

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

**UM ESTUDO SOBRE A VARIAÇÃO MORFOLÓGICA NO DENTÁRIO DE
CLEVOSAURUS BRASILIENSIS BONAPARTE E SUES, 2006 (RHYNCHOCEPHALIA,
CLEVOSAURIDAE), DO TRIÁSSICO SUPERIOR DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL,
UTILIZANDO A MORFOMETRIA GEOMÉTRICA.**

PAULA ROSARIO ROMO DE VIVAR MARTÍNEZ

ORIENTADORA – Profa. Dra. Marina Bento Soares

Porto Alegre, 2014

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

**UM ESTUDO SOBRE A VARIAÇÃO MORFOLÓGICA NO DENTÁRIO DE
CLEVOSAURUS BRASILIENSIS BONAPARTE E SUES, 2006 (RHYNCHOCEPHALIA,
CLEVOSAURIDAE), DO TRIÁSSICO SUPERIOR DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL,
UTILIZANDO A MORFOMETRIA GEOMÉTRICA.**

PAULA ROSARIO ROMO DE VIVAR MARTÍNEZ

ORIENTADORA – Profa. Dra. Marina Bento Soares

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Annie Schmaltz Hsiou- Universidade de São Paulo, Faculdade de Filosofia
Ciências e Letras

Prof. Dr. Nilton Cáceres – Universidade Federal de Santa Maria, Departamento de
Biologia, CCNE

Prof. Dr. Richard A. Fariña - Facultad de Ciencias, Universidad de la República

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

Porto Alegre, 2014

CIP - Catalogação na Publicação

Romo de Vivar Martínez, Paula Rosario
UM ESTUDO SOBRE A VARIAÇÃO MORFOLÓGICA NO DENTÁRIO
DE CLEVOSAURUS BRASILIENSIS BONAPARTE E SUES, 2006
(RHYNCHOCEPHALIA, CLEVOSAURIDAE), DO TRIÁSSICO
SUPERIOR DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL, UTILIZANDO A
MORFOMETRIA GEOMÉTRICA. / Paula Rosario Romo de Vivar
Martínez. -- 2014.
120 f.

Orientadora: Marina Bento Soares.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal do
Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências,
Programa de Pós-Graduação em Geociências, Porto
Alegre, BR-RS, 2014.

1. Rhynchocephalia . 2. Clevosaurus. 3.
Morfometria Geométrica. 4. Dentário. 5. Triássico.
I. Bento Soares, Marina, orient. II. Título.

AGRADECIMENTOS

Nesta parte do caminho que está quase por terminar, achei muitas pessoas que jamais imaginei conhecer. Em grande parte estou muito agradecida a estas pessoas, porque elas me ajudaram de algum jeito a concluir este processo, sem também esquecer daqueles que desde muitos anos atrás sempre fizeram parte de minha vida, e que agora simplesmente estão longe em distância, mas eu sei que sempre estão perto de mim.

Eu quero agradecer à minha orientadora Dra. Marina Bento Soares, pelo apoio dado nestes quase dois anos, a confiança depositada em minhas loucuras (pensando como primeira loucura de atravessar o continente para vir estudar). Muito obrigada por tudo.

Assim como ao professor Schultz, quem no início, de alguma forma, se preocupou ao seu jeito, comigo, ou ao menos isso é o que eu acho.

Gostaria de agradecer à banca pela disposição de ler meu trabalho. Assim como também ao PPGGEO-UFRGS e à CAPES pela bolsa de estudos de mestrado.

Quero agradecer também à Dra. Annie Hsiou pela troca de ideias. E, sobretudo ao Dr. Richard Fariña que fez alguma pressão para que eu começasse a dar forma ao texto, assim como pela a troca de ideias.

A Dra. Ana Maria Ribeiro pela permissão de examinar o material da Fundação Zoobotânica (FZBRS).

A todos meus colegas do laboratório. Começando por Andressa e Flávio, pela acolhida em sua casa quando cheguei, e por seu apoio e a troca de ideias. Ao Voltaire, quem no inicio sempre vinha tirar dúvidas, mas na verdade levantou mais dúvidas na minha cabeça, e por suas dicas artísticas.

À Ana Emilia, por sempre estar disposta, de alguma forma, a ajudar em qualquer em coisa que eu pudesse precisar, e dar tanta risada junto, e concluir que o México e o Ceará têm muitas sinapomorfias.

A meus queridos cearenses *abraçables* e *esmagables* Felipe e Marcos, que sempre ajudaram muito, sem sequer pedir nada.

À Ale, pela ajuda, muita ajuda no fim deste mestrado, e por todas aquelas outras coisas que a gente aprontou.

Ao meu querido parceiro de aventuras e desventuras, de papos da vida, Fábio, muito obrigada por mostrar-me outro olhar da vida.

À Ana Luiza, pela confiança depositada em mim e permitir-me formar parte importante de sua vida.

Ao pequeno Marcel, que demonstrou ser uma pessoa incrível, e de que seu jeito sempre esteve aí, até para ser “pai”. Muito obrigada por me deixar descobrir a pessoa que você é.

A meus “irmãos” Adriana e Heitor, vocês não têm ideia de tudo o que ajudaram na minha estadia em Porto Alegre fora muita boa. Nunca vou esquecer ao Heitor chegando perto de mim e falando em espanhol, agora acho que ele fala melhor que eu. Por serem não só colegas do mestrado, eles são verdadeiros parceiros de vida. Obrigada por aceitar meu jeito de ser.

A aqueles outros que conheci, o Savinho e Lulu (da Housing) e que seguimos nossos passos de perto.

Ao eu outro querido “irmão” Luizinho, quem não só abriu sua casa para mim, se não a de toda sua família também.

E, em fim, à minha Família e amigos e professores que acreditam em mim e que estão do outro lado do continente. Gracias Banda mexicana por el apoyo a distancia!

*'Todo pasa y todo queda
pero lo nuestro es pasar,
pasar haciendo caminos,
caminos sobre el mar.*

...

*Caminante, son tus huellas
el camino y nada más;
caminante, no hay camino,
se hace el camino al andar.*

*Al andar se hace camino
y al volver la vista atrás
se ve la senda que nunca
se ha de volver a pisar.*

..."

Fragmento de Caminante no hay camino

Antonio Machado

RESUMO

Esta dissertação de mestrado, organizada na forma de artigo científico apresenta um estudo morfogeométrico da variação do dentário em *Clevosaurus brasiliensis* Bonaparte e Sues 2006. Este se configura como o segundo estudo em Rhynchocephalia fósseis com uma abordagem sobre o desenvolvimento ontogenético, e o terceiro utilizando morfometria como ferramenta para descrever e explicar a variação morfológica dentro do Grupo. O estudo foi realizado com uma amostragem de 17 dentários de *C. brasiliensis* provenientes do afloramento Linha São Luiz, que faz parte do topo da Sequencia Santa Maria 2 (Triássico Superior), da Supersequência Santa Maria. Os resultados obtidos pelo PCA demonstram que a maior parte da forma dos dentários pode ser explicada mediante o PC1 (59.67%) e o PC2 (19.414%), sendo que o PC1 está relacionado com processos ontogenéticos e o PC2, com processos tafonômicos. Observou-se que o padrão de crescimento do dentário, como o que ocorre em outros Rhynchocephalia, consiste em um desenvolvimento alométrico, onde a porção posterior (do último dente adicional até a extremidade mais posterior) exhibe um maior crescimento em relação à porção anterior (portadora dos dentes). Os processos tafonômicos, como as deformações dos crânios causadas pela diagênese, assim como a desarticulação e a fragmentação, foram os que influenciaram na variação da forma. Além disso, observou-se que, apesar do desgaste nos dentes de *C. brasiliensis* ser similar ao que ocorre em outros *Clevosaurus*, algumas sutis diferenças foram detectadas, como um maior crescimento de osso secundário no dentário dos adultos, recobrimdo os dentes, o qual pode estar relacionado com uma maior exploração de itens vegetais em comparação com as outras espécies do gênero. Como complemento do artigo é apresentado um estado da arte, onde são desenvolvidos tópicos, como a contextualização do grupo de estudo, Rhynchocephalia, conhecimentos sobre a sua ontogenia e breves considerações sobre a Morfometria Geométrica.

