação do esqueleto, tal como preservado. Os dois primeiros espinhos neurais preservados parecem expandidos lateralmente (Fig. 22) (isso também é aparente no primeiro espinho preservado em UFRGS/PV0115T), sendo o primeiro o

<sup>33</sup> WATSON, D. M. S. 1960. The anomodont skeleton. *Transactions of the Zoological Society of London*, **29**: 131-208.

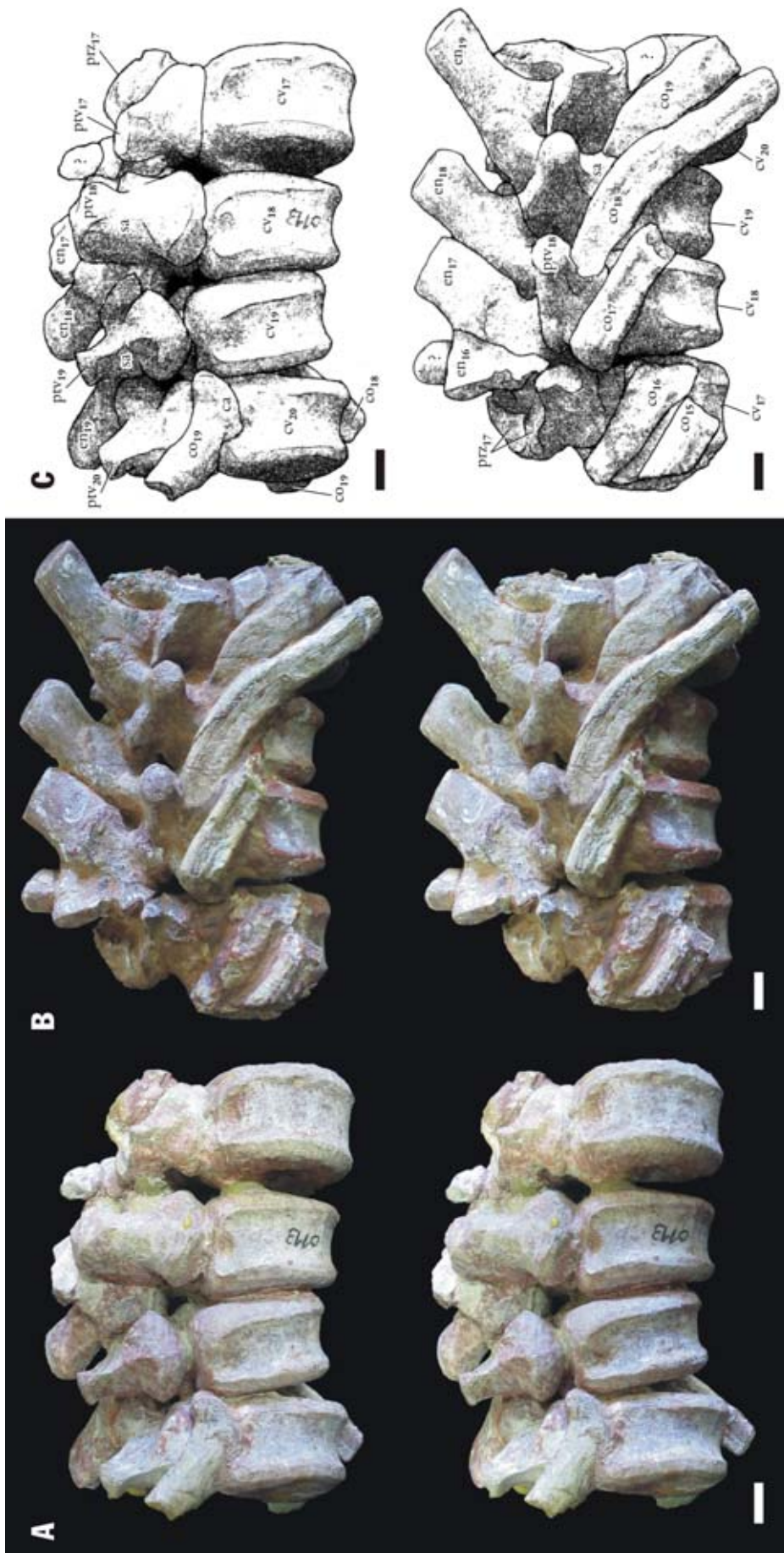


**Fig. 22.** – Detalhe do segmento anterior do pós-crânio de UFRGS/PV0113T, em vista aproximadamente dorsal, apresentando a seqüência de vértebras desde a primeira (possivelmente danificada e ainda incrustada por sedimento) até a décima sétima: *A*, fotografia do espécime; *B*, desenho esquemático. Alguns elementos do esqueleto axial estão numerados, de acordo com os espinhos neurais observados. Escala = 5cm.



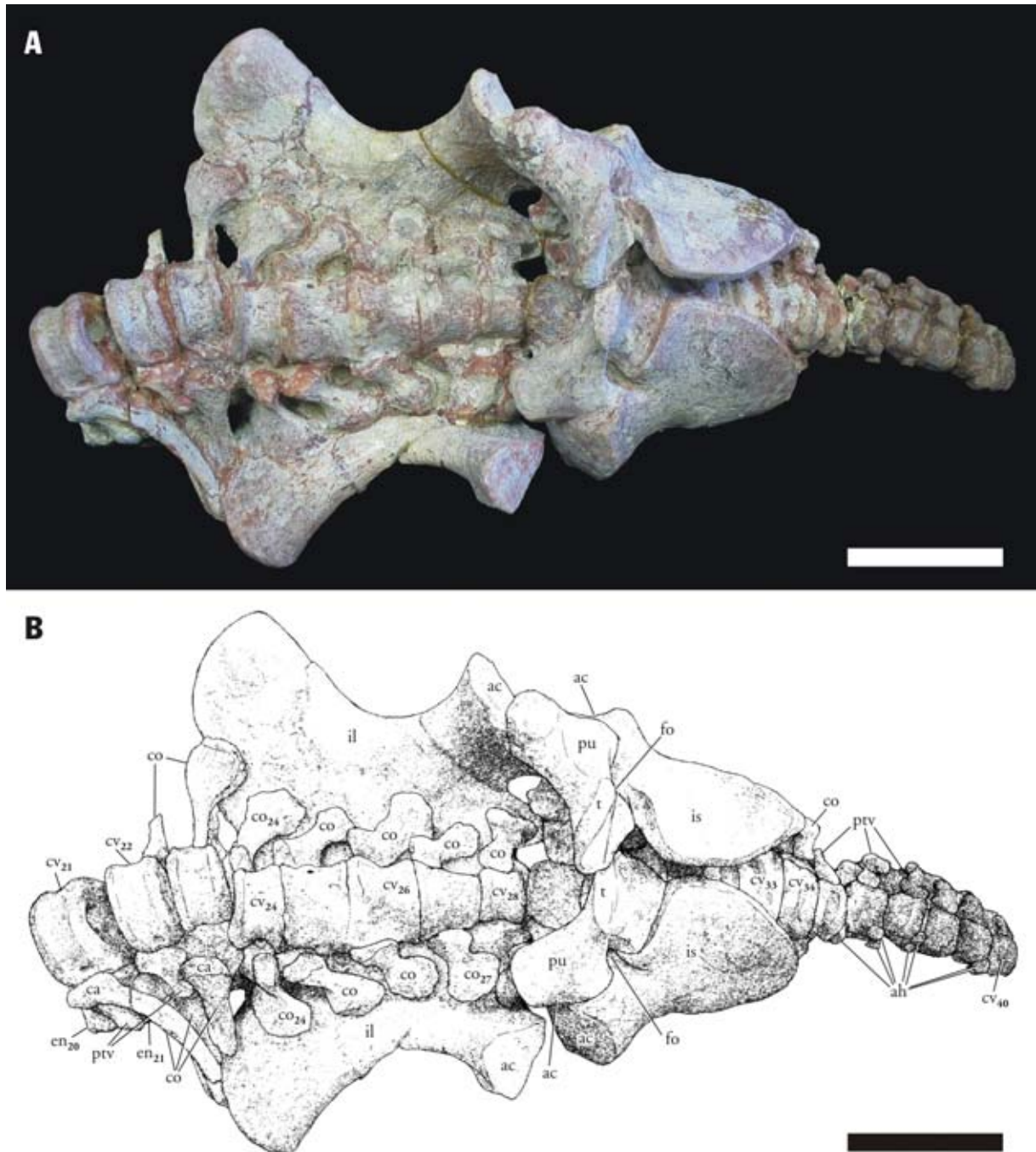


**Fig. 23.** – Detalhe do segmento anterior do pós-crânio de UFRGS/PV0113T, em vista aproximadamente ventral, apresentando a seqüência desde a primeira até a décima sétima vértebras: *A*, fotografia do espécime; *B*, desenho esquemático. Alguns elementos do esqueleto axial estão numerados, de acordo com os espinhos neurais observados. Escala = 5cm.



**Fig. 24.** – Detalhe do segmento médio do pós-crânio de UFRGS/PV0113T, apresentando a sequência de vértebras da décima sétima à vigésima, de acordo com o número de espinhos neurais observados: *A*, estereopor em vista aproximadamente lateral direita; *B*, estereopor em vista aproximadamente lateral esquerda; *C*, desenhos esquemáticos nas vistas laterais direita (acima) e esquerda (abaixo). Os elementos estão numerados de acordo com número total de espinhos neurais observados em toda a coluna. Escala = 5cm.





**Fig. 25.** – Detalhe do segmento posterior do pós-crânio de UFRGS/PV0113T, apresentando a seqüência de vértebras da vigésima primeira pré-sacral até a última vértebra caudal preservada, em vista aproximadamente ventral: *A*, fotografia do espécime; *B*, desenho esquemático. Elementos numerados de acordo com o total de espinhos neurais. Escala = 5cm.

mais largo e ainda apresentando um sulco medial no dorso do espinho. O terceiro espinho neural preservado, por outro lado, é bastante estreito ântero-posteriormente. Os demais espinhos das vértebras pré-sacrais apresentam dimensões aproximadamente constantes.

O alargamento que ocorre nos dois primeiros espinhos de UFRGS/PV0113T não é observado nos outros esqueletos que possuem a seção cervical. Alguns detalhes da porção anterior da coluna podem ser

observados em UFRGS/PV0117T e UFRGS/PV0119T. Nesses espécimes, o pleurocentro do atlas está exposto, compondo o processo odontóide do eixo, mas está ausente o intercentro. O pleurocentro do atlas apresenta, anteriormente, dois recessos látero-ventrais, além de uma concavidade notocordal ao centro. Tanto UFRGS/PV0117T quanto UFRGS/PV0119T apresentam provavelmente as duas metades do arco neural do atlas preservadas, embora o estado de preservação desses elementos não permita uma conclusão definitiva. Cox (1965) descreve situação similar em um exemplar adulto, identificando esses elementos como “costelas atlânticas”.

Em UFRGS/PV0117T, o arco neural do eixo também não se encontra preservado, expondo as pré-zigapófises da terceira vértebra. O espinho neural dessa vértebra é estreito tanto ântero-posteriormente como lateralmente. Em UFRGS/PV0113T o terceiro espinho neural apresenta morfologia similar ao do exemplar UFRGS/PV0117T, sugerindo que a porção anterior da coluna do primeiro espécime se encontra completa. O primeiro espinho observado em UFRGS/PV0113T pode representar a união dos arcos do atlas, que se deslocaram durante a fossilização. Essa observação implicaria que nesse espécime havia apenas 22 vértebras pré-sacrais. Embora essa seja uma possibilidade real, devem ser feitas algumas considerações. Primeiro, há espaço suficiente para mais uma vértebra antes do primeiro arco neural observado, até esse se encontrar com o côndilo occipital. Entretanto, essa área está bastante danificada. Além disso, nessa área há ainda fragmentos ósseos emergindo na matriz, que sugerem alguns elementos de uma vértebra, incluindo o que parece ser o processo transversal de uma das metades do arco neural do atlas.

O número exato de vértebras pré-sacrais em dicinodontes é de difícil resolução em muitos casos. Pearson (1924a) assumiu 25 vértebras para sua reconstrução esquelética de *Kannemeyeria*, embora não tivesse evidências diretas; ela apresenta alguns dados de outros autores (p. 839) em que o número de vértebras pré-sacrais para algumas espécies de dicinodontes já foram propostos entre 25 e 27. Cox (1965) admite 23 ou 24 vértebras para *Dinodontosaurus*.

A observação dos outros espécimes juvenis parece ser pouco elucidativa, assim como com os espécimes adultos. Na maior parte dos casos, a seqüência de vértebras só pode ser contada a partir das sacrais, em direção anterior, e a região cervical ou está danificada, ou não pôde ser completamente preparada, ou simplesmente não foi preservada.

Apenas UFRGS/PV0117T e UFRGS/PV0119T possuem informações adicionais, sendo que esse último apresenta seguramente 23 vértebras pré-sacrais, de modo que será admitida essa configuração para a reconstrução do esqueleto completo que será efetuada no presente trabalho. Esse espécime apresenta o pleurocentro do atlas e o espinho neural do eixo, embora todo o conjunto dos primeiros arcos neurais não se encontre bem preservado. O espinho do eixo não apresenta alargamento transversal, mas é mais baixo e amplo ântero-posteriormente, com um formato aproximadamente triangular. Os dois espinhos subsequentes são mais altos, estreitos ântero-posteriormente e ligeiramente mais verticalizados que os demais.

A situação de UFRGS/PV0113T ainda é inconclusiva, talvez podendo ser definitivamente solucionada com análises tomográficas, embora os materiais que compõem a rocha e o fóssil, atualmente, possam não

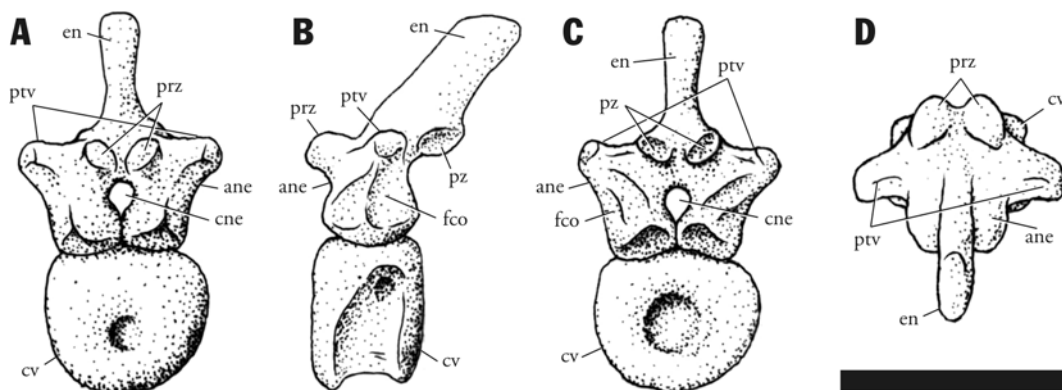
apresentar contraste de densidades suficiente para a utilização dessa metodologia. Entretanto, se for admitido a esse espécime o número de pré-sacrais observado em UFRGS/PV0119T, o primeiro espinho neural observado, que de fato é mais baixo e longo que os espinhos subseqüentes, deve corresponder à segunda vértebra cervical. A configuração mais larga dos dois primeiros espinhos poderia ser apenas um artefato tafonômico, ou ainda estar relacionada com patologias, ou deve-se à preparação do material. O posicionamento mais posterior do espinho mais esguio, na quarta vértebra, enquanto que, em algumas formas, ele está presente na terceira vértebra, poderia representar uma variabilidade morfológica desse aspecto.

Levando em consideração apenas as vértebras visíveis a partir dos arcos neurais, UFRGS/PV0113T apresenta, nos processos transversos das seis primeiras, uma faceta dorsal curta e arredondada para articulação das costelas, enquanto na sétima os processos transversos apresentam uma expansão dorso-ventral, embora esguia ântero-posteriormente. Isso sugere que a sétima vértebra já apresenta a união de ambas as apófises em uma ampla sinapófise, embora não seja possível observar diretamente os centros vertebrais. Em UFRGS/PV0117T parecem ocorrer parapófises da segunda à sexta vértebras, ao menos, enquanto que em UFRGS/PV0119T ocorrem parapófises seguramente da segunda à quinta vértebras, mas da sexta em diante parece haver a presença apenas de uma sinapófise. As diapófises dirigem-se cada vez mais dorsalmente ao se seguir posteriormente na coluna. As sinapófises da sexta e sétima vértebras, nesse último espécime, apresentam ainda a borda dorsal mais larga e arredondada, enquanto a oitava é mais estreita ântero-posteriormente. A sinapófise da nona vértebra também é alta e esguia, mas, da décima vértebra em diante, a sinapófise apresenta-se cada vez menor, reduzindo-se a uma pequena faceta côncava, restrita aos arcos neurais e localizada logo abaixo da terminação do processo transversos. Essa terminação se apresenta arredondada, talvez ligeiramente paquiestótica. Os processos transversos são mais largos na seção anterior da coluna, diminuindo consideravelmente de largura a partir da oitava vértebra.

A observação da morfologia das zigapófises é prejudicada pelo fato dos materiais ainda se encontrarem articulados em grande extensão, como também pode ter sido comprometida por fatores tafonômicos, pois sua orientação pode ser alterada por deformação. As zigapófises na região cervical parecem formar um ângulo próximo a 30° com o eixo da coluna, pelo que é observado em UFRGS/PV0119T, mas a maioria das zigapófises das vértebras dorsais parece seguir com um ângulo menor. A configuração das zigapófises das vértebras dorsais está particularmente exposta no segundo segmento articulado da coluna de UFRGS/PV0113T (Fig. 26), que compreende da décima oitava à vigésima primeira vértebras (considerando um total de 23 pré-sacrais). Na porção anterior, o espinho neural da décima sétima vértebra se encontra parcialmente ligado, mas sua base não foi preservada, exibindo as pré-zigapófises da primeira vértebra do segmento. Essas se apresentam quase paralelas em relação ao eixo da coluna (com um ângulo próximo a 5° em relação ao eixo da coluna), mas são voltadas medialmente, formando uma superfície aproximadamente côncava para o suporte das pós-zigapófises da vértebra anterior. Huene (1990) descreve vértebras, atribuídas ao gênero *Stableckeria*, cujas zigapófises apresentam articulações voltadas lateral e medialmente, quase verticais, o que impossibilitaria de fato qualquer ondulação lateral da coluna. Walter



(1986) também descreve situação provavelmente semelhante para *Dinodontosaurus*. Talvez sejam casos de deformação, pois esse tipo de articulação não foi observado em nenhum dos espécimes de *Dinodontosaurus* estudados.



**Fig. 26.** – Configuração de uma vértebra dorsal (baseada na décima nona vértebra pré-sacral observada em UFRGS/PV0113T): *A*, vista anterior; *B*, vista lateral esquerda; *C*, vista posterior; *D*, vista dorsal. Escala = 5cm.

Na cintura pélvica, seis vértebras fazem contato com o ílio. Portanto, ao contrário do que foi descrito por Cox (1965), parece existir uma vértebra sacral a mais, embora em UFRGS/PV0113T apenas as cinco últimas ocorram alinhadas, sugerindo uma fusão entre elas<sup>34</sup> (*vide* Fig. 25). Contrapondo essa situação, Fröbisch (2003) sugere que, em *Tetragonias*, ocorrem sete vértebras fusionadas na região sacral, mas apenas cinco deveriam de fato fazer contato com o ílio, sendo que as duas últimas representavam vértebras caudais.

O número de vértebras caudais também é maior do que o reportado anteriormente (Cox, 1965, enumera 14). Em UFRGS/PV0112T há 17 vértebras caudais preservadas, sendo que a última vértebra, bastante pequena, ainda apresenta a face posterior levemente côncava, com bordas nítidas, sugerindo que poderia haver pelo menos mais uma vértebra, que se perdeu. Os arcos neurais se apresentam preservados ao menos até a décima primeira vértebra caudal, sendo, nas três primeiras, semelhante às demais vértebras dorsais, contudo apresentando o espinho neural mais baixo e inclinado posteriormente. Nas vértebras subsequentes, as pré-zigapófises se modificam, tornando-se mais verticalizadas látero-medialmente, envolvendo lateralmente o espinho neural da vértebra anterior. Após a décima primeira vértebra, só são conhecidos os centros, que ainda se apresentam curtos ântero-posteriormente, como pequenos cilindros; os arcos neurais podem ter sido totalmente suprimidos. Hipapófises são observadas seguramente apenas da quinta à décima primeira vértebras caudais.

As costelas se encontram parcialmente preservadas em UFRGS/PV0113T, estando melhor representadas na metade anterior da seqüência dorsal. O esqueleto UFRGS/PV0115T possui a seqüência de costelas mais completa. Em ambos, as costelas cervicais são observadas apenas parcialmente, por ainda estarem recobertas por sedimento. Cox (1965) sugere que, embora o atlas seja pouco conhecido em

<sup>34</sup> Admitindo-se que a última das vértebras pré-sacrais de Cox (1965) era a primeira sacral, como considerado aqui, é importante salientar que, ao observar entre 22 ou 23 pré-sacrais, chegamos exatamente ao mesmo número que esse autor havia apresentado (23 ou 24).

*Dinodontosaurus*, a costela atlantal pode apresentar apenas uma faceta articular para a vértebra. Em UFRGS/PV0119T, constata-se a divisão nítida de capítulo e tubérculo ao menos entre a segunda e quinta vértebras, podendo os mesmos já se encontrar unidos da sexta em diante. Isso sugere a presença de apenas cinco vértebras cervicais, mas a primeira e segunda sinapófises apresentam uma constrição medial ântero-posterior que pode indicar ainda a presença de um canal vértebro-arterial. Além disso, a quinta costela ainda é mais curta que suas sucessoras, e embora seja difícil precisar qual a primeira costela que faria contato com o esterno, é mais provável que ele se faria pela sexta ou sétima costela, indicando que o pescoço de fato não era tão reduzido.

Distalmente, as costelas são expandidas, com seção aproximadamente circular, até o décimo segundo par. Após, em sentido posterior, as costelas começam a se encurtar e a afinar distalmente, conforme se aproximam da cintura pélvica, mantendo uma seção elíptica aproximadamente por todo o seu corpo. Proximalmente, a articulação das costelas com as vértebras diminui progressivamente de tamanho até aproximadamente o décimo segundo par de costelas, quando passam a seguir com uma dimensão quase constante na seqüência dorsal, sempre compatível com o porte da apófise vertebral associada.

A morfologia da primeira costela sacral é bastante distinta da última dorsal. Ela apresenta a porção distal levemente comprimida ântero-posteriormente, mas expandida no sentido dorso-ventral, em uma estrutura com formato de gota. As costelas seguintes são mais robustas, com uma constrição na metade da haste, tornando-se progressivamente mais curtas em direção à cauda.

As primeiras costelas caudais também se apresentam bastante robustas, mas estão presentes apenas até a quinta vértebra, aproximadamente acompanhando a extensão posterior do ísquio. Elas não se apresentam totalmente fusionadas aos processos transversos, sendo que a última costela caudal, em UFRGS/PV0113T, encontra-se deslocada de sua posição. Após a quinta vértebra caudal, são observadas duas protuberâncias pareadas que devem corresponder a segmentos dos arcos hemais (hemapófises), não fundidos medialmente, presentes até a décima primeira vértebra.

As descrições do osso esterno e da interclavícula serão feitas em conjunto com a cintura escapular, no item a seguir.

### 3.3. Esqueleto apendicular

Em UFRGS/PV0113T, a cintura escapular está representada pelas escápulas, placa coracóide direita e pelo segmento proximal da clavícula esquerda. Todos os ossos longos do membro anterior estão representados, mas apenas o autopódio esquerdo apresenta alguns elementos preservados, permitindo sua análise. A cintura pélvica apresenta todos os elementos, e os membros posteriores também estão representados pelos ossos longos, mas apenas astrágalo e calcâneo esquerdos estão presentes, mas mal preservados.

Embora a cintura escapular esteja incompleta em UFRGS/PV0113T, diversas informações podem ser obtidas desse espécime. A lâmina da escápula apresenta-se alongada e recurvada, se abrindo na forma de

um leque, expandindo-se ântero-posteriormente em sua borda dorsal. Essa extremidade apresenta-se levemente convexa, com bordas nítidas, que podem indicar uma extensão cartilaginosa, como ocorre com alguns répteis modernos, ao menos em estágios juvenis. A escápula se apresenta mais estreita logo acima do processo acrômio, que se prolonga anteriormente. Abaixo do acrômio ela se expande novamente para formar a superfície de articulação para a placa coracóide e a cabeça do úmero. A porção dorsal da cavidade glenóide, na escápula, é voltada póstero-ventro-lateralmente, embora em alguns espécimes ela pareça mais ventral, provavelmente devido à deformação.

É difícil delinear o contorno do pré-coracóide e coracóide, em UFRGS/PV0113T, uma vez que eles se encontram ainda associados a outros ossos, nesse espécime. A descrição desses elementos será baseada em UFRGS/PV0114T, no qual pré-coracóide e coracóide se encontram bem preservados e estão separados do restante do esqueleto (Fig. 27). O forame coracóide se encontra, no pré-coracóide, ligeiramente afastado do contato com a escápula, e acompanha um sulco ventral raso. O comprimento do coracóide é um pouco maior que o do pré-coracóide, se estendendo posteriormente à cavidade glenóide. A porção ventral da glenóide, que se encontra na margem dorsal do coracóide, se apresenta como uma superfície levemente convexa e é voltada póstero-lateralmente.

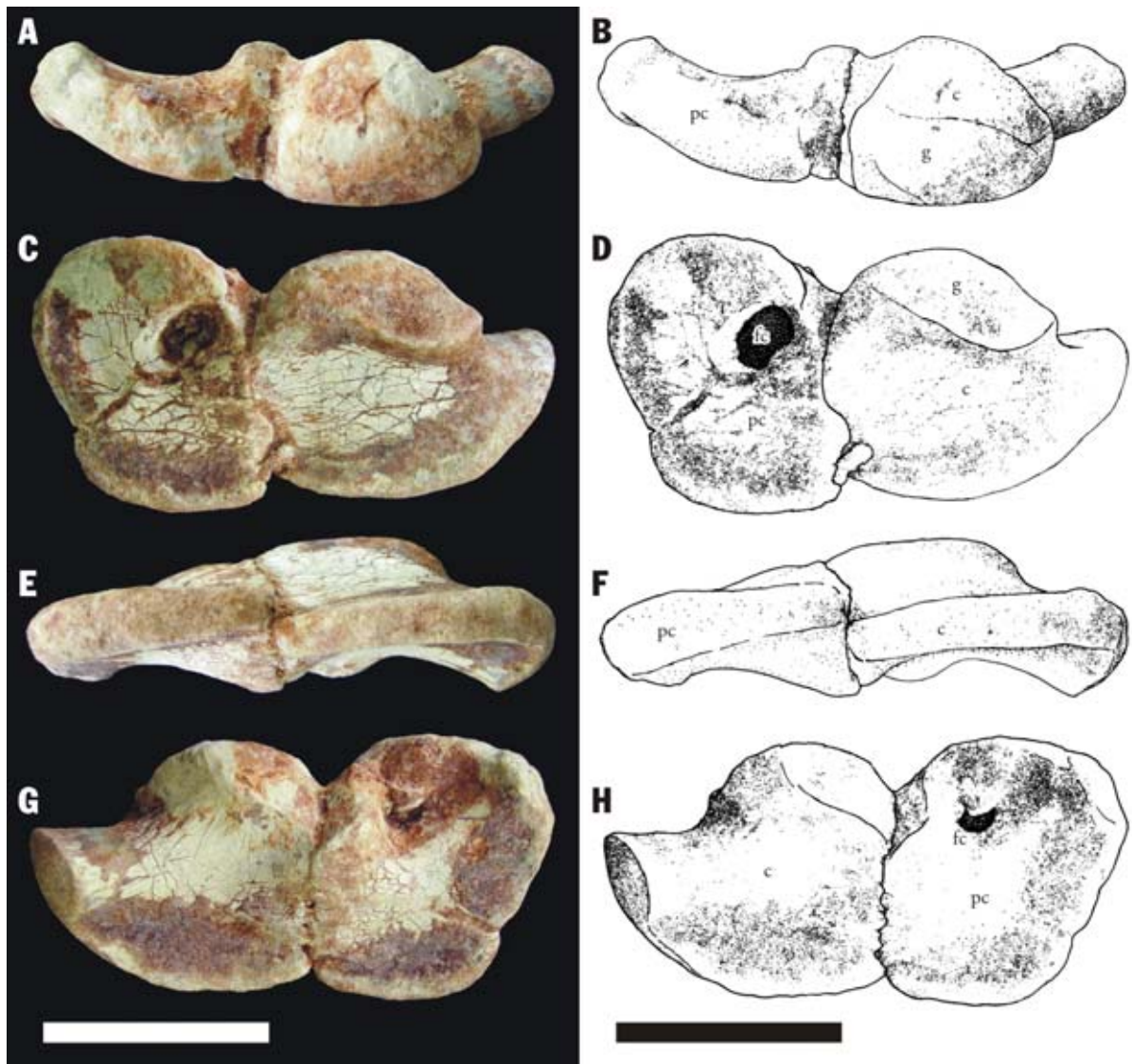
Entre todos os espécimes juvenis estudados, as clavículas estão bem preservadas em UFRGS/PV0116T, no qual elas se encontram pouco deslocadas dorsalmente em relação aos respectivos processos acrômios e ventralmente estão próximas ao esterno. Elas são longas, sinuosas, com uma pronunciada torção na metade de suas hastes e uma expansão distal para o contato com o acrômio, formando uma faceta côncava. A interclavícula, embora descrita por Cox (1965) para indivíduos adultos, não é representada nos indivíduos juvenis, a menos que esteja encoberta pelas clavículas em UFRGS/PV0116T. Se presente, ela poderia ainda não estar completamente ossificada.

O esterno também é mais nítido em UFRGS/PV0116T. Ele se apresenta como uma placa grosseiramente pentagonal, com vértices arredondados. Não é observada significativa constrição na parte posterior, e há pelo menos um par de protuberâncias esternais para articulação com as costelas, embora a face dorsal não esteja bem exposta.

O úmero (Fig. 28) é um osso robusto, cujas terminações distal e proximal apresentam uma torção de quase 90° entre si. Ambas as extremidades são bastante largas em comparação com o diâmetro na porção média da haste. Na porção proximal, a crista deltoíde é ampla e bem marcada, e se desenvolve até cerca da metade do comprimento total do osso. Sua borda proximal é um pouco mais fina que a porção ventral, e faz continuidade à cabeça do úmero. Na porção distal, um entalhe marca a presença do forame entepicondilar. Notam-se também os côndilos para articulação do rádio e ulna, embora mal preservados, e é difícil precisar a extensão de cartilagens que poderia recobri-los. Não existe crista supinadora.

O rádio (Fig. 29) é um osso colunar, de haste longa e retilínea, ligeiramente expandido transversalmente em suas epífises. As superfícies articulares são elípticas e convexas, sendo a convexidade da superfície proximal menos pronunciada.

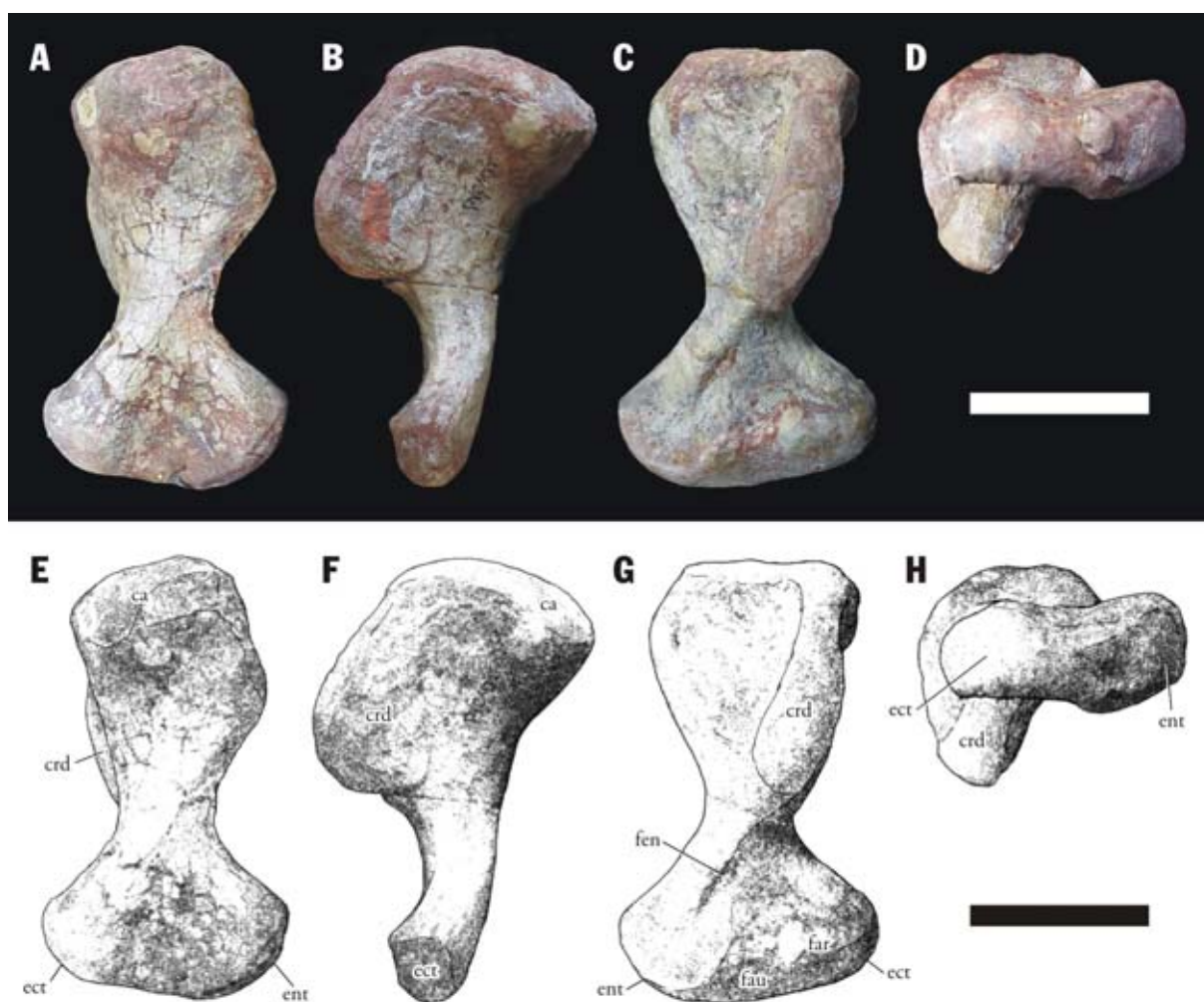
A ulna (Fig. 29) é bem desenvolvida, apresentando aproximadamente a mesma espessura do rádio em sua seção transversal média. O entalhe sigmóide ocupa pouco menos de um terço do comprimento total do osso. Não existe um processo olécrano desenvolvido nos juvenis, mas nas formas adultas (UFRGS/PV0121T) ele está presente, embora também seja curto. Nesses, o olécrano apresenta uma sutura ainda visível com o restante da ulna. Nos juvenis, a ulna termina proximalmente em uma superfície convexa que pode ter suportado um processo ainda cartilaginoso ou uma ossificação independente, ainda não fusionada com o restante da ulna, que se perdeu. Situação semelhante pode também ocorrer com as formas juvenis do gênero *Stableckeria* (Vega-Dias *et al.*, 2005).



**Fig. 27.** – Fotografias e desenhos esquemáticos dos elementos da placa corácoide esquerda de um indivíduo juvenil do gênero *Dinodontosaurus* (UFRGS/PV0114T), em vistas: *A* e *B*, dorsal; *C* e *D*, lateral; *E* e *F*, ventral; *G* e *H*, medial. Escala = 5cm.

Os autopódios se encontram totalmente preservados em UFRGS/PV0115T, do qual serão descritos (Fig. 30). São poucos os autopódios completos descritos para dicinodontes (Fröbisch, 2003). Cox (1965)

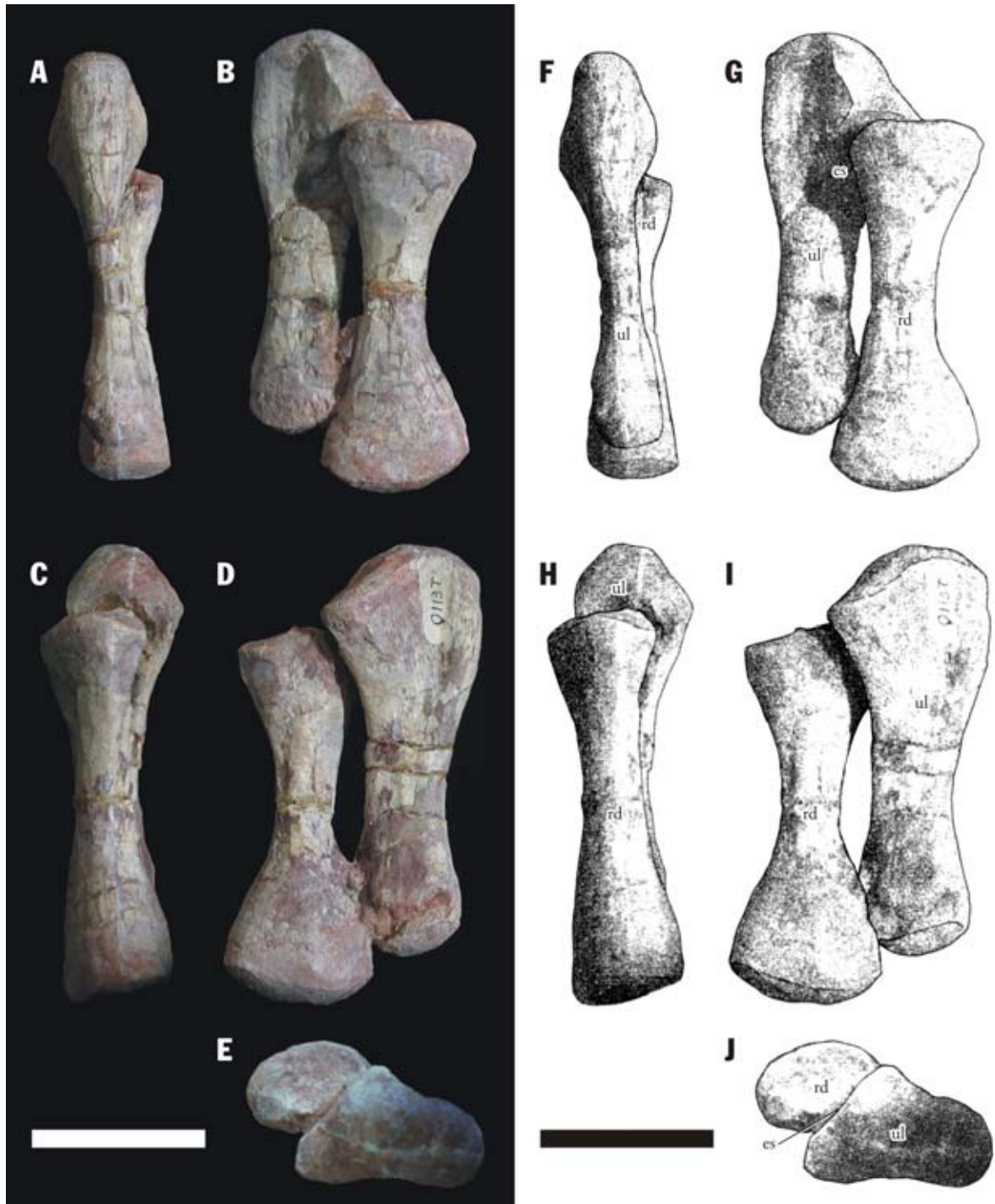
dispunha de mãos e pés parciais e desarticulados, a partir dos quais esse autor apenas ilustrou a disposição em que foram montados no esqueleto de *Dinodontosaurus* que descreveu.



**Fig. 28.** – Fotografias e desenhos esquemáticos do úmero de um indivíduo juvenil do gênero *Dinodontosaurus* (UFRGS/PV0113T): *A* e *E*, úmero direito (imagem invertida) em vista dorsal; *B* e *F*, úmero esquerdo em vista anterior; *C* e *G*, úmero esquerdo em vista ventral; *D* e *H*, úmero direito (imagem invertida) em vista distal. Escala aproximada = 5cm.

As mãos (Fig. 30, *A*) são curtas e amplas, com o primeiro dedo, menor, levemente afastado em relação aos demais. O carpo é composto de oito elementos, sendo três proximais e cinco distais. O radial, intermédio e ulnar (escafóide, lunar e cuneiforme nos mamíferos) fazem a articulação com rádio e ulna, seguidos de cinco elementos distais, todos retangulares e de pequeno porte (provavelmente representando quatro carpais distais e um elemento remanescente da centrália, como estipulado para outros dicinodontes, embora ele esteja deslocado e dando suporte ao metacarpal III). Cada um deles faz frente a um metacarpal, que se apresentam com formato semelhante a falanges, com uma constrição na porção média de suas hastes; o metacarpal III é ligeiramente mais longo que os demais. A fórmula falangeal é 2-3-3-3-3, comum entre os dicinodontes, somando ao todo 14 falanges. Os elementos proximais são menores, trapezoidais, enquanto as falanges ungueais apresentam-se em forma de pás, largas e achatadas dorso-ventralmente, com terminação distal arredondada.

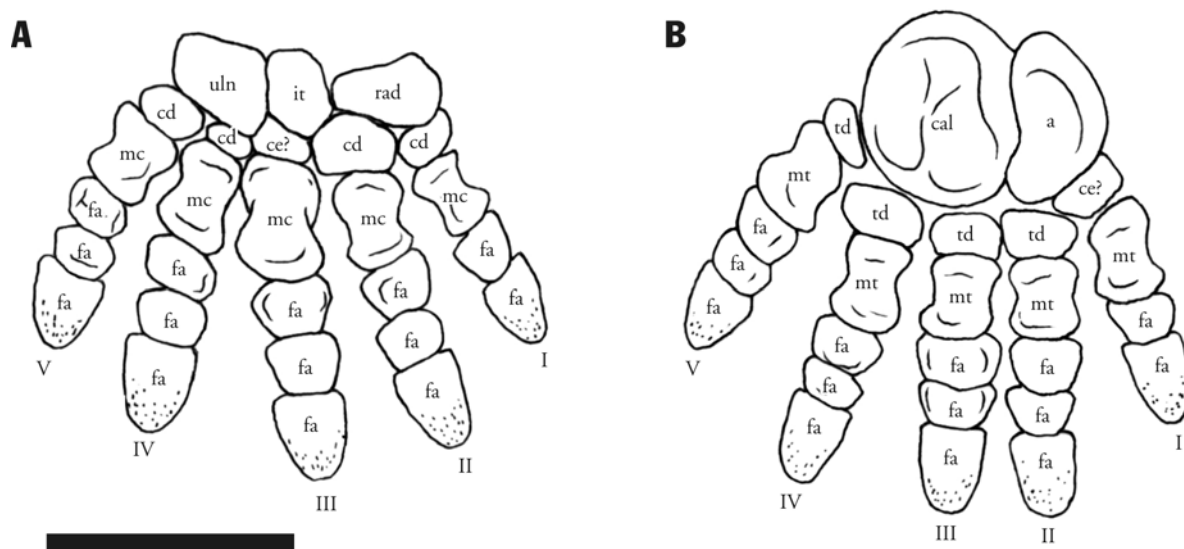




**Fig. 29.** – Fotografias e desenhos esquemáticos de rádio e ulna direitos de um indivíduo juvenil do gênero *Dinodontosaurus* (UFRGS/PV0113T): *A* e *F*, vista lateral; *B* e *G*, vista anterior; *C* e *H*, vista medial; *D* e *I*, vista posterior; *E* e *J*, vista proximal. As epífises distais provavelmente se encontram mais expandidas por processos diagenéticos. Escala = 5cm.

Em UFRGS/PV0115T as mãos se encontram abertas e alinhadas ao mesmo plano dos zeugopódios. Em UFRGS/PV0113T e UFRGS/PV0116T, são observadas algumas totalmente flexionadas, sugerindo considerável flexibilidade para o autopódio, embora essa flexão certamente tenha sido exagerada com o avanço da necrólise. Nesses exemplares, a flexão se dá às custas da perda dos contatos entre as superfícies

articulares dos elementos carpais e desses para com os metacarpais, e em UFRGS/PV0113T, além de não terem sido preservados três dos carpais distais, metacarpos e falanges do autopódio esquerdo contatam rádio e ulna.



**Fig. 30.** – Desenhos esquemáticos dos elementos dos autopódios direitos de um indivíduo juvenil do gênero *Dinodontosaurus* (UFRGS/PV0115T): A, mão; B, pé. Os elementos estão representados em vista dorsal, na distribuição em que se encontram preservados. Escala = 5cm.

Em UFRGS/PV0113T a cintura pélvica ainda se encontra associada à coluna vertebral, mas a necrólise e o soterramento do material contribuíram para o deslocamento de seus elementos. Os dois ílios se afastaram um do outro na porção ventral, rotacionando ao longo do eixo da coluna, com as faces dorsais quase se tocando próximo aos espinhos neurais. As bordas dorsais dos ílios se apresentam danificadas, sendo o direito o que se encontra mais comprometido.

Nas formas juvenis, nenhum dos elementos da cintura pélvica se encontra fusionado aos outros, enquanto nos adultos a sutura entre púbis e ísquio não é discernível, sugerindo a fusão desses elementos. Ílio, ísquio e púbis participam do acetábulo.

O ílio é um osso amplo, se desenvolvendo mais anterior e dorsalmente. Sua placa dorsal é comprimida látero-medialmente, com sua face lateral côncava e sua borda dorsal formando um semi-círculo bastante regular. Ventralmente, o ílio apresenta um pedúnculo que leva ao acetábulo e permite dividir a placa ilíaca em uma porção pré-acetabular e outra pós-acetabular, sendo a primeira mais extensa que a segunda. A faceta acetabular do ílio é direcionada ventro-lateralmente, exibindo uma crista supra-acetabular ampliada que escora dorsalmente a cabeça do fêmur. Cox (1965) comenta que, no espécime adulto que descreveu primeiramente (MCZ No. 1687), o pedúnculo do ílio é robusto e dilatado, um caráter que ele creditou a uma condição patológica ou variação individual. Outros espécimes que esse autor descreveu, além do exemplar adulto UFRGS/PV0121T, apresentam ílios similares aos dos juvenis, tendo apenas a porção pré-acetabular do ílio mais extensa e geralmente com a borda ventral mais curva.

O ílio direito de UFRGS/PV0119T se encontra separado da coluna, permitindo a observação de sua face medial. Nessa, as marcas de articulação com o sacro não são claras o suficiente para comprovar a presença das seis vértebras sacrais. Normalmente se observam ao menos quatro áreas para articulação, aproximadamente alinhadas.

O púbis atinge pequenas dimensões e se desenvolve ventro-medialmente, apresentando um tubérculo em sua metade. Há um entalhe na articulação com o ísquio, onde se encontra o forame obturador. A faceta acetabular no púbis é pequena, aproximadamente retangular, e se dirige lateralmente.

O ísquio, em contrapartida, é um osso maior, com uma extensão póstero-ventral pronunciada. Uma crista divide-o em duas faces distintas. A primeira representa uma aba dorsal, verticalizada, lateralmente côncava e de borda convexa, apresentando uma reentrância anterior. A segunda é uma placa ventro-medial, também de contorno curvo na face posterior, mas que é aproximadamente plana e sua face anterior é mais retilínea, fazendo contato com o púbis. A faceta acetabular do ísquio é mais expressiva que a do púbis e é dirigida ântero-lateralmente.

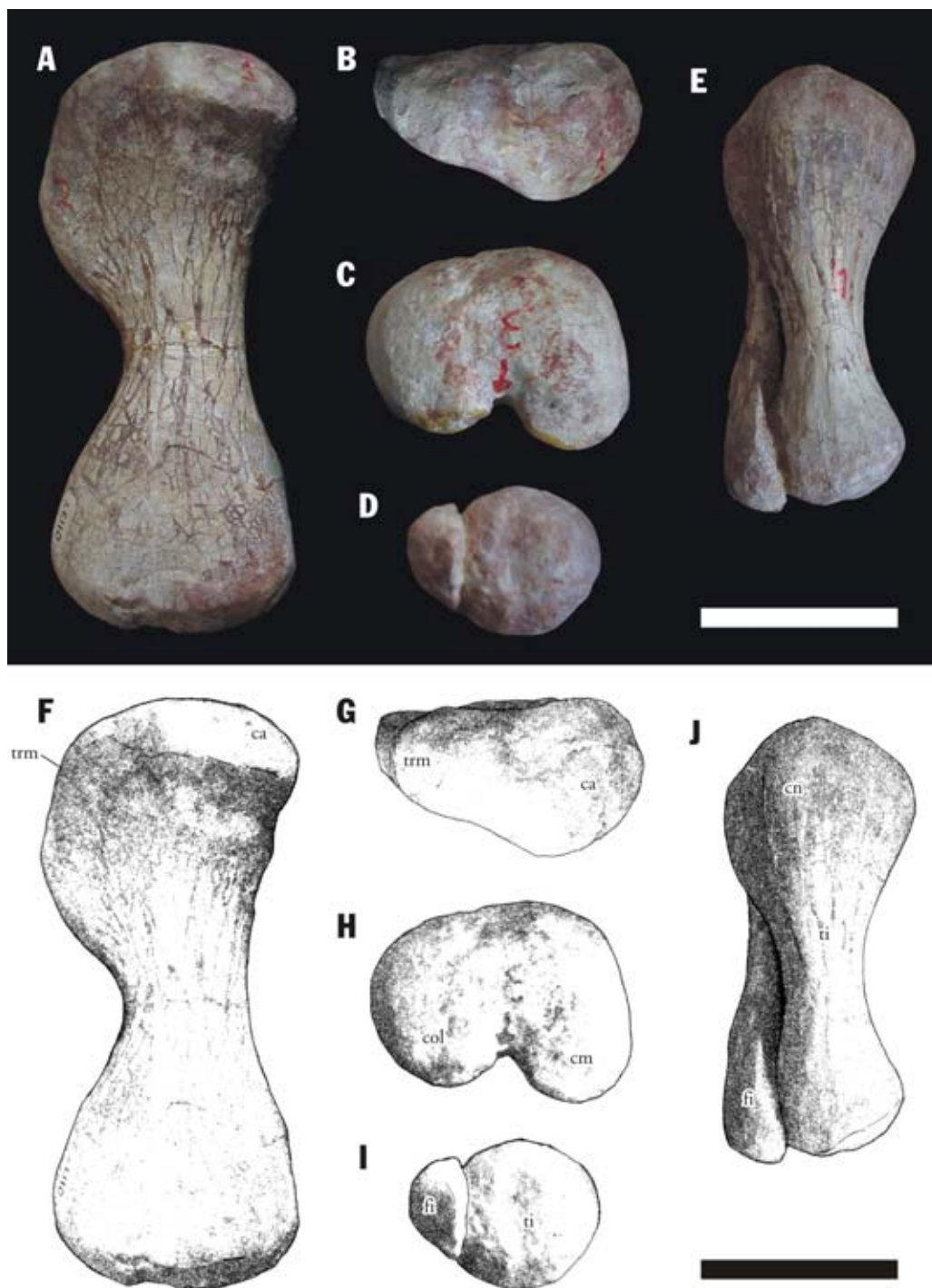
As bordas mediais de púbis e ísquio provavelmente suportavam uma lâmina cartilaginosa. Segundo Cox (1965), não há sínfise óssea entre as placas pubo-isquiáticas, mesmo em indivíduos adultos.

Comparações com os demais indivíduos juvenis disponíveis mostram que ambos os membros posteriores de UFRGS/PV0113T se encontram consideravelmente expandidos por processos diagenéticos, em especial a tíbia esquerda, e não podem ser utilizados como parâmetros confiáveis. Além dos elementos que se encontram em melhor estado de preservação em UFRGS/PV0113T (Fig. 31), outros exemplares também serão utilizados para complementar as descrições.

Os fêmures (Fig. 31, *A a C, F a H*) são os ossos do membro posterior de UFRGS/PV0113T em melhor estado de preservação. São ossos robustos, com estreitamento apenas na diáfise, sendo mais largos nas epífises. Tanto em vista lateral como medial, apresentam-se com espessuras aproximadamente constantes, tendo apenas suas cabeças voltadas ântero-medialmente, enquanto os côndilos distais são voltados posteriormente. As epífises proximais são ainda alargadas pela presença do trocânter maior, lateralmente. As extremidades proximais apresentam uma crista convexa que devia ser recoberta por cartilagens, se estendendo até a cabeça do fêmur, que apresenta formato hemisférico. A borda do trocânter maior não se apresenta nitidamente em forma sinuosa, com uma crista distal se destacando da haste do fêmur, como observado em exemplares adultos (UFRGS/PV0121T; *vide* Vega-Dias *et al.*, 2004), mas se desenvolvendo obliquamente ao eixo do fêmur. Em UFRGS/PV0115T, o fêmur direito apresenta a forma do trocânter mais próxima a essa configuração, levemente sinuosa, embora o esquerdo não. É notável que exatamente a porção proximal desse osso pareça estar mais expandida nos espécimes, resultando, freqüentemente, em uma aparência de fragmentos ósseos dispersos em uma matriz calcítica. Provavelmente esse efeito está relacionado a uma maior porosidade interna na epífise, tornando-a assim mais propensa à percolação de fluidos e minerais. É questionável se o formato sinuoso da borda do trocânter maior não seria uma configuração condicionada pela diagênese, mais destacada em espécimes intensamente afetados pelo sobrecrecimento de minerais. Mas Fröbisch (2003) sugere que essa forma sinuosa formaria um trocânter



adicional, que pode representar um homólogo ao terceiro trocânter mamaliano, no qual se insere parte do *M. iliofemoralis* (*M. gluteus maximus* nos mamíferos). Logo abaixo da cabeça do fêmur, medialmente na face posterior, uma estrutura levemente destacada se desenvolve, e foi interpretada como o trocânter menor em *Tetragonias* (Cruickshank, 1967).



**Fig. 29.** – Fotografias e desenhos esquemáticos dos ossos longos do membro posterior direito de um indivíduo juvenil do gênero *Dinodontosaurus* (UFRGS/PV0113T): *A* e *F*, fêmur direito em vista anterior; *B* e *G*, o mesmo, em vista proximal; *C* e *H*, o mesmo, em vista distal; *D* e *I*, tíbia e fíbula direitas em vista distal; *E* e *J*, as mesmas, em vista anterior. Proximalmente, a fíbula está deslocada de sua posição natural. Escala = 5cm.

A orientação da extremidade distal do fêmur é aproximadamente perpendicular ao eixo longitudinal do osso. Os côndilos são bem desenvolvidos, embora em vista frontal seja difícil separar o medial do lateral, nos indivíduos juvenis. Provavelmente uma cobertura cartilaginosa tornaria seus contornos mais nítidos. Em vista distal, o côndilo medial apresenta maior extensão ântero-posterior que o lateral, sendo ambos separados por um sulco que segue pela superfície posterior da epífise; nessa superfície, próximo à extremidade distal do fêmur, desenvolve-se a cavidade oval da fossa popliteal.

A tíbia é um osso robusto, colunar (Fig. 31, *D e E, I e J*). Sua margem anterior, tanto em vista lateral como medial, é aproximadamente retilínea, enquanto a posterior é côncava. A extremidade proximal é larga, apresentando duas superfícies distintas, voltadas para as faces lateral e medial e separadas por uma crista pouco proeminente. Essas superfícies sustentavam os cótilos que se opunham ao fêmur. A superfície anterior da epífise proximal apresenta uma crista cnemial proeminente, se desenvolvendo assimetricamente, um pouco mais direcionada lateralmente. A haste da tíbia se estreita devagar na diáfise, percorrendo mais da metade de seu comprimento total, até a metade da largura da extremidade proximal, e apresenta seção elíptica. Ela se alarga novamente na epífise distal, embora não alcance dimensão equivalente à extremidade proximal. A superfície articular para o astrágalo é elíptica, com o maior diâmetro se desenvolvendo transversalmente, e levemente convexa.

A fíbula (Fig. 31, *D e E, I e J*) é um osso colunar, retilíneo, bem mais estreito que a tíbia, embora persista com expansões proximais e distais consideráveis. A epífise distal se desenvolve mais ântero-posteriormente que a proximal, apresentando uma crista em sua margem anterior.

A descrição do autopódio posterior novamente será feita a partir de UFRGS/PV0115T, no qual todos os elementos estão presentes. Os pés (Fig. 30, *B*) apresentam praticamente as mesmas dimensões que as mãos. O tarso é composto por sete elementos, sendo os maiores e mais proximais o astrágalo e calcâneo, seguidos de um central distal e quatro tarsais distais. Os metatarsais são em número de cinco e se apresentam com formato semelhante às falanges, que representam os demais 14 elementos que compõem o pé. A fórmula falangeal é 2-3-3-3-3, a mesma das mãos.

O calcâneo é arredondado em vista dorsal, devido à ausência do túber do calcâneo, e apresenta quase o dobro do tamanho do astrágalo. Ambos possuem facetas dorsais levemente côncavas, enquanto as ventrais são convexas. A articulação entre eles é irregular, com o astrágalo posteriormente sobrepondo-se ao calcâneo, através de um processo dorsal.

O elemento central distal (que comporá o navicular dos mamíferos) é pequeno e trapezoidal em vista dorsal, apresentando anteriormente uma faceta de articulação com o quarto tarsal distal e outra, mais lateral, de articulação com o metatarsal V. Os três últimos tarsais distais são maiores que o primeiro, que possui dimensões semelhantes ao do elemento central, e o segundo é o maior de todos. Esse arranjo faz com que o primeiro dedo se desenvolva levemente afastado em relação aos demais. Os metatarsais são os maiores elementos, apresentando uma constrição média. As falanges, como nas mãos, são trapezoidais proximalmente, enquanto as ungueais apresentam forma de pá.

A disposição dos autopódios posteriores em UFRGS/PV0115T poderia também sugerir considerável flexibilidade para esses elementos: o pé esquerdo encontra-se abaixo da tíbia e fíbula, estendido, enquanto o direito está flexionado, ao mesmo plano dos zeugopódios. Entretanto, essa última disposição não é natural, mas sim adquirida *post-mortem*, tendo sido perdida a articulação com tíbia e fíbula.

## 4. Resultados e discussões

As comparações feitas por Cruickshank (1978) entre dicinodontes e outros *taxa* se iniciam com considerações sobre a configuração rostral e os hábitos alimentares dos dicinodontes, levando-o a encontrar em xenartros uma analogia morfo-funcional. Essa será a base tomada aqui, para se fazer considerações morfológicas e funcionais em *Dinodontosaurus*. Mas, primeiramente, diversos aspectos morfológicos precisam ser considerados, incluindo a reconstrução esquelética e miológica.

### 4.1. Reconstrução do esqueleto completo de *Dinodontosaurus*

Um primeiro passo para alguns dos estudos biomecânicos que serão efetuados é a reconstituição do plano corporal básico (forma e dimensões) de *Dinodontosaurus*, partindo-se dos elementos conhecidos de seu esqueleto. Como foram utilizados diferentes indivíduos e, em alguns casos, elementos isolados, as reconstruções apresentadas representam o gênero *Dinodontosaurus*, mas não será atribuído nenhum caráter específico em particular, especialmente prevendo-se que as sinonímias endossadas aqui podem não estar de acordo com as adotadas por outros autores que eventualmente revisem esse trabalho.

A partir das observações osteológicas apresentadas no capítulo anterior, o esqueleto completo das formas juvenis de *Dinodontosaurus* pode ser reconstruído, e os dados complementares dos adultos permitem a atualização da reconstrução fornecida por Cox (1965). Comparações com outros esqueletos de dicinodontes também auxiliaram na reconstrução.

A maior dificuldade para uma reconstrução fiel do esqueleto de *Dinodontosaurus* reside na natureza heterogênea das deformações às quais os fósseis estiveram sujeitos. Essa heterogeneidade impede qualquer tentativa de se aplicar técnicas de retrodeformação comumente utilizadas em fósseis afetados por tectonismo. No caso dos indivíduos adultos (UFRGS/PV0121T), os materiais esqueléticos observados apresentavam consideráveis alterações volumétricas de origem diagenética.

Embora alguns esqueletos estejam bastante completos e articulados, deve-se ter cautela antes de empregar-se a disposição apresentada pelos ossos como evidência de posições naturais no esqueleto. Exemplos como o da configuração da coluna vertebral de UFRGS/PV0113T, com inflexões de cerca de 90° entre diferentes segmentos, e a orientação dos fêmures em UFRGS/PV0115T e UFRGS/PV0111T, voltados lateralmente e até mesmo dorsalmente, demonstram como os ossos podem exceder as articulações naturais sob a influência de efeitos *post-mortem*.

Associando-se os diversos espécimes descritos, o esqueleto dos indivíduos juvenis é conhecido em quase sua totalidade, talvez estando ausentes apenas algumas vértebras caudais e outros elementos menores dessa região, como alguns arcos hemais e neurais. O mesmo se dá para o indivíduo adulto representado pelo espécime UFRGS/PV0121T: seu esqueleto é bastante completo, embora faltem as costelas em sua maior parte, e estejam ausentes elementos caudais.

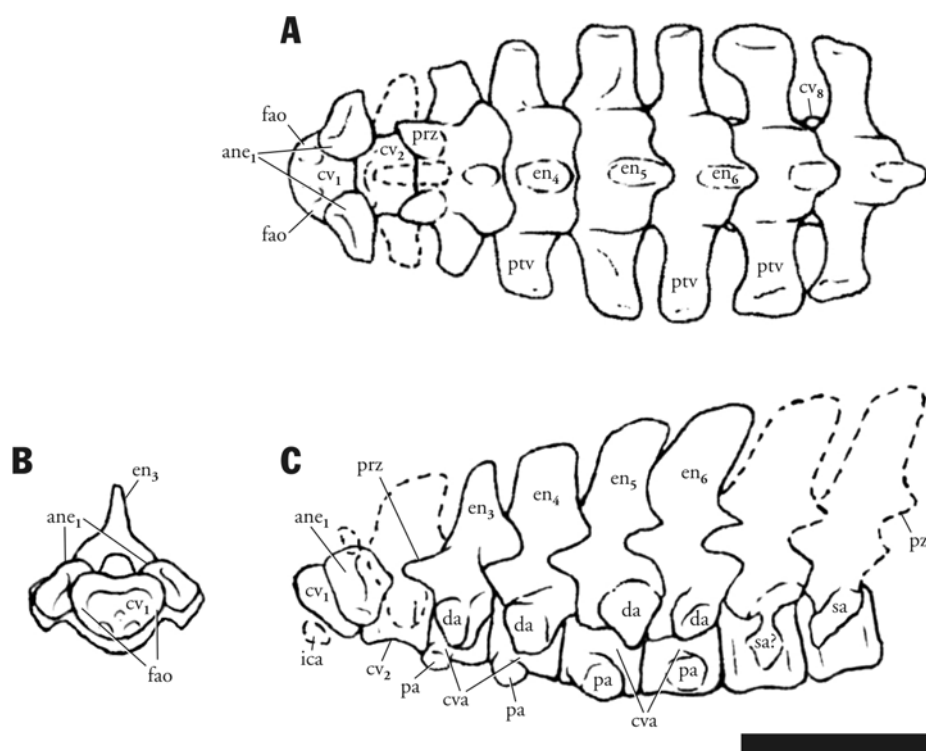
Todos os dados das formas juvenis foram observados para se obter uma reconstituição do sincrânio que refletisse a morfologia da maioria dos espécimes. Já para os indivíduos adultos, assumiu-se a configuração do crânio 367/99 como a mais próxima da condição original, sem deformação; a mandíbula foi reconstruída pelo que se conhecia das formas juvenis e pelos espécimes adultos UFRGS/PV0121T e PUC 266(a e b).

Os crânios foram posicionados de forma mais horizontalizada, tanto nos juvenis como nos adultos, tendo o palato como base. Os canais semi-circulares do ouvido interno (especialmente o horizontal) são os melhores indicadores para a orientação do crânio em sua posição normal de forrageio. Embora não tenham sido efetuados cortes ou tomografias que permitissem a análise da estrutura da região do ouvido interno em *Dinodontosaurus*, assumiu-se uma configuração craniana semelhante à que Hotton III (1986), baseado em Cox (1962), emprega para dicinodontes permianos.

O conjunto atlas-áxis foi reconstruído baseando-se nas observações feitas para os espécimes UFRGS/PV0119T e UFRGS/PV0117T, bem como sobre o que é conhecido para outros dicinodontes (*vide* Cluver, 1971; King, 1981). O espinho neural do áxis foi representado expandido ântero-posteriormente, enquanto o da terceira vértebra foi representado mais estreito que os demais, nessa direção. Um detalhe da seqüência cervical reconstruída é dado na Fig. 32. Os espinhos neurais das primeiras vértebras foram representados mais verticalizados, passando a ser mais inclinados na região dorsal. Embora nos espécimes observados (tanto juvenis como adultos) os espinhos neurais das vértebras dorsais se encontrem bastante inclinados posteriormente e imbricados entre si, essa configuração provavelmente é de origem tafonômica, tendo sido admitido um espaçamento entre os espinhos de modo que suas extremidades dorsais pudessem ser alinhadas em um arco contínuo e não no padrão “em degraus”, que fica aparente nos fósseis.

Cruickshank (1967) sugere que a coluna nos dicinodontes geralmente é bastante arqueada, uma configuração que Cox (1965) apresenta em sua reconstrução esquelética de *Dinodontosaurus*. Como mencionado anteriormente, Hotton III (1986) sugere que a rigidez da coluna dos dicinodontes têm sido superestimada, sendo encontrados fósseis com as colunas bastante arqueadas, e portanto não haveriam grandes empecilhos para esse arranjo, como sugerido por Cruickshank (1967). Walter (1986) comenta, por outro lado, que a coluna vertebral de *Dinodontosaurus* provavelmente não permitia oscilações laterais, pois foram observadas, em um exemplar articulado, zigapófises que apresentavam ângulo, em relação ao eixo da coluna, entre 30° e 90°. Entretanto, talvez Hotton III (1986) tenha superestimado a flexibilidade da coluna a partir da observação dos fósseis, assim como Walter (1986) pode ter superestimado a restrição de movimentos devido ao arranjo das zigapófises. O esqueleto UFRGS/PV0113T apresenta claramente conseqüências de processos tafonômicos que podem comprometer ambas as observações desses autores. Primeiramente, sua coluna vertebral muda de orientação duas vezes, flexionando-se em ângulos próximos a 90°. No segundo caso, nenhuma das zigapófises nesse espécime (e também nos demais) apresentou ângulos tão altos em relação ao eixo da coluna, geralmente variando entre 5° e 45°, mas esses ângulos também eram distintos entre as mesmas vértebras de diferentes espécimes, o que sugere, talvez em todos, a

influência de deformações durante a diagênese. Ainda assim, os ângulos observados poderiam limitar ao menos parcialmente as ondulações laterais da coluna.



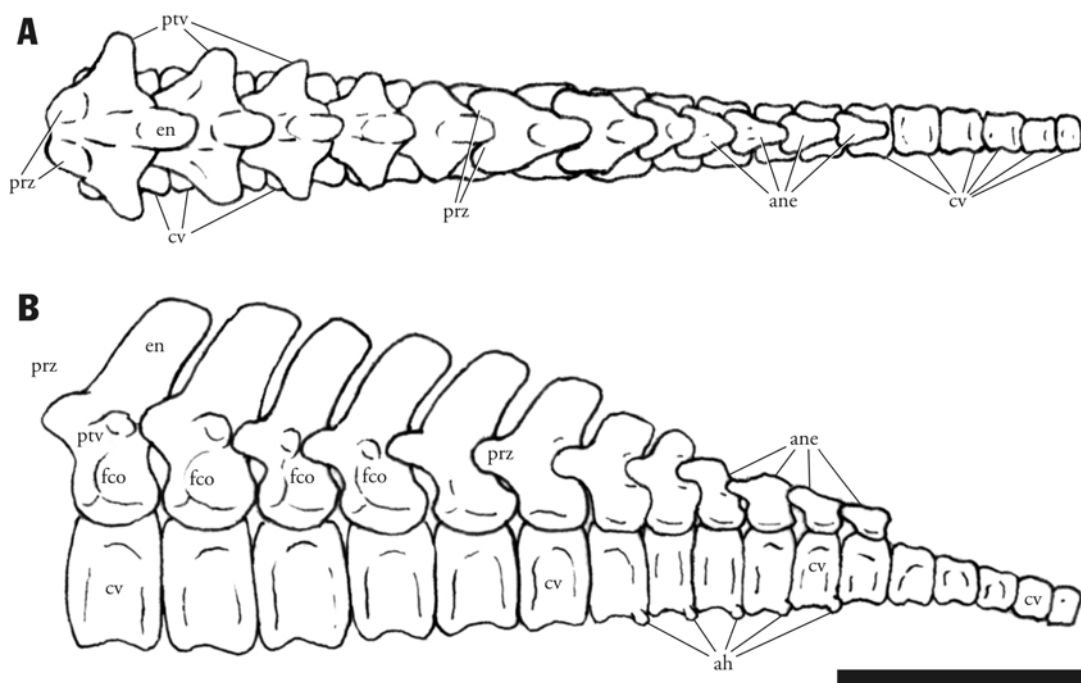
**Fig. 32.** – Reconstrução do segmento cervical da coluna vertebral de um indivíduo juvenil do gênero *Dinodontosaurus* (baseado principalmente em UFRGS/PV0119T e UFRGS/PV0117T): *A*, vista dorsal da seqüência até a oitava vértebra; *B*, vista anterior, enfocando os elementos preservados do atlas; *C*, vista lateral esquerda até a oitava vértebra. Escala = 5cm.

Nas presentes reconstruções, o arqueamento da coluna (tanto lateralmente como dorso-ventralmente) foi apresentado de forma comedida. As primeiras vértebras cervicais foram posicionadas de forma que o eixo da coluna, nessa região, se encontrasse aproximadamente horizontal, em concordância com o posicionamento do crânio. A coluna se arqueia posteriormente e segue para a região sacral segundo a orientação indicada pela cintura pélvica, de acordo com Fröbisch (2003) (*vide* discussão abaixo).

A partir do observado para UFRGS/PV0119T, a coluna foi reconstruída com 23 vértebras pré-sacrais. O esqueleto foi reconstruído com 17 vértebras caudais (Fig. 33), mas foi assumida a presença de uma a mais para a obtenção da silhueta do animal.

As costelas foram reconstruídas baseando-se principalmente em UFRGS/PV0115T, e, embora esse seja um indivíduo juvenil, a forma geral de suas costelas foi transferida para a reconstrução do indivíduo adulto. Cruickshank (1967) e King (1981) posicionam as costelas da região dorsal posterior de alguns dicinodontes (respectivamente, *Tetragonias* e *Dicynodon*) partindo aproximadamente do limite entre os centros vertebrais e os respectivos arcos neurais (Cruickshank, 1967, deixa os processos transversos praticamente livres da articulação com as costelas). A observação das apófises em *Dinodontosaurus* corresponde parcialmente a tal configuração. Elas se iniciam, na região cervical, com parapófise e diapófise

bem nítidas. Posteriormente, a parapófise ascende para formar uma sinapófise côncava, látero-posteriormente no arco neural, deixando uma pequena faceta arredondada livre na terminação látero-dorsal do processo transverso.



**Fig. 33.** – Reconstrução do segmento caudal da coluna vertebral de um indivíduo juvenil do gênero *Dinodontosaurus* em vista lateral (baseado principalmente em UFRGS/PV0112T), em vistas: *A*, dorsal; *B*, lateral esquerda. Nas primeiras vértebras, as costelas caudais foram excluídas, embora elas estejam intimamente associadas aos processos transversos. Escala = 5cm.

O desenvolvimento do presente trabalho mostrou que qualquer tentativa de se estabelecer, em um fóssil, o posicionamento do esqueleto apendicular – especialmente dos membros, mais do que outras partes do esqueleto – acaba incidindo em um pensamento circular, iterativo, uma vez que, para se reconstruir o esqueleto em uma postura natural, deve-se ter em mente as limitações mecânicas, as amplitudes de articulação e movimento dos ossos, todas vinculadas à capacidade locomotora do animal. Esses passos, que levam à reconstrução do esqueleto, devem preceder a reconstituição da musculatura (S. J. Czerkas, 1997). Porém, para se obter as limitações locomotoras, o padrão muscular também deve ser levado em conta, entre outros fatores. Assim, a reconstrução dos elementos das cinturas e membros foi efetuada prevendo, de modo geral, algumas áreas de origem e inserção de músculos responsáveis por protração e retração, adução e abdução, e rotação dos membros, sem uma preocupação com a distribuição precisa ou identificação própria, mas apenas tendo em vista se eles teriam ângulo de ação capaz de realizar suas funções.

Embora seja difícil posicioná-la com precisão, a cintura escapular foi organizada em relação ao esterno, admitindo-se que esse faz contato com as costelas apenas após o sétimo par (e, conseqüentemente, que a região cervical da coluna vertebral é composta por no mínimo seis vértebras). As clavículas foram

posicionadas um pouco à frente do esterno, supondo que a interclavícula seria pequena, como figurada por Cox (1965). A expansão distal das clavículas para o acrômio, de forma côncava, sugere que a articulação entre esses ossos poderia tolerar alguma extensão de movimento, permitindo a rotação da escápula sobre esse ponto (como comentado em King, 1985). Esse movimento parcial da cintura aumenta a amplitude do passo e é observado tanto em mamíferos (Smith & Savage, 1956) como em escamados modernos (*vide* Bakker, 1987).

Trilhas de pegadas poderiam auxiliar na reconstrução do arranjo dos membros de *Dinodontosaurus*. Bakker (1987), Paul & Christiansen (2000) utilizam dados icnológicos para inferir a postura e modo de andar de diversos *taxa* extintos. Entretanto, não são conhecidas trilhas seguramente associadas a esse gênero no Triássico do Rio Grande do Sul. Alguns conjuntos de pegadas atribuíveis a grandes dicinodontes, possivelmente Kannemeyeriiformes (*e.g.*, Ellenberger, 1971; Hunt *et al.*, 1993; Nesbitt & Angielczyk, 2002), apresentam aproximadamente a largura de bitola pouco maior nos membros anteriores. Isso sugere o desenvolvimento de posturas mais parasagittais também nesse membro, para essas trilhas.

A morfologia da cavidade glenóide da cintura escapular e do úmero de *Dinodontosaurus* não parecem conformar com uma postura mais avançada. O úmero foi posicionado em uma postura horizontalizada, com a epífise distal direcionada látero-posteriormente (com seu eixo formando um ângulo de cerca de 45° com o plano sagital). Essa configuração concorda com Walter (1986). Com essa posição, o rádio precisa apresentar uma ligeira rotação para que o autopódio não fique voltado lateralmente.

A orientação da pélvis é, em certos aspectos, menos problemática que a da cintura escapular, uma vez que ela se articula diretamente com a coluna vertebral. O ângulo que ela apresenta em relação ao solo, e que condiciona, assim, a inclinação da porção posterior da coluna, pode ser aproximado pela morfologia do pedúnculo do ílio (Fröbisch, 2003), que deve ter sua porção mais espessa verticalizada, frente à direção de maior tensão para o suporte do fêmur. Assumiu-se um certo grau de deformação no ísquio de diversos espécimes, preferindo-se um arranjo similar ao apresentado por outros dicinodontes, e mais próximo ao apresentado pelo espécime PUC 130, mas ainda assim alongado posteriormente, para permitir a ação da musculatura retratora do fêmur<sup>35</sup>. As placas pubo-isquiáticas foram orientadas quase se tocando medialmente, mas com espaço para uma sínfise cartilaginosa.

O arranjo do acetábulo limita os movimentos possíveis para o fêmur. Em diversos espécimes, exibe-se uma grande variação de arranjos para fêmur e cintura, sugerindo grande mobilidade para esse osso. Em UFRGS/PV0115T, por exemplo, o fêmur direito se encontra abduzido e lateralizado, quase perpendicular ao eixo do corpo, enquanto o esquerdo se dispõe anteriormente e ventralmente, apontando para cima. Em outro, os fêmures estão voltados para cima. Esses arranjos ocorreram *post-mortem*, e não representam a verdadeira extensão de movimentos para esse osso. O fêmur não poderia exceder muito uma linha vertical no movimento de retração, pois isso o desarticulava parcialmente do acetábulo, observação também feita

---

<sup>35</sup> Os dinossauros eram reconstruídos com colunas vertebrais inclinadas e caudas se arrastando ao chão, mas perceberia-se que essa orientação da coluna e da cintura era impossível ao se observar a musculatura responsável pela retração do fêmur, pois ela seria extremamente encurtada ao final da passada (Paul, 1988, p. 112).



para dinossauros (Paul, 1987, p. 12). O formato geral do fêmur, destacando-se a orientação ântero-medial de sua cabeça, as dimensões do trocânter maior e a posição perpendicular de sua epífise distal em relação ao seu eixo sugerem uma postura mais aduzida, gerando um movimento predominantemente parasagital. A superfície articular entre o fêmur e tibia-fíbula sugere que esses dois últimos elementos eram mantidos flexionados em maior ou menor grau durante todo o ciclo de passada, e seria necessária uma mobilidade entre esses elementos e o fêmur que prevenisse uma excessiva oscilação dorso-ventral da cintura pélvica.

O resultado final das reconstruções do esqueleto de indivíduos juvenis do gênero *Dinodontosaurus* é apresentado na Fig. 34 e dos adultos na Fig. 35. O tipo de passada representado nessas figuras foi parcialmente baseado nos modelos apresentados por Jenkins Jr. (1971) e Fröbisch (2003).

#### 4.2. Reconstituição morfológica dos tecidos moles

Dispondo das reconstruções esqueléticas para *Dinodontosaurus*, é possível partir para a reconstituição morfológica de tecidos não preservados, destacando-se a musculatura. A abordagem moderna de reconstituição com suporte de um grupo filogenético vivente deve ser levada em conta, mas sua aplicabilidade é limitada, quando empregada em terápsidos não-mamalianos. Como grupos coronais com representantes viventes mais imediatos aos dicinodontes encontramos os mamíferos e os saurópsidos, de modo geral, e mais externamente os lissanfíbios. Esses últimos, nessa abordagem, eventualmente auxiliarão para constatar alguns padrões simpliomórficos para amniotas (Kischlat, 2003), ao serem confrontados com saurópsidos e mamíferos<sup>36</sup>. Porém, em diversos casos, os músculos presentes em lissanfíbios e saurópsidos terão homologia com conjuntos diferenciados nos mamíferos (Romer, 1922; Romer & Parsons, 1985), sendo impossível precisar o número de feições mamalianas desenvolvidas no decorrer da linhagem dos sinápsidos.

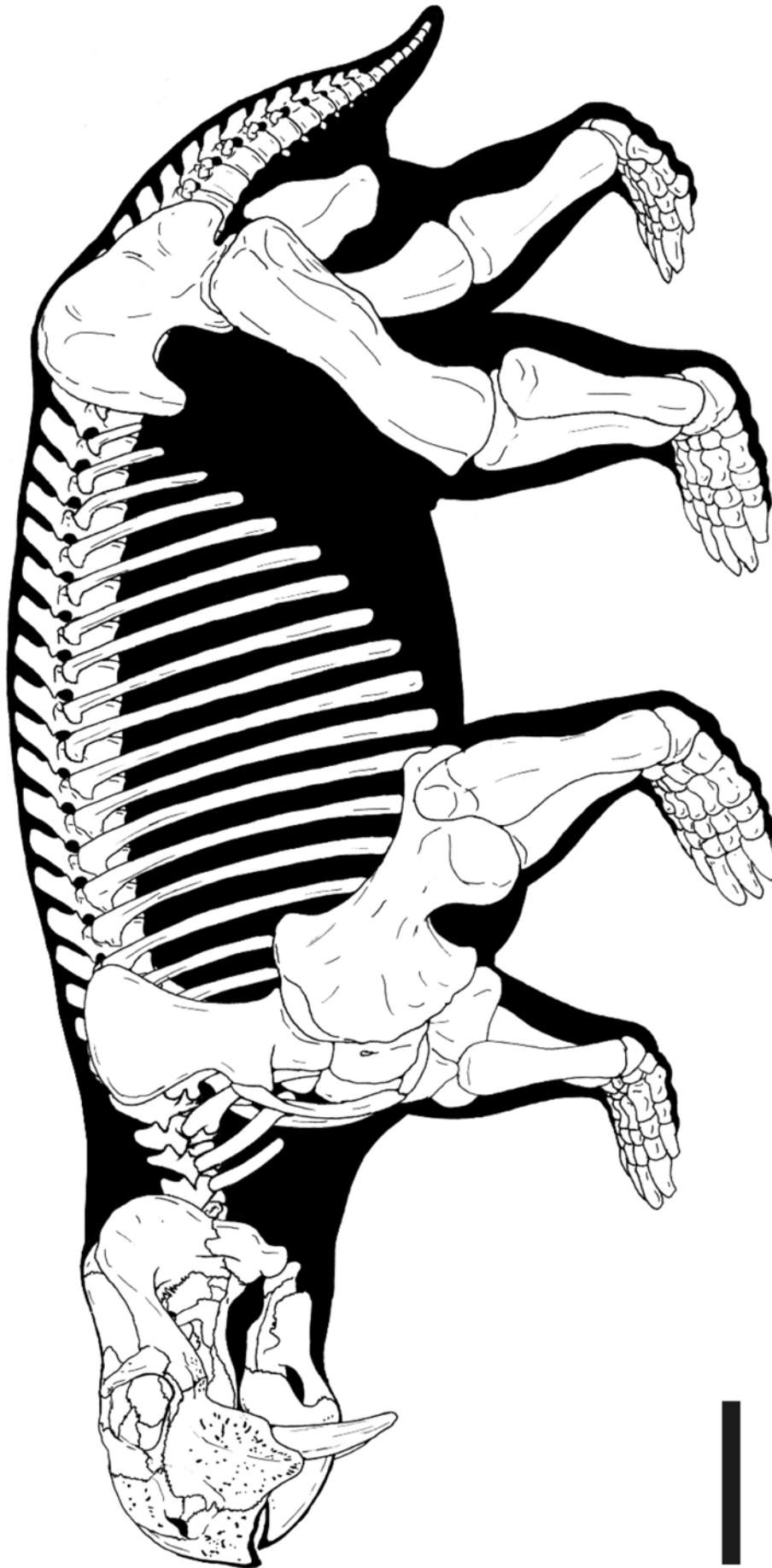
Assim, apenas essa abordagem dificilmente resultará em atribuições inequívocas para muitos dos grupos musculares. Os músculos que puderem ser inferidos sem ambigüidades serão reconstituídos, mas muitas inferências ainda necessitarão de uma abordagem de correspondência entre morfologia óssea e sua função. As duas abordagens são complementares, pois mesmo que o padrão osteológico nos dicinodontes mantenha algumas características conservadoras em comparação aos saurópsidos, isso não é garantia de

---

<sup>36</sup> Apenas um padrão plesiomórfico para saurópsidos, normalmente utilizado como base para as reconstituições miológicas em sinápsidos não-mamalianos, deve apresentar algumas diferenças frente ao padrão plesiomórfico para os amniotas como um todo, uma vez que os sinápsidos divergem imediatamente do estoque ancestral. Mas a utilização de lissanfíbios para a reconstituição de um padrão de musculatura simpliomórfico também oferece restrições, pois as espécies viventes são membros de uma linhagem terminal, onde alguns músculos podem ter se degenerado ou se hipertrofiado em função de adaptações ecológicas (Romer & Parsons, 1985). A ancestralidade comum entre os saurópsidos viventes é muito mais basal entre os amniotas que a dos mamíferos (de acordo, por exemplo, com a hipótese filogenética de Lee, 1995), e, portanto, a condição simpliomórfica dos saurópsidos deve ser de fato mais próxima do estado primitivo dos amniotas. Entretanto, o que muitos autores consideram como um “padrão” saurópsido pode ser baseado apenas em observações da anatomia de esfenodontes, escamados e crocodilianos modernos; nem sempre é considerada para esse fim a anatomia dos quelônios ou das aves (embora essas últimas não devem afetar significativamente a formulação de um padrão basal para saurópsidos, por apresentarem extremas derivações para seu modo de vida).



**Fig. 34.** – Reconstrução esquelética de um indivíduo juvenil do gênero *Dinodontosaurus* em vista lateral esquerda (baseado principalmente em UFRGS/PV0113T e parcialmente em UFRGS/PV0115T). Escala = 20cm.



**Fig. 35.** – Reconstrução esquelética de um indivíduo adulto do gênero *Dinodontosaurus* em vista lateral esquerda (crânio baseado no espécime 367-99, do MGB, esqueleto baseado em UFRGS/PV0121T e modificado de Cox, 1965). Escala = 20cm.

correspondência miológica entre esses grupos (Bryant & Russell, 1992). Portanto, quando pertinentes, serão adotados preferencialmente trabalhos que considerem ambas as abordagens. Casos em que as inferências não levaram em conta aspectos filogenéticos ou morfofuncionais e que podem ser complementados através de uma dessas abordagens serão discutidos.

Embora o padrão ósseo dos saurópsidos seja semelhante, em alguns casos, à morfologia apresentada nos dicinodontes, sendo por isso utilizado, em grande parte, como base para as reconstituições miológicas, assim como base nomenclatural, serão considerados, sempre que apropriado, os padrões homólogos mamalianos para os diferentes grupos musculares reconstituídos<sup>37</sup>. Padrões mamalianos diferenciados só serão empregados nas reconstituições quando existirem evidências osteológicas contundentes ou motivos funcionais para tanto.

A maior parte das reconstituições musculares serão apenas diagramáticas, utilizando-se setas para representar a principal linha de atuação dos músculos, uma vez que, dispondo exclusivamente de informações osteológicas, não é possível precisar a dimensão das massas musculares.

#### 4.2.1. Morfologia facial

Existem quatro problemas básicos que a reconstituição da morfologia facial de *Dinodontosaurus* pode nos apresentar. O primeiro, e principal, envolve a musculatura, seus pontos de origem e inserção, para que seja possível fazer considerações sobre a funcionalidade da mandíbula. O segundo, a distribuição de outros tecidos e órgãos sensoriais, incluindo a localização dos globos oculares, narinas e ouvidos externos. O terceiro é reconstruir a distribuição e extensão das projeções córneas sobre os ossos. Finalmente, o último problema seria inferir a padronagem de pele. Nesse último tópico a *cor* da pele, uma questão absolutamente subjetiva, será discutida apenas rapidamente; serão feitas principalmente considerações sobre a possibilidade de presença de escamas e sua distribuição, ou se os dicinodontes poderiam possuir uma pele lisa ou recoberta de pêlos. Esse tópico será tratado separadamente, uma vez que a padronagem de pele envolve o animal como um todo.

A musculatura relacionada ao processo mastigatório, diferenciada a partir do padrão saurópsido, pode ser dividida em dois grupos funcionais distintos: a musculatura elevadora ou adutora, como é amplamente denominada, que pode ser subdividida em externa, interna e posterior, e a musculatura depressora. As denominações específicas dos músculos desses grupos são muito variadas, conforme a opinião de diferentes autores. O *M. adductor mandibulae internus pterygoideus anterior*, por exemplo, já recebeu as designações de *M. pterygoideus internus*, *M. pterygoideus anterior*, *M. pterygoideus D* e *M. pterygoideus, pars dorsalis*, embora sua homologia entre os saurópsidos seja pouco questionada (Witmer, 1995; 1997). No presente trabalho, as designações estão de acordo com Barghusen (1973), excetuando-se a adoção das subdivisões

---

<sup>37</sup> Eventualmente serão dados os homólogos mamalianos entre parênteses, principalmente de acordo com Romer & Parsons (1985), embora com frequência as homologias sejam ainda duvidosas. Serão citados também outros autores, quando pertinente, se as homologias que forem mencionadas não procedem da primeira fonte.

do *M. adductor mandibulae externus* nos ramos *medialis* e *lateralis* (essa última designação preferível ao invés do termo *superficialis*, por não poder se ter certeza na homologia entre esse e o ramo superficial dos saurópsidos vivos, além de manter uniformidade com a maior parte dos trabalhos de reconstituição miológica em dicinodontes).

Para a reconstituição da musculatura adutora em *taxa* extintos, um argumento que tem sido utilizado é a correspondência de miômeros, associada à distribuição do nervo trigêmeo. Nos saurópsidos vivos, a musculatura adutora se forma por agregação celular ao redor dos ramos desse nervo, sendo mais tarde, no desenvolvimento ontogenético, compartimentada nas porções externa, interna e posterior (Rieppel, 2002). A porção externa da musculatura adutora se localiza lateralmente aos ramos maxilar ( $V_2$ ) e mandibular ( $V_3$ ) do trigêmeo; a porção interna se posiciona ventro-medialmente ao  $V_2$ ; e finalmente, a musculatura adutora posterior se localiza na porção póstero-medial da fossa temporal, posteriormente ao  $V_3$  (Barghusen, 1973).

Portanto, como passo inicial, é preciso considerar a localização do nervo trigêmeo. O entalhe por onde esse nervo deixa o crânio em *Dinodontosaurus*, entre o epipterigóide e o periótico, é relativamente ventral, se comparado à posição das feições análogas em mamíferos e alguns saurópsidos, como crocodilianos e escamados, mas há bastante espaço, anterior e posteriormente a esse entalhe, para o desenvolvimento das musculaturas adutoras interna e posterior.

A musculatura adutora externa se diferenciava em dois ramos, devido à configuração do arco zigomático. Um primeiro ramo compunha o *M. adductor mandibulae externus lateralis*, que se originava da face lateral côncava da placa suspensória do esquamosal até a superfície ventral do arco zigomático, se estendendo anteriormente ao menos até a base da barra pós-orbital. A mandíbula apresenta uma área côncava na placa lateral do dentário, acima da fenestra mandibular, que foi interpretada como ponto de inserção desse músculo (Crompton & Hotton III, 1967). O segundo ramo, o *M. adductor mandibulae externus medialis* originava-se das margens medial e posterior da fossa temporal (no pós-orbital e no dorso do esquamosal, respectivamente). *Dinodontosaurus* apresenta uma inflexão na borda dorsal da mandíbula que corresponderia, funcionalmente, a um suave processo coronóide, e que deve estar associada à inserção do *M. adductor mandibulae externus medialis*, como sugerido por Cluver (1975) para *Lystrosaurus*. Essa posição é um pouco mais posterior que a sugerida por Crompton & Hotton III (1967) para a inserção desse mesmo músculo.

A inserção da musculatura adutora externa se dá, nas formas saurópsidas vivos que possuem um processo coronóide desenvolvido (Barghusen, 1973), por meio de um complexo tendinoso (bodenaponeurose) que é extremamente variado em animais modernos e, portanto, de difícil reconstrução em formas extintas (Tosar, 1991). Em crocodilianos, nos quais o processo coronóide é ausente, a inserção desses músculos é carnosa (Barghusen, 1973), e talvez poderia também ser o caso em dicinodontes, ao menos em algumas formas.

Na musculatura adutora interna, os grupos musculares pterigóide e pseudo-temporal se destacam. Segundo grande parte dos autores, incluindo Barghusen (1973), o *M. adductor mandibulae internus pterygoideus* se divide em duas porções, uma *anterior* e outra *posterior*, separação supostamente

plesiomórfica para amniotas por ocorrer em quelônios e crocodilianos. Evidências da origem e inserção do *M. adductor mandibulae internus pterygoideus anterior* são escassas, mas King *et al.* (1989) argumenta que ele não poderia se originar, nos dicinodontes, da superfície dorsal do palato, como ocorre em saurópsidos, pois toda a superfície dorsal disponível é reduzida e anteriormente localizada. Conforme King *et al.* (1989), a sua origem, em *Dinodontosaurus*, foi reconstituída na superfície látero-ventral anterior do pterigóide, lateralmente à vacuidade interpterigóide, e estendendo-se anteriormente até próximo dos ectopterigóides; sua inserção se daria em uma fossa rasa na mandíbula, localizada anteriormente ao côndilo medial do articular. O *M. adductor mandibulae internus pterygoideus posterior* partia da lateral do pterigóide, estendendo-se até a porção anterior do ramo quadrado desse osso, e ia inserir-se na margem ventral do angular, atingindo também a borda lateral da mandíbula, no recesso posterior à lâmina reflexa do angular.

A organização do *M. adductor mandibulae internus pseudotemporalis* é também auxiliada pela coerência com a sua posição em relação ao nervo trigêmeo. Barghusen (1973) também divide esse músculo em dois ramos, *profundus* e *superficialis*. A porção profunda desse músculo se originava da terminação dorsal do epipterigóide, e a porção superficial se originava ainda mais dorsalmente, na superfície látero-anterior do parietal, sendo que ambos se desenvolviam medialmente ao  $V_2$ , se inserindo na mandíbula, posteriormente à inserção do *M. adductor mandibulae externus medialis*.

A origem do *M. adductor mandibulae posterior* deve ter se dado na lâmina dorsal do quadrado, na face póstero-ventral da fossa temporal, como indicado por Cluver (1975). Esse músculo se dirigia para a fossa adutora da mandíbula, seguindo ventralmente ao  $V_3$ , e poderia se desenvolver em um ramo intra-mandibular.

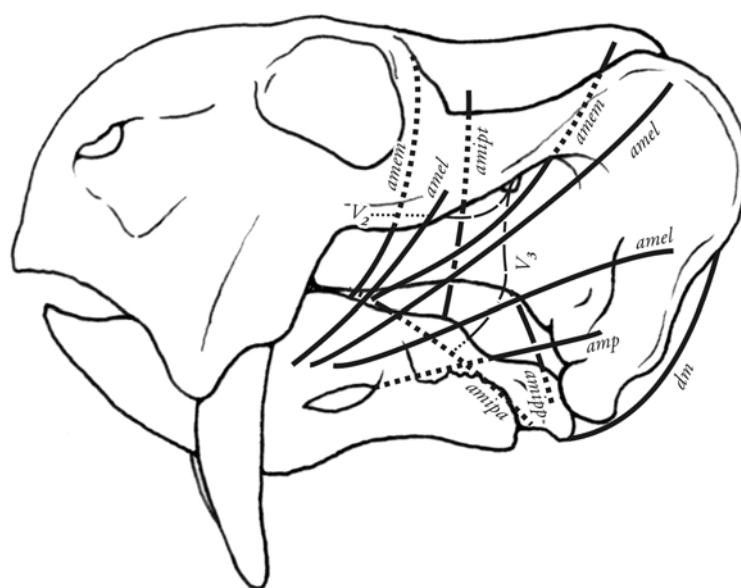
Entre os saurópsidos vivos, os escamados possuem ainda um grupo muscular que inclui os *Mm. levator, protractor et retractor pterygoidei*, entre outros, que se relaciona principalmente com a cinose craniana, mas esse grupo muscular é rudimentar em crocodilianos e ausente em quelônios, que possuem crânios acinéticos (Rieppel, 2002). É possível que alguns músculos desse grupo sejam apomórficos para saurópsidos, ou mesmo apenas para diápsidos, e ainda assim, como não se desenvolvem em crânios acinéticos, devem estar ausentes em *Dinodontosaurus*, e mesmo em outros dicinodontes.