Palavras-chave: Rhynchocephalia; *Clevosaurus*; Triássico Superior; Morfometria Geométrica

RESUMEN

La presente disertación de maestría está organizada como un artículo científico en el cuál se elaboró un estudio morfogeométrico sobre la variación del dentario en *Clevosaurus brasiliensis* Bonaparte y Sues 2006. Dentro de los estudios con fósiles de Rhynchocephalia, este trabajo será el segundo que trata sobre el desarrollo ontogenético, y a su vez será el tercer estudio, que usa la morfometría geométrica como para describir y explicar la variación morfológica. La muestra del estudio estuvo constituida por 17 dentarios de *C. brasiliensis* provenientes del afloramiento Linha São Luiz, que forma parte de la sección superior de la Secuencia Santa Maria 2 (Triásico Superior), de la Supersecuencia Santa Maria. Los resultados obtenidos por el PCA muestran que la mayor parte de la variación de la forma se puede explicar a través de los PC1 (59.67%) y el PC2 (19.414%), donde el PC1 está relacionado con procesos ontogenéticos y el PC2, con procesos tafonómicos. Se observó un patrón de crecimiento en el dentario, como ocurre en otros Rhynchocephalia, el cual consiste en un crecimiento mayor de su parte posterior (correspondiente al último diente adicional hasta la parte posterior del dentario), en relación con la porción anterior (portadora de los dientes). Los procesos tafonómicos con una mayor influencia en la forma son, por un lado, las deformaciones de los cráneos debido a la diagénesis y, por otro, los procesos de desarticulación y fragmentación (procesos bioestratigráficos). Aunado a esto, se observó que el desgaste de los dientes es similar a lo reportado en otros *Clevosaurus*, aunque presenta unas pequeñas diferencias como un mayor desarrollo del hueso secundario en los dentarios de los adultos, lo cual puede indicar un hábito omnívoro con una mayor exploración de la herbivoría, comparado con otras especies de *Clevosaurus*. Como complemento del artículo se presenta un estado de arte, en el cual se desarrollan dos tópicos: una contextualización del grupo estudio, Rhynchocephalia, incluyendo una breve nota sobre su ontogenia, y unas breves consideraciones sobre Morfometría Geométrica.

Palabras-chave: Rhynchocephalia; *Clevosaurus*, Triásico Superior; Morfometría Geométrica.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa da localização do afloramento Linha de São Luiz.....	2
Figura 2. A. Zonas de Assembleia e Perfil Estatigráfico.....	4
Figura 3. Espécimes de <i>Clevosaurus brasiliensis</i>	18
Figura 4. Medidas tomadas dos exemplares.....	19
Figura 5. Marcos anatômicos usados.....	21
Figura 6. Cladograma das relações filogenéticas dos Diapsida.....	24
Figura 7. <i>Sphenodon</i>	25
Figura 8. Cladograma mostrando as relações de Rhynchocephalia.....	31
Figura 9. Regionalização da dentição em <i>Sphenodon</i>	34
Figura 10. Esquema do desenvolvimento em <i>Sphenodon</i>	36
Figura 11. Pontos de crescimento em <i>Cynosphenodon huizachalensis</i>	37
Figura 12. Operações que não alteram a forma.....	44
Figura 13. Tipos de marcos anatômicos em uma figura imaginária	46
Figura 14. Semi-marcos anatômicos	46
Figura 15. Triângulo X com sua respectiva configuração de matriz.....	48
Figura 16. Triângulo X com centroide	48
Figura 17. Tamanho do centroide (CS) do triângulo X.....	49
Figura 18. Espaço de pré-forma.....	51
Figura 19. Distância de Procrustes e distância parcial de Procrustes	52

Figura 20. Tipos de deformação.....	57
Figura 21. Esquema das etapas da análise morfométrica.....	59

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Assinaturas tafonômicas e desgastete dos dentes.....	21
Tabela 2. Lista dos Rhynchocephalia mesozoicos.....	28

SUMÁRIO

Lista de figuras.....	3
Sobre a Estrutura desta Dissertação.....	7
Parte I - Estado da Arte	
1.	
Introdução.....	8
1.1. Objetivos.....	10
2. Área de estudo.....	12
3. Material e Métodos	16
4 Contextualização do tema de estudo.....	23
4.1. Os Rhynchocephalia	23
4.1.1 O registro fóssil dos Rhynchocephalia.....	23
4.2. <i>Clevosarus</i> spp.....	25
4.3. Ontogenia dos Rhynchocephalia.....	32
4.3.1 Ontogenia de <i>Sphenodon</i>	32
4.3.2. Ontogenia de <i>Cynosphenodon huizachalensis</i>	35
4.3.3. Ontogenia de <i>Clevosaurus</i>	37
5. Análise Morfogeométrica.....	39
5.1 Uma breve história da morfometria geométrica	40
5.2. Teoria da forma	39
5.2.1 Forma	44

5.2.2. Marcos Anatômicos	45
5.2.3. De Marcos Anatômicos a Matrizes.....	46
5.2.4. Espaços Morfo-Geométricos.....	50
5.3. Superposição.....	54
5.4. Obtenção dos dados.....	55
5.5. Análises da forma.....	56
6. Abordagem morfogeométrica em estudos com vertebrados fósseis	60
7. Análise Integradora.....	63
8 Referências.....	65
II Artigo	74
III – Anexos.....	i

SOBRE A ESTRUTURA DESTA DISSERTAÇÃO

Esta dissertação de mestrado está estruturada em torno de um artigo a ser publicado em periódico científico indexado, conforme a *Norma 103 - Submissão de teses e dissertações na forma de artigos* do PPGGEO-UFRGS e, conseqüentemente, sua organização compreende as seguintes partes principais:

- a) Introdução sobre o tema e descrição do objeto da pesquisa de Mestrado, onde estão sumarizados os objetivos, a filosofia de pesquisa desenvolvida e o estado da arte sobre o tema de pesquisa, seguidos de uma discussão integradora contendo os principais resultados e interpretações deles derivados;
- b) Artigo submetido em um periódico com corpo editorial permanente e revisores independentes, escrito pelo autor durante o desenvolvimento de seu Mestrado;
- c) Anexos, compreendendo: resumos publicados em eventos relacionados ao tema central da dissertação, bem como documentação pertinente de natureza gráfica (figuras) e fotográfica que, por sua dimensão e/ou natureza não puderam ser incluídas no artigo.

Parte I

Estado da arte

1. INTRODUÇÃO

Desde os tempos em que a Biologia estava inserida na “História Natural”, a forma biológica sempre tomou um lugar importante dentro dos estudos realizados. Estes estudos desenvolveram-se, e têm se desenvolvido, sob distintas ópticas, que vão desde entender forma em si, o porquê da sua variação, assim como seu e significado, sua origem, etc. Dentro desta abordagem, estabeleceram-se disciplinas como a morfologia e anatomia, por exemplo, que tem um caráter eminentemente descritivo; por outro lado esta a morfometria ou biometria, que tem como parte de sua metodologia a quantificação da forma e posterior explicação de seu significado. Finalmente têm-se disciplinas como a biomecânica que tratam de explicam o funcionamento da forma.

Neste trabalho será abordado o uso da Morfometria Geométrica em vertebrados fósseis. Esta disciplina diferencia-se da biometria ou morfometria “tradicional” por tentar explicar a forma, extraíndo três aspectos que podem “produzir ruído” nas análises. Estes três aspectos são: tamanho, posição e orientação. Em geral a morfometria geométrica pode ser definida como a análise estatística da variação da forma e sua covariação com outras variáveis, configurando-se assim como uma eficaz ferramenta dentro da biologia quantitativa (BOOKSTEIN, 1991 *apud*: ADAMS *et al.*, 2013; MITTEROECKER; GUNZ, 2009). Dentre os trabalhos que abordam morfometria geométrica pode-se destacar aqueles que versam sobre as trajetórias ontogenéticas, processos heterocrônicos ou trabalhos onde se pode testar, através de métodos estatísticos, diferentes tipos de variáveis, como hábitat, distribuição geográfica, hábitos alimentares, entre outros, contra a variação morfológica (ADAMS *et al.*, 2013; ZELDICH *et al.*, 2004).

Na paleontologia observam-se muitos casos de sinonímias taxonômicas dentro dos diferentes grupos fósseis. Essas sinonímias, muitas vezes, derivam da falta de atenção às variações intraespecíficas ou devido a alterações diagenéticas (problema intrínseco ao registro fóssil). Com o uso de distintas ferramentas metodológicas, tem sido possível começar a elucidar a presença de diferenças anatômicas entre os indivíduos de uma mesma espécie em uma tanatocenose, que podem estar refletindo processos de

ontogenia, dimorfismo sexual, ou simplesmente a variação que existe dentro de qualquer população natural (SÁNCHEZ-VILLAGRA, 2010); além de isso, é sabido que os tendenciamentos tafonômicos podem produzir feições nos fósseis que podem provocar interpretações anatômicas equivocadas, refletindo em uma “multiplicação” de táxons (HOLZ E SCHULTZ, 1998). Neste caso, a morfometria geométrica representa uma ferramenta muito útil no estabelecimento de padrões de variações morfológicas e que ajudam a discernir entre as causadas pela própria natureza da população, daquelas causadas pela tafonomia, ou, ainda, se está se tratando de diferentes táxons.

A ferramenta usada em este trabalho será a morfometria geométrica e sua aplicação em dentários de *Clevosaurus brasiliensis*, Bonaparte e Sues, 2006 do Triássico Superior do Rio Grande do Sul. O gênero *Clevosaurus* foi um gênero cosmopolita de rincocefálios (Lepidosauria, Rhynchocephalia) que viveu do Neo-triássico ao Eo-jurássico (JONES, 2006a). Em geral, os principais achados de rincocefálios são representados principalmente por mandíbulas e se tem alguns casos em que se encontra o crânio completo; mais rara ainda é a preservação do esqueleto pós-cranial. Poucos exemplares juvenis são conhecidos, e, na sua maioria só são conhecidas suas mandíbulas (REYNOSO, 2003).