O *M. depressor mandibulae* teria seu posicionamento em *Dinodontosaurus* coerente com os demais dicinodontes. Ele se originava da parte posterior do esquamosal, na porção média lateral da placa suspensória, e se inseria na parte distal do processo retro-articular.

Os músculos envolvidos no processo mastigatório, em *Dinodontosaurus*, estão representados esquematicamente na Fig. 36. Outros tecidos faciais não preservados podem ser abordados mas, na maioria dos casos, apenas considerações gerais poderão ser efetuadas, uma vez que se tratam de feições que podem ser apomórficas ou homoplásticas em Dicynodontia, e não apresentam analogias diretas com mamíferos e saurópsidos.

*Dinodontosaurus* possui um recesso vertical na maxila, dorsal e posterior às presas, que é condizente com a fixação de algum tecido muscular ou tegumento. Tal tecido teria se desenvolvido independentemente nos dicinodontes, e poderia representar uma homoplasia com a membrana de recobrimento da bochecha

(*Mundplatt*) apresentada por alguns saurópsidos, como proposto para alguns dicinodontes por Crompton & Hotton III (1967) e Cluver (1975). Existem, inclusive, superfícies rugosas e um recesso ventro-lateral na barra infra-orbital que sugerem a presença de uma cicatriz de fixação muscular, semelhante à que Crompton & Hotton III (1967) referem como origem do *M. levator angularis oris*, enquanto Cox<sup>38</sup> (*apud* Crompton & Hotton III, 1967) a sugeria como origem de um *M. masseter superficialis*. De qualquer modo, embora exista a evidência osteológica de inserção de tecidos posteriores no processo caniniforme, sua identidade é apenas conjectural, pois eles não apresentam correspondentes diretos com os demais grupos viventes utilizados como suporte filogenético.



**Fig. 36.** – Reconstituição dos principais grupos musculares envolvidos no ciclo mastigatório, em *Dinodontosaurus*. Foi utilizado como base o crânio de um indivíduo adulto, em vista lateral esquerda. As linhas pontilhadas utilizadas nesse e em outros diagramas de reconstituição muscular representam o curso de músculos que se encontram encobertos pelos ossos, na vista apresentada. O mesmo se aplica para os nervos representados.

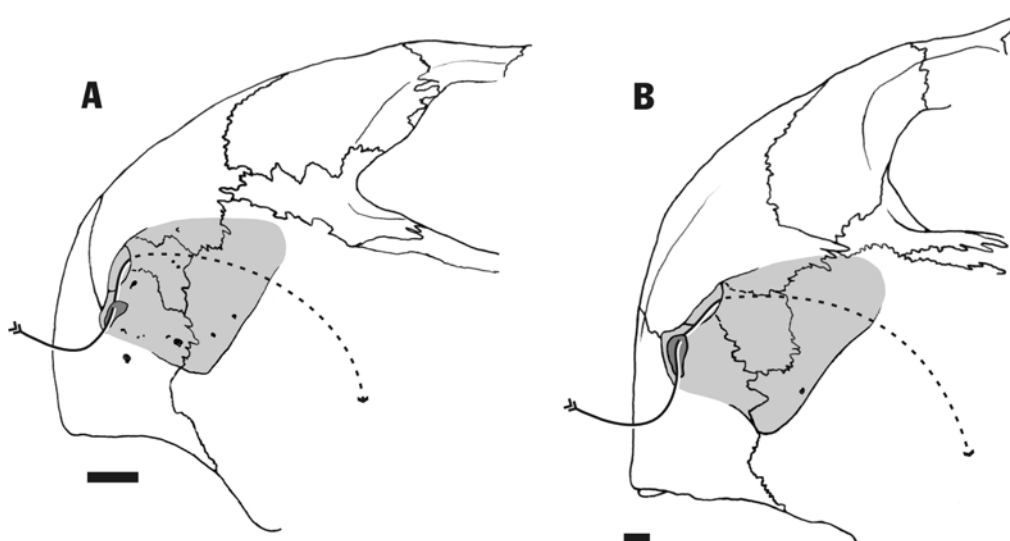
Outro recesso que pode ter sustentado algum tipo de tecido especializado é a depressão localizada ao redor do orifício da narina externa óssea, tendo sua maior expressão ventro-posteriormente. No caso particular de *Lystrosaurus*, essa depressão contornada por cristas foi especulada como adaptação para hábitos aquáticos, servindo de suporte a uma válvula nasal, com função de manter as narinas fechadas para que o animal pudesse submergir (Watson<sup>39</sup>, *apud* King, 1991). Entretanto, feição semelhante é observada, em maior ou menor grau, em diversos gêneros (*vide* item 3.1, nesse volume), e não é possível de se afirmar que todos tivessem hábitos aquáticos (ou mesmo qualquer gênero, isoladamente). Se havia algum tipo de válvula, ela poderia não ser relacionada com hábitos aquáticos, mas ser uma forma de proteção contra sedimentos (durante atividade de escavação) ou a depressão nasal poderia ainda comportar alguma glândula (King & Cluver, 1991). Uma alternativa aqui aventada é que tal recesso simplesmente auxiliaria

<sup>38</sup> COX, On the anatomy...

<sup>39</sup> WATSON, D. M. S. 1912. The skeleton of *Lystrosaurus*. *Records of the Albany Museum*, 2: 287-299.

no suporte da pele associada à narina carnosa (*nasus externus*) dos dicinodontes, especialmente se considerarmos que toda a margem ventral e anterior à narina poderiam estar recobertas por projeções córneas.

Com base em comparações entre saurópsidos atuais, Witmer (2001a, b) argumenta que a posição do orifício da narina externa na pele se dá mais ventral e anterior em relação à narina externa óssea. Uma abertura rostral, segundo ele, seria “*a virtually invariant rule of construction among Amniota*” (Witmer, 2001b, p. 850), e deve ser também aplicável para terápsidos não-mamalianos, onde as narinas externas ósseas ainda se apresentavam com duas aberturas distintas, lateralmente no crânio. Devido à morfologia do rosto de *Dinodontosaurus*, a abertura da narina carnosa poderia se localizar no extremo anterior ou, mais possivelmente, na porção mais ventral da depressão ao redor da narina externa óssea (Fig. 37).



**Fig. 37.** – Região rostral de *Dinodontosaurus* em vista lateral esquerda: *A*, em um indivíduo juvenil; *B*, em um indivíduo adulto. A área sombreada representa toda a região óssea externa que sustentava o aparato nasal, e são sugeridas as possíveis localizações para a narina externa carnosa (*nasus externus*). A seta indica o sentido do fluxo de ar na passagem nasal. Escala = 1cm.

Outras estruturas não preservadas, relacionadas com sistemas sensoriais, são o globo ocular e o ouvido externo. A posição do globo ocular, ao menos em mamíferos, é parcialmente determinada pela fossa para o saco lacrimal, mas suas dimensões só podem ser aproximadamente definidas pela dimensão da própria órbita. Cluver (1971) descreve, em um único exemplar do gênero *Lystrosaurus*, a presença de placas dos anéis escleróticos preservadas. Isso pode sugerir que ao menos alguns dicinodontes possuíam tal estrutura, o que daria uma indicação mais precisa do tamanho do globo ocular, mas ela não é conhecida para *Dinodontosaurus*. Apesar disso, o tamanho da órbita, nesse táxon, sugere que os globos oculares não eram particularmente grandes em relação ao tamanho do crânio.

King (1990, p. 36) enumera a opinião de diversos autores sobre o posicionamento do tímpano em dicinodontes, tendo sido propostas várias hipóteses, desde que ele seria totalmente ausente, passando pela possibilidade de que ele era presente na parte posterior do occiput, como nos saurópsidos, ou que ele se



localizava no recesso angular da mandíbula, como seria encontrado em cinodontes avançados; alguns autores chegam a propor até mesmo que membranas timpânicas eram encontradas em ambas as posições. Cluver (1971), por exemplo, acredita que, em *Lystrosaurus*, o tímpano estava ausente, pois esse gênero apresenta a borda posterior do suspensório relativamente plana. Em *Dinodontosaurus*, por outro lado, o conjunto composto por quadrado e quadrado-jugal apresenta uma pronunciada concavidade em sua borda posterior, que poderia ter suportado uma membrana timpânica. Essa era provavelmente a melhor posição para a passagem do meato auditivo externo, pois, como King (1990) argumenta, a localização da membrana timpânica (exclusivamente ou adicionalmente) na mandíbula seria afetada pelo movimento propalinal no ciclo mastigatório, que provavelmente interferiria na detecção de sons.

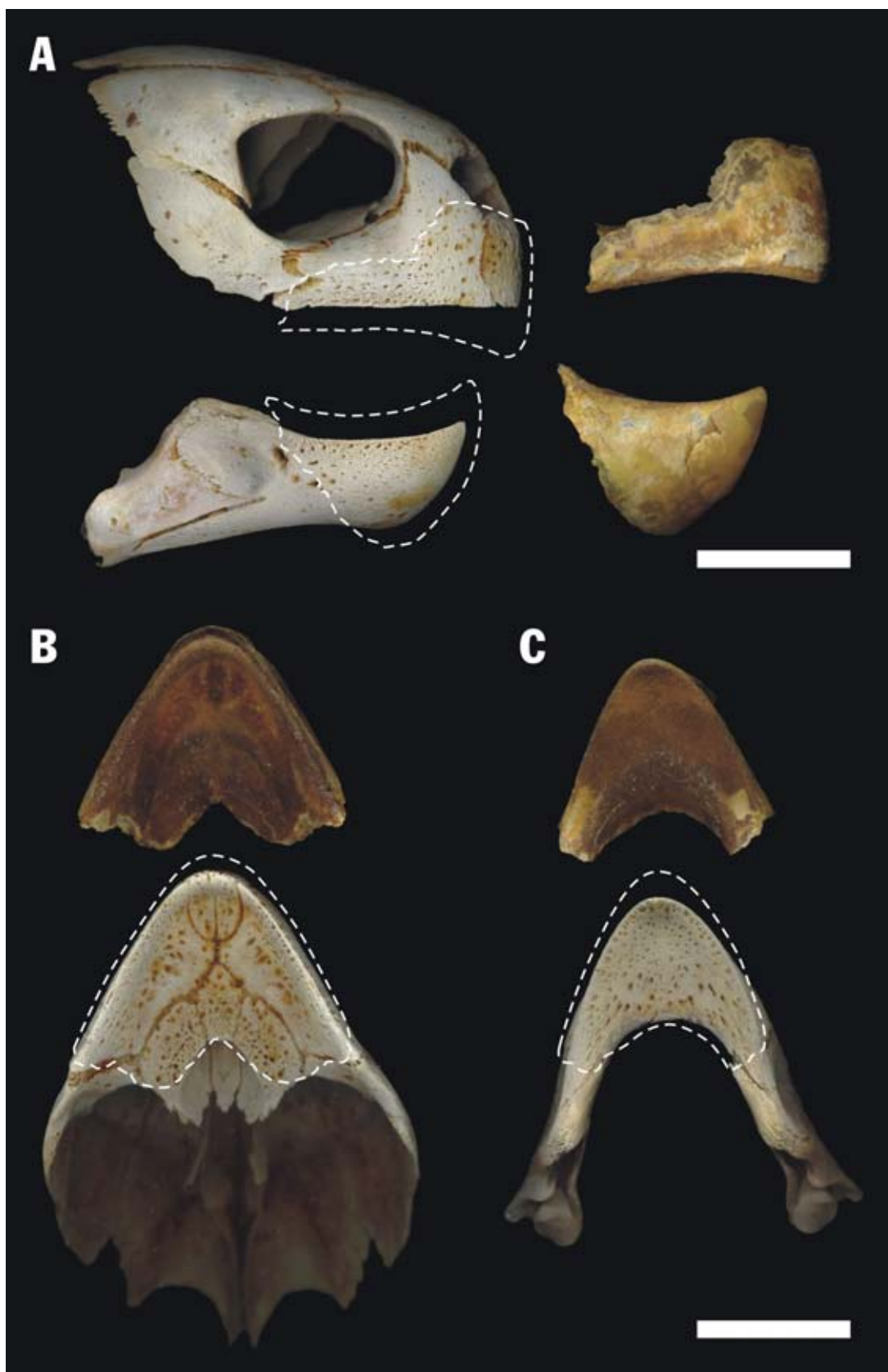
Finalmente, a última questão a ser abordada na reconstituição da morfologia facial se refere à distribuição e extensão de projeções córneas, que, no registro fóssil, normalmente não se preservam<sup>40</sup>. Uma característica conspícua aos dicinodontes é a redução dentária e a configuração da pré-maxila e porção anterior do dentário, adquirindo um formato de bico, associadas a grande concentração de *foramina* nutrientes, que sugerem a presença de uma cobertura córnea, de forma similar à apresentada por quelônios (*e.g.*, Crompton & Hotton III, 1967; Cluver, 1970; 1971; Cox, 1998).

Foram efetuadas comparações com animais vivos com projeções córneas para identificar áreas (e forma provável) das projeções em *Dinodontosaurus*. O comparativo mais óbvio e direto, no caso de dicinodontes, se dá com quelônios vivos e, para tanto, foram observados dois crânios da tartaruga marinha comum (*Caretta caretta*, também com denominações populares menos lisonjeiras, como “tartaruga-boba” ou “cabeçuda”) que ainda apresentava as respectivas ranfotecas preservadas (espécimes da coleção didática da UFPel, não catalogados). Outros animais de diferentes grupos também apresentam projeções cornificadas no crânio, associadas com *foramina* nutrientes. Esses incluem, por exemplo, os mamíferos Bovidae, além de outras estruturas apresentadas por rinocerontes e girafas modernos, que também servem como base para inferências (Hieronymus & Witmer, 2004).

Na tartaruga marinha (Fig. 38), a presença de *foramina* nutrientes não se dá exclusivamente nas áreas recobertas pela ranfoteca, mas esses também estão presentes onde provavelmente as escamas córneas se aproximavam do crânio. Nota-se, primeiramente, que as ranfotecas não se fixavam rentes ao crânio, e se estendiam consideravelmente além das dimensões ósseas (a ranfoteca da mandíbula, por exemplo, apresenta uma altura cerca de 50% maior que a altura do dentário apenas; Fig. 38). Entre as ranfotecas e os ossos deve se estender uma camada de epitélio germinativo, em continuidade com o restante da pele (Kitchener, 1991). Como observado por Cox (1998), nos quelônios o formato do crânio não corresponde exatamente ao formato da ranfoteca, mas as áreas que apresentam os maiores *foramina* correspondem aproximadamente às regiões em que a ranfoteca é mais espessa. No palato da tartaruga marinha, existem áreas virtualmente sem *foramina* observáveis macroscopicamente, especialmente na porção medial das maxilas, localizadas entre áreas densamente perfuradas, que mesmo assim são recobertas por processos

---

<sup>40</sup> Existem raras exceções. Dinossauros Saurischia Ornithomimidae apresentam espécimes com impressões das coberturas córneas preservadas (Norell *et al.*, 2001) sobre o rostrum.



**Fig. 38.** – Crânio e mandíbula parciais da tartaruga marinha comum (*Caretta caretta*), apresentando as respectivas ranfotecas: *A*, vista lateral direita de crânio e mandíbula, com as ranfotecas à direita; *B*, vista palatal da ranfoteca superior e crânio, abaixo; *C*, vista dorsal da ranfoteca inferior e mandíbula, abaixo. Os limites das ranfotecas sobre o crânio e mandíbula são indicados pelas linhas tracejadas. Escala = 5cm.

córneos, apenas interligando as partes mais espessas da ranfoteca. Também no palato, é importante notar que a ranfoteca se estende até a borda anterior das coanas. Os limites posteriores da ranfoteca são marcados, no crânio, pela súbita diminuição do tamanho dos *foramina* ou aumento do espaçamento entre eles, mas não de sua total ausência.

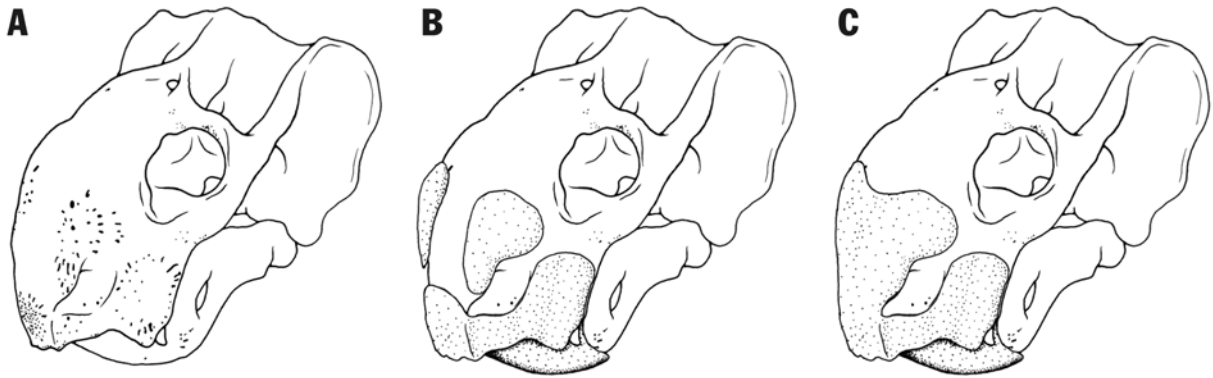
Ainda na tartaruga marinha, observa-se que o padrão de cristas e sulcos apresentado pelas ranfotecas é complementar entre ambas, embora o palato e a sínfise do dentário sejam planos: as projeções da ranfoteca da maxila se encaixam de modo firme nos sulcos da ranfoteca da mandíbula, e vice-versa. Cox (1998) descreve padrões de ranfotecas também complementares no cágado *Geochelone gigantea*, mas indica que as projeções córneas da mandíbula refletem a forma do dentário, enquanto as coberturas na maxila se adaptam a essa forma, apresentando sulcos ântero-posteriores que podem ser associados a desgaste pelo ciclo mastigatório. *Geochelone* apresenta propalinia bem desenvolvida (King, 1996), enquanto *Caretta* provavelmente apresenta adução mais ortal da mandíbula.

Baseados na observação de *foramina* ao redor da região rostral em dicinodontes, alguns autores reconstróem a extensão das ranfotecas em diferentes gêneros. Cluver (1970) faz várias considerações e descreve a extensão das ranfotecas de *Dicynodon*. A ranfoteca superior poderia se estender desde a parte anterior do rosto, cobrindo os processos caniniformes e estendendo-se medialmente sobre o palato e finalmente formando uma lâmina cortante na crista palatal. Ela poderia se estender, em *Dicynodon*, também sobre a face ventral dos palatinos, como Cluver (1971) também propõe para *Lystrosaurus*, fornecendo restaurações de suas ranfotecas. Cluver & Hotton III (1981) apresentam exemplares dos gêneros *Dicynodon* e *Oudenodon* com *foramina* sobre os nasais, e Hotton III (1986), ao representar alguns dicinodontes, figura a extensão das projeções córneas dos bicos de *Dicynodon* e *Diictodon* (p. 72) expandindo-se dorsal e posteriormente às narinas, na região do rosto. *Lystrosaurus* também apresenta *foramina* nutrientes sobre os nasais e frontais, incluindo, eventualmente, tuberosidades nos frontais em alguns espécimes (*vide* Cluver, 1971). King & Cluver (1991) mencionam a possibilidade de recobrimento córneo sobre essas estruturas, além de acrescentar que as cristas ao redor da depressão nasal, em *Lystrosaurus*, também poderiam acomodar extensões de coberturas córneas. Nesses trabalhos, a ranfoteca inferior, sobre a mandíbula, normalmente parece terminar anteriormente em um par de pontas afiadas, que se prolongavam posteriormente em forma de cristas.

Para *Dinodontosaurus*, a ocorrência e distribuição de *foramina* nutrientes, externamente, sobre a região rostral, é bem nítida em vários espécimes, especialmente entre os exemplares juvenis, mas também é observada, com os mesmos arranjos, em alguns exemplares adultos. A região palatal é menos clara nesse aspecto, em parte pelas mandíbulas se encontrarem ainda associadas aos crânios de diversos espécimes, mas também por simplesmente se encontrarem em pior estado de preservação em outros crânios.

No crânio, em vista dorsal, dois conjuntos de *foramina* se destacam, cada um localizado sobre um osso nasal, seguindo um padrão aproximadamente radial, e sugerem recobrimento córneo semelhante ao que foi sugerido para *Dicynodon*, entre outros dicinodontes, como discutido acima (Fig. 39). Esses conjuntos são expressivos, com *foramina* que atingem diâmetros consideráveis e se estendem lateralmente até a margem

da crista superior à narina externa. Eles estão praticamente restritos aos nasais e não estão presentes nas margens mediais dos nasais, nem continuam até a borda anterior do rostro. Esses intervalos podem representar ausência de coberturas córneas ou apenas seu adelgaçamento, como ocorre no palato de *Caretta*.



**Fig. 39.** – Crânio e mandíbula de um indivíduo juvenil do gênero *Dinodontosaurus* em vista ântero-látero-dorsal: *A*, principais áreas recobertas por *foramina* nutrientes; *B* e *C*, reconstituições hipotéticas da extensão das projeções córneas associadas.

Os *foramina* associados à ranfoteca, de fato, só passam a ser novamente visíveis em vistas anterior e lateral. Na porção anterior do rostro, na pré-maxila, os *foramina* são bem desenvolvidos e seguem novamente um padrão radial. Na borda ventral da pré-maxila, onde ocorrem as endentações, eles são também mais desenvolvidos, sugerindo que, na ranfoteca, o contorno dessa margem, em formato de “W”, era ainda mais destacado, com espessas camadas de material córneo alongando as pontas das endentações.

Em vistas laterais, o rostro apresenta alguns *foramina* concentrados apenas em sua porção anterior, à frente e abaixo da depressão nasal. Eles ocorrem espaçados em toda a superfície ventral da pré-maxila. Na maxila, eles também são disseminados, mas parecem recobrir grande parte da superfície, perfazendo um contorno aproximadamente elíptico que se estende dorsalmente até a altura das narinas externas. Posteriormente, na continuidade desse contorno, os *foramina* são bem desenvolvidos, e exibem novamente uma orientação que sugere um padrão radial, centrado na maxila (Fig. 39, *A*). Provavelmente a ranfoteca formava uma grande placa na lateral da maxila, que seguia até a borda ventral, contornando a base das presas caniniformes. Na parte posterior da maxila os *foramina* são pouco expressivos, ou completamente ausentes.

Ventralmente, a lateral do palato, no rostro, apresenta uma borda estreita que sugere que a ranfoteca se desenvolvia como uma lâmina afiada na maior parte de sua extensão. A borda anterior do processo caniniforme também é estreita, mas vai se tornando arredondada próximo às presas. As duas principais endentações mediais na borda anterior do palato seguem posteriormente como duas cristas, aproximadamente paralelas, que dão lugar a uma crista única, medial, pouco antes da altura do início do desenvolvimento dos processos caniniformes nas maxilas. Todas essas cristas palatais apresentam-se crivadas por *foramina*, e deveriam ser recobertas por espessas camadas córneas, formando gumes, enquanto

as depressões associadas a essas cristas eram menos irrigadas, e deveriam apresentar coberturas córneas mais delgadas. O contorno posterior da ranfoteca é difícil de definir com exatidão, mas ela deveria, ao menos, recobrir a face medial anterior dos processos caniniformes e seguir a crista medial até as coanas. Não são observados *foramina* nutrientes nos ectopterigóides e apenas alguns poucos podem estar presentes na superfície ventral anterior dos palatinos.

Na mandíbula, a ranfoteca deveria se restringir aos dentários. A margem dorsal desses ossos apresenta *foramina* em toda sua extensão, inclusive na plataforma sobre a sínfise. Na porção anterior, ocorrem duas endentações, que seguem posteriormente como cristas e irão se encaixar nos sulcos laterais à crista medial do palato. Os *foramina* distribuem-se, nessas cristas, de forma semelhante ao que ocorre no palato, sugerindo também o desenvolvimento delas na forma de gumes. Em vistas laterais, os *foramina* não se estendem muito abaixo da borda, tornando difícil delimitar o contorno posterior da ranfoteca, mas a superfície lateral posterior dos dentários se torna abaulada, convexa, o que pode definir o limite das projeções córneas. Em vista anterior, todo o dentário é recoberto de *foramina*, que se estendem ventralmente até o final da sínfise mandibular.

A ocorrência de *foramina* nutrientes, entretanto, não é um indicador irrefutável da presença de projeções córneas. Estruturas superficialmente semelhantes, concentradas nas maxilas, já foram propostas como indicadoras da presença de fibrissas em outros terápsidos não-mamalianos (*e.g.* Brink, 1956; Findlay, 1968). Mas a sua distribuição em uma estrutura óssea morfologicamente análoga, além de funcionalmente semelhante, ao bico de quelônios modernos, são argumentos que reforçam a inferência de uma ranfoteca. Até o momento, não há argumentos suficientes para supor que os conjuntos de *foramina* presentes nos nasais e na porção lateral do processo caniniforme não sejam também relacionados com projeções córneas.

#### 4.2.2. Musculatura da região cervical

A constituição da musculatura cervical é fundamental para o suporte de um crânio robusto como o de *Dinodontosaurus*. A musculatura da região mastóide, em mamíferos atuais, especialmente predatórios, também adquire funções primordiais em suas técnicas de apreensão de alimento.

Infelizmente, para a reconstituição da musculatura cervical em *Dinodontosaurus*, diversas suposições precisam ser feitas, uma vez que a estrutura da própria coluna cervical não é bem preservada em nenhum dos espécimes observados. Isso dificulta a identificação de alguns sítios de inserção muscular importantes, mas, ainda assim, é possível indicar as posições aproximadas dos principais músculos envolvidos. Parte da informação é recuperável a partir do próprio crânio, em sua região occipital, onde residem diversas áreas de origem muscular. Informações para a coluna foram complementadas utilizando-se inferências a partir do que se conhece em outros dicinodontes.

Normalmente, os autores que reconstroem essa musculatura, nos dicinodontes, tendem a adotar um padrão saurópsido modificado (*e.g.*, Cluver, 1971; King, 1981) ao invés de um arquétipo puramente saurópsido ou mamaliano, em parte com o argumento do desenvolvimento do côndilo occipital e

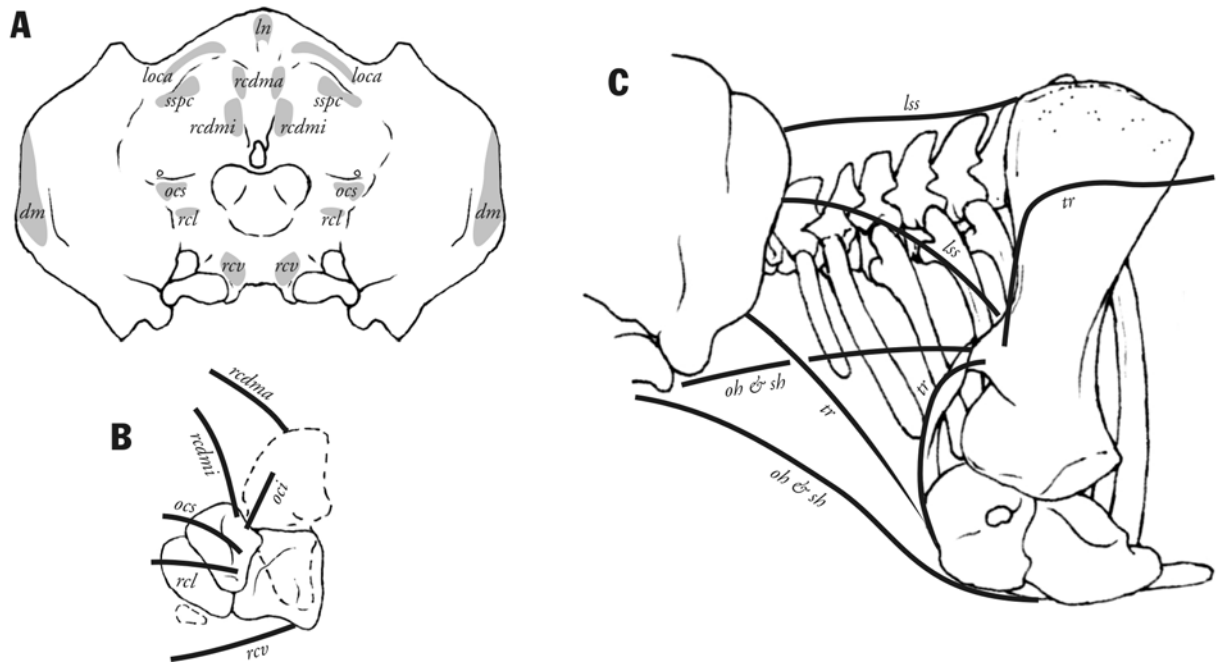
incipiente rotação dos arcos do atlas sobre o processo odontóide do eixo. A musculatura do pescoço é diferenciada nos mamíferos, em relação ao padrão saurópsido, enquanto que nos lissanfíbios ela é geralmente simplificada. A musculatura dorsal apresenta as maiores similaridades entre todos os grupos coronais, enquanto a ventral (musculatura hipobranquial) se diferencia de forma complexa.

Dorsalmente, os músculos do pescoço são apenas uma continuação anterior da musculatura epaxial do tronco (Romer & Parsons, 1985). Entre saurópsidos e mamíferos, três grupos musculares principais estão presentes na região cervical: o sistema transverso-espinhal, o longuíssimo e o iliocostal (do medial para o mais lateral). Nos mamíferos e em alguns saurópsidos, o último grupo deixa de fazer contato com o crânio, inserindo-se apenas na série de vértebras cervicais (Cluver, 1971).

Medialmente, entre o sistema longuíssimo e os espinhos neurais, encontra-se o complexo sistema transverso-espinhal, que engloba uma série de músculos entrecruzados que se associam aos processos transversos e às sucessivas apófises espinhosas. Entre os músculos que o compõem estão o *M. semispinalis capitis*, além dos principais músculos que fazem conexão do crânio com o atlas-eixo, a partir do que se observa em saurópsidos: os complexos dos músculos reto e oblíquo da cabeça. As denominações específicas dos diferentes ramos desses últimos complexos são variadas; King (1981) utiliza o padrão saurópsido como referência, com as designações de *Mm. recti capitis dorsales major et minor*, *M. rectus capitis lateralis*, *M. rectus capitis ventralis*, e o *Mm. obliqui capitis superior, inferior et magnus* (embora esse último ramo possa estar ausente), enquanto Cluver (1971) utiliza as designações mamalianas correspondentes (*Mm. recti capitis posteriores major et minor*, *M. rectus capitis lateralis*, *M. rectus capitis anterior*, e *Mm. obliqui capitis cranialis, caudalis et magnus*). As designações no presente trabalho seguirão as utilizadas por King (1981).

Não é possível identificar todos os locais de inserção muscular no occiput de *Dinodontosaurus*. As cicatrizes deixadas no occiput são sutis ou mesmo duvidosas e, embora sejam observadas, texturas diferenciadas na superfície óssea (que supostamente participavam da base das inserções musculares) em alguns locais, a exata extensão dessas inserções é difícil de precisar. Alguns recessos e áreas onde o osso adquire uma textura esponjosa coincidem razoavelmente com as áreas de inserções de alguns dos músculos do sistema transverso-espinhal, apresentadas, por exemplo, em Cluver (1971) e King (1990), e foram interpretadas como tais (Fig. 40, A). No complexo atlas-eixo de *Dinodontosaurus* (Fig. 40, B), todas as reconstituições das origens desses músculos são especulativas, transportadas dos modelos dos autores supracitados, uma vez que esses ossos não se encontram completamente preservados em nenhum dos espécimes estudados.

É provável que esses músculos tenham sido geralmente pouco expressivos, a julgar pelas dimensões observadas nas vértebras. Um dos principais pontos de discussão sobre a musculatura transverso-espinhal se refere ao *M. obliquus capitis magnus*, que não está presente nos mamíferos, e que pode restringir os movimentos de rotação do complexo atlas-eixo. Filogeneticamente, sua inferência é ambígua, mas King (1981) observa feições osteológicas em *Dicynodon* que indicariam suas áreas de inserção. Para essa autora, esse músculo seria reduzido, permitindo assim os movimentos de rotação. Não temos como averiguar essa situação em *Dinodontosaurus* e, portanto, como em Cluver (1971), esse músculo não foi reconstituído.



**Fig. 40.** – Musculatura do complexo atlas-áxis e região cervical em *Dinodontosaurus*: *A*, vista occipital do crânio, com as possíveis áreas de inserção muscular associadas; *B*, atlas e áxis apresentando os principais músculos reconstituídos tentativamente, em vista lateral; *C*, vista lateral esquerda da região cervical e imediações, com a reconstituição da musculatura lateral e ventral. *A* e *C* desenhados à mesma escala.

Lateralmente ao sistema transverso-espinhal desenvolve-se o sistema longuíssimo, cujos principais músculos, na região cervical, são o *M. longissimus cervicis* e o *M. longissimus capitis*. O primeiro corresponde a uma série de feixes musculares restritos à porção posterior do pescoço, associados aos processos transversos e, em parte, às porções superiores das costelas cervicais (das quais há poucas informações para *Dinodontosaurus*, ainda mais em se tratando de inserções musculares). Já o segundo se origina da base das pré-zigapófises das vértebras cervicais e se insere na região occipital do crânio, nos esquamosais e parietais em saurópsidos e no processo mastóide em mamíferos (Cluver, 1971). Em outros dicinodontes (e.g., como em *Lystrosaurus*, de acordo com Cluver, 1971), o *M. longissimus capitis* foi reconstituído inserindo-se na porção dorso-lateral dos esquamosais, após a fossa temporal. Entretanto, devido à configuração do occiput de *Dinodontosaurus*, na qual a margem dorsal posterior da fossa temporal é ligeiramente rebaixada em relação às cristas temporais e sagital, esse músculo se localizaria mais dorsalmente, com menor componente lateral. Trechos com *foramina* muito pequenos sugerem a presença de uma inserção que pode ser associada ao *M. longissimus capitis*, entre a porção lateral do interparietal e a margem dorsal do esquamosal no occiput, posteriormente à fossa temporal (Fig. 40, *A*).

Não foi possível observar marcas de inserção muscular do sistema iliocostal no occiput de *Dinodontosaurus*, mas apenas devido a fatores relacionados com a preservação do material, além da própria característica dessas inserções, que não se apresentam com cicatrizes bem marcadas.

Nos saurópsidos e mamíferos, diversos músculos que partem da cintura escapular e compõem os flancos do pescoço apresentam consideráveis transformações, assim como ocorre com a musculatura hipobranquial, o que torna a maior parte das inferências para terápsidos ambíguas ao se tentar utilizar suporte filogenético. Por exemplo, o *M. levator scapulae superficialis* dos saurópsidos (que se origina da face lateral dorsal da escápula e se insere no occiput), dá lugar ao *M. rhomboideus*, *M. atlanto-scapularis* e *M. atlanto-acromialis* nos mamíferos. O grupo do *M. trapezius* apresenta alguma similaridade superficial, com origens se mantendo nos occiputs e fâscias dorsais, mas suas inserções também são distintas, especialmente devido à redução ou desaparecimento da clavícula e cleitro, onde deveriam se posicionar primitivamente (Romer & Parsons, 1985). Huene (1990) sugere a origem do *M. trapezius* na área vertical anterior do processo acrômio em *Stableckeria*.

A parte ventral do pescoço apresenta a musculatura hipobranquial. Nos urodelos, a musculatura ventral do tronco se estende quase continuamente até a parte inferior do pescoço, mas isso provavelmente é uma característica derivada, relacionada com a perda da cintura escapular dérmica (Romer & Parsons, 1985). Entre saurópsidos e mamíferos ocorrem novas diferenciações. O *M. omo-hyoideus* parte da face interna da clavícula e está associado ao *M. sterno-hyoideus* nos saurópsidos, enquanto sua origem se posiciona na face superior externa da escápula e se encontra bem individualizado nos mamíferos (Romer, 1922); ao menos as inserções se mantêm constantes, indo para a cartilagem tireóide da laringe e osso hióide, e desses para a sínfise da mandíbula (Romer & Parsons, 1985).

A morfologia da cintura escapular dos dicinodontes sugere mais similaridades com o padrão saurópsido, que será tentativamente adotado aqui (Fig. 40, C), embora Romer (1922) tenha utilizado padrões transicionais na reconstituição de alguns terápsidos. Cicatrizes de inserção dos músculos hipobranquiais na cintura escapular e crânio de *Dinodontosaurus* não são claras, impossibilitando maiores conclusões a esse respeito.

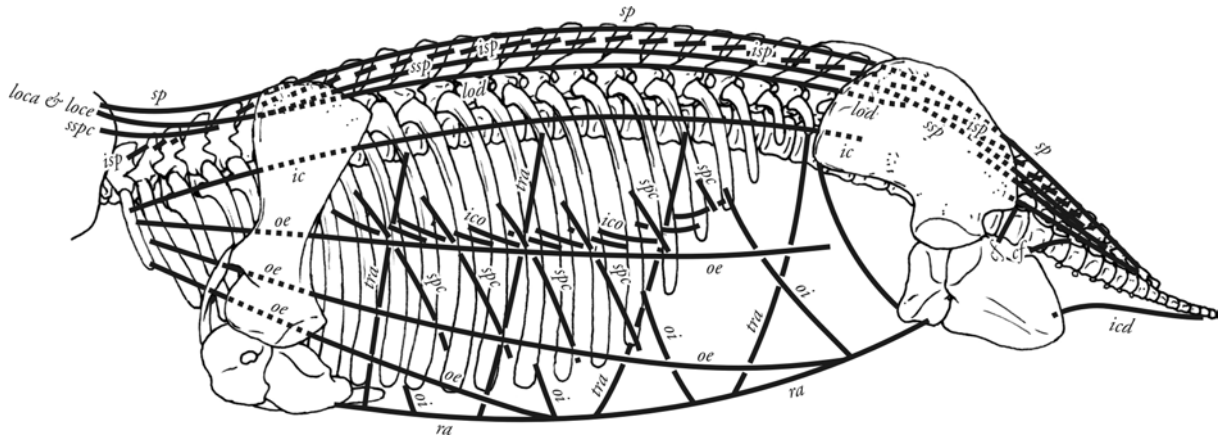
#### 4.2.3. Aspecto geral da musculatura do tronco e cauda

A musculatura do tronco e da cauda é geralmente atrofiada nos vertebrados terrestres, uma vez que os esforços locomotores são principalmente executados pelos membros, excetuando-se apenas alguns casos, como os ofídios e alguns escamados que apresentam o tronco como principal responsável pela locomoção (Romer & Parsons, 1985). Ainda assim, em mamíferos que se erguem comumente nas patas traseiras, a musculatura epaxial pode se desenvolver mais expressivamente, uma vez que ela deve suportar em parte os esforços gerados para sustentação da porção dianteira, no ar (Bakker, 1987). Esses músculos parecem ser bem desenvolvidos também em animais saltadores, em que os impulsos repercutem em amplos movimentos dorso-ventrais (*vide* Alexander & Jayes, 1981).

Diversas cicatrizes de fixação muscular são indistintas na região dorsal, mas ao menos os mesmos grupos musculares básicos (transverso-espinhal, longuíssimo e iliocostal) estão presentes em saurópsidos e mamíferos, embora, nesses últimos, eles tenham retido pouco do arranjo metamérico original (Romer &



Parsons, 1985). Em *Dinodontosaurus*, a baixa altura dos espinhos neurais e o posicionamento elevado dos processos transversos impõem grandes limitações ao volume dessa musculatura (*vide* Fig. 41 para a reconstrução geral dos cursos da musculatura do tronco e cauda).



**Fig. 41.** – Aspecto geral da musculatura do tronco e cauda de *Dinodontosaurus* em vista lateral esquerda, representado em um indivíduo juvenil. Estão representados apenas os cursos gerais dos principais músculos; nessa reconstrução não se procurou representar as inserções musculares nem todas as partes dos diferentes conjuntos de músculos, mas apenas se dar uma visão geral de suas diferentes orientações de atuação.

Entre os diversos músculos do sistema transverso-espinhal encontravam-se os *Mm. interspinales*, que presumivelmente conectavam os espinhos neurais de vértebras sucessivas, mantendo a coluna firme (King, 1981). Pelas dimensões dos espinhos, esses músculos deveriam ter dimensões bem reduzidas. Os maiores músculos intervertebrais desse sistema, pertencentes aos grupos dos *Mm. spinales* e *Mm. semispinales*, se posicionavam medialmente nos arcos neurais, e se desenvolviam principalmente sobre a porção anterior do tronco, afinando-se na porção posterior e na cauda.

O principal músculo do sistema longuíssimo, o *M. longissimus dorsi*, usualmente se origina da borda anterior dorsal da face interna do flio, se inserindo nas bordas dorsais ou ântero-dorsais dos processos transversos e nos segmentos proximais das costelas, tanto em saurópsidos como em mamíferos. King (1981) comenta que, com o arranjo das costelas deixando uma terminação dorsal do processo transverso livre, esse músculo poderia apresentar suas inserções confinadas aos processos transversos ou apresentar dois ramos para manter o padrão geral e se inserir também nas costelas. Ao observar os padrões de cicatrizes proximais nas costelas de *Dicynodon*, essa autora prefere a primeira hipótese, com o *M. longissimus dorsi* reduzido em relação à sua condição primitiva. Em *Dinodontosaurus*, uma das áreas possíveis para a inserção desse músculo no arco neural é a faceta arredondada, um pouco protuberante e rugosa, que compõe a terminação dorsal do processo transverso. Isso também implicaria em uma inserção extremamente reduzida.

Não se observa o padrão de cicatrizes descrito por King (1981) nas superfícies dorsal e ventral das costelas de *Dinodontosaurus*, e não há forma de garantir a extensão lateral do *M. longissimus dorsi* para se definir também as dimensões da musculatura iliocostal. O *M. iliocostalis* deve apresentar-se inserido às

extremidades proximais das costelas, lateralmente ao *M. longissimus dorsi* e, embora não seja possível precisar sua origem, essa deve se dar parcialmente da cintura pélvica.

Partindo-se para os músculos hipaxiais do tronco, a musculatura subvertebral atua como um componente da musculatura dorsal, nos movimentos de oscilação dorso-ventral (Romer & Parsons, 1985). Não há muitas evidências de suas inserções, mas é possível que, em complemento à musculatura dorsal, ela também não seja muito desenvolvida.

Nos flancos, a musculatura hipaxial se divide em três camadas, cada uma com fibras se desenvolvendo em diferentes direções (Alexander & Jayes, 1981). Essas camadas são compostas primitivamente pelo *M. transversus*, *M. obliquus internus* e *M. obliquus externus*, do medial para o mais lateral. Na parte anterior do tronco dos amniotas, onde as costelas são bem desenvolvidas, esses músculos se modificam, dando origem, respectivamente, ao *M. subcostalis*, *Mm. intercostales* e *M. supracostalis*. São visíveis apenas superfícies que devem ser os sítios de inserção dos *Mm. intercostales*, mais ou menos planas, um pouco rebaixadas, especialmente na porção anterior das costelas, no decorrer da metade proximal de suas hastes.

Ventralmente, o *M. rectus abdominis* unia as duas cinturas, da extremidade anterior do esterno à sínfise pélvica, dando suporte às vísceras e auxiliando na flexão do corpo (Hildebrand, 1995). Outros músculos do tronco que participam das cinturas escapular e pélvica serão discutidos juntamente com essas, nos tópicos seguintes.

Os grupos de músculos epaxiais discutidos para o tronco também possuem extensões pela cauda, nos saurópsidos, e poderiam estar presentes no caso de *Dinodontosaurus*, embora reduzidos. A musculatura hipaxial é interrompida na cintura pélvica, mas volta a desenvolver-se na cauda, de forma análoga à musculatura epaxial dorsal. Látero-ventralmente às vértebras caudais anteriores, destaca-se o *M. caudifemoralis*, um importante músculo apendicular, retrator do fêmur em crocodilianos e em diversos escamados viventes, que pode ser homólogo ao *M. pyriformis* e *M. crurococcygeus* dos marsupiais (Fröbisch, 2003). A cauda curta de *Dinodontosaurus*, com os arcos neurais reduzindo-se e mesmo desaparecendo nas últimas vértebras, indica uma pequena extensão para esse músculo. Acompanhando o movimento de retração do fêmur, a contração desse músculo impelia a cauda lateralmente. Em um animal com postura aduzida do fêmur e redução da cauda, esse tipo de movimento oscilatório se tornou pouco significativo (Kemp, 1980; Fröbisch, 2003).

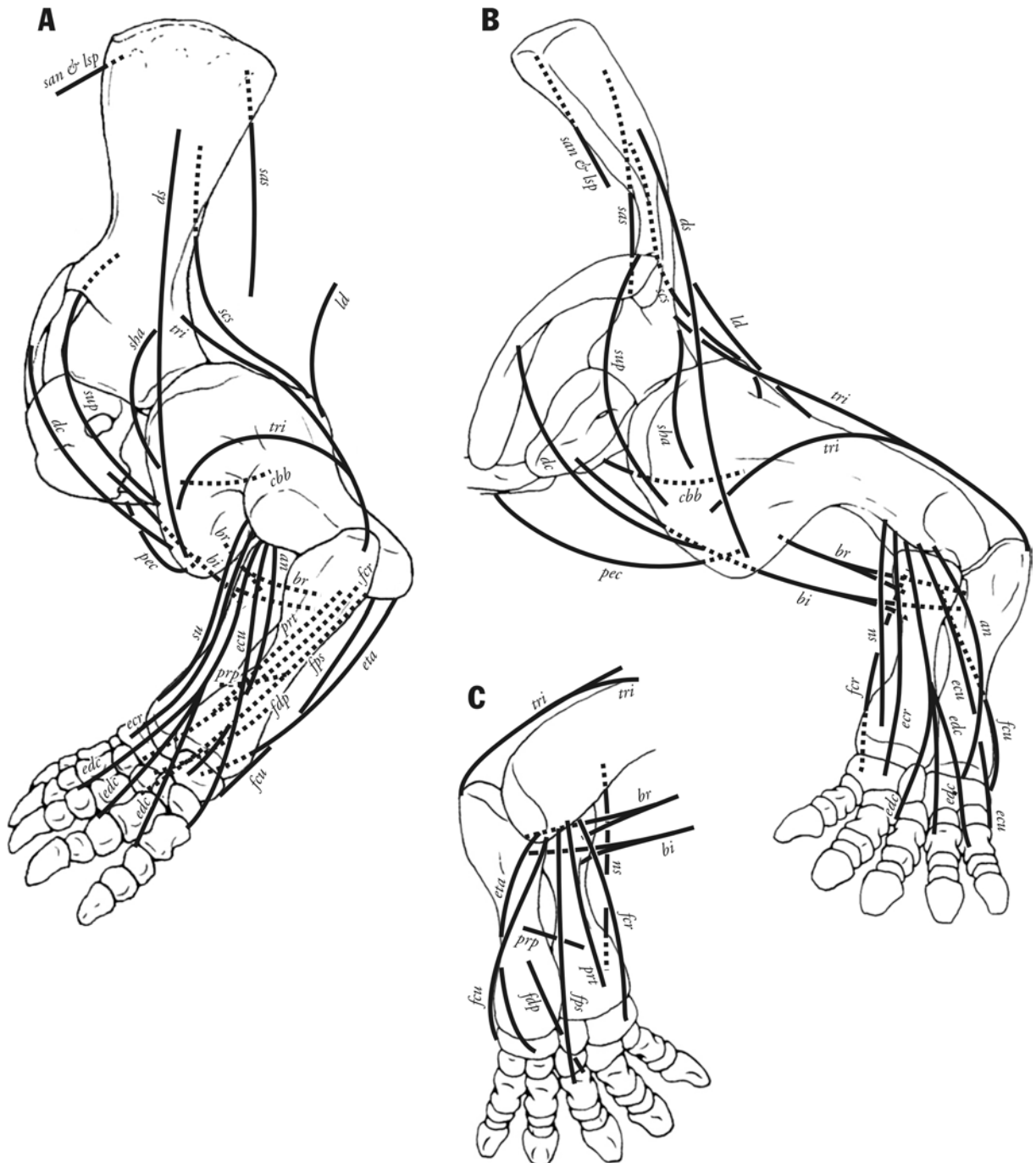
#### 4.2.4. Musculatura da cintura escapular e membros anteriores

Walter<sup>41</sup> (*apud* Fröbisch, 2003; *vide* também Walter, 1986) descreve extensivamente a morfologia e função dos músculos apendiculares em Kannemeyeriiformes. Parte de seus resultados serão apresentados aqui e no tópico seguinte, expondo com um pouco mais de detalhe apenas os pontos de contradição com outros trabalhos, ou inferências ambíguas. As áreas de origem e inserção e o curso dos músculos para

---

<sup>41</sup> WALTER, *Limb adaptations...*

saurópsidos e mamíferos vivos serão identificadas de acordo com o que é exposto em Romer (1922), Romer & Parsons (1985) e Hildebrand (1995); outros autores eventualmente serão citados. O resultado geral da reconstituição dos músculos para o membro anterior de *Dinodontosaurus* está representado na Fig. 42.



**Fig. 42.** – Reconstituição esquemática dos sítios de origem e inserção dos principais músculos da cintura escapular e membro anterior, em um indivíduo juvenil de *Dinodontosaurus*: A, vista lateral do membro esquerdo; B, o mesmo, em vista anterior; C, detalhe do antebraço, em vista posterior. Em B e C foram excluídos os músculos que não são visíveis nas respectivas vistas.

A morfologia geral da cintura escapular e do membro anterior em *Dinodontosaurus* é ainda distinta da condição mamaliana típica, o que leva à adoção, principalmente, de modelos saurópsidos para a reconstituição da musculatura associada. Os músculos serão tratados, a seguir, considerando-se suas principais funções no ciclo de passada do membro anterior.

Alguns músculos do tronco, na região escapular, são especialmente desenvolvidos para a sustentação da escápula, derivados do *M. obliquus externus*. É o caso dos músculos serráteis, subdivididos no *M. serratus anterior superficialis*, *M. serratus anterior* e *M. levator scapulae profundus* nos saurópsidos, e compondo uma massa muscular complexa, mas denominada unicamente de *M. serratus anterior* nos mamíferos. Suas origens se dão, em saurópsidos e mamíferos, nas costelas cervicais ou processos transversos, anteriormente, passando posteriormente a se originar nas costelas torácicas; sua inserção se faz na borda medial superior da escápula. Em *Dinodontosaurus*, as costelas cervicais, bem desenvolvidas, poderiam apresentar parte da origem desse sistema. Esse grupo muscular é discutido no presente tópico, pois sua ação poderia permitir a rotação da escápula (como menciona King, 1981), o que aumentaria a amplitude de passo no membro anterior. Isso seria uma entre diversas formas de adaptações que contornariam as restrições à movimentação do membro anterior, impostas pela orientação do úmero e pela morfologia desse osso e da cintura escapular, especialmente na cavidade glenóide e placa coracóide.

A protração do úmero deveria ser realizada pelo *M. deltoideus clavicularis* (*M. deltoideus*) e talvez parcialmente pelo *M. supracoracoideus* (*M. supraspinatus* e *M. infraspinatus*). Esses são os únicos músculos que poderiam apresentar um posicionamento que possibilita essa função, sendo o primeiro o mais provável, também causando alguma rotação e abdução do úmero.

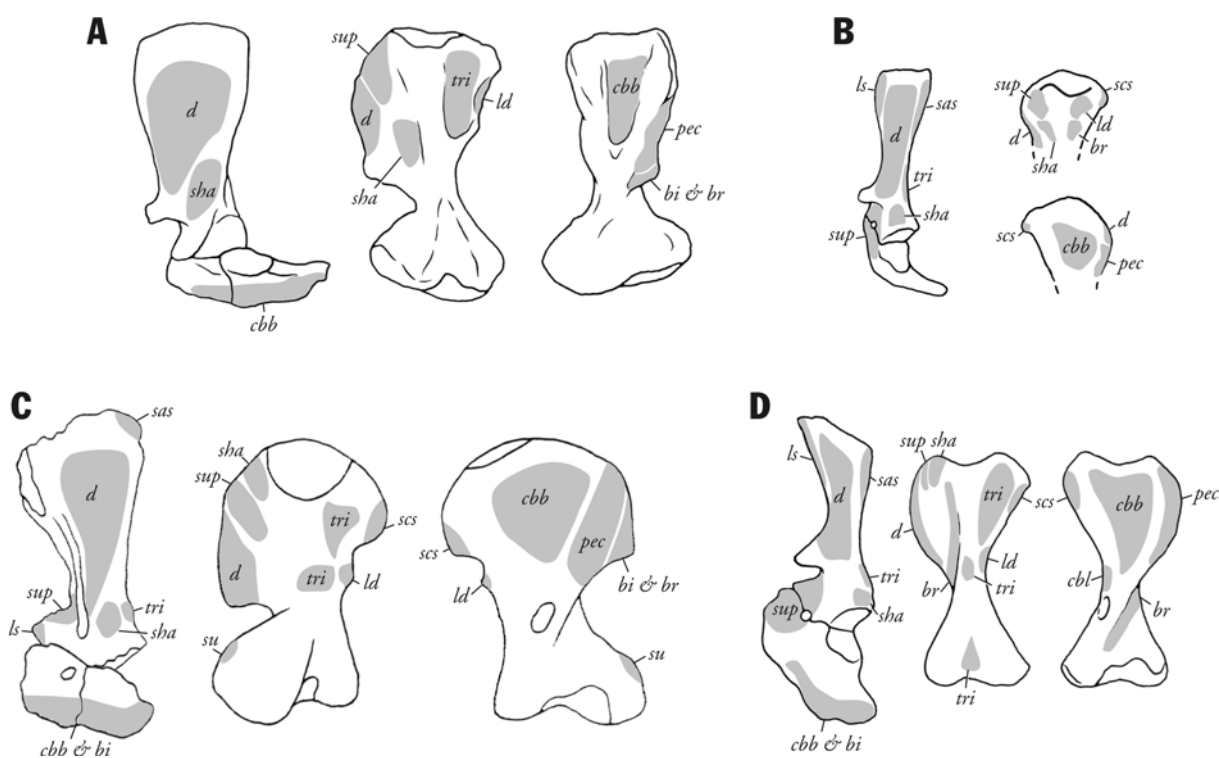
Nos saurópsidos, o *M. deltoideus clavicularis* se origina da porção medial da clavícula, inserindo-se na crista deltóide do úmero, em sua face dorsal. Esse músculo, juntamente com o *M. deltoideus scapularis*, que se origina na face lateral da escápula, compõem uma massa muscular única nos mamíferos, o *M. deltoideus*. Mesmo assim, esse músculo ainda se origina parcialmente da clavícula, quando ela ainda está presente, além de apresentar uma origem dorsal a partir da espinha da escápula, e também mantém sua área de inserção. Como a escápula forma uma lâmina simples, em *Dinodontosaurus*, e a clavícula é bem desenvolvida, essas características morfológicas sugerem a manutenção de um padrão saurópsido para esse músculo.

O *M. supracoracoideus*, nos saurópsidos, se origina primitivamente da face lateral da placa coracóide e se insere, proximalmente, na face dorsal da crista deltóide do úmero. Nos mamíferos, embora não haja placa coracóide para a origem desse músculo, provavelmente seus homólogos são o *M. supraspinatus* e o *M. infraspinatus* (Romer & Parsons, 1985). A inserção desses músculos ainda se dá na crista deltóide, mas as origens são bem diferenciadas, na maioria dos mamíferos se estendendo dorsalmente, na face lateral da escápula, preenchendo as fossas adjacentes à espinha escapular (fossa supraspinhal e infraspinhal, respectivamente)<sup>42</sup>. Novamente a evidência filogenética é inconclusiva, e mesmo a observação osteológica é

---

<sup>42</sup> Nos monotremados, a espinha escapular não é desenvolvida, e o *M. supraspinatus* se desenvolve medialmente na escápula (*vide* Sánchez-Villagra & Maier, 2002).

dicutível. Diversos autores (*e.g.*, King, 1981; 1985; Walter, 1986; Ray & Chinsamy, 2003; *vide* Fig. 43) adotam um arranjo intermediário, próximo ao observado para monotremados, com a inserção se dirigindo para a face medial da escápula, devido ao desenvolvimento do processo acrómio. O mesmo poderia ocorrer em *Dinodontosaurus*, mas é impossível ter certeza. O *M. supracoracoideus* atua primariamente como adutor do úmero, mas seu posicionamento poderia permitir também alguma protração do membro, se ele estivesse presente em um arranjo mais primitivo. Entretanto, sua inserção relativamente proximal geraria menor braço de alavanca, para realizar essa função, que o *M. deltoideus clavicularis*, tornando-o pouco eficiente. Se o *M. supracoracoideus* apresentasse o arranjo suposto para os outros dicinodontes, ele poderia ainda realizar a rotação do úmero de forma eficiente, o que sugere que essa é a condição admissível e, portanto, será tentativamente adotada.



**Fig. 43.** – Diferentes arranjos para as origens e inserções da musculatura na cintura escapular e úmero de vários dicinodontes, adotadas por diversos autores. A, *Dicycnodon* (segundo King, 1981); B, *Kingoria* (segundo King, 1985); C, *Stahleckeria* (segundo Walter, 1986); D, *Diictodon* (segundo Ray & Chinsamy, 2003). Estão representadas as cinturas escapulares esquerdas, em vista lateral, e, ao lado, os úmeros esquerdos, em vistas dorsal e ventral. Em B, o úmero está representado apenas por sua porção proximal.

O único músculo que poderia ter uma participação mais significativa na retração do úmero é o *M. latissimus dorsi* (*M. latissimus dorsi* e *M. teres major*) (Walter, 1986), que possui origens principalmente nas fâscias dorsais. Nos mamíferos, parte desse músculo faz contato com a escápula e dá origem ao *M. teres major*, que se insere na porção dorsal posterior da escápula, mas não é possível inferi-lo em *Dinodontosaurus*. Pelo formato da escápula, sem nenhuma expansão dorsal posterior, é mais provável que o *M. teres major* não estivesse presente. A inserção do *M. latissimus dorsi* é similar entre saurópsidos e

mamíferos, mas, nesses últimos, ela se dá mais posteriormente, na face dorsal do úmero. Walter (1986) admite uma inserção mais posterior para *Stableckeria*, indicada por uma pequena protuberância, que será tentativamente adotada para *Dinodontosaurus*, embora essa cicatriz de inserção não seja nitidamente visível.

Provavelmente, diversos músculos participavam da abdução do úmero. Desempenhariam essa função o *M. subcoraco-scapularis* (*M. subscapularis*), *M. scapulo-humeralis posterior* (também homólogo ao *M. subscapularis* nos mamíferos), *M. scapulo-humeralis anterior* (*M. teres minor*) e *M. deltoideus scapularis* (*M. deltoideus*).

O *M. subcoraco-scapularis* se origina da superfície interna da cintura escapular e se insere, proximalmente, na margem posterior do úmero. Já o *M. scapulo-humeralis posterior* se origina imediatamente acima da cavidade glenóide, na face posterior lateral da escápula dos saurópsidos (Romer, 1922). Esses dois músculos irão dar lugar ao *M. subscapularis* nos mamíferos, que preenche grande parte da face medial da escápula, mantendo uma organização comparável ao *M. subcoraco-scapularis*. Não é possível definir, conclusivamente, sobre a presença do *M. scapulo-humeralis posterior* em *Dinodontosaurus*, mas ao menos a reconstituição das áreas de inserção e curso geral do *M. subcoraco-scapularis* (*M. subscapularis*) se dá mais seguramente.

Nos saurópsidos, a origem do *M. scapulo-humeralis anterior* se dá próximo à margem anterior da escápula, abaixo do processo acrômio, enquanto sua inserção é feita, proximalmente, na superfície ântero-lateral da superfície dorsal do úmero. Nos mamíferos, o músculo homólogo (*M. teres minor*) tem sua origem deslocada posteriormente na escápula, devido à presença do *M. infraspinatus*, e sua inserção está proximamente associada à desse último músculo, posicionando-se ainda mais anteriormente que no padrão saurópsido, podendo estar junto à margem proximal da crista deltóide. Essa inferência ambígua não elucida seu posicionamento em dicinodontes. Diferentes autores adotam origens e inserções distintas para esse músculo, baseados em observações osteológicas (sumarizadas na Fig. 43, ao lado do arranjo de outros músculos, adotados para espécies distintas). King (1981; 1985) adota uma inserção dorsal, de acordo com o padrão saurópsido, para *Dicynodon* e *Kingoria*. Walter (1986), por sua vez, adota uma situação próxima ao padrão mamaliano, com a inserção anterior à cabeça do úmero, proximalmente na superfície dorso-anterior da crista deltóide, para *Stableckeria*. Ray & Chinsamy (2003) seguem um padrão semelhante em *Diictodon*. Todos esses autores, assim como Romer (1922), que também figura a escápula de *Dicynodon*, adotam uma origem mais posterior, acima da cavidade glenóide, uma vez que a posição primitiva seria impedida pelo curso do *M. supracoracoideus*. King (1981, 1985) representa a origem desse músculo acima do nível do processo acrômio, enquanto os demais autores indicam uma posição um pouco mais ventral. Para *Dinodontosaurus*, a presença de várias fossas na margem proximal da crista deltóide, especialmente visíveis nos indivíduos adultos, sugere que a inserção desse músculo se daria como indicam Walter (1986) e Ray & Chinsamy (2003). A origem é algo um pouco mais difícil de se definir. A única cicatriz normalmente apresentada, na escápula, por alguns dicinodontes, corresponde a uma das cabeças do *M. triceps* e, abaixo dela, poderia se encontrar o *M. scapulo-humeralis posterior*, se presente, ou uma terminação posterior do *M. scapulo-humeralis anterior*. As extensões anterior e dorsal desse também não podem ser

facilmente definidas, e aqui será adotada tentativamente uma posição semelhante à que Walter (1986) adotou para *Stableckeria*.

A organização do *M. deltoideus scapularis* já foi comentada anteriormente, admitindo-se sua presença em um arranjo comparável ao dos saurópsidos. É difícil precisar a dimensão de sua área de origem na escápula, mas essa pode ser aproximadamente inferida pelos recessos presentes em alguns exemplares, o que, de qualquer modo, não afeta a reconstituição do curso de atuação desse músculo.

O *M. pectoralis*, auxiliado pelo *M. coraco-brachialis* e pelo *M. supracoracoideus* (*M. supraspinatus* e *M. infraspınatus*), já comentado, atuavam como adutores do úmero. Esses músculos eram importantes na manutenção postural dos Kannemeyeriiformes e, portanto, deveriam ser bem desenvolvidos, para evitar que o tronco, particularmente robusto nesses animais, colapsasse entre os membros anteriores.

O *M. pectoralis*, em particular, deve ter sido considerável, a julgar pela área disponível para sua origem e inserção. Tanto uma como a outra são similares entre os padrões saurópsidos e mamalianos, apresentando-se respectivamente na metade lateral da superfície ventral do esterno e na face ventral da crista deltóide, distalmente. O *M. pectoralis* provavelmente também atuava como protractor do úmero, mas sua posição sugere que ele era capaz de executar, nesse osso, considerável rotação. De fato, o grande desenvolvimento do *M. pectoralis* e do *M. deltoideus scapularis*, inseridos nas faces ventral e dorsal da crista deltóide, leva Walter (1986) a sugerir que o movimento de rotação do úmero, ao longo de seu eixo longitudinal, deveria ter contribuído significativamente no ciclo locomotor do membro anterior. Entretanto, não se pode esquecer que a função de suporte corporal, também importante, pode ser também responsável pelo grande desenvolvimento de ao menos um desses músculos.

O *M. coraco-brachialis* apresenta sua origem, comumente, na face lateral do coracóide, próximo à cavidade glenóide. Nos saurópsidos, esse é geralmente um músculo bem desenvolvido, que irá se dividir em dois ramos, o *M. coraco-brachialis brevis* e o *M. coraco-brachialis longus*, o primeiro deles se inserindo, proximalmente, na face ventral da haste do úmero, posterior à crista do deltóide, e o segundo se estendendo pela haste e inserindo-se, distalmente, na crista entepicondilar do úmero, em uma posição mais posterior. Nos mamíferos diversas diferenças são observadas, e a massa muscular correspondente será bem menos desenvolvida. A perda da placa coracóide faz com que a origem desse músculo migre para a escápula, posicionando-se anteriormente à glenóide, no processo coracóide. Também não ocorre subdivisão do músculo, estando ausente o *M. coraco-brachialis longus*. O *M. coraco-brachialis brevis* irá se inserir, proximalmente, na face ventral do úmero, mas geralmente em uma posição mais posterior que a encontrada nos saurópsidos. De todas as observações expostas acima, percebe-se que a única inferência inequívoca que pode ser feita a respeito desse músculo, para *Dinodontosaurus*, é a da presença do ramo proximal. Não se pode afirmar que havia o *M. coraco-brachialis longus* e não há indícios osteológicos que possam auxiliar nessa questão. Normalmente, devido à morfologia da escápula em dicinodontes, alguns autores (e.g., King, 1981; 1985; Ray & Chinsamy, 2003) reconstituem o *M. coraco-brachialis brevis* com origem na placa coracóide, inserindo-se proximalmente, após a crista deltóide, onde geralmente ocorre uma concavidade rasa que pode ser associada a ele.

Compõem os músculos flexores do antebraço o *M. biceps* e o *M. brachialis inferior* (*M. brachialis*). Por sua função comum, essas duas massas musculares são proximamente relacionadas. O *M. biceps* apresenta uma origem evolutiva incerta, uma vez que está ausente nos lissanfíbios atuais (Romer, 1922). Nos saurópsidos, o *M. biceps* se origina na placa coracóide (sendo impossível separá-la, na estrutura óssea, da superfície de origem do grupo do *M. coraco-brachialis*, adjacente), ou do processo coracóide nos mamíferos, enquanto o *M. brachialis inferior* (*M. brachialis*) parte do úmero, em sua superfície distal ventral. Ambos vão se unir distalmente, posicionando-se superficialmente em relação ao grupo do *M. coraco-brachialis*. Alguns *taxa* atuais apresentam duas cabeças de inserção do *M. biceps*, como alguns saurópsidos (uma cabeça ulnar e outra radial) e mamíferos monotremados (ambas na ulna), além de alguns metatérios (uma ulnar e outra radial); nos eutérios, geralmente a cabeça é apenas radial. Para o *M. brachialis inferior* (*M. brachialis*), alguns *taxa* apresentam diferenciações na inserção, que se correlacionam às divisões do *M. biceps* (com alguns saurópsidos e monotremados apresentando inserções duplas, enquanto a maioria dos mamíferos apresenta apenas a inserção ulnar), apenas se inserindo mais proximalmente que esse músculo. Inferindo uma condição primitiva para essa musculatura em *Dinodontosaurus*, foram adotadas uma origem coracóide para o *M. biceps* e inserções duplas para ambos os músculos aqui referidos, nas porções distais de rádio e ulna<sup>43</sup>. A origem do *M. brachialis inferior* foi reconstituída de acordo com Walter (1986), na extremidade distal da crista do deltoíde, de forma mais conservadora (alguns autores, como por exemplo Ray & Chinsamy, 2003, admitem uma origem dorsal para esse músculo, como menciona Romer, 1922, mas essa inferência encontra pouco suporte filogenético).

A função de extensor do antebraço é executada pelo *M. triceps*. Assim como a musculatura adutora do úmero, esse músculo também tinha uma participação importante no suporte corporal, pois se contrapunha à flexão do antebraço e, conseqüentemente, ao colapso do tronco entre os membros. Entre as origens desse músculo, que se dividem em vários ramos, há usualmente ao menos uma cabeça se fixando no úmero e uma ou mais na escápula. Os saurópsidos e lissanfíbios apresentam ainda uma massa mediana, que se origina no coracóide. A inserção se dá sempre na extremidade proximal da ulna, onde se desenvolve o processo olécrano.

Huene (1990) identifica a origem do ramo escapular do *M. triceps* em *Stableckeria* em uma área irregularmente elevada, acima da cavidade glenóide. Essa posição é razoavelmente consistente entre saurópsidos, e será adotada para *Dinodontosaurus*. Também existe uma cabeça proximal entre as inserções do *M. deltoideus* e do *M. scapulo-humeralis anterior*, na superfície ântero-dorsal do úmero. Walter (1986) identifica outras duas áreas de origens na superfície dorsal do úmero, uma à metade da diáfise e outra mais proximal, das quais não se pode fazer nenhuma inferência segura<sup>44</sup>.

<sup>43</sup> De fato, Vega-Dias (2000) identifica uma possível área de inserção na face pósteromedial do rádio de *Jachaleria*, associável ao *M. biceps*.

<sup>44</sup> King (1981) admite exclusivamente essa origem proximal para *Dicynodon*.



Romer (1922) acreditava que o ramo do *M. triceps* no coracóide não estava presente nos cinodontes (como também é o caso para os mamíferos), devido, em parte, à redução da própria placa coracóide. Essa opinião não é compartilhada por Jenkins Jr. (1971), mas é endossada por Kemp (1980) ao reconstituir a musculatura para o cinodonte *Luangwa*. Os argumentos desse último autor também se aplicam para *Dinodontosaurus*, uma vez que uma origem do *M. triceps* no coracóide, que se encontrava bem ventralizado em relação à cavidade glenóide, implicaria em um curso pouco usual (além de pouco eficiente) para essa musculatura se inserir no processo olécrano.

O *M. supinator*, como seu nome indica, é responsável pelo movimento de supinação, auxiliado pelos *Mm. extensores carpi radiales* (*Mm. extensores carpi radiales* e *M. brachio-radialis*). Esses músculos se contrapõem aos músculos pronadores, representados pelo *M. pronator teres* e o *M. pronator profundus* (*M. pronator quadratus*). A origem no úmero do *M. supinator* é consistente entre saurópsidos e mamíferos, látero-ventralmente no ectepicôndilo, podendo haver uma divisão que parte proximalmente da ulna. A inserção se dá na haste do rádio. O *M. pronator teres* acompanha, aproximadamente, a linha de ação do *M. flexor carpi radialis*, esse último também participando, em parte, da pronação da mão, mas mais relacionado com a flexão da mesma. O *M. pronator teres* parte do entepicôndilo do úmero, também podendo ter uma segunda origem proximal na ulna, e sua inserção pode se dar entre a haste do rádio e a face palmar da mão, não sendo possível definir essa posição exata em *Dinodontosaurus*. Nos saurópsidos, a origem do *M. pronator profundus* se dá, proximalmente, na face pósteromedial da ulna, e ele se insere na face pósterolateral do rádio. Nos mamíferos, usualmente, seu homólogo (*M. pronator quadratus*) apresenta origem e inserção distais, nos mesmos ossos em que se encontravam nos saurópsidos. Huene (1990) identifica, anteriormente, na extremidade distal do rádio de *Stableckeria*, uma região rugosa que atribuiu à origem desse músculo, embora sua inserção devesse ser encontrada na superfície posterior desse osso, coerentemente com as espécies viventes<sup>45</sup>. Vega-Dias (2000) identifica uma clara cicatriz de inserção muscular na face látero-posterior da extremidade distal do rádio de *Jachalera*, área condizente com a inserção do *M. pronator profundus*. Walter (1986) ainda identifica parte da origem desse músculo na face pósteromedial distal da ulna de *Stableckeria*, embora seja igualmente aceitável que essa área se trate da origem do *M. flexor palmaris profundus*, se coerente com um padrão saurópsido, o que não é possível de se determinar.

Os movimentos de supinação e pronação deveriam ser limitados, devido à morfologia óssea, especialmente pela forma do rádio, mais largo transversalmente, pela forma de sua articulação com a ulna, suportado pelo entalhe lunar, e pela ausência de crista supinadora desenvolvida no úmero. É possível que, não havendo pronação significativa, o autopódio se voltasse ligeiramente para a lateral, ao máximo da retração do úmero.

---

<sup>45</sup> Não se pode descartar que pode ter havido algum equívoco de tradução ou mesmo de identificação do osso, uma vez isolado. Mas a cicatriz descrita por Huene (1990) pode, por outro lado, ser área de fixação de outro músculo, podendo até ser relacionada, em parte, com o *M. supinator*.

A musculatura extensora da mão é bastante complexa, e pode ser representada pelos *Mm. extensores carpi radiales* (*Mm. extensores carpi radiales* e *M. brachio-radialis*), *M. extensor digitorum communis* (*M. extensor digitorum communis* e *M. extensor digiti quinti*), *M. extensor carpi ulnaris* e o *M. anconeus*, entre outros grupos menores que se associam mais diretamente aos dígitos. Já entre os flexores da mão, estão o *M. flexor carpi radialis*, o *M. flexor carpi ulnaris*, o *M. flexor palmaris superficialis* (*M. flexor digitorum sublimis* e *M. palmaris longus*), o *M. epitrochleoanconeus* e o *M. flexor digitorum profundus*.

Todos os músculos extensores e flexores da mão são bastante similares entre saurópsidos e mamíferos, excetuando-se apenas que, nesse último táxon, o *M. extensor digitorum communis* tem tendões que se dirigem para cada um dos dedos, que não estão presentes nos saurópsidos (Romer & Parsons, 1985). Situação semelhante ocorre com os músculos flexores, cujas origens são semelhantes entre esses diferentes grupos coronais, embora a aponeurose palmar, um tecido conjuntivo único e almofadado nos saurópsidos, seja dividida em diversas bainhas tendinosas, distribuídas de forma complexa, nos mamíferos. Os extensores da mão apresentam suas origens, assim como o *M. supinator*, no ectepicôndilo lateral do úmero, inserindo-se na face dorsal da mão, enquanto os flexores da mão se originam do entepicôndilo, inserindo-se na face ventral. Funcionalmente, as pequenas variações no modo de inserção não afetam a reconstituição generalizada desses músculos em *Dinodontosaurus*.

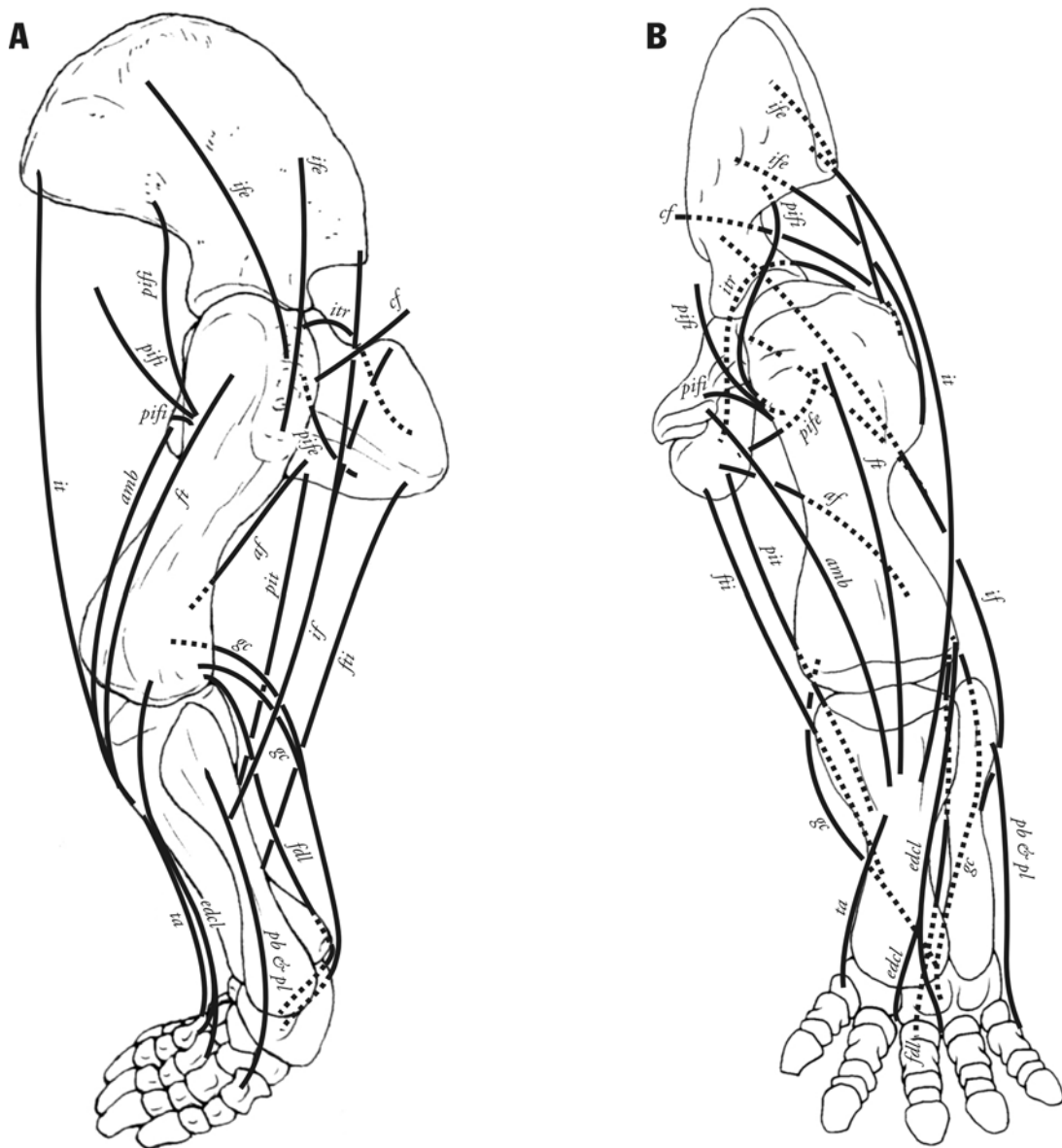
#### 4.2.5. Musculatura da cintura pélvica e membros posteriores

Diversos trabalhos lidam com a morfologia funcional da cintura pélvica e do membro posterior em terápsidos. Isso provavelmente se deve, ao menos em parte, à transição postural que os membros apresentam nessa linhagem, mais claramente observável no esqueleto apendicular posterior.

As áreas de origem e inserção e o curso dos músculos reconstituídos, em *Dinodontosaurus*, estão representados esquematicamente na Fig. 44. Os músculos serão tratados, a seguir, considerando-se suas principais funções no ciclo locomotor.

Nos saurópsidos, o *M. pubo-ischio-femoralis internus* é um dos músculos responsáveis pela adução e, principalmente, pela protração do fêmur, e se origina, primitivamente, de uma ampla plataforma inferior do púbis (em sua face interna e dorsal), anterior ao forame obturador; nos mamíferos, a parte proximal desse músculo se divide em três ramos, sendo que dois deles, o *M. iliacus* e o *M. psoas*, se originam mais dorsalmente, respectivamente do ílio e das vértebras lombares, enquanto o terceiro ramo, o *M. pectineus*, ainda se mantém no púbis (Fröbisch, 2003). As inserções do *M. pubo-ischio-femoralis internus* no fêmur também diferem entre os grupos coronais considerados. Enquanto nos saurópsidos há duas áreas proximais de inserção na face ventral do fêmur, nos mamíferos apenas a área mais anterior (ou melhor, medial, se considerarmos a mudança de postura desse osso nos mesmos) é mantida.

Walter (1986) representa a origem do *M. pubo-ischio-femoralis internus*, em *Stableckeria*, na porção ventral interna da placa pubo-isquiática, de forma análoga ao padrão saurópsido, embora essa autora posicione a origem desse músculo bem após o forame obturador. Entretanto, outros autores (*e.g.*, King,



**Fig. 44.** – Reconstituição esquemática dos sítios de origem e inserção dos principais músculos da cintura pélvica e membro posterior, e seus cursos, para *Dinodontosaurus*, representados em um indivíduo juvenil: *A*, vista lateral do membro esquerdo; *B*, o mesmo, em vista anterior.

1985) admitem a possibilidade de um arranjo mais próximo ao mamaliano em alguns dicinodontes, e especialmente Fröbisch (2003) argumenta que, funcionalmente, uma origem mais dorsal desse músculo, em um membro aduzido, apresentaria claras vantagens mecânicas na protração do fêmur. De fato, se fosse considerado o arranjo de Walter (1986), seria necessário que o músculo avançasse anteriormente, contornando a borda do púbis, para finalmente se inserir no fêmur, de modo um tanto improvável, e ele seria muito pouco eficiente para realizar a função de protração do fêmur. A mesma situação ocorreria em *Dinodontosaurus*, em que o púbis é reduzido, e no qual, se fosse assumida uma origem de acordo com o padrão de Walter (1986), o *M. pubo-ischio-femoralis internus* perderia sua principal função, como protractor do fêmur, uma vez que ainda se localizaria medialmente a esse osso, mesmo ao máximo de sua retração.

Portanto, um padrão mais mamaliano de origem para esse músculo foi adotado. Quanto à inserção do *M. pubo-ischio-femoralis internus* no fêmur, a inferência de uma área medial é inequívoca, por ser observada tanto em saurópsidos como em mamíferos, e de fato se encontram, medialmente, logo abaixo da cabeça do fêmur, rugosidades que são atribuíveis a essa inserção. A inferência de uma segunda área de inserção é ambígua, uma vez que ela ocorre apenas nos saurópsidos, mas como não são observados sinais dessa área nos fêmures estudados, ela não será considerada.

Três músculos se destacam entre os retratores do fêmur: o *M. ischio-trocantericus* (*M. obturator internus* e *M. gemelli* nos mamíferos), o *Mm. flexores tibialis internus et externus* (*M. semimembranosus* e *M. semitendinosus*) e o *M. caudi-femoralis* (*M. pyriformis* e *M. crurococcygeus*).

O *M. ischio-trocantericus* (*M. obturator internus* e *M. gemelli*), em saurópsidos e mamíferos, é usualmente um músculo curto, que se origina da superfície posterior interna do ísquio, dorsalmente (*vide* Romer, 1922), e se insere, via tendões, na extremidade proximal lateral do fêmur. Contrários a isso, diversos autores (*e.g.*, Pearson, 1924a; Kemp, 1980; Walter, 1986) reconstróem esse músculo, em terápsidos, originando-se da superfície externa do ísquio. A inferência de uma origem interna para esse músculo é inequívoca ao se observar o grupo filogenético vivente, e será adotada na presente reconstituição (em concordância com King, 1981 e Fröbisch, 2003). Esse músculo pode proporcionar, adicionalmente, uma rotação do fêmur sobre seu eixo.

Em saurópsidos e mamíferos, a origem dos *Mm. flexores tibialis internus et externus* (*M. semimembranosus* e *M. semitendinosus*) ocorre ao redor da tuberosidade do ísquio e ligamentos adjacentes (Fröbisch, 2003). Nos saurópsidos, ocorrem os dois ramos, que se inserem na tíbia, o *M. flexor tibialis internus* medialmente, enquanto o *M. flexor tibialis externus* se insere mais lateralmente. Nos mamíferos, esse segundo ramo desaparece, enquanto o primeiro se divide, formando o *M. semimembranosus* e o *M. semitendinosus*, com inserções também modificadas (enquanto o *M. semitendinosus* ainda se insere na tíbia, apenas mais proximal e anteriormente, o ramo que compõe o *M. semimembranosus*, inclusive, passa a se inserir na extremidade distal do fêmur, em sua face medial posterior). A única inferência inequívoca para esse conjunto muscular é sua origem; não é possível assegurar a presença do *M. flexor tibialis externus*, ou a subdivisão do *M. flexor tibialis internus* adquirindo o padrão mamaliano, em *Dinodontosaurus*. Apenas pode-se inferir, aproximadamente, que ao menos um ramo do *M. flexor tibialis internus* irá se inserir distalmente na tíbia, a única posição representada na presente reconstituição.

O *M. caudi-femoralis*, em *Dinodontosaurus*, como comentado anteriormente, era extremamente reduzido. Conseqüentemente, sua importância é menor na retração da perna em relação aos outros músculos comentados.

Participam da musculatura adutora do fêmur o *M. adductor femoris* (*M. adductor femoris brevis*), o *M. pubo-ischio-tibialis* (*M. gracilis*), o *M. pubo-tibialis* e o *M. pubo-ischio-femoralis externus* (*M. obturator internus* e *M. gemelli*). Alguns desses músculos também podem atuar na retração do membro. O *M. ambiens* (*M. sartorius*), que normalmente desempenha a função de extensor da perna, também pode atuar na adução do membro, como será apresentado mais adiante.

O *M. adductor femoris* se origina, usualmente, do ligamento pubo-isquiático nos saurópsidos, se inserindo proximalmente na face ventral anterior do fêmur. Nos mamíferos, embora a origem se mantenha aproximadamente na mesma posição, ela se dá diretamente na superfície ventral externa da placa pubo-isquiática, uma vez que o ligamento pubo-isquiático não está presente e seu sítio de inserção se desloca distalmente (e diversas vezes também lateralmente). Para os dicinodontes, foi sugerida uma inserção distal no fêmur, logo no início da epífise, em sua face posterior, quando ela começa a se alargar (King, 1981; Walter, 1986). Essa inserção era indicada pela presença de um pequeno tubérculo, lateralmente posicionado, mas essa cicatriz não pôde ser observada em nenhum dos espécimes estudados. Apenas em UFRGS/PV0113T uma leve inflexão na borda lateral do fêmur pode sugerir o ponto de inserção desse músculo.

O *M. pubo-ischio-tibialis*, como ocorre com o *M. adductor femoris*, tipicamente se origina no ligamento pubo-isquiático, ou, quando esse não está presente (como nos mamíferos), diretamente na placa pubo-isquiática. Sua inserção, entretanto, leva a inferências ambíguas. Nos saurópsidos, ela ocorre na borda interna da face ventral da tíbia, estendendo-se ao longo da haste até se encontrar com uma parte da inserção do *M. flexor tibialis internus*. Nos mamíferos, essa inserção se dá mais proximal e anteriormente. Embora Walter (1986) represente a inserção na extremidade proximal da face posterior da tíbia, em *Stableckeria*, baseada na presença de um grande tubérculo, não parece haver argumentos filogenéticos que sustentem essa reconstituição. Um sulco medial é observado na face posterior da tíbia de alguns espécimes de *Dinodontosaurus*, que corresponde, aproximadamente, à posição observada nos saurópsidos e pode, portanto, estar em parte associada a esse músculo.

Segundo Romer (1922), o *M. pubo-tibialis* não apresenta homólogo mamaliano e, portanto, não se pode chegar a uma inferência conclusiva sobre sua presença em terápsidos avançados. Contudo, é sugerido que sua presença se tornou desnecessária em um membro amplamente aduzido, no caso dos mamíferos, e é possível que, em *Dinodontosaurus*, sua presença também já não seria vantajosa mecanicamente.

O *M. pubo-ischio-femoralis externus* apresenta sua origem, usualmente, na face ventro-lateral da placa pubo-isquiática, e sua inserção se dá, em saurópsidos, no trocânter interno e em uma fossa lateral a ele. Nos mamíferos, esse músculo se modifica em dois ramos, um deles ainda se inserindo na fossa intertrocantérica. Não é possível inferir a presença desses ramos em *Dinodontosaurus* e não foi observada a fossa que corresponderia ao local de inserção desse músculo. Walter (1986) admite a presença da fossa na extremidade proximal do fêmur, em sua face posterior, para *Stableckeria*, e esse arranjo será tentativamente adotado aqui.

Finalmente, deve ser considerado também o *M. ambiens*, que, em outros dicinodontes (*e.g.*, em *Tetragonias*, segundo Fröbisch, 2003), é considerado, primariamente, um extensor da perna. Esse músculo se origina, nos saurópsidos, a partir do tubérculo púbico, quando esse está presente. Entretanto, nos mamíferos eutérios, o músculo homólogo (*M. sartorius*) se origina da ponta anterior do ílio, aparentemente

deslocando-se do púbis sobre o ligamento de Poupart<sup>46</sup>. Como em *Dinodontosaurus* ainda há a tuberosidade na face anterior do púbis, esse deve ser ainda seu ponto de origem. A inserção é persistente entre os diferentes grupos, na crista cnemial da tibia (ou na tuberosidade tibial homóloga, na patela). Essa orientação do *M. ambiens*, em *Dinodontosaurus*, cujo púbis é bastante reduzido, faz com que esse músculo adquira, principalmente, a função de adutor do membro posterior, como ocorre nos mamíferos, e talvez, até mesmo, fosse capaz de rotacionar o fêmur medialmente; a função de extensor era provavelmente menos significativa.

É difícil precisar a dimensão da área de origem do *M. ilio-femoralis* (*Mm. glutei* e *M. tensor fasciae latae*) na face lateral do ílio, devido à ausência de cristas bem marcadas e outras cicatrizes de inserção muscular. A princípio, ele se localizaria dorsalmente ao acetábulo e poderia ocupar a maior parte da face lateral da lâmina dorsal do ílio. Pelas dimensões dessa lâmina, ele deveria apresentar um volume considerável. Esse posicionamento e dimensões fazem desse músculo o principal abdutor do membro posterior, além de, possivelmente, também poder atuar na protração do fêmur. O ciclo de passada do membro posterior em *Dinodontosaurus*, portanto, não deveria ser exclusivamente parasagital, mas provavelmente contava com uma moderada abdução, limitada pela morfologia da extremidade proximal do fêmur, durante o movimento de protração. Walter (1986) sugere, como área de inserção, o trocânter maior, o que poderia gerar alguma subdivisão dessa massa muscular em *Dinodontosaurus*, devido ao formato sinuoso que essa crista apresenta. A porção que se inseria na parte mais distal e proeminente do trocânter (que pode ser homóloga ao terceiro trocânter), poderia corresponder ao *M. gluteus maximus* dos mamíferos (como proposto para *Tetragonias*, por Fröbisch, 2003).

Entre os músculos extensores da perna, encontram-se o *M. ilio-tibialis* (*M. rectus femoris*) e o *M. femoro-tibialis* (*Mm. vasti*). O *M. ambiens* (*M. sartorius*) pode executar também, parcialmente, essa função. Os dois primeiros podem se unir na extremidade distal, formando o *M. quadriceps femoris*, e algumas vezes, adicionalmente, se unem ao *M. ambiens*, formando o *M. triceps*.

Nos saurópsidos, o *M. ilio-tibialis* apresenta uma origem tendinosa na parte anterior da lâmina ilíaca, algumas vezes dupla, estendendo-se, abaixo, sobre o ligamento ílio-púbico. Em mamíferos, a origem migra ventralmente, ocorrendo à frente – e um pouco dorsalmente – ao acetábulo. Ele sempre se insere na crista cnemial, na face anterior proximal da tibia em saurópsidos, e na tuberosidade tibial homóloga na patela dos mamíferos. Como ocorre com outros músculos que se originam da superfície lateral da lâmina do ílio, é difícil precisar o local e a extensão da origem do *M. ilio-tibialis*, também por se tratar de uma inferência ambígua. Normalmente, ela é representada na borda anterior da lâmina ilíaca (Walter, 1986). A inserção se dava na crista cnemial, como também será o caso para os outros músculos extensores da perna que ainda serão discutidos, pois não há evidência da presença de uma patela.

O *M. femoro-tibialis* (*Mm. vasti*), tanto em saurópsidos como em mamíferos, cobre a maior parte da extremidade anterior distal do fêmur, se inserindo na crista cnemial da tibia (ou tuberosidade homóloga da

---

<sup>46</sup> Nos metatérios, o *M. sartorius* se origina ainda sobre esse ligamento (Fröbisch, 2003), que é homólogo, por sua vez, ao ligamento ílio-púbico dos saurópsidos.

patela). A única diferença principal entre saurópsidos e mamíferos é que, nesses últimos, esse músculo é dividido em três ramos, mas ainda mantém um posicionamento comparável ao padrão primitivo, o que permite reconstituir o curso geral de ação dessa massa muscular, mesmo sem poder ser definido se já ocorre a ramificação nos terápsidos.

O principal músculo flexor da perna é o *M. ilio-fibularis* (*M. biceps femoris*), que se origina ainda da cintura pélvica. Em saurópsidos, esse músculo se origina na borda posterior externa do ílio e se insere na face lateral, proximalmente à cabeça da fíbula. Nos mamíferos, o provável homólogo desse músculo transfere sua origem para a tuberosidade isquiática, provavelmente tendo migrado pelo ligamento ílio-isquiático, e sua inserção também migra para a face medial da tíbia. A determinação do sítio de origem desse músculo é a mais problemática, uma vez que não existem evidências osteológicas claras, tanto no ílio como no ísquio. Walter (1986) assume um posicionamento tipicamente saurópsido para *Stableckeria*, com origem no ílio, embora ela seja igualmente possível na margem dorsal do ísquio; é observada ainda uma tuberosidade proximal, na fíbula de *Stableckeria*, que corresponderia à inserção desse músculo (Huene, 1990). Tal tuberosidade é menos nítida em *Dinodontosaurus*, mas, ainda assim, a porção proximal da fíbula apresenta-se mais espessa, com uma inflexão anterior que pode corresponder a essa feição.

Entre os músculos extensores do pé, destacam-se os *Mm. peronei longus et brevis*, o *M. extensor digitorum communis longus* (*M. extensor digitorum longus*, *M. extensor hallucis longus* e *M. peroneus tertius*) e o *M. tibialis anterior*. Já entre os flexores do pé, estão o *M. gastrocnemius* (*M. gastrocnemius*, *M. soleus* e *M. plantaris*) e o *M. flexor digitorum longus* (*M. flexor digitorum longus* e *M. flexor hallucis longus*).