Os primeiros registros de rincocefálios para Brasil foram reportados para o Triássico sul-brasileiro por Ferigolo (2000) a partir de um crânio com suas duas mandíbulas associadas, mas não articuladas (MCN-PV-2852), encontradas no afloramento Linha São Luiz em Faxinal do Soturno. Ferigolo (2000) achava que estava aparentado com o gênero *Clevosaurus*, mas que diferia deste pela presença de caracteres muito derivados, principalmente pela propalinia. Mais tarde, Bonaparte e Sues (2006), a partir de novos materiais de Rhynchocephalia coletados pela equipe do Laboratório de Paleontologia de Vertebrados da UFRGS no mesmo afloramento, descreveram formalmente a espécie *Clevosaurus brasiliensis* com base: no holótipo, um sincrânio de um indivíduo adulto (UFRGS-PV-0748-T) e o material de referência, um sincrânio de um indivíduo juvenil (UFRGS-PV-0613-T). Os autores mencionam que o exemplar MCN-PV-2852 provavelmente também se trate de *C. brasiliensis*, assim como também encontram evidências para afirmar a presença de mastigação ortal, e não propalinal, em *C. brasiliensis*. Mais tarde Ferigolo (2009), propõe que o exemplar MCN-PV-2852 pode representar uma forma mais derivada de *C. brasiliensis*, propondo, assim,

um evento simpátrico que teria gerado, pelo menos, duas espécies. Por último, as ideias de Ferigolo (2000, 2009) contra Bonaparte e Sues (2006) foram testadas por Arantes (2011), em uma análise filogenética que suportou a visão dos últimos autores. As conclusões de Arantes (2011) são seguidas neste trabalho.

No material de *C. brasiliensis* depositado no Laboratório de Paleontologia de Vertebrados da IGEO/UFRGS, observou-se que as mandíbulas eram os materiais mais abundantes. Apesar de compartilharem muitas características em comum, estas apresentavam diferenças em forma e em tamanho, as quais poderiam estar refletindo algum tipo de variação populacional (em tempo e espaço), ou poderiam estar relacionadas com a ontogenia, ou outros fatores como o dimorfismo sexual. Estas diferenças eram bem evidentes nos dentários, como, por exemplo, na curvatura anterior do processo coronoide, no desenvolvimento do “tubérculo” do processo coronoide, na profundidade e no comprimento do diastema posterior, no ângulo de inflexão da sínfise, na relação entre a porção do dentário portadora de dentes e no comprimento do dentário, assim como na presença de dentes cônicos e pontiagudos *versus* dentes subcônicos com sua superfície oclusal desgastada.

Assim, optou-se por trabalhar com os dentários por serem os elementos mais numerosos dentro da coleção de *C. brasiliensis* do Laboratório de Paleontologia de Vertebrados do IGEO/UFRGS, e por este osso mostrar bom potencial para estudos morfométricos em rincocefálios.

1.1. Objetivos.

Objetivo geral:

O principal objetivo deste estudo é buscar uma explicação para a variação morfológica observada nos dentários de *Clevosaurus brasiliensis*, utilizando a morfometria geométrica como ferramenta.

Objetivos específicos:

- Fazer uma análise das características anatômicas presentes nos dentários,

verificando quais variam e quais não variam entre os espécimes estudados;

- Estabelecer marcos anatômicos (dados “brutos” na análise morfométrica) nos dentários, a fim de descrever a forma geral destes;
- Constatar se existe relação entre as diferenças morfológicas observadas nos dentários com desenvolvimento ontogenético, com diferenças quanto a hábitos alimentares durante a ontogenia, e/ou com dimorfismo sexual;
- Observar a influência de processos tafonômicos, através de uma quantificação das assinaturas tafonômicas e seu posterior teste contra a variação da forma.

2. ÁREA DE ESTUDO.

Os fósseis de *Clevosaurus brasiliensis* utilizados neste estudo são provenientes do afloramento Linha São Luiz (29°33'45"S; 53°26'48"W), localizado em Faxinal do Soturno, Rio Grande do Sul, Brasil (Fig. 1). Esta localidade fossilífera está relacionada ao topo da Sequencia Santa Maria 2 da Supersequência Santa Maria (*sensu* Zeffass *et al.*, 2003), correspondente à parte basal da “Formação Caturrita” de Andreis *et al.* (1980) (Fig. 2A).



Figura 1. Mapa da localização do afloramento Linha de São Luiz em Faxinal do Soturno. Na região central do Rio Grande do Sul, Brasil, onde ocorre a Supersequência Santa Maria (modificado do Bonaparte *et al.*, 2003). Em cor azul está o Brasil; em azul mais escuro, o Rio Grande do Sul.

A Supersequência Santa Maria é uma sequência de segunda ordem, com um máximo de 200 m de espessura (ZERFASS *et al.*, 2003). Os afloramentos correspondentes a esta Supersequência formam um estreito cinturão na região central do Estado do Rio Grande do Sul e com algumas manchas isoladas sobre as áreas do embasamento (e.g. Santana da Boa Vista). O limite leste está controlado pela Zona de falha Leão (e o limite oeste coincide com o advento da Formação Guará (Scherer; Lavina, 1997 *apud* ZERFASS *et al.*, 2003).

A Supersequência Santa Maria encontra-se subdividida em três sequências de terceira ordem cujas fácies indicam um sistema fluvial de baixa sinuosidade, formado por deltas e lagos (ZERFASS *et al.*, 2003). As três sequências são: Santa Maria 1 (com mais de 50 m de espessura, de idade Ladiniana), Santa Maria 2 (com mais de 130 m de espessura, de idade Carniana à Noriana) e Santa Maria 3 (com aproximadamente 20 m de espessura, de idade Retiana-Eojurássica) (ZERFASS *et al.*, 2003; ZERFASS *et al.*, 2004) (Fig. 2A).

A Sequência Santa Maria 2 inclui tratos de sistemas de nível transgressivo e alto (ZERFASS *et al.*, 2003; ZERFASS *et al.*, 2004). O sistema de trato transgressivo está composto por lamitos vermelhos laminados ou maciços (ZERFASS *et al.*, 2004). A sucessão de granocrescência ascendente (Formação Caturrita de Andreis *et al.*, 1980) substitui transitoriamente os lamitos transgressivos (Membro Alemoa da Formação Santa Maria) e constitui o sistema de trato alto. Este pacote apresenta ritmitos, corpos sigmoidais de arenito e corpos amalgamados de arenito, que são interpretados como depósitos fluviais e deltaicos (ZERFASS *et al.*, 2004).

O afloramento Linha São Luiz está exposto a 2 Km ao nordeste da cidade Faxinal do Soturno, e tem aproximadamente 20 m de altura, sendo composto na base por arenitos médios e finos bem selecionados, com baixos ângulos de estratificação cruzada, seguidos por arenitos maciços também com estratificação cruzada, o que é interpretado como sistemas fluviais/deltaicos (ZERFASS, 2007 *apud* Silva *et al.*, 2012); sua porção intermediária é composta por intervalos de lamitos-siltitos laminados; no topo é formado por arenitos e lamitos rítmicos (SILVA *et al.*, 2012) (Fig. 2B).