Nos saurópsidos, os *Mm. peronei longus et brevis* se originam na fíbula e se estendem até o metatarsal V e a superfície dorsal do pé, seguindo externamente ao *M. ilio-fibularis*. O ramo *longus*, além de originar-se na cabeça da fíbula, parte também da face externa do côndilo femoral lateral, enquanto o *brevis* se origina apenas a partir da haste da fíbula. A única diferença entre saurópsidos e mamíferos é que, nos últimos, a origem no fêmur é perdida e, portanto, não pode ser conclusivamente inferida em terápsidos (o que não afeta, de modo geral, a reconstituição do curso dessa musculatura). Walter (1986) correlaciona uma fossa lateral, na fíbula de *Stableckeria*, como ponto de origem para o *M. peroneus longus*, admitindo uma organização mais mamaliana, mas tal estrutura não é observada nos espécimes de *Dinodontosaurus* estudados.

O *M. extensor digitorum communis longus* (*M. extensor digitorum longus*, *M. extensor hallucis longus* e *M. peroneus tertius*) apresenta razoáveis similaridades superficiais entre saurópsidos e mamíferos, cuja organização pode ser transferida para *Dinodontosaurus*, embora essa massa muscular se diversifique em diferentes ramos nos mamíferos e também varie conforme o número de dígitos apresentado pelo animal (Fröbisch, 2003). O *M. extensor digitorum communis longus* se origina de um tendão ligado ao côndilo lateral da epífise distal do fêmur e, distalmente, se divide em dois tendões que se inserem na superfície dorsal dos metatarsos. Adicionalmente, essa massa muscular auxilia também na flexão da perna.

Nos saurópsidos, o *M. tibialis anterior* (que também recebe a designação de *M. tibialis anticus*, como figura em Romer, 1922) se origina na superfície ântero-lateral da tíbia, proximalmente, enquanto que, em

alguns mamíferos, essa inserção pode também migrar para a porção proximal da fíbula. Huene (1990) e Walter (1986) reconstituem sua origem, em *Stableckeria*, na face ântero-lateral da tíbia, a partir de uma proeminência distal à crista cnemial, e posição semelhante pode ser adotada em *Dinodontosaurus*. Distalmente, esse músculo se insere na superfície lateral, ou algumas vezes na superfície plantar, do metatarsal I.

Entre os flexores do pé, o *M. gastrocnemius* (*M. gastrocnemius*, *M. soleus* e *M. plantaris*) representa uma importante massa muscular no membro posterior. Nos saurópsidos, ele se divide proximalmente, originando-se dos côndilos femorais lateral e medial, algumas vezes também estendendo sua origem à face proximal ventral da tíbia. Sua inserção se dá na face plantar do pé, formando uma extensa aponeurose. Nos mamíferos a condição apresentada por esse músculo é, no geral, bastante similar, embora ele se subdivida em outros ramos (*M. soleus* e *M. plantaris*), e sua inserção se dá no túber do calcâneo, formando um eficiente sistema de alavanca. Não é possível afirmar, em *Dinodontosaurus*, a diferenciação dos ramos desse músculo, como ocorre com os mamíferos. A fossa popliteal foi interpretada como sítio de origem para o *M. gastrocnemius* em *Stableckeria* (Walter, 1986), mas a organização normal desse músculo, proximalmente bipartido, sugere que sua origem se desse em áreas vizinhas a essa fossa. Quanto à inserção, essa se daria na face plantar, uma vez que não existe túber no osso calcâneo.

O *M. flexor digitorum longus* (*M. flexor digitorum longus* e *M. flexor hallucis longus*) geralmente apresenta diversos ramos se originando do côndilo femoral lateral, em sua face posterior, e da haste da fíbula, vindo a se inserir na face ventral das falanges. Nos mamíferos, essa massa muscular é mais diferenciada, mas sua organização e papel se mantêm, como flexores dos dígitos e da junta intertarsal, sendo possível assumir um arranjo superficialmente semelhante para *Dinodontosaurus*.

#### 4.2.6. Inferências sobre a cobertura tegumentar

Além das projeções córneas sobre o crânio, já discutidas, pouco pode ser definido conclusivamente sobre a padronagem de pele para *Dinodontosaurus*, e mesmo para os demais dicinodontes, uma vez que não existem registros fósseis de impressões de peles descritas para esses animais. Não se pode afirmar que a falta de fósseis de impressões seja um problema de preservação diferenciada, supondo que uma pele lisa, sem escamas, seria mais sujeita a desaparecer que uma pele escamosa. Diversos outros animais da herpetofauna triássica poderiam ter escamas<sup>47</sup>, mas esses também não deixaram impressões fossilizadas.

King (1981, p. 254) faz um único comentário sugerindo a presença de uma pele escamosa em um dicinodonte: ao tratar da textura superficial apresentada pelos ossos cranianos de *Dicynodon*, ela indica que áreas recobertas por massas de *foramina* muito pequenos podem ser associadas a processos córneos ou “*closely applied scales*”. Supondo que os dicinodontes tinham peles escamosas, comparáveis às dos “répteis”

<sup>47</sup> Seguramente rauisúquios e dinossauros basais possuíam peles escamosas, tuberculadas, uma vez que parentes vivos as possuem, como os crocodilianos, e fósseis de impressões de peles de dinossauros não-avianos mais derivados são conhecidas (S. A. Czerkas, 1997), apresentando essas características.



atuais, seu padrão de escamas seguiria ao menos uma regra básica, geralmente observada: áreas com maior mobilidade apresentam escamas menores, ao passo que regiões que não participam de movimentos significativos podem apresentar escamas maiores. Isso se dá especialmente na face: a região da órbita apresenta geralmente escamas diminutas ou ausentes; por outro lado, a narina externa pode ser recoberta por um padrão de placas grandes ou pequenas; lagartos atuais comumente apresentam placas de dimensão considerável ao redor da cavidade oral, mas isso não poderia ser o caso para *Dinodontosaurus*, uma vez que, na porção anterior, se desenvolvia um bico córneo, enquanto que a porção posterior apresentava musculatura amplamente distribuída. No ventre do tronco, em particular, o animal teria um padrão de escamas pequenas (S. A. Czerkas, 1997).

Entretanto, não há argumentos que sustentem essa suposição. Mesmo que se propusesse que a presença de projeções córneas na forma de um bico, à maneira dos quelônios atuais, sugerisse uma pele com escamas córneas, deve-se lembrar que diversos mamíferos também apresentam projeções córneas no crânio, geralmente de caráter ornamental e antagonístico, cujo epitélio germinativo é contínuo com o restante da pele.

Maderson (2003) conjectura sobre o desenvolvimento do padrão tegumentar de sinápsidos. Uma vez que eles divergem imediatamente dos demais amniotas (Gauthier *et al.*, 1988; Laurin & Reisz, 1995), é impossível pressupor que os sinápsidos teriam tido, em qualquer momento de sua evolução, uma pele escamosa semelhante à dos chamados “répteis”. Maderson (2003) sugere que o padrão simplesiomórfico para tetrápodes inclui cobertura epidermal com padrão de escamas, que poderia estar presente nos primeiros sinápsidos, mas que, logo no início do desenvolvimento dessa linhagem, esse padrão é abandonado. Para proporcionar um tegumento resistente, mesmo sem escamas, os sinápsidos desenvolvem a  $\alpha$ -queratogênese epidermal (primitivamente presente nos anfíbios), envolvendo grânulos queratohialinos, e reduzem, assim, a mucogenicidade da epiderme. Os saurópsidos possuem tegumento com  $\beta$ -queratina formando o recobrimento das escamas (ou penas, quando presentes), o que provavelmente lhes é autapomórfico.

Maderson (2003) aborda também o desenvolvimento da pelagem, desenvolvendo a hipótese de que os pêlos surgiram, primeiramente, como mecano-receptores, associados à termorregulação comportamental, para apenas posteriormente adquirir propriedades insulatórias que permitiram o refinamento da endotermia mamaliana. Interpretando o cladograma figurado por esse autor, ele parece sugerir que a pele com “proto-pêlos” mecano-receptores teria se desenvolvido ainda na base dos terápsidos, podendo, portanto, ser encontrada nos dicinodontes, mas o *tempo* exato desse surgimento é ainda apenas especulativo. As evidências, nos fósseis de terápsidos, indicam a presença de pêlos apenas a partir dos Theriodontia (*e.g.*, Brink, 1956; Findlay, 1968).

Quanto à função dos pêlos como auxiliar na regulação de temperatura corporal, a fisiologia dos dicinodontes também pode ser investigada, a fim de tentar avançar nessas questões. O modo como a

endotermia evoluiu nos sinápsidos ainda é um tópico bastante debatido, em parte devido à própria natureza complexa da endotermia<sup>48</sup>.

Ricqlés (1972) analisa a estrutura histológica dos ossos de alguns dicinodontes, incluindo indivíduos juvenis e adultos de *Dinodontosaurus* (através de exemplares identificados como *Dicynodon tener* e *Dicynodon turpior*), e conclui que eles apresentavam altas taxas de crescimento durante seu desenvolvimento ontogenético, sugerindo um metabolismo um pouco mais ativo do que se poderia imaginar, no cerne do desenvolvimento da endotermia na linhagem sinápsida. Ornamentações, associáveis a comportamento social, estão entre algumas das características que podem ser inferidas em *Dinodontosaurus* que também sugerem o desenvolvimento de modos de vida mais ativos.

King (1990), dentre várias características associadas à endotermia, enumera as que de fato estão presentes em dicinodontes e conclui que eles deveriam, mais provavelmente, exibir algum tipo de metabolismo intermediário, envolvendo homotermia inercial, ao menos nas formas de grande porte. Um corpo atarracado, com cauda curta, diminuiria a razão entre área superficial e volume, facilitando assim a conservação de calor.

No caso específico de *Dinodontosaurus*, é possível que o tamanho corporal dos adultos permitisse que eles fossem homotérmicos inerciais, mas e quanto aos filhotes? É interessante notar que, no crânio das formas juvenis, o rosto, sobre e após as narinas externas, se destaca, formando uma região protuberante. No desenvolvimento ontogenético, essa área continua destacada nos adultos, mas parece ser mais conservativa em relação a suas dimensões nas formas juvenis, enquanto as porções ventrais do rosto e os arcos temporais se expandem consideravelmente. A passagem nasal, especialmente logo após as narinas externas, deveria ser bem larga, apesar da presença de outras cavidades acessórias. As dimensões transversais da cavidade nasal, associadas a um palato secundário longo, podem ter fornecido volume considerável para abrigar ossos turbinais. Ruben *et al.* (1997, e referências) sugerem a presença de maxiloturbinais como um indicador de endotermia, pois essas estruturas previnem perda d'água excessiva em regimes metabólicos com altas taxas de ventilação pulmonar. King (1990), entretanto, comenta que apenas em poucos gêneros de dicinodontes foram encontradas estruturas nas paredes da cavidade nasal que ao menos sugerissem a presença de ossos turbinais, e não foi possível observar tais características em *Dinodontosaurus*. Apesar disso, não se pode descartar completamente que as diferenças nas proporções rostrais entre juvenis e adultos de *Dinodontosaurus* não se relacionem com índices de atividade metabólica também diferenciados entre os diferentes estágios ontogenéticos, e que esses dicinodontes pudessem ter recorrido, ainda, a algum tipo de gigantotermia (embora eles não atinjam dimensões realmente “gigantescas”), como foi proposto

---

<sup>48</sup> Kemp (2005) enumera diversos aspectos já associados à evolução da endotermia em sinápsidos. Alguns serão mencionados na discussão acerca da fisiologia de *Dinodontosaurus*, que se segue. Hillenius (1994) apresenta a possibilidade de endotermia já em terocefálios permianos, observando, entre outras coisas, as características da cavidade nasal.

por Paladino *et al.* (1990) e Spotila *et al.*<sup>49</sup> (*apud* Fastovsky & Weishampel, 1996) para dinossauros de grande porte, nos quais as taxas metabólicas se reduziram durante a ontogenia.

*Dinodontosaurus* certamente acrescenta informações que podem indicar novos cenários na fisiologia dos dicinodontes e dos sinápsidos como um todo, e ainda devem ser mais profundamente estudadas. No momento, não é possível afirmar a presença de uma verdadeira endotermia nesse gênero e, portanto, a presença de pêlos para manter o calor corporal. Entretanto, ao menos nos adultos, em que há condições de ser mantida uma homotermia inercial, a pelagem poderia ser desnecessária. Sem avançar mais nessas questões, pode-se apenas supor que esses animais possuíam tegumento resistente, porém livre de escamas, talvez próximo à pele de grandes mamíferos atuais<sup>50</sup>, e se os pêlos estavam presentes, eles poderiam ainda ser esparsos, com uma função primariamente mecano-receptora.

A cor da pele é uma questão notoriamente subjetiva, deixada amplamente para a licença artística. Poderíamos apenas conjecturar, considerando que animais como *Dinodontosaurus* se localizavam entre os herbívoros de topo de cadeia em sua época, que eles poderiam não necessitar de padronagens crípticas especiais, podendo adotar os tons pardos e acinzentados suaves que grandes mamíferos herbívoros nos dias de hoje apresentam (como elefantes, rinocerontes e hipopótamos), embora esses animais possam apresentar ao menos um contra-sombreado (Ryan & Russell, 1997). A pele de mamíferos menores, em si, também não apresenta usualmente grandes variações de coloração, se excluída a pelagem. Se os dicinodontes não eram animais capazes de se ocultar de predadores se camuflando com a paisagem, nem seriam particularmente mais velozes para fugir de um ataque (Walter, 1986), seus mecanismos de defesa deveriam estar associados a outros recursos, como a aglomeração em bandos ou o refúgio em tocas ou matas fechadas. No primeiro caso, mais uma vez, as projeções córneas e as presas teriam um papel fundamental, como reconhecimento inter-específico e intra-específico, determinando, talvez, até mesmo hierarquias dentro do grupo.

### 4.3. Morfologia funcional e Biomecânica

Diversas inferências paleobiológicas acerca de *Dinodontosaurus* serão analisadas através de aspectos morfofuncionais e biomecânicos. Para tanto, serão retomadas algumas das observações já efetuadas durante a reconstituição dos tecidos não preservados, especialmente as que se referem ao curso de ação e à função geral que os músculos exercem (como abdutores, adutores, depressores, entre outras).

Embora muitos trabalhos tentem embasar hipóteses sobre hábitos e capacitações de *taxa* extintos, em alguns casos aqui apresentados será explorada uma qualidade indiscutível dos estudos de Biomecânica para

---

<sup>49</sup> SPOTILA, J. R., O'CONNOR, M. P., DODSON, P. & PALADINO, F. V. 1991. Hot and cold running dinosaurs: body size, metabolism, and migration. *Modern Geology*, **16**: 203-227.

<sup>50</sup> Como um último comentário, é um tanto auspicioso que, no Permiano, enquanto os dicinodontes eram herbívoros dominantes, os gorgonópsios compunham um dos principais grupos de predadores (Kemp, 2005), e eles desenvolvem presas caniniformes de grandes proporções, provavelmente para abater animais que, entre outras coisas, deveriam apresentar peles grossas e resistentes.

inferências paleobiológicas: sua capacidade de proporcionar argumentos para falsear hipóteses (em concordância com Popper, 1972). Talvez um organismo qualquer possa ser mecanicamente capaz de executar ações que ele não efetua rotineiramente, mas ele não poderá superar suas limitações mecânicas e realizar ações para as quais ele não é capacitado. A intenção das presentes análises não é cobrir todos os aspectos biomecânicos até a exaustão dos tópicos, mas apenas angariar subsídios que corroborem ou não os temas abordados, enfocando o hábito alimentar dos dicinodontes e as comparações morfológicas de Cruickshank (1978) em um primeiro plano.

Os modelos utilizados seguem alguns postulados básicos (modificados de Alexander, 1989b, e Tosar, 1991). As constantes físicas do meio (*e.g.*, a constante de aceleração da gravidade) deveriam manter aproximadamente os mesmos valores que os apresentados nos dias atuais, mesmo em se tratando de intervalos de tempo da história da Terra separados por centenas de milhões de anos<sup>51</sup>. Também as propriedades dos materiais que compunham os tecidos ósseos ou musculares nos organismos fósseis deveriam ser iguais às dos atuais.

Pressupõe-se também que as reconstituições morfológicas foram efetuadas com razoável precisão. Além da geometria dos ossos, da distribuição e das propriedades dos tecidos, não foram consideradas outras estruturas particulares, o que exclui, por exemplo, a composição e distribuição das aponeuroses; isso permitiu modelagens simples, eliminando caracteres que não eram suficientemente conservativos para serem inferidos com segurança e que não acrescentariam informações cruciais. Mas, ainda assim, a reconstituição dos vetores de ação dos grupos musculares não deixa de ser apenas uma estimativa, uma vez que alguns músculos em questão apresentam um arranjo de fibras complexo e devem ser levadas em conta não só a orientação como as diferenças em atividade das diversas partes do músculo. A tarefa é relativamente simples para músculos em faixas fusiformes, com fibras aproximadamente paralelas, mas se torna mais complicada para músculos pinados.

#### 4.3.1. Ação da mandíbula em *Dinodontosaurus* e outros dicinodontes

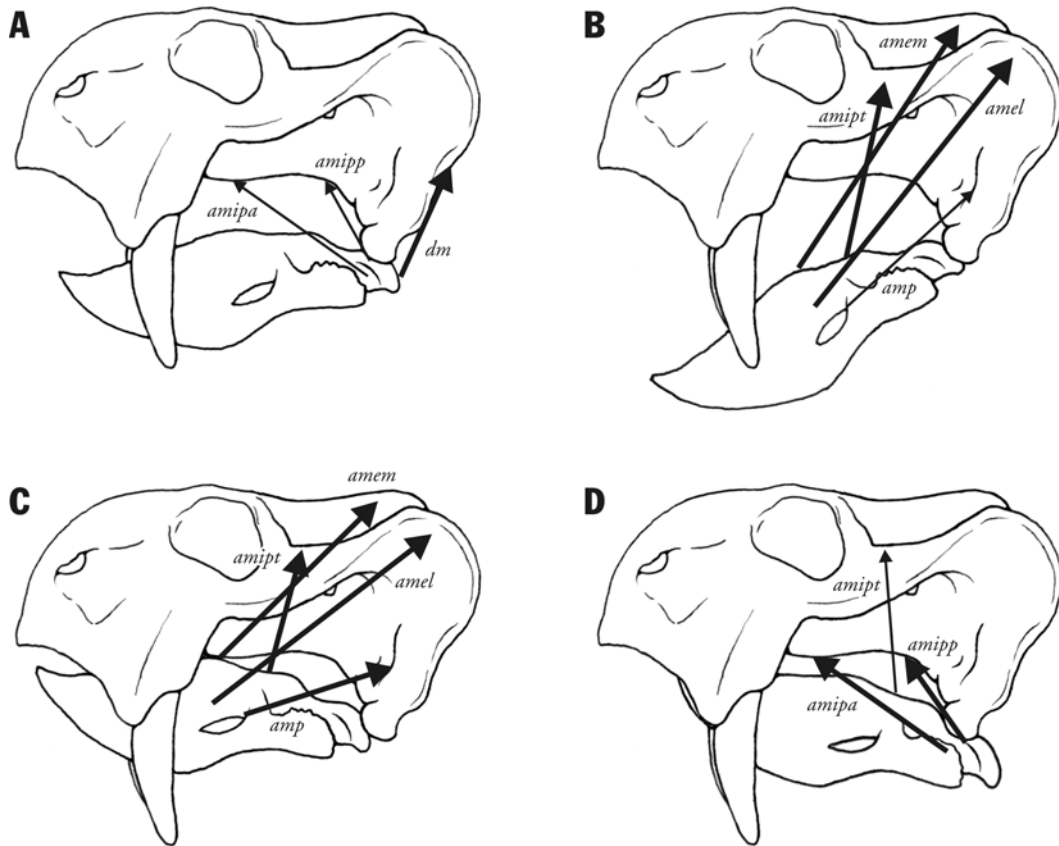
O arranjo da musculatura adutora, em *Dinodontosaurus*, é coerente com o apresentado por outros dicinodontes, o que permite que sejam empregados os modelos de movimentação da mandíbula estabelecidos por outros autores (Fig. 45). Alguns detalhes da morfologia funcional do aparato mastigatório de *Dinodontosaurus* podem ser analisados, buscando-se semelhanças ou diferenças desses modelos.

Os diversos músculos adutores podem atuar não só como elevadores da mandíbula, mas também como retratores ou protratores, de acordo com seu posicionamento. O *M. adductor mandibulae externus lateralis*, o *M. adductor mandibulae externus medialis* e o *M. adductor mandibulae posterior*, cujas origens se situam posteriormente a suas inserções, atuam como retratores, enquanto os *Mm. adductores mandibulae interni*

---

<sup>51</sup> Stewart (1977) apresenta argumentos para afirmar que a aceleração gravitacional não se alterou muito, ao menos desde o Paleozóico.

*pterygoidei anterior et posterior*, de modo contrário, atuam como protratores. Essas ações são condizentes com os modelos nos quais o corte do alimento se dá durante o movimento de retração da mandíbula, nas extremidades anteriores da ranfoteca, entre o dentário e a borda anterior do processo caniniforme (como o caso do modelo de Crompton & Hotton III, 1967).



**Fig. 45.** – Vista lateral do crânio de *Dinodontosaurus* representando diferentes estágios do ciclo mastigatório: *A*, início da depressão e protração da mandíbula; *B*, protração completa e início da adução; *C*, final da adução, com apreensão do alimento no início da retração; *D*, retração completa. Estão representados em cada estágio, como vetores, os músculos que irão atuar para se atingir a condição do quadro seguinte; os vetores maiores destacam os principais músculos de cada estágio, enquanto os vetores menores apresentam os músculos que atuam secundariamente.

Entretanto, o que se percebe também é que o *M. adductor mandibulae internus pseudotemporalis*, na posição em que foi reconstituído, adiciona um importante componente vertical à oclusão, sugerindo alguma capacidade de trituração do alimento contra o palato. Tanto as propostas de Cox (1998) e Renaut (2001) admitem que essa ação, de algum modo, também pode estar presente em dicinodontes, embora proponham modelos distintos. O formato das extremidades anteriores da pré-maxila e dentário de *Dinodontosaurus* impede uma mordida precisa pela ponta do bico (*beak bite*), como é sugerida para outros dicinodontes (Crompton & Hotton III, 1967), mas poderia atuar como uma tesoura, com a ponta do dentário deslizando rente e posteriormente à ponta da pré-maxila. As endentações e cristas presentes nas ranfotecas também sugerem que vegetação em ramos poderia se encaixar e ser rasgada por elas. Essa

morfologia não deve ser uma característica fortuita, sem função na apreensão e tratamento do alimento, e certamente dificultaria outros tipos de ciclo mastigatório.

Em *Dinodontosaurus*, existem algumas restrições contrárias ao modelo de Renaut (2001) para *Kannemeyeria*, no qual ele admite um movimento de protração também importante para realizar a trituração do alimento no palato. Os *Mm. adductores mandibulae interni pterygoidei anterior et posterior* eram seguramente pouco desenvolvidos em comparação aos músculos retratores, o que se observa pela limitada extensão de suas origens, com ausência de abas nos pterigóides e também pela conformação geral do crânio, onde não existem reforços ósseos expressivos que sejam contrários à ação dos *Mm. adductores mandibulae interni pterygoidei*. Na articulação da mandíbula, o principal suporte do quadrado e quadrado-jugal nos esquamais é uma aba anterior, que se estende dorsalmente, restringindo movimentos no sentido posterior, mas não no sentido anterior<sup>52</sup>. A placa suspensória se dirige verticalmente e não há nenhum componente do arco zigomático que restrinja flexões anteriores da extremidade ventral do suspensório, o que poderia se esperar se a musculatura protratora fosse robusta.

De qualquer modo, a protração da mandíbula poderia ser efetuada com ela ainda elevada, em um movimento de recuperação que poderia dar início a uma nova retração ou à depressão da mandíbula. De fato, a protração da mandíbula deveria ocorrer ao início de sua abdução, ou até mesmo preceder esse movimento, uma vez que a superfície condilar do quadrado é voltada anteriormente e o recesso articular é raso e curto. Isso implica que, se a abdução ocorresse com a mandíbula ainda retraída, a articulação crânio-mandibular seria perdida.

Os *Mm. adductores mandibulae interni pterygoidei* ainda adicionam um componente transversal importante na movimentação da mandíbula, embora a articulação da mandíbula (e em especial o formato do quadrado, que apresenta uma crista medial bem desenvolvida, em uma conformação comum a diversos dicinodontes) pareça impedir (ou ao menos restringir) o movimento da mandíbula nesse sentido. Ainda se essa articulação não restringisse esse movimento, o desenvolvimento dos processos caniniformes e presas, em *Dinodontosaurus*, além da configuração de endentações e cristas das ranfotecas, também limitariam consideravelmente a movimentação lateral na porção anterior do crânio, formando encaixes restritos para a mandíbula. *Dinodontosaurus* também não apresenta um crânio tão largo em relação ao comprimento, como Cluver (1974b) propunha para uma configuração que permitisse movimentos laterais da mandíbula.

Estabelecidas as possibilidades de movimento da mandíbula, resultando em um ciclo mastigatório análogo àquele de outros dicinodontes, o que se pode dizer sobre o tipo de alimento consumido por *Dinodontosaurus*? Esses herbívoros, de corpo volumoso, deveriam consumir quantidades consideráveis de matéria vegetal. A robustez das mandíbulas e a eficiência da musculatura empregada no ciclo mastigatório podem ser reflexos da resistência e do grau de processamento oral do material a ser ingerido.

Uma das formas de se abordar esse problema poderia ser a medição da resistência da mandíbula à flexão, baseada na teoria de vigas, de forma semelhante à que é feita para os índices de capacidade atlética

---

<sup>52</sup> Por essa mesma razão, é possível que o *M. adductor mandibulae posterior*, que se origina nessa aba, também não fosse muito desenvolvido.

dos ossos longos dos membros. Esse tipo de estudo foi efetuado, por exemplo, em Therrien (2005), e seu emprego parte de alguns pressupostos, que incluem o comportamento da mandíbula como uma unidade homogênea, sem dissipações de tensão. Enquanto isso pode ser verdade em mamíferos, em que a mandíbula é composta apenas pelo dentário, no caso dos dicinodontes esse postulado provavelmente não se aplicaria, pois a mandíbula é composta por diferentes ossos, que não se comportariam como um eixo único. Poderiam ser adotadas algumas conclusões genéricas, uma vez que apenas variando o comprimento do ramo mandibular e mantendo outras dimensões constantes, estaríamos alterando a capacidade de resistência à flexão que a mandíbula apresentará. Na prática, não é tão simples, uma vez que uma mandíbula mais longa pode compensar a perda de resistência a flexões dorso-ventrais ampliando a altura e largura de seus ramos mandibulares e, portanto, poderia apresentar a mesma resistência à flexão que uma mandíbula ligeiramente mais curta, se ela também fosse mais baixa e estreita.

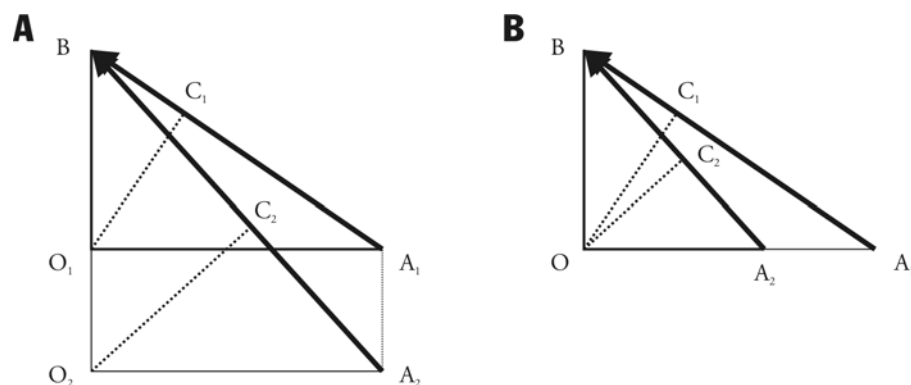
Outras abordagens quantitativas para avaliar a força empregada na mastigação também apresentam outras limitações de aplicabilidade em dicinodontes. Algumas metodologias, por exemplo, requerem reconstrução dos volumes das massas musculares (*vide* Turnbull<sup>53</sup> *apud* Tosar, 1991), o que, para qualquer táxon fóssil, é bastante questionável, especialmente se ele pertence a uma linhagem sem descendentes diretos ou mesmo sem análogos morfológicos vivos, como é o presente caso.

Uma solução é fazer-se uma abordagem apenas qualitativa, comparando-se diferentes gêneros de dicinodontes. Cluver (1971) realiza algumas comparações entre dicinodontes permianos e triássicos, observando como o direcionamento ventral do rosto, o encurtamento craniano na região temporal e a ampliação da altura afetam os ângulos de inserção da musculatura e o comprimento das fibras musculares (Figs. 46 e 47, A). Estendendo essas observações, podemos inferir como essas variações cranianas afetam a dimensão dos braços de alavanca das forças exercidas por esses músculos em relação à articulação crânio-mandibular e, conseqüentemente, como elas alteram as vantagens mecânicas de diferentes arranjos musculares. Como o que se pretende realizar é uma análise da ação da mandíbula como um corpo livre, ao tratar todas as mandíbulas com o mesmo comprimento, a dimensão do braço de alavanca das forças executadas pelos diferentes músculos será um reflexo direto de suas vantagens mecânicas, quando comparados os mesmos músculos entre dois animais. Quanto maior o braço de alavanca de um conjunto muscular de um animal em relação a outro, menor o esforço necessário para o primeiro executar a ação.

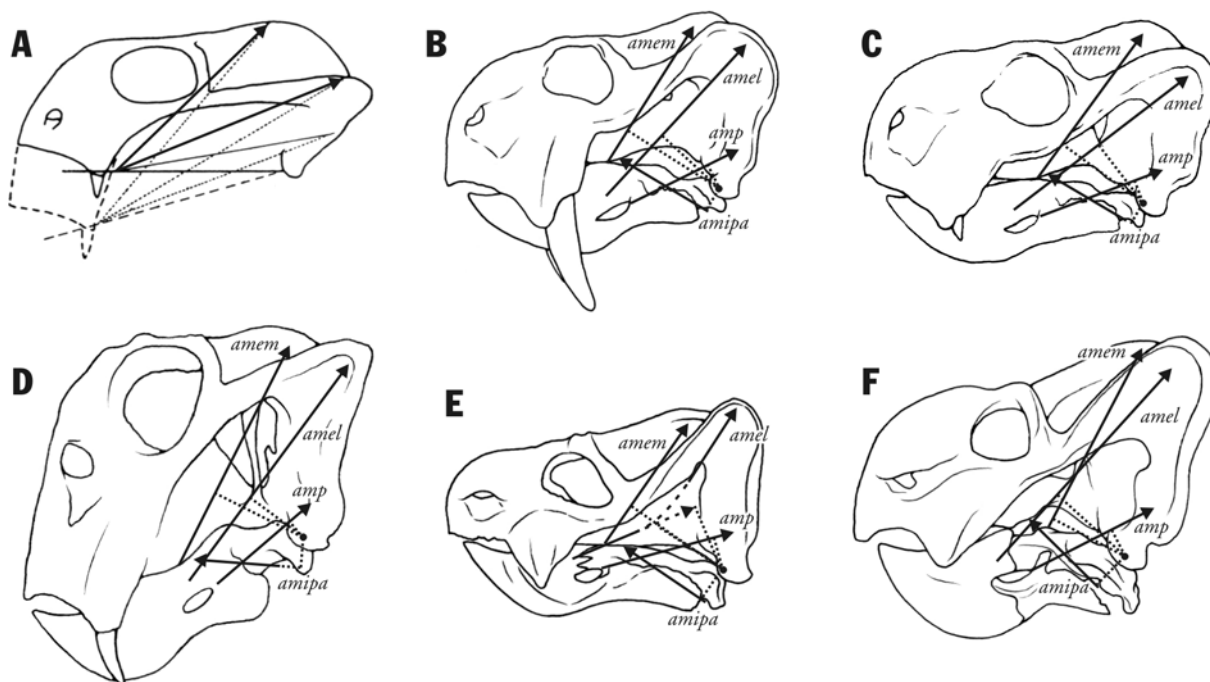
Para traçar alguns comparativos com *Dinodontosaurus*, foram observados os outros dois gêneros de dicinodontes encontrados no Triássico do Brasil, *Jachaleria* e *Stableckeria* (Fig. 47, B, D e E). As considerações feitas para *Jachaleria* são tentativas, uma vez que os materiais disponíveis não possuem mandíbulas e apresentam alguma deformação; a reconstrução do crânio completo se baseou em material

---

<sup>53</sup> TURNBULL, W. D. 1976. Restoration of masticatory musculature of *Thylacosmilus*. In: CHURCHER, C. S. (Ed.) *Essays on Paleontology in Honour of Loris Shano Russell*. Royal Ontario Museum, Life Sciences, Miscellaneous Publications, p. 169-185.



**Fig. 46.** – Representações esquemáticas do efeito de alterações simples na morfologia craniana sobre os ângulos de inserção e os braços de alavanca de músculos adutores: *A*, efeito do rebaixamento da mandíbula; *B*, efeito do encurtamento da região temporal. Nas figuras, o ponto *O* representa a articulação crânio-mandibular; as linhas representam o eixo da mandíbula (*OA*), a linha de atuação do músculo (*AB*), e o braço de alavanca desse músculo (*OC*). O número 1, associado às letras, representa a condição inicial, e o 2, a condição final. No primeiro caso, um acréscimo de dimensão vertical sem movimentação do ponto de inserção do músculo acarreta em um aumento do ângulo de atuação da musculatura e um aumento do braço de alavanca desse músculo; no segundo caso, o encurtamento horizontal (com deslocamento relativo do ponto de inserção muscular) também acarreta em aumento do ângulo de atuação do músculo, mas se dá a diminuição do braço de alavanca (modificado de Cluver, 1971). Se essas transformações ocorrerem de forma concomitante, pode-se gerar, em diferentes arranjos musculares, as mesmas dimensões de braços de alavanca, portanto não havendo vantagem mecânica de um arranjo sobre o outro.



**Fig. 47.** – Ângulo de ação da musculatura adutora externa em relação à mandíbula em dicinodontes: *A*, crânio de um dicinodonte generalizado, indicando a redução do ângulo de ação da musculatura com a ventralização do rostró; *B*, crânio de um indivíduo adulto de *Dinodontosaurus*, mostrando a ampliação dos ângulos de atuação de diferentes músculos com o rearranjo do occiput; *C*, em um indivíduo juvenil do mesmo gênero, o crânio relativamente baixo gera ângulos mais reduzidos; *D*, crânio de *Lystrosaurus*, no qual os ângulos são ainda mais ampliados com o encurtamento rostral; *E*, crânio de *Jachaleria*, com um arranjo de crânio longo e relativamente baixo; *F*, crânio de *Stahleckeria*, apresentando encurtamento ântero-posterior. Os dois últimos taxa são os outros dicinodontes de grande porte conhecidos para o Brasil. (*A* e *C*, modificados de Cluver, 1971; *D*, baseado nos crânios descritos por Araújo & Gonzaga, 1980, e Vega-Dias & Schultz, 2004, e em fotografias de material argentino não descrito, mencionados em Vega-Dias & Schwanke, 2005; *E*, baseado na reconstituição de Maisch, 2001, e na mandíbula figurada em Huene, 1990.)



descrito por Araújo & Gonzaga (1980) e Vega-Dias & Schultz (2004) (UFRGS/PV0151T e UFRGS/PV0147T) e em fotografias de material argentino (em parte o holótipo figurado por Bonaparte, 1971, e outros materiais comentados por Vega-Dias & Schwanke, 2005). Já o crânio de *Stableckeria* foi baseado na reconstituição de Maisch (2001) e a mandíbula foi representada a partir de material descrito em Huene (1990).

Utilizando como referência uma orientação horizontal do palato e basicrânio, e uniformizando os comprimentos de mandíbula, ao compararem-se os crânios desses três *taxa* (Fig. 47, *B*, *D* e *E*) nota-se que *Jachaleria* apresenta uma conformação de crânio mais baixa e esguia, com palato alinhado em relação ao basicrânio, assim como as bordas ventrais da pré-maxila e barra infra-orbital também são aproximadamente alinhadas em um plano horizontal; a região temporal, entretanto, é bem desenvolvida, apresentando um suspensório relativamente alto em comparação a *Dinodontosaurus*. Esse último difere de *Jachaleria* no sentido de um rostro mais encurtado em uma direção antero-posterior, recurvado ventralmente (a margem ventral da pré-maxila se encontra abaixo da margem da barra infra-orbital), e um crânio, de modo geral, relativamente mais alto, embora a crista sagital e a margem dorsal do suspensório não ultrapassem muito a linha superior do crânio. Em se tratando de recuo e ventralização do rostro, acompanhados de um aumento da altura craniana, *Dinodontosaurus* apresenta um estágio intermediário entre *Dicynodon* e *Lystrosaurus* (*vide* Cluver, 1971), sendo que esse último é ainda mais especializado nesses aspectos<sup>54</sup>. *Stableckeria* não chega a apresentar grande ventralização do rostro, ao mesmo grau que ocorre em *Dinodontosaurus* e *Lystrosaurus*, embora seja mais avançado nesse sentido que *Jachaleria*. Mas esse táxon ainda apresenta o recuo da região rostral, mais desenvolvido que em *Dinodontosaurus*, além de um encurtamento também da região temporal. Para compensar isso, a crista sagital de *Stableckeria* se desenvolve, tornando-se mais elevada do que nos outros *taxa* aqui considerados.

As mudanças angulares que essas diferentes conformações cranianas acarretam entre a musculatura de *Jachaleria*, *Dinodontosaurus* e *Stableckeria*, são respectivamente semelhantes às mudanças que ocorrem entre os gêneros “*Emydops*” (= *Pristerodon*), *Dicynodon* e *Lystrosaurus* (analisados por Cluver, 1971), apenas com pequenas variações, pois esses três gêneros também avançam no sentido de encurtamento craniano e aumento da altura geral. *Jachaleria*, *Dinodontosaurus* e *Stableckeria* não formam uma seqüência ordenada no sentido de ventralização do rostro, pois, dos três gêneros, *Dinodontosaurus* é o que apresenta o palato mais rebaixado.

---

<sup>54</sup> Essa observação não tem nenhum suporte filogenético direto, e baseia-se especificamente em comparações anatômicas dos crânios. Sejam os dicinodontes analisados por Cluver (1971) ou os três *taxa* triássicos analisados no presente trabalho, ou eventuais relações entre ambos, tratadas adiante, nenhuma dessas seqüências de gêneros formam uma ordem natural, com relações de descendência. Esses são apenas exemplos de adaptações cranianas modificadas para diferentes especializações. Não se pretende também insinuar nenhuma “tendência” evolutiva: o uso de termos como “encurtamento” pode sugerir erroneamente que uma conformação craniana primitiva teria que ser necessariamente mais longa (a conformação apresentada por *Stableckeria*, por exemplo, não precisa ter como ponto de partida a morfologia craniana de *Jachaleria*). Esses termos foram utilizados apenas em comparações relativas, e as seqüências empregadas representam apenas diferentes estágios morfológicos que podem ter sido originados em linhagens totalmente independentes, para fins talvez semelhantes.

Considerando, aproximadamente, os mesmos pontos de origem e inserção para a musculatura adutora que foram observados para *Dinodontosaurus* e transferindo-os para os demais dicinodontes, os ângulos de atuação desses músculos podem ser comparados, assim como as dimensões dos braços de alavanca resultantes da atuação desses músculos, medidos com a mandíbula próxima à oclusão. Os resultados das medições efetuadas estão sumarizados na Tabela 3.

**Tabela 3.** – Ângulos de atuação da musculatura adutora em relação ao eixo da mandíbula, medidos para os dicinodontes *Dinodontosaurus*, *Jachaleria* e *Stableckeria*.

Táxon	Músculos (ângulos de atuação, em graus)			
	<i>amem</i>	<i>amel</i>	<i>amp</i>	<i>amipa</i>
<i>Dinodontosaurus</i> (adulto)	58	47	26	31
<i>Dinodontosaurus</i> (juvenil)	54	37	21	31
<i>Jachaleria</i>	55	38*	15	34
<i>Stableckeria</i>	62	48	27	45

**Notas:** Valores medidos a partir das reconstruções cranianas apresentadas na Fig. 44. Foi dado um valor médio (\*) para o ângulo de atuação do *M. adductor mandibulae externus lateralis* em *Jachaleria*.

*Jachaleria* é, entre os dicinodontes observados, o que possui o crânio mais baixo e esguio, o que poderia sugerir um ângulo baixo de atuação da musculatura adutora em relação à mandíbula. Essa configuração craniana pode implicar em um pequeno comprimento dos braços de alavanca de vários músculos, mas a região temporal, bem desenvolvida em relação aos demais dicinodontes considerados, pode fazer com que o ponto de inserção dos músculos adutores externos seja deslocado anteriormente, o que amplia a dimensão de seus braços de alavanca.

Na verdade, a dificuldade inicial para se apresentar um modelo de arranjos musculares para esse gênero reside no fato de sua mandíbula ser pouco conhecida: ela não foi preservada nos exemplares registrados no Rio Grande do Sul e é pouco figurada na literatura que descreve os espécimes argentinos. Pelo que se pôde observar, a mandíbula é também alongada e relativamente retilínea. O dentário se posicionaria bem anteriormente, permitindo, de fato, uma inserção dos músculos adutores externos mais anterior que em outros *taxa*, se adotado exatamente o mesmo padrão de origens e inserções musculares de *Dinodontosaurus*. Entretanto, Araújo & Gonzaga (1980) estão corretas ao afirmar que, se seguido o modelo de Crompton & Hotton III (1967), esse posicionamento causa uma inflexão na musculatura adutora lateral, que não é eficiente mecanicamente (Fig. 47, D) ao final da oclusão. Possivelmente, o arranjo do occiput, extremamente verticalizado, permite uma grande abertura mandibular<sup>55</sup>. A distribuição da musculatura seria bastante efetiva para o início da adução da mandíbula, mas o *M. adductor mandibulae externus lateralis* perderia o componente vertical de força ao final desse movimento, quando predominaria a contração de suas fibras originadas da face posterior do suspensório, fazendo com que a mandíbula fosse

<sup>55</sup> Apenas considerando limitações angulares à abertura da mandíbula, como será apresentado no item 4.3.2. Porém, existem outros fatores, como o estiramento máximo das fibras musculares, que podem limitar a abertura da mandíbula em *Jachaleria*. Rieppel & Gronowski (1981) apontam que, quanto menor o ângulo de inserção relativo ao eixo maior da mandíbula, menor o grau de estiramento relativo de uma fibra muscular.

retraída de forma eficaz, mas perdesse pressão contra o palato. É difícil identificar qualquer deformação que acarrete esse arranjo ósseo em *Jachaleria*, mas se ele é real, como parece ser o caso, ao menos a perda de componente vertical pode ser um pouco compensada pela musculatura pterigóide e pelo *M. pseudotemporalis*. A musculatura adutora externa deveria apresentar uma inserção aponeurótica complexa, para permitir o comportamento diferenciado de suas fibras. A presente reconstituição dos cursos de ação da musculatura adutora admitiu essas possibilidades.

Assim, os ângulos de atuação da musculatura adutora de *Jachaleria* são realmente mais baixos, em comparação a *Dinodontosaurus* e *Stableckeria*. Entretanto, inserções mais anteriores de alguns músculos permitem que os braços de alavanca gerados sejam ampliados, mas apenas o *M. adductor mandibulae posterior* apresenta dimensões para seu braço de alavanca efetivamente superiores às apresentadas em *Dinodontosaurus* e *Stableckeria*, resultando em um melhor aproveitamento de forças que serão predominantemente responsáveis pela retração da mandíbula.

*Jachaleria* apresenta os braços de alavanca para o *M. adductor mandibulae externus medialis*, assim como para o *M. adductor mandibulae externus lateralis*, basicamente idênticos aos de *Dinodontosaurus*. Embora a musculatura se insira mais posteriormente nesse táxon, o que é reforçado pelo encurtamento relativo de sua região temporal, *Dinodontosaurus* apresenta também uma ampliação da altura craniana geral e rebaixamento do nível da mandíbula, que permitem, inclusive, o alongamento relativo das fibras desses músculos.

Tanto *Dinodontosaurus* como *Stableckeria* apresentam vantagens sobre *Jachaleria* na musculatura adutora interna, uma vez que a mandíbula desse último táxon é bastante estreita dorso-ventralmente. Isso diminui os braços de alavanca correspondentes a esses músculos.

Em *Stableckeria*, o crânio se desenvolve ainda mais em algumas características observadas em *Dinodontosaurus*, que divergem da forma de *Jachaleria*. Ele é mais robusto, com o comprimento relativamente mais curto, enquanto a altura é ampliada, assim como se observa para a mandíbula. Embora ocorra algum rebaixamento do palato, esse não é tão expressivo como em *Dinodontosaurus*. Na placa lateral do dentário há o recesso côncavo para a inserção do *M. adductor mandibulae externus lateralis*. É possível que a inserção do *M. adductor mandibulae externus medialis* se desse na borda dorsal da mandíbula, em um processo desenvolvido sobre o articular, mais posteriormente que em *Dinodontosaurus*. Possíveis migrações da inserção desse músculo também foram observadas por Cluver (1971) em um dicinodonte não identificado, embora, nesse caso, ela tenha se deslocado para a lateral da mandíbula.

A inserção mais posterior desse músculo, assim como o encurtamento geral do crânio de *Stableckeria*, fazem com que a maior parte dos ângulos de inserção dos músculos na mandíbula sejam mais altos que os encontrados em *Dinodontosaurus*. Excetua-se o ângulo de atuação do *M. adductor mandibulae externus lateralis*, que é praticamente idêntico entre esses dois gêneros, pois, embora o crânio de *Stableckeria* seja encurtado, a altura do suspensório é relativamente ampliada e também sua porção dorsal é ligeiramente voltada posteriormente, com uma inclinação um pouco mais acentuada do occiput, compensando o encurtamento do crânio. Sua origem mais alta permite também que o braço de alavanca gerado por esse

músculo também seja maior do que em *Dinodontosaurus*, o mesmo ocorrendo também para a musculatura pterigóide, que se insere em uma mandíbula mais alta. Já o *M. adductor mandibulae externus medialis* apresenta braço de alavanca menor do que em *Dinodontosaurus*. Essas características parecem privilegiar os componentes verticais das forças aplicadas na mandíbula de *Stableckeria*, além de inserções mais posteriores serem também eficientes para incrementar a velocidade angular em que a mandíbula será elevada.

Por hora, é seguro afirmar apenas que os dicinodontes triássicos do Brasil apresentam, cada um, adaptações mastigatórias distintas, que devem se relacionar com o consumo de diferentes tipos de vegetais. Em *Jachaleria*, a mandíbula alongada e baixa, provavelmente menos resistente a flexões dorso-ventrais, associada a um maior aproveitamento de forças ântero-posteriores, sugere que esse táxon era adaptado ao corte de alimentos mais brandos e não poderia triturá-los contra o palato. *Stableckeria* representava o extremo oposto, com um crânio robusto, uma mordida rápida e domínio de forças verticais. *Dinodontosaurus* se caracteriza por uma situação intermediária entre esses dois gêneros e, embora mais próximo de *Stableckeria*, do qual diferia por inserções musculares mais anteriores, que aproveitavam melhor a força gerada pelos músculos em detrimento à velocidade angular de fechamento da mandíbula.