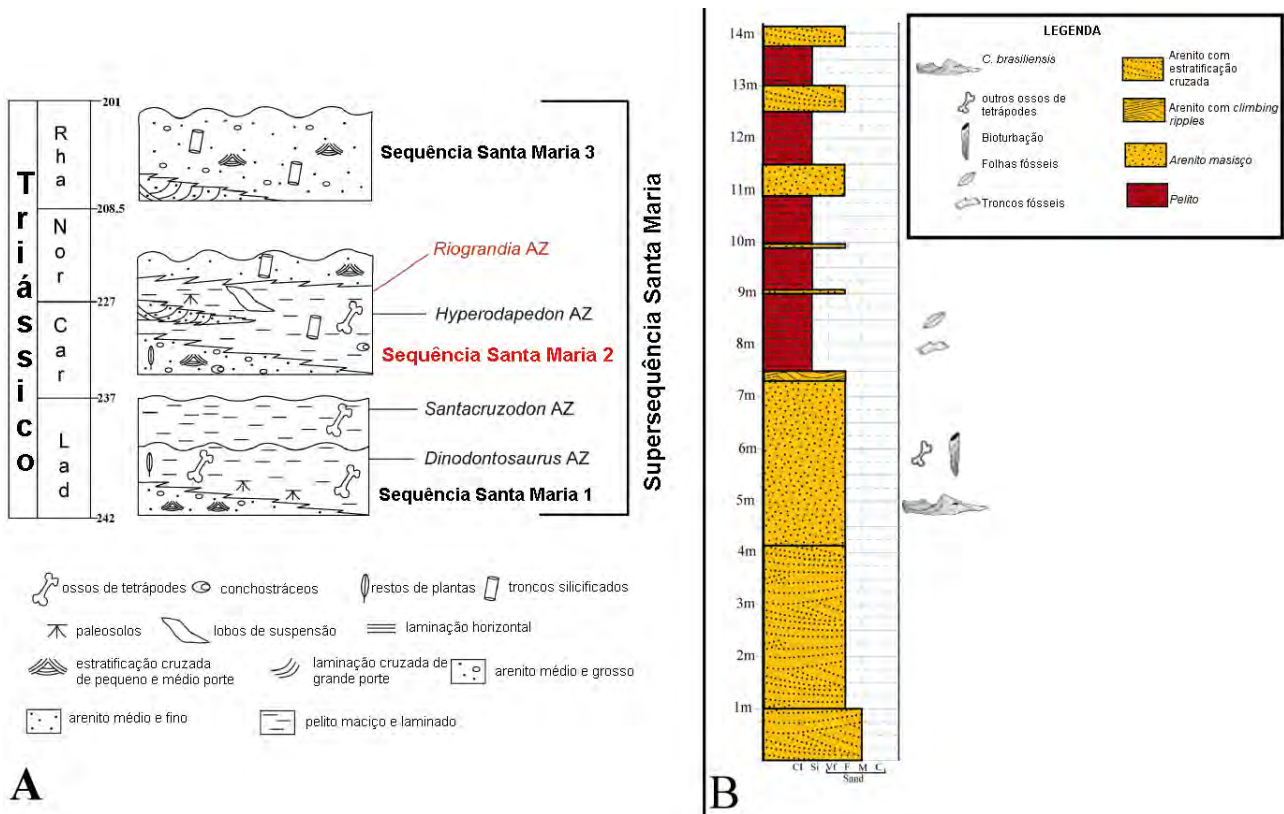


Figura 2. A. Zonas de Assembleia e Perfil estratigráfico. Zonas de Assembleia (AZ) baseadas em tetrápodes fósseis inseridas nas Sequências Santa Maria 1 e 2, da Supersequência Santa Maria de Zeffass *et al.* (2003). Idades baseadas na *International Stratigraphic Chart* – ICS, 2013. B. Perfil estratigráfico da base e porção intermediária do afloramento Linha São Luiz. (modificado de Zeffass *et al.*, 2003 e Soares *et al.*, 2011).

As camadas com fósseis de tetrápodes correspondem à porção basal do afloramento dominada por arenitos maciços de granulometria fina. Em tais camadas além de ocorrerem os restos de *C. brasiliensis*, também são registrados cinodontes não-mamaliformes avançados como *Riograndia guaibensis*, *Irajatherium hernandezi*, *Brasilodon quadrangularis*, *Brasilitherium riograndensis*, *Minicynodon maieri*; o procolofonídeo *Soturnia caliodon*; o ornitodira basal *Faxinalipterus minima*, o lepidossauomorfo não rinocefálio *Cargninia enigmatica* e o dinossauro *Guaibasaurus candelariensis*, sendo este último o tetrápode de maior tamanho encontrado na localidade (BONAPARTE *et al.*, 1999; BONAPARTE *et al.*, 2001; BONAPARTE *et al.* 2003, 2005; BONAPARTE *et al.* 2010; MARTINELLI *et al.* 2005, CISNEROS; SCHULTZ, 2003;

BONAPARTE *et al.* 2007; SOARES *et al.* 2011; SOARES *et al.*, 2013). Além dos tetrápodes, os níveis pelíticos associados apresentam escamas de peixes e uma abundante associação de lenhos, ramos e estruturas reprodutivas de coníferas, assim como também outros fósseis de plantas que indicariam uma idade retiana ou mais jovem (DUTRA, 2002 *apud* RUBERT; SCHULTZ, 2004; SILVA 2012). No topo do afloramento, o qual está representado pelos níveis de arenito heterolítico e lamito, foi encontrada uma pegada de dinossauro cujas características de tamanho são afins às pegadas achadas no Retiano-Jurássico (SILVA *et al.*, 2012). Assim, ao passo que os fósseis corpóreos dos tetrápodes apontam uma idade noriana, a flora e os icnofósseis indicam uma idade mais jovem, o que permanece como tema de debate, sendo possível que os diferentes níveis do afloramento estejam representando diferentes idades.

As presenças de *R. guaibensis* e, secundariamente, *B. brasiliensis* e *G. candelariensis* permitem relacionar a fauna da base do afloramento Linha São Luiz com as de outros afloramentos fossilíferos do Rio Grande do Sul, localizados em Candelária e Agudo, e reconhecer esta associação faunística como uma unidade bioestratigráfica denominada Zona de Assembleia de *Riograndia*, de idade Noriana (Langer *et al.*, 2007; Abdala e Ribeiro, 2010; Soares *et al.*, 2011).

3. MATERIAL E MÉTODOS.

1) Obtenção de dados

Foi realizado um levantamento dos exemplares depositados na coleção do Laboratório de Paleovertebrados da IGEO/UFRGS, selecionando-se 16 espécimes com dentários preservados, além de incluir o exemplar MCN-PV-2852 da coleção do Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul. Os espécimes selecionados para este estudo foram (Fig. 3):

1. Dentários isolados

- UFRGS-PV-0606-T: dentário direito incompleto (sem a porção posterior, e fragmentado ântero-ventralmente).
- UFRGS-PV-0738-T: dentário direito incompleto (sem a porção posterior)
- UFRGS-PV-0739-T: dentário direito incompleto (sem a porção posterior, e fragmentado ântero-ventralmente)

- UFRGS-PV-0750-T: dentário direito incompleto sem a porção posterior)
- UFRGS-PV-0758-T: dentário esquerdo incompleto (sem a porção posterior);
- UFRGS-PV-1153-T: dentários direito e esquerdo desarticulados (sem a porção posterior).

2. Dentários articulados com o angular e o complexo articular¹ da mandíbula:

- MCN-PV-2852: mandíbulas direita e esquerda (associadas ao crânio mais não articuladas). Este material foi descrito por Ferigolo (2000, 2009).
- UFRGS-PV-0752-T: mandíbula esquerda (sem a porção posterior);
- UFRGS-PV-0754-T: mandíbulas esquerda e direita associadas;
- UFRGS-PV-0848-T: mandíbula esquerda;

1

O complexo articular está formado pelos ossos: supra-angular, angular e pré-articular

3. Mandíbula completa com o crânio.

- UFRGS-PV-0613-T: sínclânio lateralmente comprimido (sem a porção anterior). Este exemplar forma parte da série-tipo e foi identificado como juvenil por Bonaparte & Sues (2006).
- UFRGS-PV-0735-T: sínclânio incompleto; só apresenta a mandíbula direita (a qual não tem a porção anterior). Este exemplar foi previamente estudado por Arantes (2011).
- UFRGS-PV-0748-T: sínclânio em oclusão, dorsoventralmente comprimido. Este exemplar é o holótipo de *C. brasiliensis* (Bonaparte & Sues, 2006)
- UFRGS-PV-0753-T: sínclânio em oclusão (unicamente lado esquerdo preservado). Este exemplar foi previamente estudado por Arantes (2011).
- UFRGS-PV-0972-T: sínclânio obliquamente comprimido (sem a porção anterior). Este exemplar foi previamente estudado por Arantes (2011), e foi identificado como um indivíduo juvenil.
- UFRGS-PV-0974-T: sínclânio em oclusão, lateralmente comprimido. Este material foi previamente estudado por Arantes (2011).
- UFRGS-PV-1152-T: sínclânio em oclusão, dorsoventralmente comprimido. Este exemplar foi previamente estudado por Arantes (2011).

Figura 3. (próxima página) Espécimes de *Clevosaurus brasiliensis*: A) MCN-PV-2852: mandíbula direita em vista lateral (espelhada); B) UFRGS-PV-0606-T: dentário direito em vista lateral (espelhado); C) UFRGS-PV-0613-T: sínclânio em vista lateral; D) UFRGS-PV-0735-T: sínclânio em vista lateral (espelhado); E) UFRGS-PV-0738-T: dentário direito em vista medial; F) UFRGS-PV-0739-T: dentário direito em vista medial; G) UFRGS-PV-0748-T: sínclânio em vista lateral; H) UFRGS-PV-0750-T: dentário direito em vista medial; I) UFRGS-PV-0752-T: mandíbula esquerda em vista lateral; J) UFRGS-PV-0753-T: sínclânio em vista lateral; K) UFRGS-PV-0754-T: mandíbula direita em vista lateral (espelhada); L) UFRGS-PV-0758-T: dentário direito em vista medial; M) UFRGS-PV-0848-T: mandíbula esquerda em vista medial; N) UFRGS-PV-0972-T: sínclânio em vista lateral; O) UFRGS-PV-0974-T: sínclânio em vista lateral; P) UFRGS-PV-1152-T: sínclânio em vista lateral direita (espelhado); Q) UFRGS-PV-1153-T: dentário esquerdo em vista lateral. Escala = 1cm.



Dos dentários foram tomadas as seguintes medidas, como mostra a Figura 4:

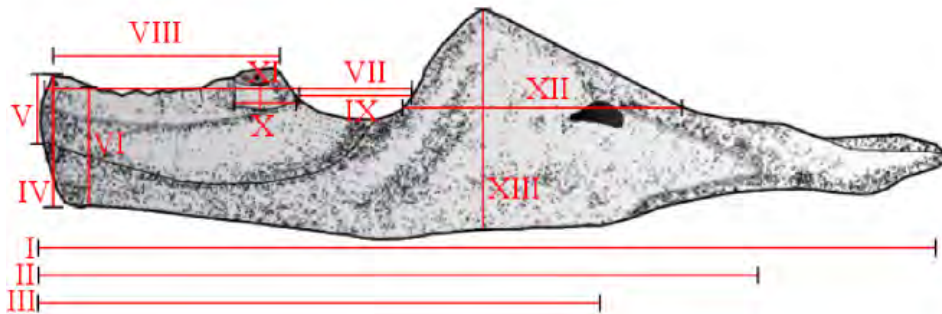


Figura 4. Medidas tomadas dos exemplares.

Onde:

I. Comprimento da mandíbula.

II. Comprimento do dentário

III. Comprimento do ponto mais ventral e anterior do osso secundário² até a fossa mandibular.

IV. Altura anterior do dentário.

V. Altura anterior do osso secundário²

VI. Altura do dentário no ponto de inflexão.

VII. Comprimento da porção anterior do dentário até a porção anterior do processo coronoide.

VIII. Comprimento da porção anterior do dentário até a porção anterior do último dente adicional.

IX. Comprimento da porção anterior do último dente adicional até a porção anterior do processo coronoide (diastema posterior).

X. Comprimento da base do último dente adicional.

² O osso secundário, e também referido por outros autores como dentina secundária, e causado por um crescimento de osso contínuo na parte anterior a maxila e do dentário que tende a cobrir os dentes.

XI. Altura do último dente adicional.

XII. Comprimento da base do processo coronoide.

XIII. Altura do processo coronoide.

Os materiais da coleção da UFRGS foram fotografados em vista lateral e/ou medial com uma câmera digital Canon EOS Rebel T3i e uma lente macro Ef 35-70 mm. O exemplar MCN-PV-2852 foi fotografado com uma câmera Canon EOS Rebel XSi e uma lente macro Ef 50 mm.

Foi elaborada uma tabela (Tabela 1) onde se registrou as assinaturas tafonômicas das mandíbulas (A = nível de articulação, B1 = nível de fragmentação como os fragmentos presentes, B2 = nível de fragmentação, sem a presença dos fragmentos, E = nível das fraturas) e o nível de desgaste da superfície oclusal dos dentes. Em geral em B1, B2, E, e no desgaste, o número 0 indica ausência, e os números maiores implicam em maior desgaste; no caso de A, quanto maior for o número, maior é a desarticulação (para maiores detalhes, ver a tabela 3 do artigo).

Como muitos materiais estão incompletos, se realizou uma busca das medidas faltantes (*missing data*) através do método “*Bayesian PCA missing value estimator*” usando a função “*bpca*” do pacote “*pcaMethods*” (ver OBA, *et al.*, 2003; STACKILIES *et al.*, 2007; STACKILIES *et al.*, 2007) do software R vs 3.0.0 (R-DEVELOPMENT-CORE-TEAM, 2013); posteriormente se fez uma segunda busca usando o método “*correlated variable regression*” e com a função “*best.reg*” do pacote “*Lost*” (ARBOUR: BROWN 2013) do software R vs 3.0.0 (R-DEVELOPMENT-CORE-TEAM, 2013). Com os dados obtidos foram feitas reconstruções dos dentários. As reconstruções foram usadas para a análise morfogeométrica.

Tabela 1.		Assinaturas Tafonômicas e desgaste dos dentes			
Especimen	A	B1	B2	E	Desgaste dos dentes
MCN-PV-2852	3	2	1	1	2
UFRGS-PV-0606-T	4	0	3	0	3
UFRGS-PV-0613-T	1	2	1,5	1	0
UFRGS-PV-0735-T	2	2	1,5	1	3
UFRGS-PV-0738-T	4	0	1	1	3
UFRGS-PV-0739-T	4	0	2	2	2
UFRGS-PV-0748 -T	2	5	0	3	2,5
UFRGS-PV-0750-T	4	0	2	2	2
UFRGS-PV-0752-T	2	2	0,5	1	2,75
UFRGS-PV-0753-T	2	2	0	4	?
UFRGS-PV-0754-T	3	2	1,5	2,5	2
UFRGS-PV-0758-T	4	1,5	1	0,5	2,25
UFRGS-PV-0974-T	2	2	0	0,5	1,75
UFRGS-PV-0848-T	3	4,5	1	0	1
UFRGS-PV-0972-T	2	3	1	3	1
UFRGS-PV-1152-T	2	0,5	0	1,5	?
UFRGS-PV-1153-T	4	0	1	0,5	3

2) Análise morfogeométrica

Para a análise morfogeométrica foram estabelecidos 9 marcos anatômicos que não foram influenciados pela vista (lateral ou medial) do dentário. Se usou o software TPSDig2 vs.2.17 (ROHLF, 2013) para a marcação dos marcos anatômicos. Os marcos anatômicos empregados foram os seguintes (Fig.5):



Figura 5. Marcos anatômicos utilizados.

Onde:

1. Sutura entre o dentário, o angular e o supra-angular;
2. Ponto mais dorsal do processo coronoide;
3. Ponto de inflexão na base anterior do processo coronoide;
4. Ponto mais posterior do dente posterior;
5. Ponto anterior e superior do dentário;
6. Ponto mais anterior e ventral do osso secundário;
7. Ponto mais ventral e anterior do dentário;
8. Ponto ventral de inflexão do dentário;
9. Ponto ventral resultado de uma linha vertical traçada do marco anatômico 2 até a borda ventral do dentário.

Para fazer as análises próprias da morfometria geométrica foi empregado o software R vs 3.0.0 (R-DEVELOPMENT-CORE-TEAM, 2013), usando o pacote “*Geomorph*” vs 1.1-1 (ADAMS;OTAROLA-CASTILLO, 2013). Assim foram realizadas as análises gerais de Procrustes, análises dos componentes principais, “*thin plate*”, uma análise alométrica, e foram obtidas as correlações entre as assinaturas tafonômicas e o desgaste dentário contra os PC's resultantes.

4. CONTEXTUALIZAÇÃO DO TEMA DE ESTUDO

4.1. Os Rhynchocephalia

Rhynchocephalia é grupo irmão de Squamata, e juntos formam o grupo Lepidosauria (Fig.6). Romer (1956) criou o grupo Lepidosauria, caracterizando-os como diápsidos com ausência de caracteres diagnósticos de Archosauria, mas que com o passar do tempo transformou-se em um grupo parafilético pela inclusão de diferentes taxa que morfologicamente e daí pareciam estar relacionados, mas na verdade a causa da semelhança morfológica é devida a processos de convergência evolutiva. Mais tarde, Gauthier *et al.* (1988), entre outros autores, definiu Lepidosauria como o grupo que reúne o último ancestral comum de Squamata (lagartos, serpentes e anfisbênias) e Rhynchocephalia e todos os descendentes deste ancestral (EVANS; JONES, 2010). Na atualidade o grupo só está representado pelo gênero *Sphenodon* (Fig 7)

Entre os caracteres que distinguem os Lepidosauria estão: epífises formadas por osso ou cartilagem calcificada; ossos pós-parietais e tabulares do crânio perdidos; crescimento determinado (POUGH; McFALRAND; HEISER 1999), que, segundo Carroll (1977, 1987 *apud* POUGH; McFALRAND, HEISER, 1999), pode estar associado à uma alimentação especializada, baseada em insetos, e à vantagem de, como eficientes predadores de insetos, não crescer muito.