Alterações angulares na musculatura adutora, semelhantes às observadas entre *Jachaleria* e *Dinodontosaurus*, também ocorrem, de certo modo, entre juvenis e adultos desse último gênero. No desenvolvimento ontogenético de *Dinodontosaurus*, o rostro vai se tornando mais curto e recurvado, com a linha do palato se tornando mais ventral e a região temporal se desenvolve, tornando-se mais larga e alta. Ao se manter o comprimento das mandíbulas constante, observa-se que, relativamente, a região temporal de um indivíduo adulto se dirige mais anteriormente, o que faz com que os ângulos de inserção da musculatura adutora, em relação à mandíbula, aumentem, com as origens dos músculos sendo deslocadas anteriormente. Entretanto, a região temporal também é mais elevada nos adultos, o que ainda aumenta o ângulo de inserção da musculatura, só que dessa vez o curso dos músculos também é ampliado dorsalmente. Isso compensa o deslocamento anterior da musculatura, adicionando braço de alavanca às forças geradas pelos músculos. Como resultado, apesar de todas as transformações cranianas, não há vantagens mecânicas entre os arranjos musculares de juvenis e adultos do gênero *Dinodontosaurus*. Eles apresentam, relativamente, os mesmos braços de alavanca para a atuação de seus músculos adutores e, portanto, suas musculaturas são igualmente eficientes para realizar a elevação da mandíbula, sem nenhum estágio ontogenético apresentar melhor aproveitamento de forças. Os filhotes poderiam aplicar menor força na mastigação, simplesmente por serem menores e, por conseguinte, apresentarem menos massa muscular (com menor área de seção transversal). Talvez por isso, em alguma fase ao menos, eles poderiam se alimentar de vegetação mais branda, ou receberiam o alimento pré-mastigado por seus pais.

#### 4.3.2. Função das presas caniniformes em *Dinodontosaurus*

Segundo o modelo de Crompton & Hotton III (1967), apesar de algum grau de tratamento do alimento sugerido pelo mecanismo de propalínia dos dicinodontes, ainda assim esse processamento parecia

estar restrito ao corte nas margens da ranfoteca (e nos dentes pós-caninos das formas que os possuíam). Isso abre margem a cenários de competição ecológica em que os dicinodontes podem ter sido substituídos por animais que processassem melhor o alimento, em uma flora sob mudança<sup>56</sup>. No modelo aqui adotado, admite-se algum tipo trituração do alimento contra o palato, devido aos componentes verticais das forças atuantes e às formas complementares de endentações, cristas e sulcos nas ranfotecas. Para tanto, também seria necessária a manutenção do alimento na cavidade oral, o que pode ter sido auxiliado pela presença de uma língua preênsil (como sugere, por exemplo, Cruickshank, 1978) e de membranas de recobrimento lateral.

No caso de *Dinodontosaurus*, mesmo que não houvesse tal membrana, existe a evidência de fixação muscular na barra infra-orbital, o que leva a supor que existe, de fato, um considerável recobrimento lateral da cavidade oral, mesmo que esse tenha sido efetuado apenas pelos tecidos musculares, como King (1996) sugeria. Mas, se tal membrana estivesse presente, ela teria que ser ampla o suficiente para permitir a variedade de movimentos antero-posteriores e dorso-ventrais prevista pelo mecanismo de articulação. Ela se fixaria nos recessos posteriores ao processo caniniforme, na maxila, e na margem látero-dorsal do dentário, e deveria apresentar vincos característicos, para permitir seu desdobramento em uma ampla abertura da mandíbula (como ocorre com os hipopótamos atuais; *vide* Antón *et al.*, 1998, p. 382).

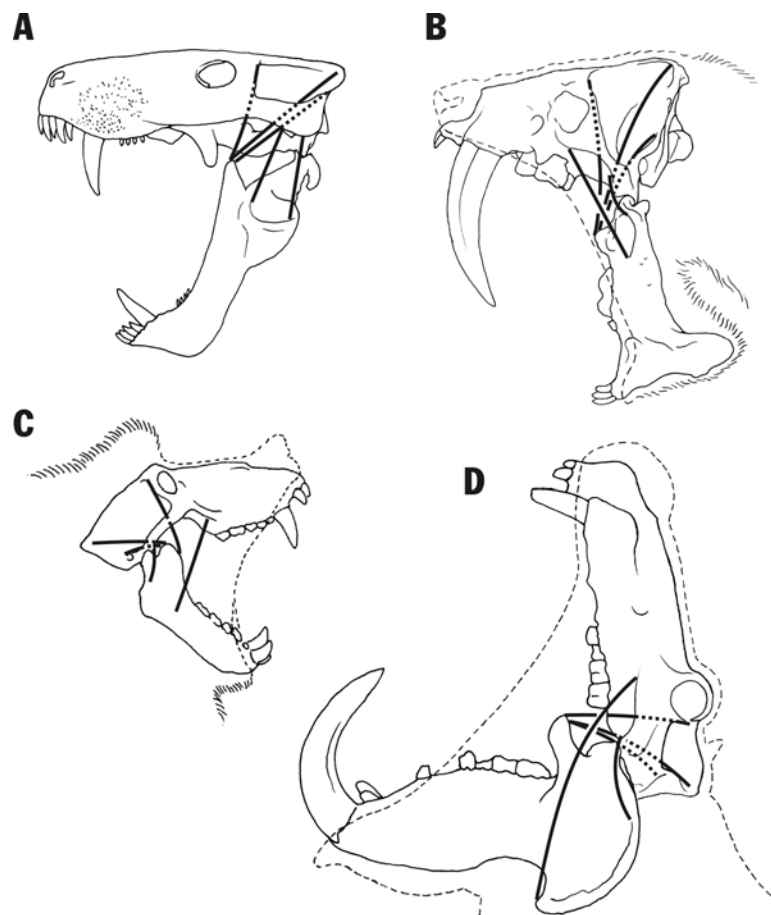
Dessa forma, a presença de uma membrana não seria um empecilho à abertura mandibular, mas se, ainda assim, desconsiderarmos esse recobrimento lateral da cavidade oral, apenas os diversos ramos da musculatura adutora já oferecem algumas limitações para a abertura da boca. Greaves (1982) comenta que a posição em que se inserem os músculos na mandíbula de um animal qualquer afeta a força da mordida e o ângulo de abertura mandibular, mas que esses dois fatores são características concorrentes e ambos não podem ser maximizados concomitantemente. Deslocando anteriormente o ponto de inserção muscular, como é o caso nos dicinodontes, os braços de alavanca das forças geradas pelos músculos adutores aumentam, potencializando maior eficiência da força empregada na porção anterior da mandíbula, mas isso ocorre em detrimento do ângulo de abertura da mandíbula. Essas limitações são especialmente significativas quando lidamos com um animal com presas extremamente desenvolvidas, como é o caso de *Dinodontosaurus*. Muitos paleontólogos se depararam com problemas semelhantes, por exemplo, ao tratar de grandes felídeos (e outros predadores extintos) que apresentavam caninos desenvolvidos em “dentes-de-sabre” (Fig. 48); como eles poderiam abrir a boca de modo a empregar seus dentes e como exatamente era esse emprego? Questões como essas são cruciais e repercutem diretamente na forma de obtenção de alimento nesses animais.

Na tentativa de buscar respostas para as questões acima, é necessário observar, primeiramente, se ocorre desgaste dentário nas presas caniniformes de *Dinodontosaurus*, o que poderia atestar seu emprego em

---

<sup>56</sup> Dinossauros prosaurópodes, por exemplo, se tornariam herbívoros dominantes no Neotriássico e Eojurássico, e processavam o alimento com o uso de gastrólitos (*vide* Weishampel & Norman, 1989). Eventualmente os dinossauros também desenvolveriam mecanismos de processamento oral dos alimentos, inclusive com a possibilidade de apresentarem membranas de recobrimento da bochecha, como pode ter sido o caso nos dicinodontes.

alguma função. Cox (1968) descreve alguns espécimes do gênero apresentando desgaste dentário distalmente, tanto na face lateral quanto medial da presa. Um dos espécimes adultos analisados no presente estudo, encontrado no MGB (367/99), também apresenta desgaste na porção distal das presas, mas notável apenas em uma face, além de sua extremidade ser ligeiramente arredondada. Nesse exemplar, as presas apresentam uma torção que pode ser relacionada com processos tafonômicos, além de terem sido alteradas posteriormente à coleta: as presas foram quebradas e reparadas (utilizando-se colas de secagem rápida) em diversas ocasiões, tornando difícil estabelecer a posição original desse desgaste. Apesar disso, devido à curvatura do dente, tais marcas, no espécime em questão, parecem se encontrar apenas na face medial, o que poderia ser creditado apenas ao desgaste sofrido pelo atrito com a ranfoteca da mandíbula (Hotton III, 1986).



**Fig. 48.** – Alguns exemplos de extrema abertura da mandíbula: *A*, situação hipotética para o crânio de um terápsido extinto (o gorgonópsio *Arctognathus*); *B*, crânio de um barbourofelino (*Barbourofelis fricki*); *C*, crânio de babuíno (*Papio* sp.); *D*, crânio de hipopótamo (*Hippopotamus amphibius*). São representadas as silhuetas de alguns dos animais, em vida, e indicados os cursos de alguns dos músculos adutores, através das fibras que os limitam anterior e posteriormente. Nesses casos, normalmente a musculatura temporal e massetérica (ou sua correspondente, no caso do gorgonópsio) não perdem ângulo de ação, nem têm suas fibras sobrepostas de forma não-natural, devido a reorientações nas origens e inserções dos músculos. O hipopótamo consegue atingir aberturas ainda maiores, rotacionando o crânio sobre a articulação com a coluna, e mantendo a mandíbula horizontal em relação ao nível d'água (Turner & Antón, 2004). As ilustrações não estão em escala. (*A*, modificado de Kemp, 1969; *B*, modificado de Naples & Martin, 2000; *C*, modificado de Antón *et al.*, 1998; *D*, modificado de Herring & Herring, 1974, Antón *et al.*, 1998, e Weston, 2003.)

O mesmo espécime, assim como o crânio 861/101, talvez sejam os que melhor ilustram o tamanho que as presas podiam atingir nos adultos, uma vez que outros exemplares geralmente se apresentam muito expandidos diageneticamente<sup>57</sup>. As presas, nesses dois exemplares, se estendem ventralmente, a partir do processo caniniforme, cerca de um terço do comprimento total do crânio, aproximadamente a mesma distância que separa a extremidade anterior da pré-maxila até a borda anterior da presa, na margem ventrolateral do crânio. É interessante notar que as presas de 861/101 parecem ser relativamente mais delgadas e se encontram mais retilíneas que a condição apresentada por 367/99, cujas presas são robustas e recurvadas, voltando-se medialmente.

Com presas tão desenvolvidas e considerando as limitações de abertura da mandíbula impostas pelas inserções musculares anteriormente posicionadas em dicinodontes, *Dinodontosaurus* seria capaz de abduzir sua mandíbula de modo suficiente para poder empregar suas presas? Cluver (1971, p. 228-235) e King (1990, p. 154-155) demonstram como uma inflexão ventral do rostró, em um padrão dicinodonte generalizado, poderia diminuir o ângulo de atuação da musculatura adutora externa (Fig. 47, A), tendo como consequência uma abertura mandibular reduzida (de modo que a musculatura adutora tenha ângulo de ação suficiente para que a mandíbula retorne à oclusão). Para compensar o rebaixamento do palato, a solução obtida por *Dinodontosaurus* para ampliar novamente os ângulos de inserção da musculatura adutora na mandíbula é semelhante ao que ocorre com *Lystrosaurus*. A fossa temporal é aprofundada, seu comprimento é reduzido e o occiput forma um ângulo quase reto com o palato. O rebaixamento do palato é acompanhado por um aumento relativo de altura do crânio como um todo, fazendo com que a articulação crânio-mandibular também seja rebaixada nesse desenvolvimento. Entretanto, o ângulo de atuação da musculatura adutora, em *Dinodontosaurus*, de fato é um pouco reduzido em relação a *Lystrosaurus*, por possuir crânio mais alongado que esse, e também em relação a alguns dicinodontes de rostros menos direcionados ventralmente, o que implica em uma menor abertura mandibular para *Dinodontosaurus*. Cluver (1971) estipulou um ângulo máximo de abertura mandibular para *Lystrosaurus* em 47°, enquanto Hotton III (1986) sugeria, pela observação de mamíferos modernos, que os ângulos de abertura da mandíbula de dicinodontes deveriam variar, costumeiramente, entre 20 e 30°.

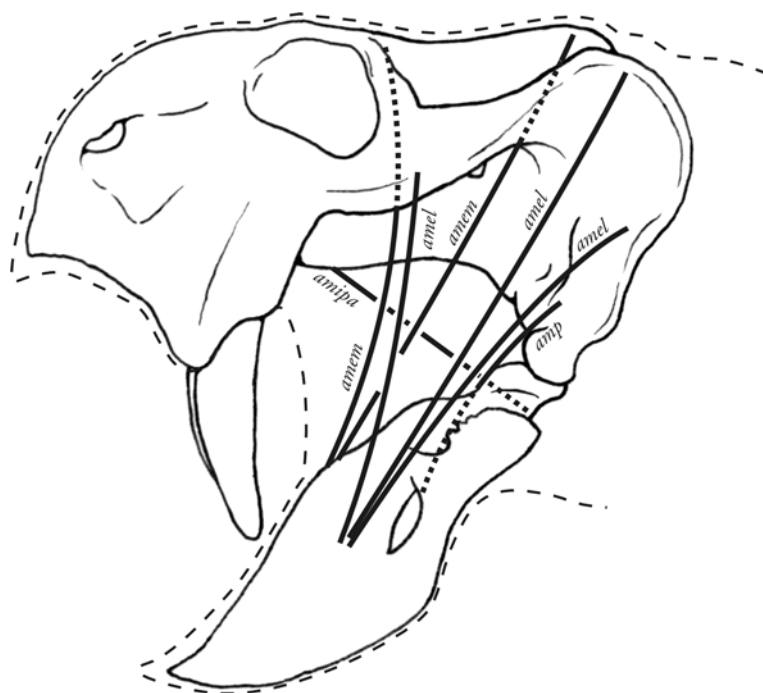
O estudo de Cluver (1971) para estipular um ângulo de abertura máximo em *Lystrosaurus* levou em consideração a posição das fibras mais posteriores da musculatura adutora externa. Essa abordagem é compatível com a metodologia de Herring & Herring (1974), embora eles tracem exemplos apenas com as fibras mais anteriores da musculatura massetéica de mamíferos. Cluver (1971) indica que a abertura mandibular não poderia ser tal que fizesse com que as fibras da musculatura adutora ultrapassassem um ângulo de 180° entre suas origens e inserções, tendo como vértice a articulação crânio-mandibular, ou elas perderiam sua eficiência. As fibras mais posteriores serão utilizadas aqui como um limitante principal, pois

---

<sup>57</sup> O tamanho das presas pode ser relativamente menor em comparação ao comprimento do crânio, simplesmente por fatores diagnéticos, uma vez que os dentes podem ser menos propícios ao sobrecrecimento mineral, devido à natureza compacta de suas camadas de esmalte. Entretanto, a presa não está isenta da influência do crescimento mineral na diagenese, e pode se apresentar tão expandida (ou até mais) que o resto do crânio, considerando que diferentes partes de um mesmo crânio podem apresentar distintos graus de deformação.

elas também não poderiam ser sobrepostas por fibras mais anteriores nem contornar a placa suspensória do esquamosal, para acomodar aberturas mandibulares maiores, pois, se isso ocorresse, quando elas fossem contraídas, elas atuariam posteriormente à articulação crânio-mandibular, abrindo ainda mais a mandíbula, ao invés de fechá-la.

Assim, observando as fibras mais posteriores da musculatura adutora em *Dinodontosaurus*, que correspondem especialmente à parte posterior do *M. adductor mandibulae externus lateralis* e ao *M. adductor mandibulae posterior*, é possível admitir uma abertura mandibular máxima para esse gênero formando um ângulo de cerca de 45° (Fig. 49), similar ao apresentado por *Lystrosaurus*. Ainda assim, esse ângulo não é suficiente para permitir significativo espaço livre entre as presas e a mandíbula, do qual ainda teria que ser descontada a extensão das projeções córneas da mandíbula. No caso de mamíferos carnívoros macairodontinos e outros predadores com “dentes-de-sabre”, uma abertura mandibular maior não era impossibilitada, uma vez que a adução pelo *M. masseter* não fica prejudicada devido ao posicionamento mais ântero-dorsal de sua origem no crânio, que permite a elevação de uma mandíbula aberta em um ângulo de quase 90°. A presença de um processo coronóide para inserção do *M. temporalis* gera um braço de alavanca que também permite sua atuação, mesmo na abertura máxima (Fig. 48, B). Ainda que fosse admitido um músculo correspondente ao *masseter* nos dicinodontes (o que seria desnecessário para esses animais, pois, de certo modo, a musculatura pterigóide exerce função análoga a esse músculo), mesmo assim a musculatura adutora externa não poderia ser comprimida para permitir um ângulo de abertura mandibular muito amplo.

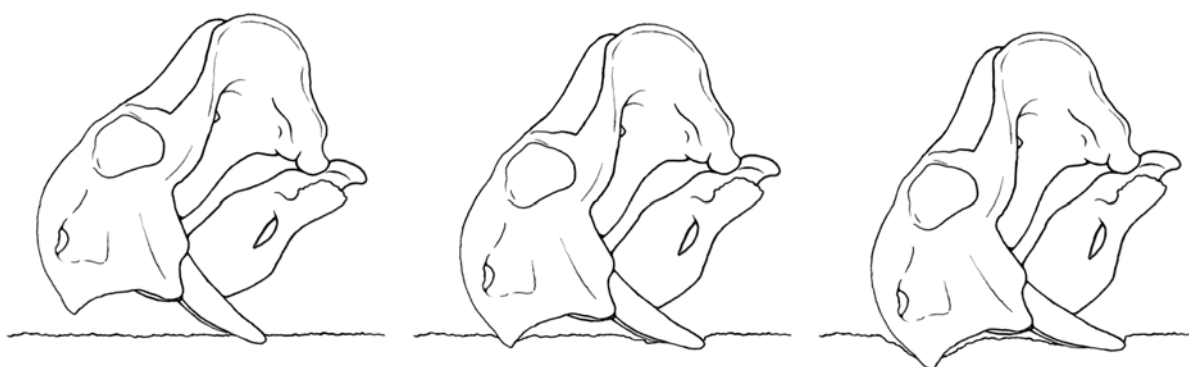


**Fig. 49.** – Crânio de *Dinodontosaurus* em vista lateral, com mandíbula na posição de abertura máxima. Está representada a direção de algumas fibras da musculatura adutora. A principal limitação à abertura da mandíbula é imposta pela sobreposição das fibras posteriores do *M. adductor mandibulae externus lateralis* com as do *M. adductor mandibulae posterior*, à base da placa suspensória.



Mesmo não havendo condição de *Dinodontosaurus* empregar as presas com a mandíbula aberta, ainda assim deve-se considerar que, em alguns exemplares, existe algum desgaste em suas extremidades, deixando-as arredondadas. Nos indivíduos adultos, a única forma da extremidade das presas ser utilizada, independente de função, seria com a mandíbula elevada e retraída, como propõe Hotton III (1986). Nessa situação, cerca de metade do comprimento total das presas ficaria livre, abaixo da mandíbula (Fig. 45, D).

Em seção transversal, as presas são praticamente circulares, indicando que não há uma direção preferencial de atuação, que precisasse ser reforçada. Portanto, elas poderiam ser empregadas em diferentes direções e ângulos, e não apenas em uma direção ântero-posterior. Se elas tinham qualquer papel nos hábitos alimentares de *Dinodontosaurus*, uma primeira possibilidade a se considerar é o seu emprego para escavar o solo, seja à procura de raízes e rizomas, como sugere Hotton III (1986) para outros dicinodontes, seja para a extração de sais. Entretanto, a posição ventral das presas no crânio indica que, para elas alcançarem o solo, o animal precisaria flexionar consideravelmente seus membros anteriores ou deitar-se completamente no chão. Se ele apenas abaixasse a cabeça, flexionando o pescoço, as presas ficariam quase paralelas ao substrato e a extremidade anterior da pré-maxila estaria em situação melhor para ser empregada em escavações (Fig. 50).



**Fig. 50.** – Sequência buscando ilustrar uma tentativa de utilização das presas para auxiliar em escavações do substrato. Apenas flexionando o pescoço, as presas caniniformes de *Dinodontosaurus* se posicionariam quase paralelamente ao substrato, não se situando de forma ideal para escavações, e logo permitiriam que a ponta anterior da pré-maxila toque o solo.

Uma outra possibilidade seria o emprego das presas para romper ou rasgar cascas de árvores, como os elefantes modernos fazem algumas vezes, ou ainda para descamar algum tipo de infrutescência. A princípio, não há grandes empecilhos para essa função, embora, de forma oposta à utilização das presas para escavações, isso exigiria, em alguns casos, uma elevação demasiada do crânio. A única condição é que o material a ser rompido não fosse extremamente maciço e resistente. O posicionamento e orientação do crânio em *Dinodontosaurus*, a morfologia do côndilo occipital com seus dois côndilos laterais incipientes, o pescoço curto e a musculatura cervical sem grupos especialmente desenvolvidos, não indicam qualquer especialização para movimentos vigorosos de flexão da cabeça ou pescoço. Comparativamente, em felídeos macairodontinos uma musculatura mastóide possante foi inferida como adaptação ao modo de abate da

presa, enfatizando o movimento de flexão da cabeça para desferir um golpe com os caninos (Antón & Galobart, 1999; Antón *et al.*, 2004).

Watson & Romer (1956) propunham, de forma generalizada, que as presas caniniformes dos dicinodontes não seriam utilizadas diretamente nos hábitos alimentares, uma vez que, em determinados gêneros com dimorfismo sexual proposto, alguns indivíduos (provavelmente as fêmeas) não possuíam presas<sup>58</sup>. No caso de *Dinodontosaurus*, se as presas tivessem um emprego fundamental na alimentação, então seria o caso de se afirmar que os juvenis teriam que se alimentar diferentemente dos adultos, uma vez que suas presas não estão ainda desenvolvidas. Isso poderia implicar em cuidado parental, até longa idade, quando os filhotes finalmente poderiam começar a empregar suas presas.

Embora suas funções na alimentação sejam especulativas e, sob diversos aspectos, questionáveis, certamente as presas em *Dinodontosaurus* possuíam um papel como ornamentação. Vickaryous & Ryan (1997) definem como ornamentações as características anatômicas, exclusivas ou modificadas a partir de uma estrutura pré-existente, que sugerem utilização em comportamento social (como reconhecimento inter- ou intra-específico e/ou reconhecimento de maturidade sexual). Esses autores também salientam que, embora ornamentações possam ter algum papel funcional em interações do táxon, geralmente de forma antagonística (como no caso de escudos e espinhos), elas podem simplesmente não apresentar nenhuma função biomecânica primária. O fato das presas serem pouco desenvolvidas nas formas juvenis de *Dinodontosaurus*, adquirindo grandes dimensões com animais próximos da maturidade sexual, sugere um papel primariamente ornamental, embora seja peculiar que não haja registros de formas sem presas que possam ser atribuídas a esse táxon, o que indica que tanto fêmeas como machos as possuíam.

As morsas atuais (*Odobenus rosmarus*) talvez forneçam um primeiro exemplo adequado para se traçar comentários. Tanto machos como fêmeas exibem presas (embora as dos machos sejam normalmente mais longas e grossas), e, em corte transversal, elas são aproximadamente circulares ou superelípticas<sup>59</sup>, com sulcos laterais e mediais (*vide* fotografias em Cleave, 1996). Elas são inexpressivas em juvenis, desenvolvendo-se com o crescimento do animal. Embora seja comum citar-se que as morsas utilizam suas presas para escavar o substrato, em busca de moluscos (*e.g.*, Hildebrand, 1995, p. 620), outros autores (*e.g.*, Cleave, 1996) afirmam que essa atividade quase nunca é executada e as presas são utilizadas principalmente em demonstrações rituais<sup>60</sup>, nos machos, além de servirem para auxiliar os animais, tanto para machos quanto fêmeas, a se deslocarem sobre blocos de gelo. As dimensões diminutas das presas nos

<sup>58</sup> É o que ocorre com o gênero *Wadisasaurus*. Em um dos depósitos em que esse dicinodontes foi descoberto, ocorre uma tanatocenose representada por indivíduos com e sem presas, além de serem encontrados indivíduos de diferentes estágios ontogenéticos (Bandyopadhyay, 1988).

<sup>59</sup> Uma superelipse é uma forma geométrica definida pela equação  $[x/a]^k + [y/b]^k = 1$ . Uma elipse é um caso particular de superelipse, quando o expoente  $k$  é igual a 2. Em valores de  $k$  maiores que 2, a superelipse se aproxima a um retângulo, enquanto valores menores a fazem aproximar-se a um romboide. Esse conceito também será útil nas considerações biomecânicas do item 4.3.4, nesse volume, pois superelipses podem ser aproximações matemáticas adequadas da forma geométrica da seção transversal do corpo dos vertebrados (Motani, 2001).

<sup>60</sup> Embora durante as demonstrações possam ocorrer alguns ferimentos infligidos pelas presas, desferidos por golpes de cabeça, exibições rituais prévias podem prevenir o escalonamento para um embate mais agressivo. O comprimento das presas, por exemplo, é um indicador crucial para se evitar – ou se optar por – um confronto.

juvenis não implicam, de forma alguma, em uma variação de hábito alimentar, uma vez que elas não são empregadas na aquisição de alimento.

Há diversos mamíferos herbívoros que também desenvolvem presas e não as utilizam, costumeiramente, para obtenção de alimento. Os hipopótamos atuais empregam as presas como sinalizadores visuais em demonstrações de ameaça, podendo utilizá-las mais ativamente em confrontos inter- ou intra-específicos. Nos proboscídeos, as presas têm funções primariamente ornamentais, podendo ser utilizadas em embates entre indivíduos da mesma espécie ou como forma de defesa contra predadores, mas também são utilizadas para auxiliar no forrageio, como mencionado acima.

A presença ou ausência de presas e sua variação de tamanho em alguns dicinodontes sugere que elas também não seriam utilizadas como defesa contra predadores nesses *taxa*, mas apenas como ornamentações empregadas em demonstrações intra-específicas, como em embates entre os machos para a disputa de fêmeas. Case<sup>61</sup> (*apud* Bandyopadhyay, 1988) identifica uma perfuração craniana parcialmente cicatrizada em um exemplar de *Kannemeyeria* como resultado de interações desse tipo. Também foi sugerido, em relação ao kannemeyeriiforme *Placerias*, que nesse táxon houvesse dimorfismo sexual, com os machos podendo utilizar os processos caniniformes da maxila, voltados mais anteriormente que os das fêmeas, para embates cabeça-a-cabeça, entrelaçando suas extremidades córneas (Rowe<sup>62</sup> *apud* Bandyopadhyay, 1988). Entretanto, até a utilização das presas como forma de defesa fica um pouco limitada em *Dinodontosaurus*, pelos mesmos motivos (sua localização ventralizada, pescoço curto, não particularmente robusto, entre outras) que limitam sua utilização para hábitos alimentares. É provável que elas fossem utilizadas como um sinal visual de alerta e, nos cenários extremos, pudessem ser golpeadas contra os flancos de outros machos em curtos golpes da cabeça, sem, entretanto, poderem ser emaranhadas em algum tipo de embate frontal. Mas, enquanto grande parte dos exemplares de *Dinodontosaurus*, como figurado nos esqueletos aqui reconstruídos, apresentam a barra infra-orbital formando um ângulo fechado com a margem posterior do processo caniniforme, o que faz com que as presas se encontrem dirigidas ventralmente, outros exemplares (especialmente alguns espécimes atribuídos ao gênero “*Chanaria*”, mas não exclusivamente) apresentam a margem infra-orbital e a borda posterior do processo caniniforme em uma linha quase contínua, formando um ângulo obtuso, o que faz com que as presas se dirijam ântero-ventralmente. Se isso não for creditado a um mero efeito tafonômico, devido a uma deformação ântero-posterior, poderia se supor que essa configuração representasse, por outro lado, uma característica de dimorfismo sexual, em que esses exemplares poderiam ser os machos da espécie. As presas voltadas anteriormente estariam em melhor posição para serem utilizadas contra outros machos, em disputas por território ou pelo direito de se acasalar. Mas mesmo nesses casos, não foi possível situar as presas de forma que elas se entrelçassem, sem erguer demasiadamente o crânio. Isso é dificultado porque, nessas formas, o occiput se encontra normalmente um pouco mais oblíquo em relação ao plano do palato e não vertical a ele (*vide* Cox, 1968, e

<sup>61</sup> CASE, E. C. 1934. Description of a skull of *Kannemeyeria erithrea* Haughton. *Contributions of the Museum of Paleontology of the University of Michigan*, **4**: 115-127.

<sup>62</sup> ROWE, T. 1979. *Placerias*, an unusual reptile from the Chinle Formation. *Plateau*, **51**: 30-32.

um exemplar figurado em Bonaparte, 1997, p. 60), o que, na verdade, reforça a hipótese de que esse posicionamento de presas se deve apenas a deformação.

Como último comentário, há um silogismo em Cruickshank (1978) que não parece ter bases para argumentação. Ele sugere que as presas, em Dicynodontia, eram usadas para fins de exibição ou ameaça, o que em primeira instância concordamos, mas, a partir dessa afirmação, esse autor conclui que formas sem presas eram noturnas ou habitantes de matas fechadas. Entretanto, a ausência de presas não implica em ausência de ornamentação: processos caniniformes na maxila de formas sem presas podem ser utilizados como sinais visuais, o que pode ter sido feito também por diversos outros caracteres presentes em dicynodontes sem presas do Meso e Neotriássico (Rowe<sup>63</sup> *apud* Bandyopadhyay, 1988; Morato *et al.*, 2005a). A perda das presas pode estar relacionada apenas com uma diferenciação morfológica sinapomórfica (Vega-Dias *et al.*, 2004) e não ser um indicador de hábitos de vida definitivo, ao menos não da forma como Cruickshank (1978) sugere.

#### 4.3.3. Pastadores *versus* ramoneadores

Ao analisar a função das presas caniniformes, acabamos nos desviando da investigação dos hábitos alimentares de *Dinodontosaurus*, aos quais elas pouco (ou nada) influenciavam. Alguns aspectos gerais puderam ser elaborados, pela análise da musculatura adutora e a função da mandíbula. Entretanto, essas características ainda não esclarecem as proposições de Cox (1965) ou de Cruickshank (1978), que separam gêneros segundo diferentes modos de forrageio. A única informação até agora mencionada, que poderia indicar um hábito alimentar ramoneador para *Dinodontosaurus*, é um emprego admissível das presas contra caules ou infrutescências de vegetais.

Antes de seguir enumerando características como essa, em favor de uma ou outra forma de forrageio, é preciso rever alguns conceitos. Os mamíferos herbívoros modernos são habitualmente classificados como pastadores quando se alimentam exclusivamente de gramíneas, enquanto os ramoneadores se alimentam de outras plantas, e há todo um espectro de pastadores-ramoneadores e ramoneadores-pastadores (Jarman, 1974). Nessa classificação, os conceitos de alimentação seletiva ou não-seletiva são superimpostos: tanto formas ramoneadoras como pastadoras podem ser seletivas ou não. Essas categorias não representam características discretas, mas sim um contínuo de variedades ecológicas em herbívoros de uma linhagem. Citando alguns exemplos (dados de Mendoza *et al.*<sup>64</sup>, *apud* Palmqvist *et al.*, 2003) entre cervídeos modernos, algumas espécies são ramoneadoras de nível elevado (*Alces alces*), outras são ramoneadoras não-seletivas de vegetação rasteira, em que gramíneas compõem menos de 25% de sua dieta (*Capreolus capreolus*, *Rangifer tarandus*). Outras espécies possuem ainda alimentação mista (*Dama dama*), com cerca de 50% de gramíneas na dieta, e existem também pastadores de grama fresca, cuja dieta é composta por

<sup>63</sup> ROWE, *Placerias*, an unusual...

<sup>64</sup> MENDOZA, M., JANIS, C. M. & PALMQVIST, P. 2002. Characterizing complex craniodental patterns related to feeding behaviour in ungulates: a multivariate approach. *Journal of Zoology*, **258**: 223-246.

mais de 75% de gramíneas. Entre bovídeos atuais, há categorias similares: podem ser citados exemplos de espécies ramoneadoras seletivas de nível elevado (*Litocranius walleri*), herbívoras de alimentação mista (*Bos gaurus*, *Bos indicus*, *Gazella dorcas*, *Damaliscus dorcas*) e ainda pastadoras não-seletivas (*Alcelaphus buselaphus*, *Antilope cervicapra*, *Connochaetes taurinus*). É possível utilizar-se de medidas ósseas para se prever aproximadamente algumas dessas categorias de hábitos alimentares em formas fósseis similares (e.g., Solounias *et al.*, 1995).

Mas se a definição de pastador implica em uma alimentação predominantemente de gramíneas, o que de fato seriam pastadores, no caso dos dicinodontes, se esses tipos vegetais não ocorrem antes do Cenozóico? Se desconsiderarmos essa forma de classificação, argumentando simplesmente que não havia “pasto” na época, mesmo quando se analisa apenas o grau de seletividade de um animal extinto, uma inferência conclusiva também pode ser difícil. O rostro amplo de alguns dicinodontes pode ser um reflexo de herbívoros menos exigentes quanto ao alimento, ou melhor, menos seletivos. Rostros estreitos seriam esperados em herbívoros que selecionam o alimento, dentre uma vegetação variada, evitando, por exemplo, plantas que lhes são nocivas ou de difícil digestão<sup>65</sup>. *Dinodontosaurus*, com seu rostro terminando anteriormente em uma borda retangular, poderia ser considerado menos seletivo que alguns gêneros cujos rostros terminam de forma afilada, em ponta; entretanto, ele poderia ser considerado mais seletivo que animais como *Jachalera*, cujo rostro é ainda mais largo.

Mas não seria correto afirmar que as modificações do ciclo mastigatório dos dicinodontes já não são, a seu modo, especializações a determinados tipos de vegetais, ou seja, um reflexo de seleção alimentar? Certamente os dicinodontes marcam um avanço na herbivoria em tetrápodes não-mamalianos e Rayner (1992) sugere que o aparato mastigatório dos dicinodontes, na verdade, os permite serem mais generalistas, capazes de processar tipos de vegetais mais variados que outros animais em sua época. Nesse trabalho, esse autor também propõe que as esfenófitas (descrevendo especialmente a morfologia do gênero *Phyllothea*), plantas geralmente associadas a corpos d’água, de porte herbáceo a arbustivo (embora algumas espécies pudessem atingir porte arbóreo; *vide* Kenrick & Davis, 2004), representariam as forragens rasteiras mais abundantes nos terrenos do Gondwana e poderiam ser consideradas como uma forma de “pasto” para alguns períodos de tempo anteriores ao Cenozóico. Keyser (1971) já supunha que as esfenófitas compunham um tipo vegetal principal na dieta de dicinodontes permianos, embora não exista evidência direta para tanto.

Por conseguinte, uma forma de tratar os pastadores seria considerar como tais os animais que se alimentassem de vegetação rasteira, enquanto os ramoneadores se alimentariam de ramos de vegetais que se elevam mais acima do solo. Na verdade, mesmo essa pressuposição é um tanto arbitrária, mas pode ser utilizada como hipótese de trabalho.

---

<sup>65</sup> Isso pode ser reflexo apenas de mudanças ambientais e florísticas, com uma adaptação alimentar, uma vez que, em casos onde as plantas são mais esparsas, como em ambientes áridos, não haveria necessidade de seleção da matéria vegetal. Portanto, esse não seria, necessariamente, um parâmetro classificatório natural, como propunha Cox (1965).

Cruikshank (1978) identifica pastadores e ramoneadores entre os dicinodontes, inicialmente, a partir de comparações com os suídeos, através da relação angular entre palato e occiput. As formas com occiput em ângulo reto em relação ao palato seriam as ramoneadoras, que teriam o rostro voltado para a frente, enquanto as formas em que o occiput era oblíquo ao palato, ascendendo posteriormente, seriam pastadoras, com o rostro se voltando ventralmente. Entretanto, no mesmo trabalho, ao fazer comparações com as preguiças gigantes, ele propõe que as formas ramoneadoras poderiam ser capazes de se erguer nas patas traseiras para se alimentar de vegetação mais elevada. Isso torna o problema ainda mais intrincado, pois se cria um paradoxo: se esses animais tinham crânios adaptados a uma postura horizontal em relação ao solo (como comentado para a reconstrução esquelética aqui apresentada), ao se erguerem, essa postura deixaria o crânio inclinado, voltado para cima.

É possível observar que algumas espécies de herbívoros modernos que se erguem para alcançar vegetação elevada são capazes de posicionar sua cabeça horizontalmente, ao se levantar, e habitualmente o fazem. O bovívoro africano *gerenuk* (*Litocranius walleri*) ergue-se nas patas traseiras, alinhando a maior parte de sua coluna vertebral quase verticalmente, mas seu crânio é mantido horizontal, devido ao posicionamento do occiput quase na base do crânio.

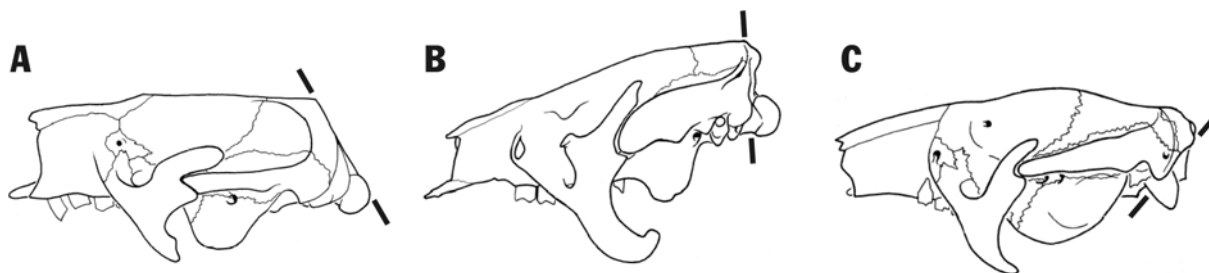
É interessante expor que diferenciações de nicho ecológico entre formas ramoneadoras e pastadoras foram estudadas para preguiças terrícolas, o foco de comparações de Cruickshank (1978), utilizando-se enfoques morfométricos e biomecânicos (Bargo<sup>66</sup>, *apud* Bargo, 2003), mas, até onde foi possível averiguar, essas abordagens não incluíram observações da forma do occiput. Entre essas preguiças, algumas espécies, como *Paramylodon* e *Myiodon* (*vide* Couto, 1979, e Gaudin, 2004), apresentam os occiputs *descendentes* posteriormente, enquanto outras, como *Nothrotheriops*, possuem até mesmo occiputs posteriormente ascendentes (*vide* novamente Couto, 1979, e Gaudin, 2004) (Fig. 51, *A* e *C*). Essa última conformação também é observada em pampatérios, os “tatus-gigantes”, que deveriam forragear rente ao solo. Os megateriídeos *Eremotherium* e *Megatherium* (*vide* Toledo, 1989) possuem occiputs praticamente verticais (Fig. 51, *B*), mas existe grande variabilidade morfológica craniana e, em alguns casos, os occiputs são ascendentes posteriormente. Desse modo, essas espécies, que são mais diretamente associadas com um caminhar bípede, conseguem manter seus crânios horizontalizados ao se erguerem, através do arranjo da coluna, que permite considerável flexão, associada à orientação mais verticalizada do occiput. Esse arranjo, teoricamente, permite que elas mantenham a cabeça mais abaixada, quando caminhando em postura quadrúpede, do que as preguiças que possuem occiputs descendentes posteriormente.

Assim, no caso dos dicinodontes, poderia se esperar que os animais com occiput ascendente e rostros afilados fossem os que se erguessem sobre as patas traseiras, se esse era o caso, para que pudessem manter o crânio horizontalizado enquanto se alimentavam, como ocorre com as preguiças Megatheriidae. Eles poderiam ser considerados ramoneadores seletivos. Já as formas com occiput reto e rostros largos, como *Dinodontosaurus*, se alimentariam de vegetação próxima à altura da cabeça, podendo ser ramoneadores

---

<sup>66</sup> BARGO, M. S. 2001. *El aparato masticatorio de los perezosos terrestres (Xenarthra, Tardigrada) del Pleistoceno de la Argentina: Morfometría y biomecánica*. La Plata, 400p. Tese (Doutorado). Universidad Nacional de La Plata.

não-seletivos. Esse problema precisa ser analisado, portanto, também sob a óptica postural, para aferir se os dicinodontes poderiam, usualmente, posicionar-se de forma bípede.



**Fig. 51.** – Morfologias cranianas em preguiças terrícolas extintas, evidenciando a variação de orientações do occiput: A, *Paramylodon*; B, *Eremotherium*; C, *Nothrotheriops* (modificados de Gaudin, 2004). Sem escala.

#### 4.3.4. Indicadores de capacidade atlética

Os chamados “indicadores de capacidade atlética” (os parâmetros de resistência axial,  $A/lamg$ , e de resistência a flexões,  $Z/lamgx$ ; vide tópico 2.3), embora mais freqüentemente utilizados para se inferir o modo de andar de *taxa* extintos, já foram empregados também para investigar outras considerações paleobiológicas, incluindo as sugestões de bipedalismo em alguns xenartros (e.g., Fariña, 1995; Casinos, 1996). Esses índices também serão calculados para *Dinodontosaurus*.

O cálculo desses indicadores necessita, primeiramente, de estimativas de massa, em vida, para *Dinodontosaurus*. Para obtê-las não foram utilizadas equações alométricas, como as de Anderson *et al.* (1985), pois, além delas terem sido desenvolvidas em animais postural e geometricamente muito distintos dos dicinodontes, como mamíferos e aves, essas equações irão recair em uma circularidade: as massas são estimadas a partir de medições dos ossos longos dos membros, cujos parâmetros de resistência, por sua vez, serão calculados a partir das massas estimadas. Assim, foram utilizados nesse trabalho métodos que chegassem às estimativas independentemente das medições dos ossos que seriam posteriormente analisados. A informação fornecida pela osteologia e pela interpretação de padrões miológicos permite a reconstituição aproximada da morfologia externa de *Dinodontosaurus*, o que, por sua vez, torna possível a estimativa do volume do animal, a partir de modelos em escala ou a partir de suas silhuetas.

Foram esculpidos dois modelos, em escala reduzida<sup>67</sup>, representando um indivíduo juvenil e um adulto do gênero *Dinodontosaurus*. Devido à disponibilidade de material e facilidade de uso, os modelos foram confeccionados em argila vermelha comum. Optou-se por mantê-los como uma massa sólida, compactando bastante a argila, para que eles pudessem ser utilizados na obtenção de outras variáveis biomecânicas (particularmente, o centro de massa). Entretanto, isso impedia, sob o risco dos modelos se racharem, que eles pudessem ser queimados depois de secos, o que tornaria as esculturas resistentes à água (para técnicas de modelagem em argila e outros materiais, vide Chase, 2003).

<sup>67</sup> Diversas medições nos modelos prontos indicam uma escala aproximada, para ambos, de 1:4,5.

Na impossibilidade de se utilizar água e devido ao fato que a utilização de areia, além de dispendiosa, iria fornecer resultados apenas aproximados, resolveu-se recorrer a cálculos a partir de modelos digitais. As silhuetas das esculturas, em vistas laterais e dorsais, foram digitalizadas a partir de fotografias (Fig. 52), e o *software PaleoMass* foi utilizado, inicialmente, para as estimativas de massa, considerando que as seções transversais do corpo de um vertebrado terrestre correspondem, aproximadamente, a superelipses de expoente igual a 2,5 (Motani, 2001). Para indivíduos juvenis, a escultura de argila também foi digitalizada através de um *scanner 3D a laser* (Fig. 53)<sup>68</sup>. O volume do modelo digital, gerado dessa forma, pôde ser calculado pelo *software CAD (Computer Aided Drafting) Rhinoceros*<sup>®</sup> (marca comercial de Robert McNeel & Associates), após a conversão da malha de pontos obtida pelo *scanner* em superfícies NURBS (*Non-Uniform Rational Bézier Splines*)<sup>69</sup>.

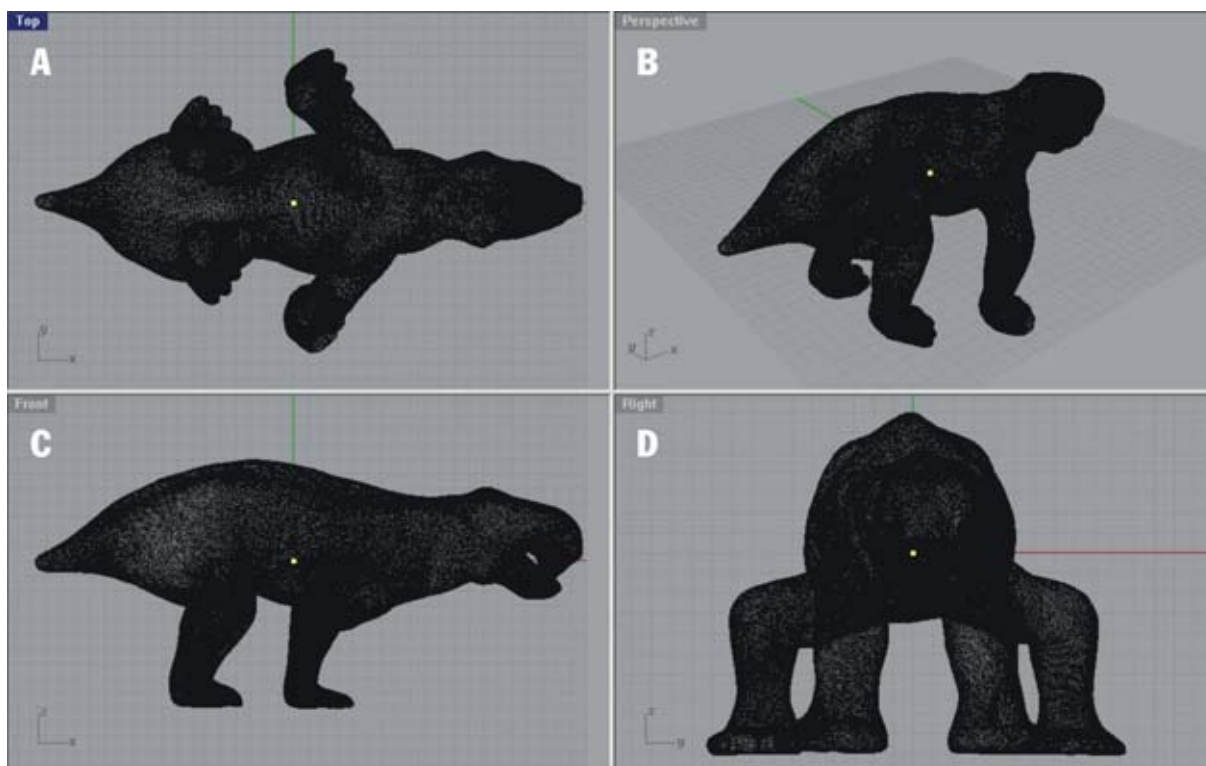


**Fig. 52.** – Silhuetas utilizadas para as estimativas de massa de *Dinodontosaurus* no *software PaleoMass*: *A*, indivíduo juvenil; *B*, indivíduo adulto. O corpo foi seccionado em diferentes partes (separando braço, antebraço, perna e presas), representados, acima e abaixo da linha tracejada, em vistas dorsal ou anterior, e lateral, respectivamente.

<sup>68</sup> Para a digitalização de *Dinodontosaurus*, foi utilizada uma resolução horizontal de 0,1mm, com uma lente de 100mm no *scanner*, a qual tem uma precisão de 0,015mm e uma faixa de trabalho de 35mm (especificações fornecidas pelo LDSM).

<sup>69</sup> NURBS são superfícies matemáticas, definidas por um conjunto de vetores associados a pontos de controle, distribuídos de forma não-uniforme, embora só tangenciem os pontos de controle externos à superfície. Elas são mais facilmente editadas pelos sistemas CAD atuais, pois não se baseiam em um enorme conjunto de coordenadas pontuais.





**Fig. 53.** – Modelo digital obtido por *scanner* 3D, para um indivíduo juvenil de *Dinodontosaurus*: A, vista dorsal; B, visão em perspectiva; C, vista lateral direita; D, vista frontal. O centro de massa se encontra representado por um ponto branco no centro de cada figura (imagens do *software Rhinoceros*, capturadas na tela do computador).

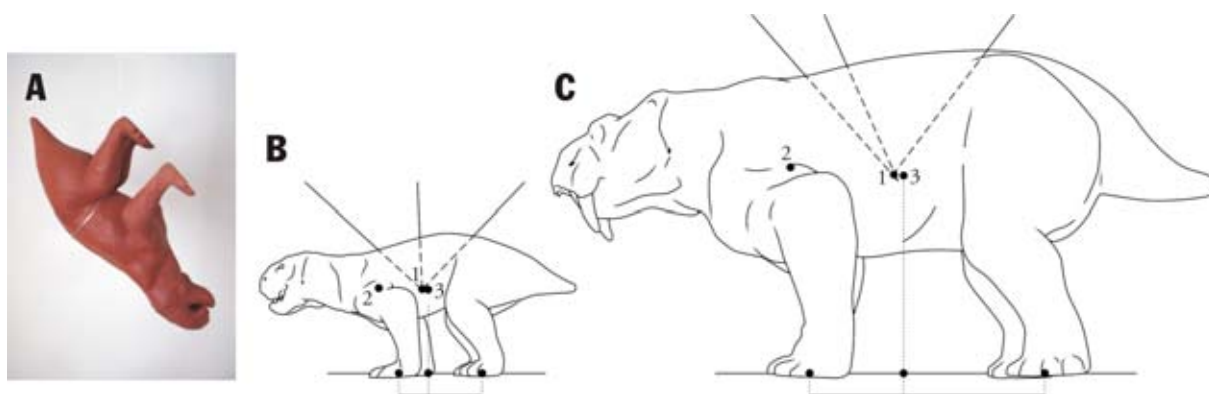
Com os volumes, a densidade média para vertebrados terrestres utilizada para o cálculo da massa foi de  $1,0\text{g}/\text{cm}^3$ , de acordo com Alexander (1985). Não foram utilizados valores corretivos para as presas, separadamente, como o faz, por exemplo, Henderson (1999), ao considerar uma densidade maior para as presas de elefantes ( $2,0\text{g}/\text{cm}^3$ , a densidade da dentina). Hipopótamos chegam quase a flutuar quando submersos na água (*vide* comentário em Colbert, 1962), o que significa que sua densidade média *total*, mesmo incluindo presas e crânios muito desenvolvidos e, por outro lado, pulmões repletos de ar, é próxima à densidade da água doce. Pequenas “correções” de densidade provavelmente influenciarão muito pouco na massa final e, na realidade, não tem significado ao se utilizar uma densidade média.

A massa em vida estimada para os indivíduos juvenis de *Dinodontosaurus* variaria entre 23 e 32kg (valores arredondados), para animais que deveriam medir entre 0,8 e 1m de comprimento, enquanto que o indivíduo adulto não deveria ultrapassar os 300kg. Os primeiros valores talvez sejam um pouco subestimados, pois os modelos confeccionados ficaram algo mais delgados se comparados à reconstrução esquelética apresentada, enquanto o valor para os adultos é superestimado, pois as silhuetas utilizadas apresentam incorreções na forma dos autopódios, da região caudal e cervical. Um valor mais realista para esses últimos deve residir por volta dos 250kg. Apesar da aparente discrepância de valores de massa entre animais juvenis, que apresentam aproximadamente a metade do comprimento dos adultos, mas com massas até 10 vezes menores, deve-se ter em mente que, enquanto dimensões lineares são multiplicadas por um determinado fator, o volume se multiplica pelo cubo desse mesmo fator, se os objetos em consideração

fossem geometricamente idênticos. Como, além disso, existem diferenças alométricas entre juvenis e adultos, as massas obtidas não são totalmente discrepantes.

O passo seguinte para o cálculo dos parâmetros de resistência óssea é a estimativa das porcentagens de peso suportadas por cada par de membros. Isso será feito através da projeção do centro de massa no solo, como sugerido por Fariña (2001).

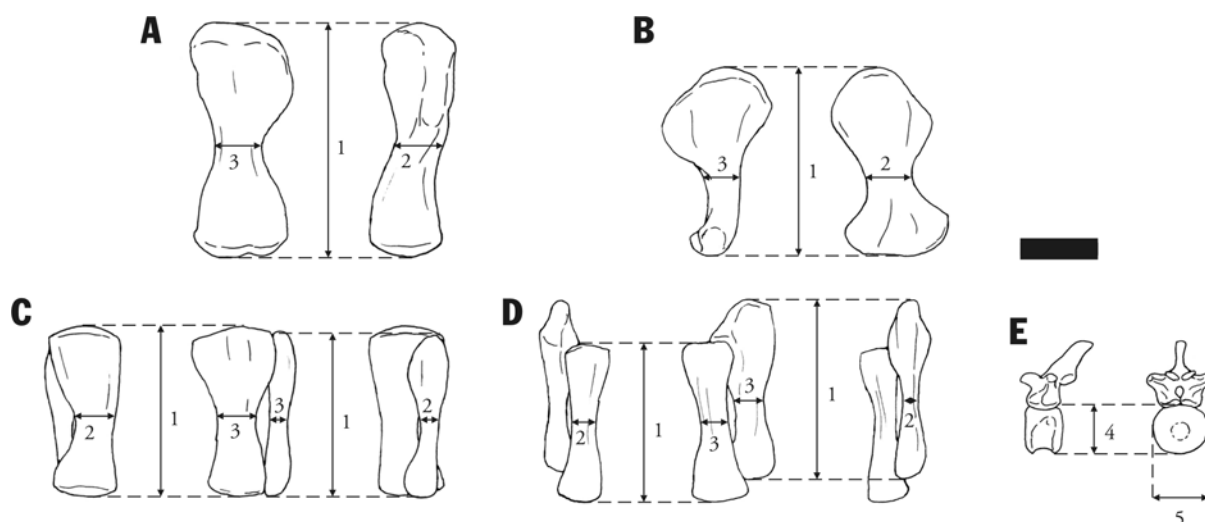
O centro de massa de *Dinodontosaurus* foi localizado através suspensão das esculturas. Ele se situa em um ponto, no plano sagital, a cerca de metade da distância entre os estilopódios, mais próximo dos membros anteriores (Fig. 54). Para o modelo digital, o centro do volume pôde também ser localizado com o *software Rhinoceros* (Fig. 53), corroborando a localização obtida com os modelos reais. Embora o centro de massa tenha sido estipulado para modelos sólidos, de material homogêneo, o deslocamento dessa posição, devido ao volume dos pulmões, seria pouco significativo. Alexander (1985) faz uma correção aproximada, estipulando um volume ocupado pelos pulmões em cerca de 10% do volume total do animal e, em seguida, deslocando o centro de massa, obtido por suspensão, em 10% da distância que o separa do centro de flutuação. No caso de *Dinodontosaurus*, o centro de massa corrigido por esse método (Fig. 54) ainda permanece mais próximo dos membros anteriores.



**Fig. 54.** – Localização do centro de massa para indivíduos juvenis e adultos de *Dinodontosaurus*, através da suspensão dos modelos em escala: *A*, fotografia de um dos modelos em argila, suspenso; *B*, centro de massa para os indivíduos juvenis; *C*, centro de massa para os indivíduos adultos. Em *B* e *C*, o número 1 representa o centro de massa a partir da suspensão de modelos de argila, 2 é a localização aproximada do centro de flutuação dos pulmões e 3 é a localização corrigida do centro de massa. Na base das ilustrações em *B* e *C* estão representados a projeção do centro de massa na superfície e os pontos de suporte médios dos membros anteriores e posteriores, para permitir as estimativas de percentagem de massa sustentada por cada membro.

A posição do centro de massa indica que a maior parte do peso do animal (cerca de 60%) era sustentada pelos membros anteriores. Essa percentagem é similar à encontrada em diversos mamíferos modernos (*vide* Casinos, 1996).

De posse desses dados, resta apenas efetuar os cálculos utilizando as medições nos ossos longos dos membros de *Dinodontosaurus* (Fig. 55, Tabela 4). Os indicadores de capacidade atlética foram calculados utilizando-se um modelo de cilindros sólidos. Isso foi preferido por permitir comparações com outros valores disponíveis na literatura, mesmo que ossos quebrados em alguns espécimes estudados permitissem a



**Fig. 55.** – Chave de medições para as Tabelas 4 e 6, tomadas de ossos de *Dinodontosaurus*: *A*, fêmur esquerdo em vistas dorsal e lateral; *B*, úmero esquerdo em vistas anterior e dorsal; *C*, tíbia e fíbula esquerdas em vistas medial, anterior e lateral; *D*, rádio e ulna esquerdos em vistas medial, anterior e lateral; *E*, vértebra dorsal (vigésima) em vistas lateral e posterior. De todos os ossos longos do esqueleto apendicular foram medidos o comprimento (1), e largura próxima à metade do corpo, em diâmetros sagital (2) e transversal (3) (no caso dos úmeros, esses diâmetros se referem respectivamente às direções sujeitas a tensão ântero-posterior e dorso-ventral). Nas vértebras foram medidas a altura (4) e a largura (5) da borda posterior de seus centros. Escala = 5cm (todos desenhados na mesma escala).

**Tabela 4.** – Medições dos ossos longos do esqueleto apendicular de *Dinodontosaurus*

Espécimes	Fêmur			Tíbia			Fíbula		
	Comp.	D. Sag.	D. Tr.	Comp.	D. Sag.	D. Tr.	Comp.	D. Sag.	D. Tr.
UFRGS/PV0111T	153,40	21,40	29,55	90,25	24,95	21,55	85,05	15,45	15,25
UFRGS/PV0112T	*154,65	*28,10	*31,10	-	-	-	-	-	-
UFRGS/PV0113T	153,45	27,25	34,15	*112,90	*20,20	*24,35	*100,95	*12,00	*11,60
UFRGS/PV0115T	137,70	20,00	27,10	98,45	18,60	21,95	85,45	8,75	9,95
UFRGS/PV0116T	150,65	27,00	30,55	-	-	-	-	-	-
UFRGS/PV0117T	*155,90	*30,20	*34,45	117,05	24,65	24,85	*89,70	*12,15	*10,85
UFRGS/PV0118T	158,05	25,45	31,00	102,55	22,95	18,60	86,45	11,90	10,50
UFRGS/PV0119T	*150,45	*25,65	*29,85	*107,05	*23,10	*24,95	*92,60	*12,45	*10,75
UFRGS/PV0120T	159,95	25,20	35,05	-	-	-	-	-	-
UFRGS/PV0121T	320,70	49,60	57,60	211,69	44,55	47,15	205,45	32,45	27,40

Espécimes	Úmero			Rádio			Úlna		
	Comp.	D. Sag.	D. Tr.	Comp.	D. Sag.	D. Tr.	Comp.	D. Sag.	D. Tr.
UFRGS/PV0111T	-	-	-	97,10	15,15	17,45	102,05	12,70	20,15
UFRGS/PV0112T	132,85	25,45	27,35	-	-	-	-	-	-
UFRGS/PV0113T	-	-	-	-	-	-	-	-	-
UFRGS/PV0115T	*127,60	*32,15	*32,80	*99,55	*16,75	*14,05	*114,85	*18,70	*26,15
UFRGS/PV0116T	118,00	31,20	26,80	101,45	20,10	22,00	112,35	15,70	26,00
UFRGS/PV0117T	-	-	-	87,00	11,60	15,50	-	-	-
UFRGS/PV0118T	144,70	31,90	33,95	86,35	11,55	13,25	*111,30	*10,45	*22,00
UFRGS/PV0119T	138,20	25,65	24,95	104,35	14,25	20,00	124,65	14,25	27,00
UFRGS/PV0120T	122,50	27,05	23,75	99,40	15,05	15,85	109,35	13,65	24,15
UFRGS/PV0121T	276,40	52,00	82,90	194,00	38,40	30,45	265,20	28,75	50,25

**Notas:** Espécimes identificados por números de tombo. Os valores são dados em mm, obtidos utilizando-se paquímetro, e foram medidos nos ossos do lado esquerdo; quando isso não era possível, valores para o lado direito são dados (indicados por asteriscos). Para cada osso, foram medidos o comprimento (comp.), diâmetro em direção sagital (d. sag.) e diâmetro em direção transversal (d. tr.) (no caso dos úmeros, esses diâmetros se referem, respectivamente, às direções ântero-posterior e dorso-ventral). Ossos não disponíveis ou dados que não puderam ser medidos são representados por hífen.

medição da espessura das paredes ósseas, podendo ser utilizado também um modelo de cilindros ocos (como faz Casinos, 1996<sup>70</sup>).

Os valores encontrados para os indicadores de capacidade atlética em *Dinodontosaurus* estão sumarizados na Tabela 5. Para todos os ossos, os valores obtidos foram muito superiores (em até duas ordens de magnitude) aos encontrados para outros animais, recentes ou fósseis, disponíveis na literatura (e.g., Alexander, 1985; 1989a; Farlow *et al.*, 1995; Casinos, 1996) (*vide* Tabela 2). Ainda que se considere que os valores desses indicadores são dependentes da massa (Fariña *et al.*, 1997), os resultados foram superiores, mesmo quando comparados a animais com aproximadamente a mesma massa.

**Tabela 5.** – Indicadores de capacidade atlética ( $Alamg$  e  $Zlamgx$ ) calculados para ossos dos membros de *Dinodontosaurus*.

Táxon	Fêmur		Tíbia		Fíbula	
	$Alamg$	$Zlamgx$	$Alamg$	$Zlamgx$	$Alamg$	$Zlamgx$
<i>Megatherium</i>	194	42,08	742	31,40	-	-
Buffalo	-	17,74	569	21,77	-	-
UFRGS/PV111T	18800	164	16000	276	6990	79,4
UFRGS/PV112T	* 21900	* 249	-	-	-	-
UFRGS/PV113T	23300	259	* 12300	* 138	* 3490	25,9
UFRGS/PV115T	16100	146	12100	143	2580	16,5
UFRGS/PV116T	20700	231	-	-	-	-
UFRGS/PV117T	* 26100	* 315	15300	202	* 3300	* 28,0
UFRGS/PV118T	27500	277	14900	208	4350	37,5
UFRGS/PV119T	* 19200	* 204	* 14400	* 195	* 3350	* 28,2
UFRGS/PV120T	22100	218	-	-	-	-
UFRGS/PV121T	7630	73,8	5610	73,8	2380	23,4

Táxon	Úmero		Rádio		Ulna	
	$Alamg$	$Zlamgx$	$Alamg$	$Zlamgx$	$Alamg$	$Zlamgx$
<i>Megatherium</i>	421	13,85	-	-	-	-
Buffalo	380	16,93	-	-	-	-
UFRGS/PV111T	-	-	5230	51,0	5060	39,4
UFRGS/PV112T	11600	139	-	-	-	-
UFRGS/PV113T	-	-	-	-	-	-
UFRGS/PV115T	* 20900	* 329	* 4660	* 49,0	* 9680	* 98,5
UFRGS/PV116T	14000	231	7380	91,4	6820	59,5
UFRGS/PV117T	-	-	3000	25,0	-	-
UFRGS/PV118T	25200	347	3560	29,7	* 5340	* 31,3
UFRGS/PV119T	10700	124	4760	40,6	6420	45,9
UFRGS/PV120T	10700	148	3980	37,7	5500	42,9
UFRGS/PV121T	7680	90,3	2080	25,8	2570	17,4

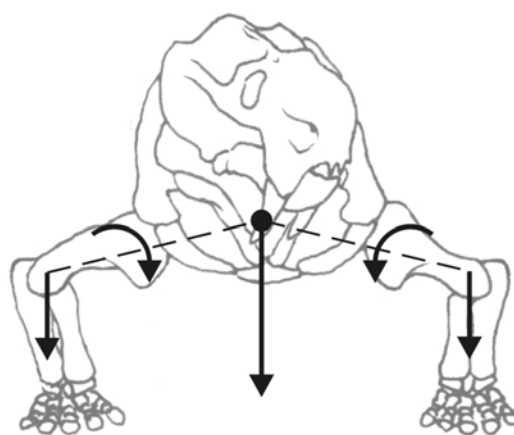
**Notas:** Espécimes do gênero *Dinodontosaurus* identificados por números de tombo, comparados com valores para mamíferos (de Casinos, 1996). Valores dados em  $GPa^{-1}$ , calculados para a direção de movimento (para flexões ântero-posteriores). Os dados para *Dinodontosaurus* foram obtidos através de um modelo de cilindros sólidos, a partir de medidas dos ossos do lado esquerdo; quando isso não era possível, valores para o lado direito são dados (indicados por asteriscos). Os valores para o indivíduo adulto UFRGS/PV121T foram calculados utilizando-se a estimativa de massa em 300kg; utilizando-se estimativas menores iria apenas aumentar os valores de resistência encontrados.

Algumas considerações precisam ser feitas sobre a aplicabilidade desses índices, uma vez que a postura dos membros e modo de andar dos dicinodontes é distinta de qualquer vertebrado vivente. Uma

<sup>70</sup> Casinos (1996) utiliza valores médios de porcentagem de raio ocupado pela cavidade medular em mamíferos para calcular os indicadores de capacidade atlética na preguiça terrícola *Megatherium*. Entretanto, essa “correção” é inadequada, uma vez que os ossos dos membros das preguiças não apresentam cavidade medular na diáfise (*vide* Cartelle, 2000).

explicação tentativa para os valores elevados seria relacionada justamente com essa postura. Gray<sup>71</sup> (*apud* Biewener, 1989) nota que uma mudança para uma postura mais ereta alinha os segmentos do membro mais proximamente à força de reação do chão sobre a pata. Isso não apenas reduz a flexão relativa à qual o membro está sujeito, como também diminui os momentos exercidos sobre as juntas e, por conseguinte, diminui a força que os músculos precisam exercer para o suporte do animal. Porém, mesmo quando comparados com animais de membros abduzidos, não foram encontrados ainda valores comparáveis entre os animais modernos. Foram calculados, para efeito de comparação, os indicadores de capacidade atlética para o crocodiliano recente *Caiman latirostris* (Morato *et al.*, *in press*), e os valores obtidos para esse animal foram compatíveis com os valores de mamíferos modernos e de outros arcossauros. Não há, portanto, condição de se utilizar os valores obtidos para analogias de capacidade atlética, como é usualmente o emprego desses índices.

Ainda assim, os resultados podem ser interpretados qualitativamente, traçando-se relações entre os diferentes ossos medidos em *Dinodontosaurus* (como será mencionado mais adiante) ou mesmo entre diferentes direções, nesses ossos. A disposição dos membros anteriores, em relação ao centro de massa, faz com que os úmeros, por exemplo, estejam sujeitos a um momento de flexão considerável sobre seu plano longitudinal horizontal (Fig. 56) (Wilson & Carrano, 1999), justificando a observação de valores maiores para a direção dorso-ventral do que para a direção ântero-posterior.



**Fig. 56.** – Efeitos da posição dos membros anteriores em relação ao centro de massa. Os úmeros, posicionados horizontal e lateralmente ao centro de massa (representado pelo ponto ao centro do corpo, do qual parte o vetor representando o peso do animal), estão mais sujeitos a flexões (representadas pelas setas curvas) do que rádio e ulna, que devem admitir grande parte das tensões axiais compressivas de sustentação da massa corporal.

#### 4.3.5. A comparação morfológica com as preguiças gigantes

Cruickshank (1978) comenta que há dois modos de um animal herbívoro de grande porte trazer vegetação de um nível mais elevado para o chão: empurrando as plantas até derrubá-las ou erguendo-se e puxando os ramos para baixo. Esse autor acredita que os dicinodontes poderiam realizar ambos e, na busca

<sup>71</sup> GRAY, J. 1968. *Animal locomotion*. New York: Norton.

de um paralelo mamaliano, considera as preguiças gigantes extintas como os melhores exemplos de animais capazes de realizar essas funções, traçando diversas analogias entre as características morfológicas desses dois *taxa*. Entre essas, Cruickshank (1978) aponta similaridades nas sínfises mandibulares com formas que sugerem a presença de uma língua preênsil, colunas vertebrais razoavelmente arqueadas, cinturas pélvicas com ílios expandidos para suportar o trato digestivo, membros posteriores com fêmures transversalmente expandidos, úmeros largos distalmente e mãos com falanges ungueais longas e capazes de extrema flexão. Em suma, uma série de feições que esse autor utilizou para fundamentar a conclusão de que os dicinodontes e as preguiças seriam extremamente convergentes, especialmente no pós-crânio, e, portanto, teriam as mesmas adaptações para hábitos alimentares. Ambos seriam, assim, adaptados a se erguerem nas patas traseiras e alcançar níveis mais elevados de vegetação.

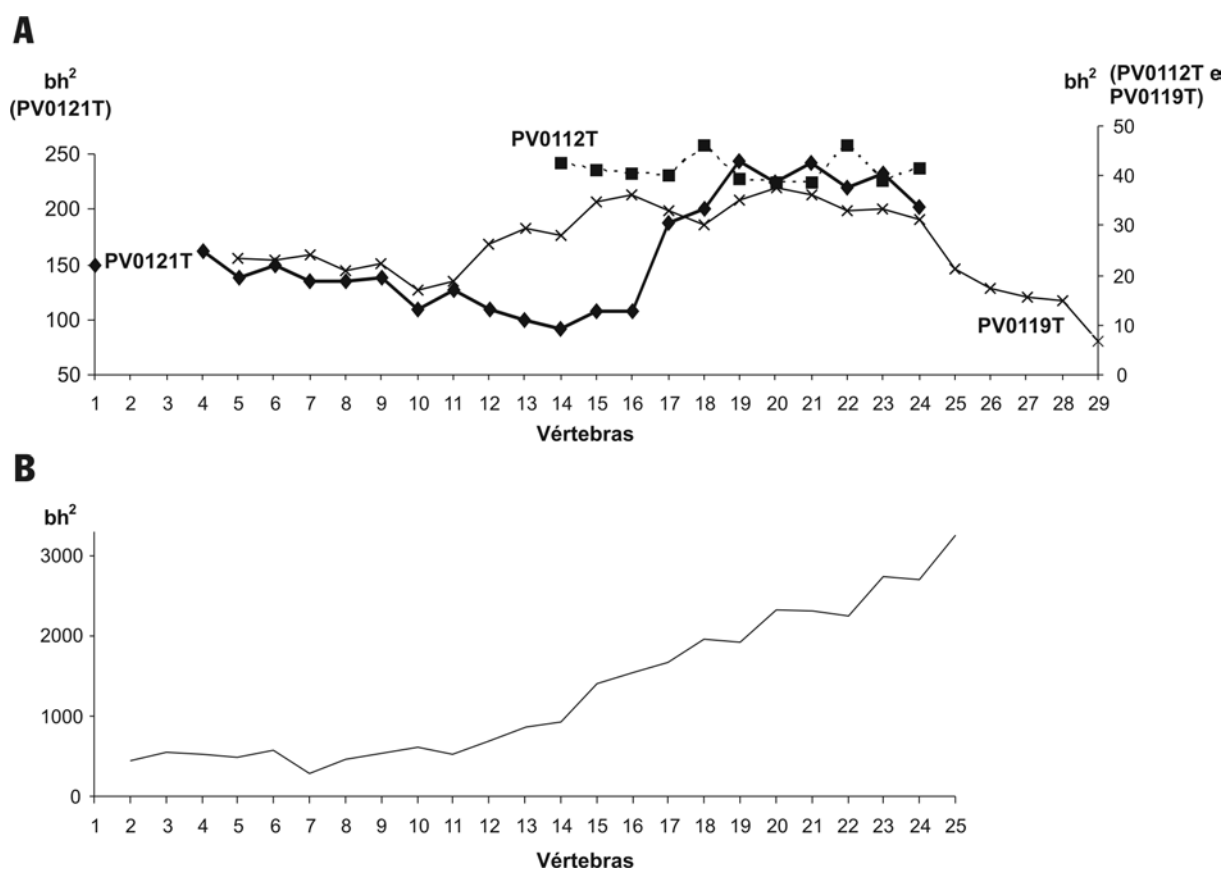
Entretanto, em uma observação geral, a analogia postural entre dicinodontes e xenartros não parece proceder biomecanicamente. Diversos *taxa* de preguiças gigantes provavelmente caminhavam efetivamente de forma bípede e, para tanto, apresentam diversas adaptações específicas para o bipedalismo facultativo que não podem ser diretamente transportadas para os dicinodontes. Entre essas adaptações, podemos observar que os centros de massa das preguiças gigantes são deslocados caudalmente, se localizando próximos da cintura pélvica (*vide*, por exemplo, Bargo *et al.*, 2000, e Blanco & Czerwonogora, 2003, para as percentagens de peso suportadas por cada par de membros, além de Fariña, 2001, para sua relação com o centro de massa). Contribuem para esse deslocamento posterior do centro de massa seus crânios relativamente reduzidos, troncos afunilados anteriormente, pernas traseiras vigorosas e amplas caudas musculares. Além disso, seus pés são normalmente maiores que as mãos, dando-lhes uma base estável para caminhar sobre duas patas. Medidas para *Megatherium* (Casinos, 1996) revelam que as vértebras apresentam a altura dos centros ampliada em direção à região sacral, aumentando a resistência da coluna na região lombar, o que é necessário para uma postura bípede. Os ossos dos membros posteriores apresentam também resistência compatível com animais bípedes, com valores de índice de resistência a flexões maiores que os dos membros anteriores.

Para adotar uma postura bípede, qualquer animal deve posicionar o centro de massa sobre ou após os membros posteriores, mas, como apresentado anteriormente, o centro de massa de *Dinodontosaurus* foi localizado em um ponto no plano sagital mais próximo dos membros anteriores (localização corroborada tanto pela suspensão das esculturas em argila como também com os modelos digitais) (Figs. 53 e 54). Tal localização sugere que uma postura bípede não seria facilmente mantida sem suporte<sup>72</sup> e um caminhar bípede seria totalmente impraticável. O bipedalismo em preguiças gigantes é inequívoco, conforme é indicado por icnofósseis (*e.g.*, Casamiquela, 1974; Blanco & Czerwonogora, 2003), enquanto que candidatos prováveis a trilhas de dicinodontes (*e.g.*, Ellenberger, 1971; Hunt *et al.*, 1993; Nesbitt & Angielczyk, 2002) mostram apenas posturas quadrúpedes.

---

<sup>72</sup> No caso de *Dinodontosaurus*, como em outros animais, tal postura poderia ser alcançada, momentaneamente, pelos machos, durante a cópula, sendo suportados pelas fêmeas.

Os momentos de resistência da coluna vertebral de *Dinodontosaurus* também foram estimados, a partir de medições de altura e largura dos centros vertebrais. As estimativas resultaram em um gráfico que é também compatível com um animal quadrúpede, de acordo com Slijper (1946) (Fig. 57, A). O padrão do gráfico apresenta um pico lombar, assim como um patamar próximo da região escapular. Para *Megatherium*, o mesmo gráfico apresenta uma linha ascendente da segunda vértebra até o fim da região lombar, concordante com o padrão para um animal bípede, exceto pela ausência de um pico lombar (Casinos, 1996) (Fig. 57, B). Essa ausência pode estar relacionada às vértebras lombares com articulações acessórias, comuns aos xenartros. Slijper (1946) destaca que não são apenas os centros vertebrais que estão envolvidos na resistência da coluna: tendões, músculos e aponeuroses também desempenhavam um papel no suporte de tensões. A presença de articulações zigapofiseais adicionais poderia ser responsável por parte desse suporte, diminuindo a carga sobre os centros. Dicinodontes não possuem articulações suplementares na região lombar, resultando em um pico no gráfico, nessa região (Fig. 57, A). Embora *Dinodontosaurus* apresente feições que provavelmente não permitiam grande mobilidade dorso-ventral da coluna vertebral, como a orientação das zigapófises, formando um ângulo baixo em relação ao eixo das vértebras, e os espinhos neurais proximamente posicionados em relação uns aos outros, essas características ocorrem em toda a coluna vertebral, aumentando uniformemente sua resistência.



**Fig. 54.** – Momentos de resistência da coluna vertebral: A, dados para três espécimes de *Dinodontosaurus* (indicados dentro do gráfico; UFRGS/PV0112T e UFRGS/PV0119T são indivíduos juvenis, enquanto UFRGS/PV0121T é um adulto); B, dados para *Megatherium* (modificado de Casinos, 1996). No eixo y estão plotados os valores para estimativas dos momentos de resistência ( $bh^2$ ); no eixo x, o número das vértebras (iniciando com as cervicais). Em *Dinodontosaurus*, a última vértebra lombar é a de número 23, e para *Megatherium*, 25.

Sob outro ponto de vista, a musculatura dorsal e os ligamentos que conectam os espinhos neurais atuam como elementos tenses e, em animais que se posicionam de forma bípede, tal musculatura geralmente é robusta para agüentar tais tensões (Bakker, 1987), especialmente na região truncal. Como observado, em *Dinodontosaurus*, o tamanho relativamente curto de processos transversos e apófises espinhais indicava uma musculatura pouco expressiva, não particularmente adaptada para os esforços que seriam gerados se o animal se erguesse. Essa configuração não favorece movimentos dorso-ventrais expressivos da coluna, exceto talvez na região cervical, onde os processos transversos são mais largos, embora o tamanho dos espinhos neurais seja semelhante ao do resto da coluna pré-sacral<sup>73</sup>.

A musculatura retratora do fêmur também é importante para a elevação da parte anterior do corpo de um animal. Embora a expansão do ísquio realmente favoreça essa musculatura, em parte, como Cruickshank (1978) nota, a configuração do ílio também deve ser considerada, uma vez que ele abriga a origem de uma grande massa muscular com essa função, o *M. ilio-femoralis*. Uma posição mais posterior do *M. ilio-femoralis* poderia contribuir no alçamento do corpo, mas esse não é o caso em *Dinodontosaurus*, e esse músculo perde grande parte dessa função.

É interessante notar também que o pedúnculo do ílio e a crista supra-acetabular que escoram dorsalmente o fêmur, em uma postura quadrúpede, perderiam esse emprego se o animal se erguesse apenas sobre suas patas traseiras. A porção anterior do acetábulo é totalmente livre, sem o desenvolvimento de nenhuma estrutura que impeça a desarticulação do fêmur nessa direção.

A forma dos fêmures nas preguiças gigantes, transversalmente expandidos, pode ser explicada pela morfologia da pélvis, com acetábulos mais separados entre si, o que gera um maior braço de alavanca do peso corporal sobre os membros posteriores e, conseqüentemente, maior flexão em direções transversais (Blanco & Czerwonogora, 2003). Essa explicação também foi proposta para alguns dinossauros eusaurópodes, para os quais, igualmente, foram sugeridas posturas bípedes mais rotineiras (Wilson & Carrano, 1999); mas uma forma transversalmente expandida dos fêmures, em particular, não tem necessariamente relação com uma postura bípede.

De qualquer modo, a semelhança superficial notada por Cruickshank (1978) entre fêmures de dicinodontes e preguiças terrícolas procede apenas parcialmente, pois o fêmur em dicinodontes é transversalmente expandido apenas nas epífises, mas se estreita na porção média da diáfise, apresentando uma seção elíptica, enquanto que nas preguiças a expansão transversal se estende ao longo de todo o comprimento do osso. O estreitamento da seção nos dicinodontes compromete a resistência do osso exatamente onde ela é mais demandada. No caso da cintura pélvica de *Dinodontosaurus*, a largura intra-

---

<sup>73</sup> Apesar da evidência osteológica parecer suportar somente a adição de componentes laterais ao movimento, devido ao aumento apenas dos processos transversos, aumentando o braço de alavanca para essa direção, provavelmente o volume dorsal da musculatura epaxial também teria sido ampliado, para se inserir em um occiput elevado. As duas porções laterais (esquerda e direita) dessa musculatura seriam unidas medialmente por um forte ligamento (“*ligamentum nuchae*”).



acetabular não é tão expressiva, o que pode justificar o fato de seus fêmures não necessitarem ser transversalmente expandidos<sup>74</sup>.

Ainda assim, os valores obtidos para o parâmetro  $A/lamg$ , o indicador de resistência em oposição a tensões axiais, já mostram que os membros de *Dinodontosaurus* eram extremamente resistentes, mesmo quando comparados com animais bípedes. Os índices de resistência a flexões (o parâmetro  $Z/lamgx$ ), como comentado acima, também apresentam valores muito maiores que os de outros animais. Ainda assim, é notado que os valores para úmeros e fêmures em *Dinodontosaurus*, por exemplo, estão na mesma ordem de grandeza, o que alude a uma postura quadrúpede (*vide* valores para *Megatherium*, em Casinos, 1996, que apresentam ordens de grandeza diferentes, sendo os membros posteriores mais resistentes que os anteriores em postura quadrúpede). A razão entre as resistências do fêmur e úmero é, em média, cerca de 1,1 (n=8) para os indivíduos juvenis de *Dinodontosaurus*, enquanto que, para o adulto, foi calculado entre 0,8 e 1,2 (Fariña, 1995, fornece uma lista de valores comparados para outros animais).

Finalmente, os pés e mãos de dicinodontes apresentam dimensões similares. Portanto, os pés não apresentam nenhuma vantagem como base para uma postura bípede contínua.

Os resultados aqui apresentados sugerem que, ao menos no que concerne a *Dinodontosaurus*, não há evidências que suportem as analogias morfofuncionais com preguiças terrícolas extintas, no que se refere à postura. Tais analogias são tênues, englobando, em um mesmo universo de observação, animais com diversas adaptações ao bipedalismo com animais essencialmente quadrúpedes.

---

<sup>74</sup> Embora, em outros dicinodontes, a pélvis tenha sido reconstruída de forma a se apresentar bem mais larga. É o caso de *Tetragonias*, em Fröbisch (2003).

## 5. Considerações finais

O presente trabalho acrescentou novas observações dos esqueletos disponíveis para o dicinodonte *Dinodontosaurus*, especialmente enfatizando a descrição de formas juvenis, que ainda não haviam recebido formalmente esse tratamento. Essa descrição serviu de base para as reconstituições morfológicas de tecidos não preservados, utilizando-se não só os aspectos morfológicos, como também o suporte de evidências filogenéticas, embora existam várias dificuldades, nessa abordagem, ao se tratar de terápsidos. Diversos outros trabalhos (*e.g.*, Crompton & Hotton III, 1967; Walter, 1986; Fröbisch, 2003; Ray & Chinsamy, 2003) já discutiram e buscaram reconstituições miológicas para dicinodontes, e tentou-se reunir e analisar algumas dessas tentativas.

Os modelos miológicos adotados para *Dinodontosaurus* refletem a atual disponibilidade de dados, incluindo-se as informações para os padrões miológicos em amniotas recentes, embora esses estudos não estejam, obviamente, encerrados. O avanço nessas questões deve abranger dissecações detalhadas de animais ainda pouco conhecidos nesse aspecto, mas que certamente irão auxiliar na formação de melhores padrões miológicos simplesiomórficos em saurópsidos e mamíferos.

As questões de morfologia funcional e biomecânica abordadas fornecem subsídios para estudos sobre os hábitos alimentares de *Dinodontosaurus* e mesmo de outros dicinodontes. A base para as discussões foi o artigo de Cruickshank (1978), que reflete a dificuldade de se encontrar análogos morfológicos para se inferir características paleobiológicas, como os hábitos alimentares, em dicinodontes. Cox (1965) indicou um problema, na comparação entre rinocerontes modernos e dicinodontes, para esse fim, devido às formas de rosto e occiput entre esses *taxa* não coincidirem. Além desse argumento, Cruickshank (1978) acreditava, também, que tais comparações não eram ideais devido à diferença de tamanho entre eles, sendo que os rinocerontes eram muito maiores. Porém, se são abertas comparações com *taxa* que já se extinguíram, dos quais não existem evidências diretas de hábitos alimentares, porque não considerar os Rhinocerotidae e Suidae extintos, cujo porte varia consideravelmente? Por outro lado, em Cruickshank (1978), não são feitos comentários a esse respeito quanto às preguiças Megatheriidae, de porte comparável e, em alguns casos, até superior ao dos modernos Rhinocerotidae. De fato, das preguiças terrícolas extintas, representantes da família Megatheriidae (especificamente o gênero *Megatherium*) se destacam entre os que possuem estudos extensivos, indicando capacidade de se erguer sobre as patas traseiras para alcançar níveis mais altos de vegetação<sup>75</sup>.

É claro que não haverá um equivalente perfeito para a morfologia dos dicinodontes, tanto em mamíferos vivos como em extintos, mas critérios para comparação não podem ser julgados apenas por

---

<sup>75</sup> É possível que algumas preguiças de menor porte nunca se posicionassem de forma bípede. Já se especulou que *Nothrotherium*, uma pequena preguiça que também figura em Cruickshank (1978), poderia ter sido até mesmo semi-arborícola (*vide* Cartelle, 2000, para uma revisão do grupo). Embora muitas das adaptações para o bipedalismo apresentadas por *Megatherium* também possam estar presentes em diversas preguiças terrícolas, mesmo essa qualidade não pode ser inferida para todas, sem antes serem efetuados extensivos estudos biomecânicos a esse respeito. Chamamos a atenção para o trabalho de Bargo *et al.* (2000).

observações superficiais e subjetivas. Sob o ponto de vista biomecânico, demonstrou-se, através do estudo de *Dinodontosaurus*, que dicinodontes e preguiças gigantes não podem ser comparados em relação à postura e, conseqüentemente, quanto ao modo de aquisição de alimento, como proposto por Cruickshank (1978), embora seja recomendável se fazer estudos semelhantes em outros dicinodontes, para se refutar ou corroborar essa hipótese.

Embora seja difícil discriminar em *taxa* fósseis diferentes categorias de forrageio, como ramoneadores e pastadores, ao menos a forma do rosto, mais ou menos estreito, ainda sugere diferentes graus de seletividade de alimento, embora não de forma conclusiva. Entre os diversos comparativos que já foram levantados, envolvendo dicinodontes, as analogias cranianas com os suídeos, propostas por Cruickshank (1978), parecem, de certo modo, ainda plausíveis, ao admitir-se que formas com occiputs posteriormente ascendentes e rostros afilados representariam animais seletivos que forrageavam rente ao solo, enquanto os occiputs em ângulo reto e rostros largos seriam de animais que forrageavam normalmente à altura do crânio, de forma não-seletiva. *Dinodontosaurus* poderia se enquadrar nessa segunda categoria.

Entre as diversas hipóteses propostas para o hábito alimentar de dicinodontes, Cruickshank (1978) observa também que um crânio robusto poderia ser uma adaptação para empurrar a vegetação e derrubá-la, uma outra forma de se obter alimento que, de outro modo, só estaria disponível para pequenos animais arborícolas. Essa é uma hipótese também bastante plausível: o rosto dos dicinodontes geralmente é reforçado<sup>76</sup> e, no caso ilustrado por *Dinodontosaurus*, toda a porção anterior ainda poderia ser recoberta, em alguma extensão, por projeções córneas. As presas caniniformes poderiam, eventualmente, também ser utilizadas nessa atividade.

Outra proposta de utilização das presas é a escavação do substrato em busca de raízes ou rizomas, o que implicaria também em algum grau de capacidade escavatória, mesmo que modesta, para que o animal desenterrasse seu alimento. A presença de recobrimentos córneos em toda a porção rostral também auxiliaria nessa tarefa, protegendo a pele do animal da ação abrasiva do solo. Porém, em *Dinodontosaurus* ao menos, as limitações musculares impediriam que o animal abrisse a mandíbula o suficiente para liberar as presas, de modo que a única maneira delas serem empregadas seria com a mandíbula totalmente elevada e retraída. Ainda assim, dificilmente esse animal conseguiria posicionar as presas próximo ao substrato, para utilizá-las em escavações de forma eficiente<sup>77</sup>.

É possível que as presas caniniformes tivessem uma função primariamente ornamental em *Dinodontosaurus*, o que leva a diversas considerações sobre interações dentro desse táxon, e à inferência de

---

<sup>76</sup> Em alguns casos, embora o resto do crânio não seja encontrado, a pré-maxila é um elemento que ainda se preserva (caso do espécime UFRGS/PV0975T).

<sup>77</sup> A forma dos membros anteriores admite alguma capacidade escavatória, mas diversas considerações precisam ser feitas. A primeira é que a extensão do antebraço, e conseqüentemente, a dimensão do olécrano, provavelmente não têm grande influência nessa atividade, uma vez que ela deslocaria material do substrato lateralmente, em um membro com úmero abduzido, no caso de *Dinodontosaurus*. Essas feições, como comentado anteriormente, estariam mais relacionadas ao suporte corporal nesse táxon. As falanges ungueais, em forma de pás, poderiam ser empregadas em movimentos parasagittais, através da rotação do braço sobre seu eixo, o que seria o movimento mais expressivo no membro anterior – a musculatura de protração e retração do braço é menos desenvolvida. Essa situação permitiria alguma escavação do solo, lateralmente ao corpo do animal.

organização social que inclui a possibilidade de gregarismo<sup>78</sup>. Essas inferências também são condizentes com um hábito alimentar não-seletivo (Jarman, 1974). Coombs Jr. (1990, e referências) enumera sumariamente que um grande tamanho corporal, associado a hábitos alimentares não-seletivos, habitats abertos, forte sazonalidade climática e disponibilidade errática, temporal ou espacial, de alimentos, são fatores que promovem o gregarismo de ungulados modernos.

Comportamento gregário pode ser sugerido por inferências análogas entre espécies, como as apresentadas acima, assim como por observações de algumas tanatocenoses aproximadamente monoespecíficas. Um hábito gregário para dicinodontes já foi inferido para os Kannemeyeriiformes *Placerias* (Camp & Welles<sup>79</sup> *apud* Bandyopadhyay, 1988) e *Wadiasaurus* (Bandyopadhyay, 1988), encontrados em depósitos com grande concentração de indivíduos.

A descoberta de ao menos dez exemplares juvenis de *Dinodontosaurus* (UFRGS/PV0111T-UFRGS/PV0120T), próximos uns aos outros, sugere um certo grau de dependência parental e comportamento gregário, com os filhotes se mantendo juntos até adquirirem mais da metade do comprimento dos adultos. O argumento de Bandyopadhyay (1988, p. 225) é relevante, embora modificado para as devidas circunstâncias: é difícil explicar a concentração monoespecífica de indivíduos juvenis utilizando um modelo de deposição seqüencial com considerável abrangência temporal (*time averaging*), que justifique a razão de indivíduos da mesma idade terminarem na mesma localidade de tempos em tempos, quando aparentemente isso refletiria a existência de algum risco para eles.

A alusão de uma “ninhada” composta por 10 filhotes pode parecer exagerada, em se tratando de animais tão grandes<sup>80</sup>, e não se pode excluir a possibilidade de que esses indivíduos representassem mais de uma prole, de mães diferentes. Ainda assim, caso semelhante a esse foi registrado para o dicinodonte *Parakannemeyeria*, com a descoberta de nove esqueletos de indivíduos juvenis em uma mesma localidade (Sun<sup>81</sup> *apud* Bandyopadhyay, 1988), e para o qual também foi inferido comportamento gregário. Rebanhos de ungulados modernos são normalmente formados por associações de fêmeas e suas proles, das quais os machos adultos são excluídos, exceto na época de acasalamento (Coombs Jr., 1990), e uma organização semelhante poderia ser encontrada nos dicinodontes.

É peculiar que os fósseis de *Dinodontosaurus* sejam representados tanto por juvenis como adultos, mas, enquanto esses últimos apresentam portes distintos (com crânios variando entre 30 e 40cm de comprimento, representando adultos jovens a indivíduos maiores e velhos), entre os juvenis parece existir uma classe frequentemente coletada, representada por crânios com comprimento médio em cerca de 17cm (que abrange animais entre 80 e 100cm de comprimento total), da qual fazem parte todos os exemplares juvenis aqui estudados. São muito mais escassas no registro, no Brasil, formas menores e intermediárias

<sup>78</sup> Cox (1965) já admitia a possibilidade de comportamento gregário para *Dinodontosaurus*, a partir de observações de variação ornamental.

<sup>79</sup> CAMP & WELLES, Triassic dicynodont reptiles...

<sup>80</sup> Ninhos com 10 a 24 ovos já foram descritos para dinossauros hipsilofodontes (Horner, 1987) e um psitacossaurídeo foi encontrado com 34 filhotes associados (Meng *et al.*, 2004). Porém, em ambos os casos, se tratam de animais consideravelmente menores que os dicinodontes em questão.

<sup>81</sup> SUN, A. I. 1978. On occurrence of *Parakannemeyeria* in Sinkiang. *Mem. I. V. P. P.*, **13**: 47-54.

entre essa classe juvenil e os adultos (C. L. Schultz, *com. pess.*). Entretanto, as características ósseas dessa classe de tamanho predominante entre os juvenis não indicam animais recém-nascidos. Essa tendência de representatividade de indivíduos juvenis pode ser resultado de questões de preservação (devido à fragilidade dos ossos de animais ainda mais novos), de paleoecologia (incluindo a possibilidade de influência de predadores no abate e consumo de indivíduos muito novos, além de se abrir à reflexão se a classe de idade comumente representada corresponderia a uma idade crítica no desenvolvimento dos animais), aliadas também a questões paleoambientais (abrangendo a influência de variações sazonais ou episódicas sobre mortalidades monoespecíficas, como ocorreu com esses espécimes).

Voltando ao hábito alimentar em dicinodontes, ao invés de definições, muitas dúvidas permanecem. Existem diversos índices e tratamentos estatísticos que podem ser aplicados para a morfologia dentária de mamíferos, que auxiliam na resolução de aspectos paleoecológicos (*vide* Palmqvist *et al.*, 2003), mas que obviamente não podem ser aplicados aos dicinodontes. Porém, se análises geoquímicas se provarem eficazes para animais tão antigos, talvez seja possível complementar as informações morfofuncionais através dessas abordagens, e esclarecer os hábitos alimentares de *Dinodontosaurus* e outros animais triássicos.