As sinapomorfias do clado Lepidosauria, segundo Benton (2005), são:

- Lacrimal reduzido ou ausente;
- Pós-parietal e tabular ausentes;
- Fenestra tiróide presente (entre púbis e isquio);
- Astrágalo e calcâneo fusionados;
- Perda do osso central;
- Perda dos tarsais distais 1 e 5;
- Metatarsal 5 dobrado em dois planos (em forma de gancho);

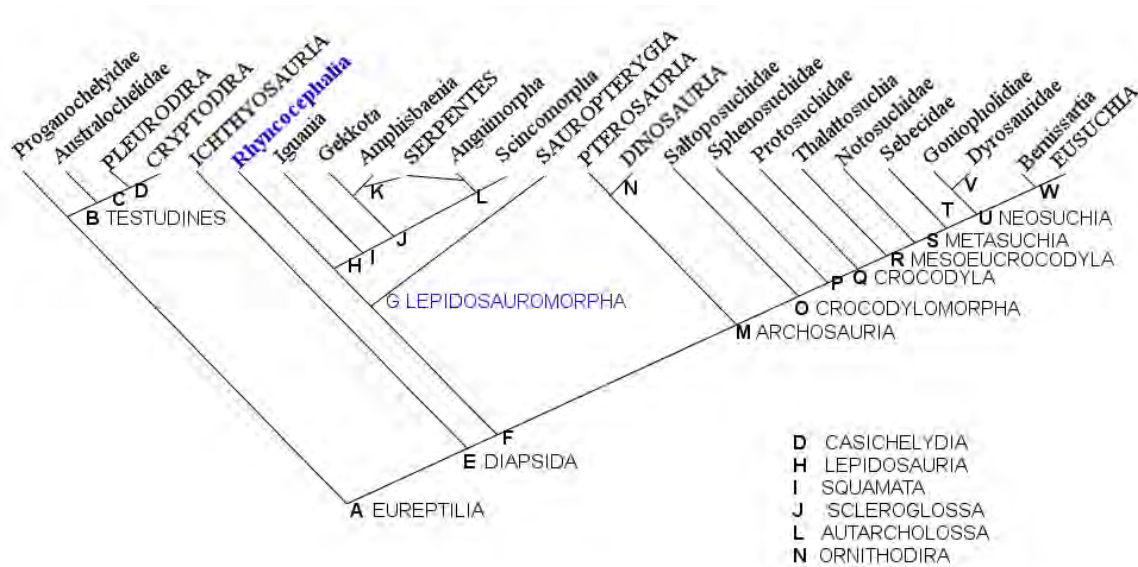


Figura 6. Cladograma que mostra as relações filogenéticas dos Diapsida (modificado de Benton, 2005). Em azul está o clado Lepidosauromorpha, que inclui Rhynchocephalia.



Figura 7. *Sphenodon*. Imagem disponível em <<http://tolweb.org/Lepidosauromorpha/14917>> Acesso em 11 Jan. 2013.

Inicialmente, o grupo Rhynchocephalia foi proposto por Günther (1867) para abarcar *Sphenodon* e os fósseis relacionados a ele, mas, com o tempo, outros táxons de dentição acrodonte foram incluídos, os quais, em realidade, não tinham relação de parentesco com *Sphenodon* (e.g. rincossauros). Assim, Rhynchocephalia passou a ser um grupo polifilético (BENTON, 1985; EVANS; JONES, 2010). Mais tarde, foi redefinido por Gauthier

et al. (1998), como grupo monofilético, baseado em *Sphenodon* e fósseis relacionados, como na intenção original de Günter (1867), o que foi amplamente aceito. Alguns autores usam o termo Sphenodontida no lugar de Rhynchocephalia, mas tem preferência o último termo por sua antiguidade (EVANS; JONES, 2010).

As sinapomorfias de Rhynchocephalia (GAUTHIER *et al.*, 1988) são:

- Pós-frontal sobreposto pelo pós-orbital;
- 4 ou 5 dentes anteriores na fileira lateral do palatino alargados em relação aos demais;
- Ramo quadrado do pterigoide curto, não se estendendo até o nível dos tubérculos esfenoccipitais;
- Ausência de contato entre pós-orbital e parietal (convergência com Younginiformes);
- Dentário se estendendo posteriormente até mais da metade da distância entre o processo coronoide e o côndilo articular;
- Esplênial ausente;
- Côndilo articular da mandíbula tão longo quanto largo, com uma pronunciada crista ântero-posterior presente;
- Lacrimal pequeno ou ausente.

4.1.1. O registro fóssil dos Rhynchocephalia

A amplitude estratigráfica de Rhynchocephalia vai do Triássico Superior até a atualidade (APESTEGUÍA *et al.*, 2012; EVANS *et al.*, 2001; RAUHOUT *et al.*, 2012; JONES *et al.*, 2013), porém nos dias de hoje o grupo é representado apenas pelo gênero *Sphenodon*, integrado por duas espécies *S. punctatus* e *S. guntheri*, que estão restritas a algumas ilhas da Nova Zelândia (DAUGHERTY *et al.*, 1990 *apud*: EVANS *et al.*, 2001; JONES, 2008). O registro mais antigo conhecido são as “Vellberg jaws” da Formação Erfurt, datada em 239-249 Ma (Ladiniano), no Sul da Alemanha. Este material foi referido ao gênero *Diphydontosaurus* (JONES *et al.*, 2013).

O registro fóssil de Rhynchocephalia conta com mais de 40 táxons. Foram os

componentes mais abundantes das faunas de microvertebrados durante o Triássico e o Jurássico (EVANS; JONES, 2010; RAUHUT, 2012), formando um grupo cosmopolita e bem diversificado (EVANS *et al.*, 2001; EVANS; JONES, 2010). As formas do Triássico eram pequenas (15-35 cm de comprimento) e com dentição acrodonte e, outras, com dentição pleurodonte; já para o Jurássico e Cretáceo incluíam pequenos animais terrestres até formas marinhas de 1,5 metros de comprimento (POUGH; HEISER, McFARLAND, 1999). Também os diferentes grupos apresentavam distintos tipos de alimentação, desde insetívoros até herbívoros (JONES 2008; POUGH; HEISER, McFARLAND, 1999; EVANS; JONES, 2010; BENTON, 2005).

Mais ao final do Cretáceo os rincocéfálios declinaram e é muito provável que isso se deva à diversificação e radiação dos pequenos mamíferos e pequenos Squamata (APESTEGUÍA *et al.*, 2012). Além disso, no Jurássico/Cretáceo quando os restos de squamatas passam a ser mais comuns, os dos rincocéfálios são raros ou ausentes. É difícil saber se esta relação é só um tendenciamento tafonômico ou pode estar indicando uma ecologia diferencial entre os dois grupos (EVANS; JONES, 2010), que conferiu maior sucesso adaptativo aos squamata. Na tabela 2 estão listados os taxa de rincocéfálios mesozoicos.

O registro sul-americano dos rincocéfálios no mesozoico vai do Noriano até o Cretáceo, sendo bem mais abundante no Cretáceo. Os dois registros mais antigos correspondem a: (1) *Clevosaurus brasiliensis* Bonaparte e Sues 2006, que provem do topo da Sequencia Santa Maria 2 de Zeffass *et al.* (2003) (ver item 2. Área de estudo), de idade Noriana e pertencente a Zona de Assembleia de *Riograndia*; (2) *Sphenotitan leyesi* Martínez, Apaldetti, Colmbi, Pradeiro, Fernandez, Malnis, Correa, Abelin, Alcober, 2012, procedente da Formação Quebrada del Barro no Noroeste da Argentina, também de idade Noriana. É importante notar que os dois gêneros sul-americanos de rincocéfálios triássicos são considerados formas derivadas. Até pouco tempo atrás havia um hiato de aproximadamente 100 Ma, entre o registro mais antigo da América do Sul -, *C. brasiliensis* - e os registros conhecidos do Cretáceo, até que no ano de 2012, foi achado um novo esfenodontídeo *Sphenocondor gracilis* Apesteguía, Gómez, Rougier, 2012 -, do Jurássico Médio da localidade Queso Rallado, na província de Chubut, Argentina.

A maior parte do registro fóssil dos rincocéfálios está composta por mandíbulas (completas e fragmentos delas), assim como crânios, mas em menor quantidade

(REYNOSO, 2003). Existem muitos gêneros descritos com base só em mandíbulas (FRASER, 1988), sendo a morfologia dentária um dos critérios principais de classificação sistemática. Entretanto, é importante mencionar que a dentição é intimamente relacionada com o hábitat e hábitos alimentares (FRASER, 1988), e o desgaste dos dentes pode ser um proxy do estágio ontogenético. A maioria do material fóssil pertence a organismos adultos, e há somente alguns juvenis representados por mandíbulas (REYNOSO, 2003).

4.2. *Clevosaurus* spp.

Clevosaurus Swinton, 1939, foi um gênero cosmopolita do Triássico Superior até o Jurássico Inferior (JONES, 2006a), foi descrito por Swinton (1939) com base em fragmentos de mandíbulas, vértebras, ossos dos membros e ossos das cinturas, achados por F.G. Hudson em depósitos de Cromhall Quarry, no sul de Gloucestershire, Inglaterra (FRASER, 1988). Este gênero está reportado para o Triássico da Inglaterra, Bélgica, Brasil, Estados Unidos, e para o Jurássico Inferior está reportado na África do Sul, China, e País de Gales (SÄILÄ, 2005). Existem até agora pelo menos sete espécies: *Clevosaurus hudsoni* Swinton, 1939 (espécie tipo); *C. minor*, Fraser 1988; *C. latidens* Fraser, 1993 (táxon que na análise filogenética de Martínez et al, 2013 cai dentro dos Opisthodontia); *C. wangi*, Wu 1994; *C. mcgilli* Wu, 1994; *C. petiuls* (*Dianosaurus petilus* Young, 1982); *C. brasiliensis* Bonaparte e Sues, 2006. Segundo Jones (2006a) os táxons chineses poderiam estar representando um só táxon, já que as potenciais autapomorfias são muito ambíguas, além do que o material está muito fragmentado. O autor propõe que o *C. wangi* é um táxon em sinonímia com *C. petilus*, representando uma forma juvenil.

Tabela 2.				
Idade	Gênero	Autor	Localidade	País
CRETÁCEO				
Campaniano	<i>Kawasphenodon spectatus</i>	Apesteguía, 2005	Fm. Los Alamitos	Río Negro, Argentina
Campaniano	<i>Lamarquesaurus cabazai</i>	Apesteguía & Rougier, 2007	Fm. Allen	Río Negro, Argentina
Cenomaniano-Turoniano	<i>Priosphenodon avelasi</i>	Apesteguía & Novas, 2003	Fm. Candeleros	Río Negro, Argentina
Cenomaniano	<i>Kaikaifilusa calvoi</i>	Simon & Kellner 2005	Fm. Candeleros	Neuquén, Argentina
Albiano	<i>Pamizinsaurus tlayuensis</i>	Reynoso 1997	Mb médio da Fm. Tlayua	Puebla, México.
Albiano	<i>Ankylophenodon pachyostosis</i>	Reynoso, 2000	Mb. médio da Fm. Tlayua	Puebla, México.
Barremiano-Aptiano	<i>Toxolophosaurus claudi</i>	Olson, 1960	Fm. Kootenai	Montana, EUA
Berriasiano	<i>Tingitana anoualae</i>	Evans & Sigogneau-Russel 1997	Fm Ksar Metlili	Marrocos
JURÁSSICO				
Tithoniano	<i>Pleurosaurus goldfussi</i>	Meyer 1831	Fm. Solnhofen	Bavária, Alemanha
Tithoniano	<i>Homoosaurus maximiliani</i>	Meyer 1845	Fm. Solnhofen	Bavária, Alemanha
Tithoniano	<i>Kallimodon pulchellus</i>	Zittel 1887	Fm. Solnhofen	Bavária, Alemanha
Tithoniano	<i>Pleurosaurus ginsburgi</i>	Fabre 1974	Fm. Canjuers	França
Tithoniano	<i>Oenosaurus muelheimensis</i>	Rauhut <i>et al.</i> 2012	Fm. Mömsheim	Bavária central, Alemanha
Kimmeridgiano	<i>Sapheosaurus thiollierei</i>	Meyer 1850	Fm. Cerin	França
Kimmeridgiano	<i>Opisthias rarus</i>	Gilmore 1909	Fm. Morrison	EUA
Kimmeridgiano	<i>Theretairus antiquus</i>	Simpson 1926	Fm. Morrison	EUA
Kimmeridgiano	<i>Eilenodon robustus</i>	Rasmussen & Callison 1981	Fm. Morrison	EUA
Calloviano-Oxfordiano?	<i>Sphenocondor gracilis</i>	Apesteguía <i>et al.</i> 2012	Mb inferior da Fm Asfalto	Provincia Chubut, Argentina
Toarciano	<i>Palaeopleurosaurus posidoniae</i>	Carroll 1985	Fm. Posidonia Shale	Holzmaden, Alemanha
Toarciano	<i>Godavarisaurus lateffi</i>	Evans, Prasad & Manhas 2001	Fm. Kota	Índia
Toarciano	<i>Rebbanasaurus jaini</i>	Evans, Prasad & Manhas 2001	Fm. Kota	Índia
Toarciano-Pliensbachiano	<i>Cynosphenodon huizachalensis</i>	Reynoso 1996	Fm. La Boca	Tamaupilas, México
Toarciano-Pliensbachiano	<i>Zapatadon ejidoensis</i>	Reynoso & Clark 1998	Fm. La Boca	Tamaupilas, México
Toarciano-Pliensbachiano	<i>Sphenovipera jimmysjoyi</i>	Reynoso 2005	Fm. La Boca	Tamaupilas, México
Sinemuriano	<i>"Clevosaurus wangi"</i> *	Wu, 1994	Base da Fm. Lufeng	Provincia Yunnan, China
Sinemuriano	<i>Clevosaurus mcgilli</i> *	Wu, 1994	Base da Fm. Lufeng	Provincia Yunnan, China
Hettangiano?	<i>Clevosaurus petilus</i> *	Young 1982; Wu, 1994	Base da Fm. Lufeng	Provincia Yunnan, China
Hettangiano	<i>Clevosaurus bairdi</i>	Sues, Shubin & Olsen. 1994	Fm. McCoy Brook	Nova Escócia, Canadá
?Hettangiano	<i>Gephyrosaurus b ridensis</i>	Evans 1980	Pant quarry	South Glamorgan, País de Gales
?Hettangiano	<i>Clevosaurus convallis</i>	Säilä, 2005	Pant quarry	South Glamorgan, País de Gales
?	<i>Clevosaurus sp</i>	Sues and Reisz, 1995	Fm. Elliot ou Fm. Clarens	África do sul
TRIÁSSICO				
Rhetiano	<i>Diphydontosaurus avonis</i>	Whiteside, 1986	Tytherington quarry	South Gloucestershire, Inglaterra
Noriano-Rhetiano	<i>Planocephalosaurus robinsonae</i>	Fraser, 1982	Cromhall quarry	South Gloucestershire, Inglaterra
Noriano-Rhetiano	<i>Whitakersaurus bermani</i>	Heckert, Lucas, Rinehart & Hunt, 2008	Fm. Rock Point	Novo México, EUA
Noriano	<i>Clevosaurus brasiliensis</i>	Bonaparte & Sues, 2006	SuperSeq. Sta Maria 2	Rio Grande do Sul, Brasil
Noriano	<i>Sphenotitan leyesi</i>	Martínez <i>et al.</i> , 2013	Fm. Quebrada del Barro	Provincia de San Juan, Argentina
Carniano-Rhetiano	<i>Clevosaurus hudsoni</i>	Swinton, 1939	Cromhall quarry	South Gloucestershire, Inglaterra
Carniano-Rhetiano	<i>Sigala sigmala</i>	Fraser, 1986	Cromhall quarry	South Gloucestershire, Inglaterra
Carniano-Rhetiano	<i>Pelecymala robustus</i>	Fraser, 1986	Cromhall quarry	South Gloucestershire, Inglaterra
Carniano-Rhetiano	<i>Clevosaurus minor</i>	Fraser, 1988	Cromhall quarry	South Gloucestershire, Inglaterra
Carniano-Noriano	<i>Clevosaurus latidens?</i> **	Fraser, 1986	Cromhall quarry	South Gloucestershire, Inglaterra
Carniano-Noriano	<i>Polysphenodon</i> sp.	Jaekel, 1911	Fm. Keuper	Hannover, Alemanha
Carniano	<i>Brachyrhinodon taylori</i>	Huene, 1910	Fm. Lossiemouth	Escócia
Carniano	<i>Paleollanosaurus fraseri</i>	Heckert, 2004	Fm. Tecovas	Texas, EUA
Landiniano	<i>"Vellberg jaws"</i>	Jones <i>et al.</i> , 2013	Fm. Erfurt	Sul da Alemanha

Tabela 2. Lista dos Rhynchocephalia mesozoicos. Modificado de Arantes (2011).* Gêneros em sinonímia segundo Jones (2006a). ** espécie que não faz mais parte do grupo Clevosaurs equivalente a Clevosauridae de Bonaparte e Sues (2006).

Os primeiros registros de rincocéfálios no Brasil foram reportados por Ferigolo (2000), com base no crânio MCN-PV2852. Ele propôs que o material poderia ser um gênero diferente de *Clevosaurus*, pela posição da fenestra interpterigoide e evidência de mastigação propalinal (ausente no gênero *Clevosaurus*).

Em 2006, Bonaparte e Sues, fizeram uma descrição formal dos rincocefálios brasileiros com base nos exemplares UFRGS-PV-0748-T (sincrânio de um indivíduo adulto; holótipo), e UFRGS-PV-0613-T (sincrânio de um indivíduo juvenil), criando assim a nova espécie: *C. brasiliensis*. Neste trabalho, os autores comentam sobre o espécime MCN-PV2852, considerando-o como *Clevosaurus brasiliensis*, e apresentando mastigação ortal (BONAPARTE: SUES, 2006).

Bonaparte e Sues (2006), também formalizaram a família Clevosauridae, a qual compreende o último ancestral comum com *Bachyrhinodon*, *Polysphenodon* e *Clevosaurus* e todos seus descendentes. Esta seria o equivalente taxonômico formal do grupo informal Clevosaurs reconhecido nas análises filogenéticas de Wu (1999), Reynoso (1996), e, recentemente, Rauhut *et al.* (2012, ver material suplementar). Apesar da formalização da família Clevosauridae, esta praticamente não é citada após 2006, com a maioria dos autores preferindo utilizar o grupo Clevosaurs.