Ao investigar as principais comparações feitas por Cruickshank (1978), outras questões também emergiram. Os valores dos índices de capacidade atlética encontrados, incomparáveis aos de qualquer animal descrito na literatura, não podem ser utilizados em correlações diretas com animais viventes. Mas, ao menos, eles parecem ser comparáveis com outros amniotas Triássicos, incluindo cinodontes não-mamalianos referidos como quadrúpedes (Morato *et al.*, *in press*). Talvez os ossos de *Dinodontosaurus* sejam, assim como nesses outros amniotas, muito mais resistentes do que seria necessário, apresentando um fator de segurança extremamente alto (como já foi sugerido para alguns vertebrados quaternários, embora não na mesma magnitude; *vide* Alexander, 1983b), e apenas posteriormente foi atingido um compromisso entre resistência e aproveitamento mecânico. Esses valores poderiam também ser um reflexo das demandas das posturas diferenciadas, adotadas por diversos desses *taxa*. Entretanto, essas hipóteses ainda precisam ser mais detalhadamente investigadas. Até onde foi possível averiguar, esses são os dados para os tetrápodes mais antigos, disponíveis na literatura, e não foram ainda observados quando e de que forma os valores de resistência passam a atingir patamares que poderiam ser considerados mais usuais.

Alguns autores (incluindo Walter, 1986) admitem que a diferenciação de posturas entre os membros pode implicar em funcionalidades distintas, com os membros anteriores mais adequados ao suporte, enquanto os posteriores estariam mais envolvidos com o deslocamento efetivo. Ainda assim, valores similares dos indicadores de capacidade atlética para membros anteriores e posteriores em *Dinodontosaurus* podem indicar que eles eram ambos efetivamente utilizados na locomoção, e, embora possuíssem movimentos dinamicamente distintos, eram sujeitos a esforços de flexão semelhantes; por outro lado, a extrema resistência óssea revelada pode mascarar uma soma de tensões locomotoras e de suporte, devido ao próprio arranjo dos membros.

Tentamos, assim, indicar caminhos para futuros estudos, envolvendo não apenas o gênero *Dinodontosaurus*, como também outros dicinodontes. As análises aqui efetuadas tentaram contribuir para

um melhor retrato, em vida, de *Dinodontosaurus*, mas certamente ainda há muito que se pesquisar, mesmo em se tratando de um dos mais conspícuos dicinodontes já descobertos.

## 6. Referências Bibliográficas

- ABDALA, F., RIBEIRO, A. M. & SCHULTZ, C. L. 2001. A rich cynodont fauna of Santa Cruz do Sul, Santa Maria Formation (Middle-Late Triassic), southern Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **201**: 669-687.
- AGNEW, J. D. 1959. Cranio-osteological studies in *Dicynodon grimbeeki* with special reference to the sphenethmoid region and cranial kinesis. *Palaeontologia Africana*, **6**: 77-107.
- ALEXANDER, R. M. 1983a. *Animal mechanics*. Oxford: Blackwell, 301p.
- . 1983b. On the massive legs of a Moa (*Pachyornis elephantopus*, Dinornithes). *Journal of Zoology, London*, **201**: 363-376.
- . 1985. Mechanics of posture and gait of some large dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **83**: 1-25.
- . 1989a. *Mechanics of dinosaurs and other extinct giants*. New York: Columbia University Press, 164p.
- . 1989b. Mechanics of fossil vertebrates. *Journal of the Geological Society, London*, **146**: 41-52.
- ALEXANDER, R. M. & JAYES, A. S. 1981. Estimates of the bending moments exerted by the lumbar and abdominal muscles of some animals. *Journal of Zoology, London*, **194**: 291-303.
- ALEXANDER, R. M. & POND, C. 1992. Locomotion and bone strength of the white rhinoceros, *Ceratotherium simum*. *Journal of Zoology, London*, **227**: 63-69.
- ANDERSON, J. F., HALL-MARTIN, A. & RUSSELL, D. A. 1985. Long bone circumference and weight in mammals, birds and dinosaurs. *Journal of Zoology, London (A)*, **207**: 53-61.
- ANDREIS, R. R., BOSSI, G. E. & MONTARDO, D. K. 1980. O Grupo Rosário do Sul (Triássico) no Rio Grande do Sul. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, XXXI, Camboriú. *Anais...*, Camboriú: SBG, v.2, p. 659-673.
- ANGIELCZYK, K. 2001. Preliminary phylogenetic analysis and stratigraphic congruence of the dicynodont anomodonts (Synapsida: Therapsida). *Palaeontologia Africana*, **37**: 53-79.
- . 2004. Phylogenetic evidence for and implications of a dual origin of propaliny in anomodont therapsids (Synapsida). *Palaeobiology*, **30**(2): 268-296.
- ANTÓN, M. & GALOBART, À. 1999. Neck function and predatory behavior in the scimitar toothed cat *Homotherium latidens* (Owen). *Journal of Vertebrate Paleontology*, **19**(4): 771-784.
- ANTÓN, M., GARCÍA-PEREA, R. & TURNER, A. 1998. Reconstructed facial appearance of the sabertoothed felid *Smilodon*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **124**(4): 369-386.
- ANTÓN, M., SALESA, M. J., PASTOR, J. F., SÁNCHEZ, I. M., FRAILE, S. & MORALES, J. 2004. Implications of the mastoid anatomy of larger extant felids for the evolution and predatory behaviour of sabretoothed cats (Mammalia, Carnivora, Felidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **140**(2): 207-221.

- ANYONGE, W. 1993. Body mass in large extant and extinct carnivores. *Journal of Zoology, London*, **231**: 339-350.
- ARAÚJO, D. C. 1981. Sobre a presença de *Chanaria* na Formação Santa Maria (Triássico do Brasil). In: CONGRESSO LATINO-AMERICANO DE PALEONTOLOGIA, 2, Porto Alegre. *Anais...*, Porto Alegre: UFRGS, p. 307-319.
- ARAÚJO, D. C. & GONZAGA, T. D. 1980. Uma nova espécie de *Jachaleria* (Therapsida, Dicynodontia) do Triássico do Brasil. In: CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGÍA Y BIOESTRATIGRAFÍA, 2, CONGRESO LATINOAMERICANO DE PALEONTOLOGÍA, 1, Buenos Aires. *Actas...*, Buenos Aires: Asociación Paleontológica Argentina, tomo I, p. 159-174.
- BANDYOPADHYAY, S. 1988. A kannemeyeriid dicynodont from the Middle Triassic Yerrapalli Formation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (B)*, **320**(1198): 185-233.
- BARBERENA, M. C., ARAÚJO, D. F. & LAVINA, E. L. 1985a. Late Permian and Triassic tetrapods of Southern Brazil. *National Geographic Research*, **1**: 5-20.
- BARBERENA, M. C., ARAÚJO, D. F., LAVINA, E. L. & AZEVEDO, S. K. 1985b. O estado atual do conhecimento sobre os tetrápodes permianos e triássicos do Brasil meridional. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 8, Rio de Janeiro, 1983. *Coletânea de Trabalhos Paleontológicos*, Brasília: DNPM, Série Geologia, 27, Seção de Paleontologia e Estratigrafia, v. 2, p. 21-28.
- BARBERENA, M. C., ARAÚJO-BARBERENA, D. C., LAVINA, E. L. & FACCINI, U. F. 1991. The evidence for close paleofaunistic affinity between South America and Africa, as indicated by Late Permian and Early Triassic tetrapods. In: INTERNATIONAL GONDWANA SYMPOSIUM, 7, São Paulo, 1988. *Proceedings...*, São Paulo: s.e., p. 455-467.
- BAKKER, R. T. 1987. The return of the dancing dinosaurs. In: CZERKAS, S. J. & OLSON, E. C. (Eds.) *Dinosaurs Past and Present*. Los Angeles: The University of Los Angeles County, Vol. I, p. 38-69.
- BARGHUSEN, H. R. 1968. The lower jaw of cynodonts (Reptilia, Therapsida) and the evolutionary origin of mammal-like adductor jaw musculature. *Postilla*, **116**: 1-49.
- . 1973. The adductor jaw musculature of *Dimetrodon* (Reptilia, Pelycosauria). *Journal of Paleontology*, **47**(5): 823-834.
- . 1976. Notes on the adductor jaw musculature of *Venjukovia*, a primitive anomodont therapsid from the Permian of the U.S.S.R. *Annals of the South African Museum*, **69**(10): 249-260.
- BARGO, M. S. 2003. Biomechanics and palaeobiology of the Xenarthra: the state of the art: (Mammalia, Xenarthra). In: FARIÑA, R. A., VIZCAÍNO, S. F. & STORCH, G. (Eds.) *Morphological studies in fossil and extant Xenarthra (Mammalia)*. Senckenbergiana biologica, **83**(1): 41-50.
- BARGO, M. S., VIZCAÍNO, S. F., ARCHUBY, F. M. & BLANCO, R. E. 2000. Limb bone proportions, strength and digging in some Lujanian (Late Pleistocene-Early Holocene) mylodontid ground sloths (Mammalia, Xenarthra). *Journal of Vertebrate Paleontology*, **20**(3): 601-610.
- BIEWENER, A. A. 1989. Scaling body support in mammals: limb posture and muscle mechanics. *Science*, **245**(4913): 45-48.



- BLANCO, R. E. & CZERWONOGORA, A. 2003. The gait of *Megatherium* Cuvier 1796 (Mammalia, Xenarthra, Megatheriidae). In: FARIÑA, R. A., VIZCAÍNO, S. F. & STORCH, G. (Eds.) *Morphological studies in fossil and extant Xenarthra (Mammalia)*. Senckenbergiana biologica, **83**(1): 61-68.
- BONAPARTE, J. F. 1966. Una nueva "fauna" Triásica de Argentina (Therapsida: Cynodontia Dicyodontia): Consideraciones filogenéticas y paleobiogeográficas. *Ameghiniana*, **4**(8): 243-296.
- . 1971. Annotated list of the South American Triassic tetrapods. In: SYMPOSIUM ON GONDWANA STRATIGRAPHY, 2, Pretoria, 1970. *Proceedings and papers...*, Pretoria: Council for Scientific and Industrial Research, p. 665-682.
- . 1979. Faunas y paleobiogeografía de los tetrápodos mesozoicos de América del Sur. *Ameghiniana*, **16**(3-4): 217-238.
- . 1997. *El Triásico de San Juan – La Rioja Argentina y sus dinosaurios*. Buenos Aires: Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", 190p.
- BRAMWELL, C. D. & WHITFIELD, G. R. 1974. Biomechanics of Pteranodon. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (B)*, **267**: 503-581.
- BRINK, A. S. 1951. On the genus *Lystrosaurus* Cope. *Transactions of the Royal Society of South Africa*, **33**(1): 107-120.
- . 1956. Speculations on some advanced mammalian characteristics in the higher mammal-like reptiles. *Palaeontologia Africana*, **4**: 77-96.
- BRYANT, H. N. & RUSSELL, A. P. 1992. The role of phylogenetic analysis in the inference of unpreserved attributes of extinct taxa. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (B)*, **337**: 405-418.
- CARRANO, M. T. & HUTCHINSON, J. R. 2002. Pelvic and hindlimb musculature of *Tyrannosaurus rex* (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Morphology*, **235**: 207-228.
- CARTELLE, C. 2000. Preguiças terrícolas, essas desconhecidas. *Ciência Hoje*, **27**(161): 18-25.
- CASAMIQUELA, R. M. 1974. El bipedismo de los megaterioideos: estudio de pisadas fósiles en la formación Río Negro típica. *Ameghiniana*, **11**(3): 249-282.
- CASINOS, A. 1996. Bipedalism and quadrupedalism in *Megatherium*: an attempt at biomechanical reconstruction. *Lethaia*, **29**: 87-96.
- CHASE, T. L. 2003. Model building. In: HODGES, E. R. S. (Ed.) *The Guild handbook of scientific illustration*. Hoboken: John Wiley & Sons, Second Edition, p. 205-217.
- CHRISTIANSEN, P. & FARIÑA, R. A. 2003. Mass estimation of two fossil ground sloths (Mammalia, Xenarthra, Mylodontidae). In: FARIÑA, R. A., VIZCAÍNO, S. F. & STORCH, G. (Eds.) *Morphological studies in fossil and extant Xenarthra (Mammalia)*. Senckenbergiana biologica, **83**(1): 95-101.
- CLEAVE, A. 1996. *Seals & sea lions: a portrait of the animal world*. New York: Todtri Productions Limited, 72p.
- CLUVER, M. A. 1970. The palate and mandible in some specimens of *Dicynodon testudirostris* Broom & Haughton (Reptilia, Therapsida). *Annals of the South African Museum*, **56**(4): 133-153.

- . 1971. The cranial morphology of the dicynodont genus *Lystrosaurus*. *Annals of the South African Museum*, **56**(5): 155-274.
- . 1974a. The cranial morphology of the Lower Triassic dicynodont *Myosaurus gracilis*. *Annals of the South African Museum*, **66**(3): 35-54.
- . 1974b. The skull and mandible of a new cistecephalid dicynodont. *Annals of the South African Museum*, **64**: 137-155.
- . 1975. A new dicynodont reptile from the *Tapinocephalus* zone (Karoo System, Beaufort Series) of South Africa, with evidence of the jaw adductor musculature. *Annals of the South African Museum*, **67**(2): 7-23.
- . 1978. The skeleton of the mammal-like reptile *Cistecephalus* with evidence for a fossorial mode of life. *Annals of the South African Museum*, **76**(5): 213-246.
- CLUVER, M. A. & HOTTON III, N. 1981. The genera *Dicynodon* and *Diictodon* and their bearing on the classification of the Dicynodontia (Reptilia, Therapsida). *Annals of the South African Museum*, **83**(6): 99-146.
- COLBERT, E. H. 1962. The weights of dinosaurs. *American Museum Novitates*, **2076**: 1-16.
- COOMBS JR., W. P. 1978. Forelimb muscles of the Ankylosauria (Reptilia, Ornithischia). *Journal of Paleontology*, **52**(3): 642-657.
- . 1990. Behavior patterns of dinosaurs. In: Weishampel, D. B., DODSON, P. & OSMÓLSKA, H. (Eds.) *The Dinosauria*. Berkeley: University of California Press, p. 32-42.
- COOPER, M. R. 1980. "The origins and classification of Triassic dicynodonts": Discussion. *Transactions of the Geological Society of South Africa*, **83**(1): 107-110.
- COUTO, C. P. 1979. *Tratado de Paleomastozoologia*. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências, 590p.
- COX, C. B. 1962. A natural cast of the inner ear of a dicynodont. *American Museum Novitates*, **2116**: 1-6.
- . 1965. New Triassic dicynodonts from South America, their origin and relationships. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (B)*, **248**(753): 457-514.
- . 1968. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna: IV. The Dicynodont fauna. *Breviora*, **295**: 1-27.
- . 1998. The jaw function and adaptive radiation of the dicynodont mammal-like reptiles of the Karoo basin of South Africa. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **122**: 349-384.
- CROMPTON, A. W. & ATTRIDGE, J. 1986. Masticatory apparatus of the larger herbivores during Late Triassic and Early Jurassic times. In: PADIAN, K. (Ed.) *The beginning of the age of dinosaurs: faunal change across the Triassic-Jurassic boundary*. New York: Cambridge University Press, p. 223-236.
- CROMPTON, A. W. & HOTTON III, N. 1967. Functional morphology of the masticatory apparatus of two dicynodonts (Reptilia, Therapsida). *Postilla*, **109**: 1-51.
- CRUICKSHANK, A. R. I. 1967. A new dicynodont genus from the Manda Formation of Tanzania (Tanganyika). *Journal of Zoology, London*, **153**: 163-208.

- . 1978. Feeding adaptations in Triassic dicynodonts. *Palaeontologia Africana*, **21**: 121-132.
- CRUICKSHANK, A. R. I. & KEYSER, A. W. 1984. Remarks on the genus *Geikia* Newton, 1893, and its relationships with other dicynodonts: (Reptilia: Therapsida). *Transactions of the Geological Society of South Africa*, **87**: 35-39.
- CZERKAS, S. A. 1997. Skin. In: CURRIE, P. J. & PADIAN, K. (Eds.) *Encyclopedia of Dinosaurs*. San Diego: Academic Press, p. 669-675.
- CZERKAS, S. J. 1997. Reconstruction and restoration. In: CURRIE, P. J. & PADIAN, K. (Eds.) *Encyclopedia of Dinosaurs*. San Diego: Academic Press, p. 626-629.
- DAMUTH, J. & MACFADDEN, B. J. (Eds.) 1990. *Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications*. Cambridge: Cambridge University Press, 397p.
- DEFAUW, S. L. 1989. Patterns of evolution in the Dicynodontia, with special reference to austral taxa. In: CRAME, A. J. *Origins and Evolution of the Antarctic Biota*. Geological Society Special Publication No. 47, p. 63-84.
- ELLENBERGER, P. 1971. Les niveaux paléontologiques de première apparition des mammifères primordiaux en Afrique du Suid et leur ichnologie: établissement de zones stratigraphiques détaillées dans le Stormberg du Lesotho (Afrique du Suid) (Trias Supérieur a Jurassique). In: SYMPOSIUM ON GONDWANA STRATIGRAPHY, 2, Pretoria. *Proceedings and papers...*, Pretoria: Council for Scientific and Industrial Research, p. 343-370.
- ELLSWORTH, A. H. F. 1974. *Reassessment of muscle homologies and nomenclature in conservative amniotes, the echidna, Tachyglossus, the opossum, Didelphis, and the tuatara, Sphenodon, Part I: pelvic musculature*. New York: Robert E. Krieger Publishing, 74p.
- FACCINI, U. F. 1989. *O permo-triássico do Rio Grande do Sul: uma análise sob o ponto de vista das seqüências deposicionais*. Porto Alegre, 121f. Dissertação (Mestrado em Geociências). Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- FARIÑA, R. A. 1985. Some functional aspects of mastication in Glyptodontidae (Mammalia). In: DUNCKER, H.-R. & FLEISCHER, G. (Eds.) *Vertebrate Morphology*. Fortschritte der Zoologie, **30**: 277-280.
- . 1995. Limb bone strength and habits in large glyptodonts. *Lethaia*, **28**: 189-196.
- . 2001. Física y Matemáticas para reconstruir la vida en el pasado. *Actas de Fisiología*, **6**: 47-71.
- FARIÑA, R. A. & ALVAREZ, F. 1994. La postura de *Toxodon*: una nueva reconstrucción. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 13, SIMPÓSIO PALEONTOLÓGICO DO CONE SUL, 1, São Leopoldo. *Anais...*, Acta Geologica Leopoldensia, **39**(2): 565-571.
- FARIÑA, R. A., VIZCAÍNO, S. F. & BARGO, M. S. 1998. Body mass estimations in Lujanian (Late Pleistocene-Early Holocene of South America) mammal megafauna. *Mastozoología Neotropical*, **5**(2): 87-108.
- FARIÑA, R. A., VIZCAÍNO, S. F. & BLANCO, R. E. 1997. Scaling of the indicator of athletic capability in fossil and extant land tetrapods. *Journal of Theoretical Biology*, **185**: 441-446.

- FARLOW, J. O. 1990. Dynamic dinosaurs. *Paleobiology*, **16**(2): 234-241.
- FARLOW, J. O., SMITH, M. B. & ROBINSON, J. M. 1995. Body mass, bone “strength indicator,” and cursorial potential of *Tyrannosaurus rex*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **15**(4): 713-725.
- FASTOVSKY, D. E. & WEISHAMPEL, D. B. 1996. *The evolution and extinction of the dinosaurs*. Cambridge: Cambridge University Press, 461p.
- FINDLAY, G. H. 1968. On the Scaloposaurid skull of *Olivieria parringtoni*, Brink with a note on the origin of hair. *Palaeontologia Africana*, **11**: 47-59.
- FORTEY, R. 2002. *Fossils: the key to the past*. London: The Natural History Museum, 3<sup>rd</sup> ed., 232p.
- FRÖBISCH, J. 2003. *Locomotion of Tetragnonias njalilus (Therapsida: Anomodontia): a functional analysis of the pelvic girdle and hind limb*. Bonn, 105p. Monografia (Geologia/Paleontologia). Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Rheinsichen Friedrich-Wilhelms-Universität.
- GALTON, P. M. 1973. The cheeks of ornithischian dinosaurs. *Lethaia*, **6**: 67-89.
- GATESY, S. M. 1990. Caudofemoral musculature and the evolution of theropod locomotion. *Paleobiology*, **16**(2): 170-186.
- GAUDIN, T. J. 2004. Phylogenetic relationships among sloths (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada): the craniodental evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **140**(2): 255-305.
- GAUTHIER, J., KLUGE, A. G. & ROWE, T. 1988. Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics*, **4**: 105-209.
- GREAVES, W. S. 1978a. The jaw lever system in ungulates: a new model. *Journal of Zoology, London*, **184**(2): 271-285.
- . 1978b. The posterior zygomatic root in oreodonts. *Journal of Paleontology*, **52**(3): 740-743.
- . 1982. A mechanical limitation on the position of the jaw muscles of mammals: the one-third rule. *Journal of Mammalogy*, **63**(2): 261-266.
- GREGORY, W. K. & CAMP, C. L. 1918. Studies in comparative myology and osteology. No. III. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **38**: 447-563 + 12 pranchas.
- HAAS, G. 1955. The jaw musculature in *Protoceratops* and in other ceratopsians. *American Museum Novitates*, **1729**: 1-24.
- HENDERSON, D. M. 1999. Estimating the masses and centers of mass of extinct animals by 3-D mathematical slicing. *Paleobiology*, **25**(1): 88-106.
- HERRING, S. W. & HERRING, S. E. 1974. The superficial masseter and gape in mammals. *The American Naturalist*, **108**(962): 561-576.
- HIERONYMUS, T. L. & WITMER, L. M. 2004. Cranial rugosity and dinosaur “horns:” rhino and giraffe as model systems for skin reconstruction in fossil taxa. In: ANNUAL MEETING OF THE SOCIETY OF VERTEBRATE PALEONTOLOGY, 64, Denver. Abstracts... *Journal of Vertebrate Paleontology*, **24**(Suppl. to 3): 70A.
- HILDEBRAND, M. 1995. *Análise da estrutura dos vertebrados*. São Paulo: Atheneu Editora, 700p.

- HILLENUS, W. J. 1994. Turbinates in therapsids: evidence for Late Permian origins of mammalian endothermy. *Evolution*, **48**(2): 207-229.
- HOLZ, M. & BARBERENA, M. C. 1994. Taphonomy of the Brazilian Triassic paleoherpetofauna: pattern of death, transport and burial. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **107**(1-2): 179-197.
- HOLZ, M. & SCHULTZ, C. L. 1998. Taphonomy of the south Brazilian Triassic herpetofauna: fossilization mode and implications for morphological studies. *Lethaia*, **31**: 335-345.
- HOLZ, M. & SOUTO-RIBEIRO, A. 2000. Taphonomy of the South-Brazilian Triassic vertebrates. *Revista Brasileira de Geociências*, **30**(3): 491-494.
- HOPSON, J. A. & BARGHUSEN, H. R. 1986. An analysis of therapsid relationships. In: HOTTON III, N., MCLEAN, P. D., ROTH, J. J. & ROTH, E. C. (Eds.) *The ecology and biology of mammal-like reptiles*. Washington: Smithsonian Institution Press, p. 83-106.
- HOTTON III, N. 1986. Dicynodonts and their role as primary consumers. In: HOTTON III, N., MCLEAN, P. D., ROTH, J. J. & ROTH, E. C. (Eds.) *The ecology and biology of mammal-like reptiles*. Washington: Smithsonian Institution Press, p. 71-82.
- HORNER, J. R. 1987. Ecologic and behavioral implications derived from a dinosaur nesting site. In: CZERKAS, S. J. & OLSON, E. C. (Eds.) *Dinosaurs Past and Present*. Seattle: The University of Washington Press, Vol. II, p. 50-63.
- 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 fossilen reptilien des südamerikanischen gondwanalandes*).
- HUNT, A. P., SANTUCCI, V. L., LOCKLEY, M. G. & OLSON, T. J. 1993. Dicynodont trackways from the Holbrook Member of the Moenkopi Formation (Middle Triassic: Anisian), Arizona, USA. In: LUCAS, S. G. & MORALES, M. (Eds.) *The nonmarine Triassic*. New Mexico Museum of Natural History & Science, Bulletin no. 3, p. 213-218.
- HURLBURT, G. 1999. Comparison of body mass estimation techniques, using recent reptiles and the pelycosaur *Edaphosaurus boanerges*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **19**(2): 338-350.
- HUTCHINSON, J. R. & GATESY, S. M. 2000. Adductors, abductors, and the evolution of archosaur locomotion. *Paleobiology*, **26**(4): 734-751.
- ICZN [INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE]. 1985. *International Code of Zoological Nomenclature*. Third Edition. London: International Trust for Zoological Nomenclature, 338p.
- . 1995. Opinion 1802: *Dinodontosaurus* Romer, 1943 (Reptilia, Synapsida): conserved. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, **52**(1): 114-115.
- . 1999. *International Code of Zoological Nomenclature*. Fourth Edition. London: International Trust for Zoological Nomenclature. Disponível em <<http://www.iczn.org/iczn/index.jsp>>. Último acesso em: dez. 2005.

- JARMAN, P. J. 1974. The social organization of antelope in relation to their ecology. *Behaviour*, **48**: 215-267 + anexo.
- JENKINS JR., F. A. 1971. *The postcranial skeleton of African cynodonts*: problems in the early evolution of the mammalian postcranial skeleton. New Haven: Peabody Museum of Natural History, Bulletin 36, 216p.
- KEMP, T. S. 1969. On the functional morphology of the gorgonopsid skull. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (B)*, **256**: 1-83.
- . 1980. Aspects of the structure and functional anatomy of the Middle Triassic cynodont *Luangwa*. *Journal of Zoology, London*, **191**: 193-239.
- . 2005. *The origin & evolution of mammals*. New York: Oxford University Press, 331p.
- KENRICK, P. & DAVIS, P. 2004. *Fossil plants*. Washington: Smithsonian Books, 216p.
- KEYSER, A. W. 1971. Some ecological aspects of the *Cistecephalus* Zone of the Beaufort Series of South Africa. In: SYMPOSIUM ON GONDWANA STRATIGRAPHY, 2, Pretoria, 1970. *Proceedings and papers...*, Pretoria: Council for Scientific and Industrial Research, p. 687-689.
- . 1972. A re-evaluation of the systematics and morphology of certain anomodont therapsida. *Palaeontologia Africana*, **14**: 15-16.
- KEYSER, A. W. & CRUICKSHANK, A. R. I. 1979. The origins and classification of Triassic dicynodonts. *Transactions of the Geological Society of South Africa*, **82**(1): 81-108.
- . 1980. "The origins and classification of Triassic dicynodonts": Reply to M. R. Cooper. *Transactions of the Geological Society of South Africa*, **83**(1): 110-111.
- KING, G. M. 1981. The functional anatomy of a Permian dicynodont. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (B)*, **291**: 243-322.
- . 1985. The postcranial skeleton of *Kingoria nowacki* (Von Huene) (Therapsida: Dicynodontia). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **84**: 263-289.
- . 1990. *The dicynodonts*: a study in palaeobiology. London: Chapman and Hall, 233p.
- . 1991. The aquatic *Lystrosaurus*: a palaeontological myth. *Historical Biology*, **4**: 285-321.
- . 1993a. How many species of *Diictodon* were there? *Annals of the South African Museum*, **102**(9): 303-325.
- . 1993b. Species longevity and generic diversity in dicynodont mammal-like reptiles. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **102**(3-4): 321-332.
- . 1996. *Reptiles and herbivory*. London: Chapman & Hall, 160p.
- KING, G. M. & CLUVER, M. A. 1991. The aquatic *Lystrosaurus*: an alternative lifestyle. *Historical Biology*, **4**: 323-341.
- KING, G. M., OELOFSEN, B. W. & RUBIDGE, B. S. 1989. The evolution of the dicynodont feeding system. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **96**: 185-211.
- KING, G. M. & RUBIDGE, B. S. 1993. A taxonomic revision of small dicynodonts with postcanine teeth. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **107**(2): 131-154.

- KISCHLAT, E.-E. 2003. *Padrão muscular da coxa de arcossaumorfos fósseis*: aplicação do cladismo reverso e teste de hipóteses. Porto Alegre, 3 v., 451f. + 90 figuras + 28 tabelas. Tese (Doutorado em Ciências). Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- KITCHENER, A. C. 1991. The evolution and mechanical design of horns and antlers. *In*: RAYNER, J. M. V. & WOOTTON, R. J. (Eds.) *Biomechanics in evolution*. Cambridge: Cambridge University Press, p. 229-253 (Society for Experimental Biology Seminar Series: 36).
- LAURIN, M. & REISZ, R. R. 1995. A reevaluation of early amniote phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **113**: 165-223.
- LEE, M. S. Y. 1995. Historical burden in systematics and the interrelationships of 'parareptiles'. *Biological Reviews*, **70**: 459-547.
- LUCAS, S. G. 1992. Case 2807: *Dinodontosaurus* Romer, 1943 (Reptilia, Synapsida): proposed conservation. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, **49**(1): 52-54.
- . 1993. *Barysoma lenzii* (Synapsida: Dicynodontia) from the Middle Triassic of Brazil, a synonym of *Stableckeria potens*. *Journal of Paleontology*, **67**(2): 318-321.
- . 2001. Age and correlation of Triassic tetrapod assemblages from Brazil. *Albertiana*, **26**: 13-20.
- LUCAS, S. G. & HARRIS, S. K. 1996. Taxonomic and biochronological significance of specimens of the Triassic dicynodont *Dinodontosaurus* Romer 1943 in the Tübingen collection. *Paläontologische Zeitschrift*, **70**(3-4): 603-622.
- MACHADO, M. 1992. *Estudo taxonômico-populacional dos dicinodontes com presas do RS mediante o emprego da análise discriminante canônica (independente do tamanho)*. Porto Alegre, 126f + 11 estampas + anexos. Dissertação (Mestrado em Geociências). Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- MADERSON, P. F. A. 2003. Mammalian skin evolution: a reevaluation. *Experimental Dermatology*, **12**: 233-236.
- MAISCH, M. W. 2001. Observations on Karoo and Gondwana vertebrates. Part 2: a new skull reconstruction of *Stableckeria potens* von Huene, 1935 (Dicynodontia, Middle Triassic) and a reconsideration of kannemeyeriiform phylogeny. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **220**(1): 127-152.
- . 2002. A new basal lystrosaurid dicydnt from the Upper Permian of South Africa. *Palaeontology*, **45**(2): 343-359.
- MAZZETTA, G. V., FARIÑA, R. A. & VIZCAÍNO, S. F. 1998. On the palaeobiology of the South American horned theropod *Carnotaurus sastrei* Bonaparte. *Gaia*, **15**: 185-192.
- MENG, Q., LIU, J., VARRICCHIO, D. J., HUANG, T. & GAO, C. 2004. Parental care in an ornithischian dinosaur: a dramatic fossil may shed light on how modern archosaurs became devoted parents. *Nature*, **431**: 145-146.

- MODESTO, S. P., RUBIDGE, B. & WELMAN, J. 1999. The most basal anomodont therapsid and the primacy of Gondwana in the evolution of the anomodonts. *Proceedings of the Royal Society of London (B)*, **266**: 331-337.
- MORATO, L., SCHULTZ, C. L. & VEGA-DIAS, C. 2005a. Ornamentações faciais em dicinodontes de grande porte do Triássico do Rio Grande do Sul. *Paleontologia em Destaque*, **49**: 51.
- . 2005b. Retrodeformação do crânio de *Jachaleria candelariensis* (Synapsida: Dicynodontia) do Neotriássico do Sul do Brasil: uso de metodologias e considerações preliminares. *Paleontologia em Destaque*, **49**: 51-52.
- MORATO, L., REICHEL, M., MASTRANTONIO, B. M., OLIVEIRA, T. V., SCHULTZ, C. L. & SILVA, F. P. *In press*. Changing postures: preliminary data on long bone strength indicators in Triassic amniote faunas. *Paleontologia em Destaque*.
- MOTANI, R. 2001. Estimating body mass from silhouettes: testing the assumption of elliptical cross-sections. *Paleobiology*, **27**(4): 735-750.
- NACSN [NORTH AMERICAN COMMISSION ON STRATIGRAPHIC NOMENCLATURE]. 1983. North American Stratigraphic Code. *The American Association of Petroleum Geologists Bulletin*, **67**(5): 841-875.
- NAPLES, V. L. & MARTIN, L. D. 2000. Restoration of the superficial facial musculature in nimravids. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **130**(1): 55-81.
- NESBITT, S. J. & ANGIELCZYK, K. D. 2002. New evidence of large dicynodonts in the upper Moenkopi Formation (Middle Triassic) of northern Arizona. *PaleoBios*, **22**(2): 10-17.
- NORELL, M. A., MAKOVICKY, P. J. & CURRIE, P. J. 2001. The beaks of ostrich dinosaurs. *Nature*, **412**: 873-874.
- OSTROM, J. H. 1966. Functional morphology and evolution of the ceratopsian dinosaurs. *Evolution*, **20**(3): 290-308.
- PALADINO, F. V., O'CONNOR, M. P. & SPOTILA, J. R. 1990. Metabolism of leatherback turtles, gigantothermy, and thermoregulation of dinosaurs. *Nature*, **344**(6269): 858-860.
- PALMQVIST, P., GRÖCKE, D. R., ARRIBAS, A. & FARIÑA, R. A. 2003. Paleocological reconstruction of a lower Pleistocene large mammal community using biogeochemical ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ,  $\delta^{18}\text{O}$ , Sr:Zn) and ecomorphological approaches. *Paleobiology*, **29**(2): 205-229.
- PAUL, G. S. 1987. The science and art of restoring the life appearance of dinosaurs and their relatives: a rigorous how-to guide. *In*: CZERKAS, S. J. & OLSON, E. C. (Eds.) *Dinosaurs Past and Present*. Seattle: The University of Washington Press, Vol. II, p. 4-49.
- . 1988. *Predatory dinosaurs of the world: a complete illustrated guide*. New York: Simon and Schuster, 464p.
- PAUL, G. S. & CHRISTIANSEN, P. 2000. Forelimb posture in neoceratopsian dinosaurs: implications for gait and locomotion. *Paleobiology*, **26**(3): 450-465.



- PEARSON, H. S. 1924a. A dicynodont reptile reconstructed. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **52**: 827-855.
- . 1924b. The skull of the dicynodont reptile *Kannemeyeria*. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **52**: 793-826.
- PERUZZO, C. S. 1990. *A presença do gênero Ischigualastia Cox, 1962 (Reptilia, Synapsida, Therapsida, Anomodontia, Dicynodontia) na Formação Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil*. Porto Alegre, 186f + anexo fotográfico. Dissertação (Mestrado em Geociências). Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- POPPER, K. R. 1972. *A lógica da pesquisa científica*. São Paulo: Cultrix, 567p.
- POUGH, F. H., JANIS, C. M. & HEISER, J. B. 2003. *A vida dos vertebrados*. São Paulo: Atheneu Editora, 3ª ed., 699p. + anexos.
- RAY, S. 2000. Endothiodont dicynodonts from the Late Permian Kundaram Formation, India. *Palaeontology*, **43**(2): 375-404.
- RAY, S. & CHINSAMY, A. 2003. Functional aspects of the postcranial anatomy of the Permian dicynodont *Diictodon* and their ecological implications. *Palaeontology*, **46**(1): 151-183.
- RAYNER, R. J. 1992. *Phyllotheca*: the pastures of the Late Permian. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **92**(1-2): 31-40.
- REICHEL, M., SCHULTZ, C. L. & PEREIRA, V. P. 2005. Diagenetic pattern of vertebrate fossils from the Traversodontidae Biozone, Santa Maria Formation (Triassic), Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **8**(3): 173-180.
- RENAUT, A. J. 2001. Dicynodont jaw mechanisms reconsidered: the *Kannemeyeria* (Anomodontia Therapsida) masticatory cycle. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON MESOZOIC TERRESTRIAL ECOSYSTEMS, 7, Buenos Aires. *Asociación Paleontológica Argentina*, Publicación Especial 7, p. 167-170.
- RICQLÉS, A. 1972. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes: III. – Titanosuchiens, Dinocéphales et Dicynodontes. *Annales de Paléontologie, Vertébrés*, **58**(1): 17-60 + 8 planchas.
- RIEPEL, O. 2002. Feeding mechanics in Triassic stem-group sauropterygians: the anatomy of a successful invasion of Mesozoic seas. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **135**(1): 33-63.
- RIEPEL, O. & GRONOWSKI, R. W. 1981. The loss of the lower temporal arcade in diapsid reptiles. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **72**(3): 203-217.
- ROMER, A. S. 1922. The locomotor apparatus of certain primitive and mammal-like reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **46**: 517-606 + 20 planchas.
- . 1923a. Crocodilian pelvic muscles and their avian and reptilian homologues. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **48**: 533-552 + 7 planchas.
- . 1923b. The pelvic musculature of saurischian dinosaurs. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **48**: 605-617.

- ROMER, A. S. & PARSONS, T. S. 1985. *Anatomia comparada dos vertebrados*. São Paulo : Atheneu Editora, 559p.
- RUBEN, J., LEITCH, A., HILLENUS, W., GEIST, N. & JONES, T. 1997. New insights into metabolic physiology of dinosaurs. *In: FARLOW, J. O. & BRETT-SURMAN, M. K. (Eds.) The complete dinosaur*. Bloomington: Indiana University Press, p. 505-518.
- RUBERT, R. R. & SCHULTZ, C. L. 2004. Um novo horizonte de correlação para o Triássico Superior do Rio Grande do Sul. *Pesquisas em Geociências*, **31**(1): 71-88.
- RUBIDGE, B. S., KING, G. M. & HANCOX, P. J. 1994. The postcranial skeleton of the earliest dicynodont synapsid *Eodicynodon* from the Upper Permian of South Africa. *Palaeontology*, **37**(2): 397-408.
- RUDWICK, M. J. S. 1992. *Scenes from deep time: early pictorial representations of the prehistoric world*. Chicago: The University of Chicago Press, 280p.
- RYAN, M. J. & RUSSELL, A. P. 1997. Color. *In: CURRIE, P. J. & PADIAN, K. (Eds.) Encyclopedia of Dinosaurs*. San Diego: Academic Press, p. 134-135.
- RYBCZYNSKI, N. & REISZ, R. R. 2001. Earliest evidence for oral processing in a terrestrial herbivore. *Nature*, **411**: 684-687.
- SANCHEZ-VILLAGRA, M. R. & MAIER, W. 2002. Ontogenetic data and the evolutionary origin of the mammalian scapula. *Naturwissenschaften*, **89**: 459-461.
- SCHERER, C. M. S. 1994. *Análise faciológica e bioestratigráfica do Triássico Superior (topo da Formação Santa Maria) na Região de Candelária – RS*. Porto Alegre, 100f. Dissertação (Mestrado em Geociências). Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- SCHULTZ, C. L. 1991. *Os rincossauros sul-americanos e suas relações com outros representantes do grupo*. Porto Alegre, 236f. Tese (Doutorado em Ciências). Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- SCHULTZ, C. L., SCHERER, C. M. S. & BARBERENA, M. C. 1994. Uma nova proposta de zoneamento bioestratigráfico para o Triássico Superior sul-rio-grandense. *In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA*, 38, Camboriú. *Anais...*, Camboriú: SBG, v. 1, p. 107-108.
- . 2000. Biostratigraphy of southern brazilian Middle-Upper Triassic. *Revista Brasileira de Geociências*, **30**(3): 495-498.
- SCHWANKE, C. & ARAÚJO-BARBERENA, D. C. 2000. Dicinodontes: os grandes herbívoros do Triássico. *In: HOLZ, M. & DE ROS, L. F. (Eds.) Paleontologia do Rio Grande do Sul*. Porto Alegre: CIGO/UFRGS, p. 346-375.
- SCHWANKE, C. & MELO, D. J. 2002. 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*, **60**(3): 177-182.

- SLIJPER, E. J. 1946. Comparative biologic-anatomical investigations on the vertebral column and spinal musculature of mammals. *Verhandelingen der Koninklijke Nederlandsche Akademie van Wetenschappen, Afd. Natuurkunde (Tweede Sectie)*, **42**(5): 1-128.
- SMITH, K. K. 1993. The form of the feeding apparatus in terrestrial vertebrates: studies of adaptation and constraint. In: HANKEN, J. & HALL, B. K. (Eds.) *The skull*. Chicago: Chicago University Press, Vol. 3, p. 150-196.
- SMITH, J. M. & SAVAGE, R. J. G. 1956. Some locomotory adaptations in mammals. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **42**: 603-622.
- SOLOUNIAS, N., MOELLEKEN, S. M. C. & PLAVCAN, J. M. 1995. Predicting the diet of extinct bovids using masseteric morphology. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **15**(4): 795-805.
- STEWART, A. D. 1977. Quantitative limits to palaeogravity. *Journal of the Geological Society of London*, **133**: 281-291.
- SURKOV, M. V. 1998. Morphological features of the postcranial skeleton in anomodonts reflecting the evolutionary development of the group. *Paleontological Journal*, **32**(6): 620-623.
- SURKOV, M. V. & BENTON, M. J. 2004. The basicranium of Dicynodonts (Synapsida) and its use in phylogenetic analysis. *Palaeontology*, **47**(3): 619-638.
- SURKOV, M. V., KALANDADZE, N. K. & BENTON, M. J. 2005. *Lystrosaurus georgi*, a dicynodont from the Lower Triassic of Russia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **25**(2): 402-413.
- TERRIEN, F. 2005. Feeding behaviour and bite force of sabretoothed predators. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **145**(3): 393-426.
- TOLEDO, P. M. 1989. Algumas considerações sobre a sistemática de *Eremotherium laurillardii* (Lund) Cartelle & Bohórquez, 1982, (Edentata, Megatheriidae). In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 11, Curitiba. *Anais...*, Curitiba: SBP, v. 1, p. 763-777.
- TOSAR, R. A. F. 1991. *Anatomia funcional mastigatória em Scaphonyx sulcognathus*. Porto Alegre, 41f. Dissertação (Mestrado em Geociências). Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- TURNER, A. & ANTÓN, M. 2004. *Evolving Eden: an illustrated guide to the evolution of the African large-mammal fauna*. New York: Columbia University Press, 269p.
- VEGA-DIAS, C. 2000. *Materiais pós-cranianos de Jachaleria candelariensis Araújo & Gonzaga, 1980 (Therapsida, Dicynodontia), Triássico Superior do Rio Grande do Sul, Brasil*. Porto Alegre, 151f. Dissertação (Mestrado em Geociências). Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- VEGA-DIAS, C., MAISCH, M. W. & SCHULTZ, C. L. 2004. A new phylogenetic analysis of Triassic dicynodonts (Therapsida) and the systematic position of *Jachaleria candelariensis* from the Upper Triassic of Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **231**(2): 145-166.

- VEGA-DIAS, C., MAISCH, M. W. & SCHWANKE, C. 2005. The taxonomic status of *Stableckeria impotens* (Therapsida, Dicynodontia): redescription and discussion of its phylogenetic position. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **8**(3): 221-228.
- VEGA-DIAS, C. & SCHULTZ, C. L. 2004. Postcranial material of *Jachaleria candelariensis* Araújo and Gonzaga 1980 (Therapsida, Dicynodontia), Upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. *PaleoBios*, **24**(1): 7-31.
- VEGA-DIAS, C. & SCHWANKE, C. 2005. Verifying the validity of *Jachaleria* genus (therapsida, Dicynodontia). *Paleontologia em Destaque*, **49**: 52.
- VICKARYOUS, M. K. & RYAN, M. J. 1997. Ornamentation. In: CURRIE, P. J. & PADIAN, K. (Eds.) *Encyclopedia of Dinosaurs*. San Diego: Academic Press, p. 488-493.
- WALTER, L. R. 1986. The limb posture of kannemeyeriid dicynodonts: functional and ecological considerations. In: PADIAN, K. (Ed.) *The beginning of the age of dinosaurs: faunal change across the Triassic-Jurassic boundary*. New York: Cambridge University Press, p. 89-97.
- . 1991. A preliminary phylogenetic analysis of six Triassic dicynodonts using MacClade. In: EMRY, R. J. & SUES, H. D. (Eds.) ANNUAL MEETING OF THE SOCIETY OF VERTEBRATE PALEONTOLOGY, 51. Abstracts... *Journal of Vertebrate Paleontology*, **11**(Suppl. to 3): 60A.
- WATSON, D. M. S. & ROMER, A. S. 1956. A classification of therapsid reptiles. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, **114**(2): 37-89.
- WEISHAMPEL, D. B. 1993. Beams and machines: modeling approaches to the analysis of skull form and function. In: HANKEN, J. & HALL, B. K. (Eds.) *The skull*. Chicago: Chicago University Press, Vol. 3, p. 303-344.
- WEISHAMPEL, D. B. & NORMAN, D. B. 1989. Vertebrate herbivory in the Mesozoic; jaws, plants, and evolutionary metrics. In: FARLOW, J. O. (Ed.) *Paleobiology of the dinosaurs*. Boulder: Geological Society of America Special Paper 238, p. 87-100.
- WERDELIN, L. & OLSSON, L. 1997. How the leopard got its spots: a phylogenetic view of the evolution of felid coat patterns. *Biological Journal of the Linnean Society*, **62**(3): 383-400.
- WESTON, E. M. 2003. Evolution of ontogeny in the hippopotamus skull: using allometry to dissect developmental change. *Biological Journal of the Linnean Society*, **80**(4): 625-638.
- WILEY, E. O., SIEGEL-CAUSEY, D., BROOKS, D. R. & FUNK, V. A. 1991. *The complete cladist: a primer of phylogenetic procedures*. Lawrence: University of Kansas, Museum of Natural History, Special Publication No. 19, 158p.
- WILSON, J. A. & CARRANO, M. T. 1999. Titanosaurs and the origin of “wide-gauge” trackways: a biomechanical and systematic perspective on sauropod locomotion. *Paleobiology*, **25**(2): 252-267.
- WITMER, L. M. 1995. Homology of facial structures in extant archosaurs (birds and crocodilians), with special reference to paranasal pneumaticity and nasal conchae. *Journal of Morphology*, **225**(3): 269-327.

- . 1997. The evolution of the antorbital cavity of Archosaurs: a study in soft-tissue reconstruction in the fossil record with an analysis of the function of pneumaticity. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **17**(Supp. to n. 1): 1-73 + anexo de abreviações (Society of Vertebrate Paleontology Memoir 3).
- . 2001a. Nostril position in dinosaurs and other vertebrates and its significance for nasal function. *Science*, **293**: 850-853.
- . 2001b. Reconstructing the evolutionary history of the nasal apparatus of Sauropsida, with special reference to Archosauria. *Journal of Morphology*, **248**(3): 301.

# Livros Grátis

( <http://www.livrosgratis.com.br> )

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)  
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)  
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)  
[Baixar livros de Matemática](#)  
[Baixar livros de Medicina](#)  
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)  
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)  
[Baixar livros de Meteorologia](#)  
[Baixar Monografias e TCC](#)  
[Baixar livros Multidisciplinar](#)  
[Baixar livros de Música](#)  
[Baixar livros de Psicologia](#)  
[Baixar livros de Química](#)  
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)  
[Baixar livros de Serviço Social](#)  
[Baixar livros de Sociologia](#)  
[Baixar livros de Teologia](#)  
[Baixar livros de Trabalho](#)  
[Baixar livros de Turismo](#)