Arantes *et al.* (2010), descreveu material pós-cranial de *C. brasiliensis*. E mais tarde em sua dissertação de mestrado, Arantes (2011), descreveu sete novos exemplares, em sua maioria crânios e sincrânios, além de realizar uma análise cladística, para determinar a posição filogenética de *C. brasiliensis*, com base nos caracteres propostos por Apesteguía e Novas (2003), onde estes condensam grande parte dos caracteres codificados por Wu (1994) e Reynoso (1996).

Arantes (2011) incluiu as espécies de *Clevosaurus*: *C. hudsoni*, *C. petilus*, *C. bairdi*, *C. macgilli*, *C. brasiliensis* e codificou os caracteres de *C. Brasiliensis* a partir dos exemplares descritos por Ferigolo (2000), Bonaparte e Sues (2006), assim como os exemplares presentes em seu trabalho (UFRGS-PV-0735-T; UFRGS-PV-0753-T; UFRGS-PV-0972-T; UFRGS-PV-0974-T; UFRGS-PV-1152-T; UFRGS-PV-1153 -T e UFRGS-PV-0972-T). Os resultados de Arantes (2011) confirmam a monofilia de Clevosauridae incluindo os gêneros *Polysphenodon*, *Bachyrhinodon* e *Clevosaurus*. Dentro de Clevosauridae *C. brasiliensis* ficou como grupo irmão de *C. macgilli*, e, por sua vez, estes

dois táxons foram agrupados com *C. bardi*, enquanto *C. hudsoni* e *C. petilus* formam outro grupo (Fig.8).

Depois de um levantamento revisando na literatura os diferentes caracteres diagnósticos do gênero *Clevosaurus*, segundo Wu, (1999), Salla, (2005), Fraser (1988), Fraser e Walkeden, (1983), Robinson (1973) Jones (2006a), Jones (2009), Apesteguía e Novas (2003), são listados abaixo os mais usados para a diagnose do gênero (alguns também presentes em outros Rhynchocephalia): processo lateral da pré-maxila expandido dorsalmente, podendo excluir a maxila da borda da narina externa (este é um caráter diagnóstico importante em *Clevosaurs*, mas não é exclusivo do grupo); o processo pré-maxilar da maxila muito curto ou ausente; focinho curto ou quase ausente; amplo contato entre o maxilar e o jugal; presença dos ossos supratemporais; barra temporal inferior completa (embora muitas vezes isso seja apenas inferido); porção orbital relativamente ampla; poucos dentes marginais (<5), sub-cônicos e cônicos, em forma de lâmina; número reduzido de dentes no palato; duas fileiras de dentes nos pterigoides; notáveis flanges nos dentes.

Clevosaurus brasiliensis segundo a diagnose de Bonaparte e Sues (2006): distingue-se das outras espécies referidas a *Clevosaurus*, pela seguinte combinação de estados de caráter: região anterorbital muito curta, compreendendo cerca de 20% do comprimento total do crânio; pterigóide com duas fileiras longitudinais de dentes, e três ou quatro dentes adicionais na região lateral e posterior da fileira dos dentes longitudinais; na maxila das formas adultas apresenta dois dentes com flanges, seguidos por um ou dois dentes pequenos subcônicos. É importante observar que as proporções do crânio podem mudar durante o desenvolvimento ontogenético, assim como também mencionar que o holótipo é um exemplar com crânio e mandíbula em oclusão e, portanto, não é possível observar o número total de dentes presentes.

Até agora existem mais de 50 exemplares conferidos a *C. brasiliensis* depositados na coleção do Laboratório de Paleontologia de Vertebrados do IGEO/UFRGS, dentre os quais, só nove exemplares foram já descritos e identificados como *C. brasiliensis*. A maior parte do material está representada por sincrânios, crânios e mandíbulas (completas e fragmentadas), sendo as mandíbulas os elementos mais abundantes, e o dentário o osso melhor preservado.

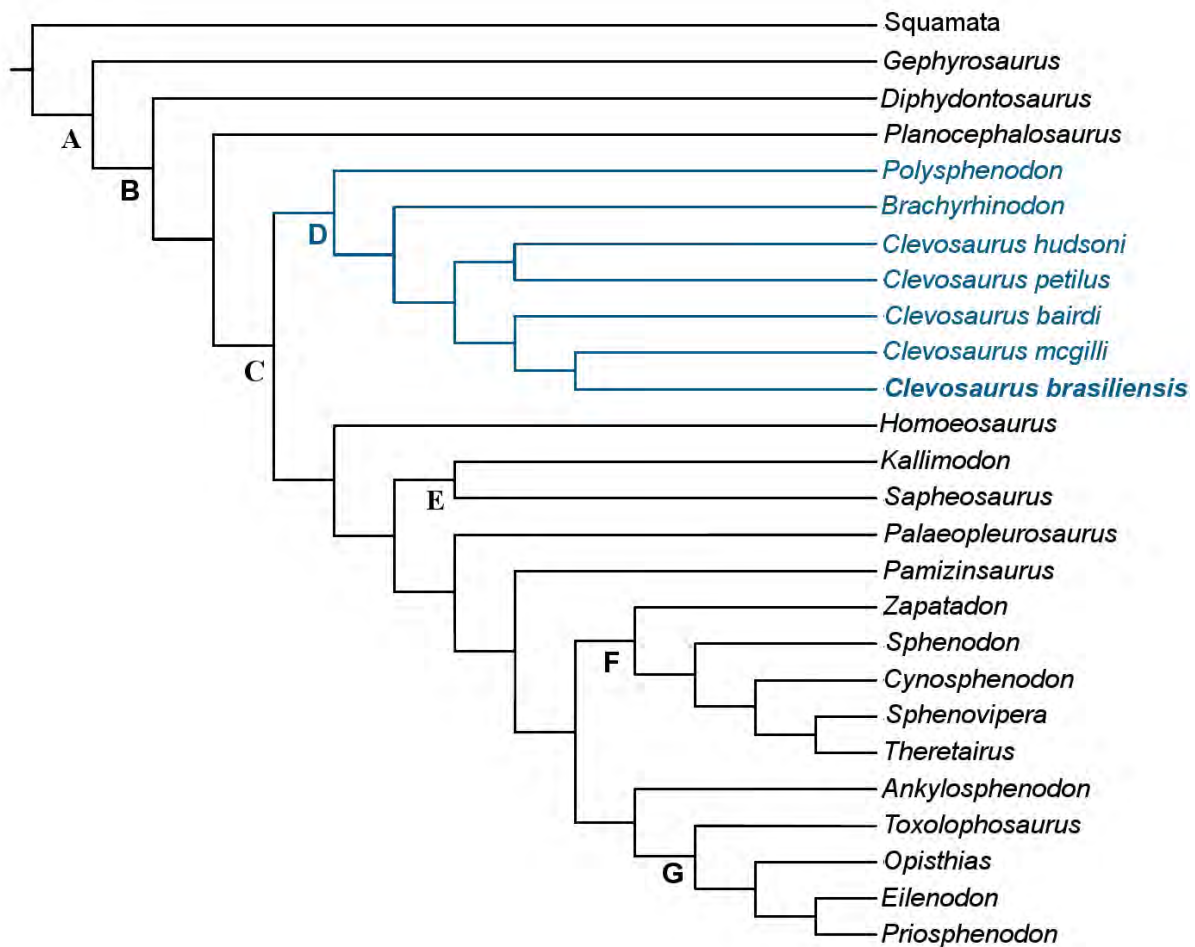


Figura 8. Cladograma mostrando as relações dentro de Rhynchocephalia (modificado de Arantes, 2011). A) Rhynchocephalia; B) Sphenodontia; C) Sphenodontidae; D) Clevosauridae; E) Sapheosauridae; F) Sphenodontinae; G) Opisthodontia

As mandíbulas da coleção mostram características que são compartilhadas com os espécimes-tipo do gênero *Clevosaurus* e que se encontram em *C. brasiliensis*. Estas são: implantação acrodonte; dentes adicionais na mandíbula, os quais vão decrescendo progressivamente até desaparecer; processo coronoide evidente (sendo a metade da altura da mandíbula); sínfise do dentário vertical sem projeção ventral e com um desenvolvimento dorsal moderado; processo posterior do dentário se expande até o nível da fossa glenóide; dentes cônicos e subcônicos (sendo esta única autapomorfia da espécie) (FRASER, 1988; APESTEGUÍA; NOVAS, 2003; BONAPARTE; SUES, 2006; ARANTES, 2011).

4.3. Ontogenia dos Rhynchocephalia

O desenvolvimento ontogenético em *Sphenodon* encontra-se bem documentado já que tem sido feitos vários estudos como são os de Dendy (1899), Harrison (1901), Howes & Swinnerton (1901) e Robinson (1976). No entanto, o material que foi usado nestes estudos não foi separado por gênero (sexado). Já em táxons fósseis de rincocéfalios, existem poucos trabalhos que falam brevemente sobre a ontogenia, como são os de Hoffstter (1953), Fraser (1986,1988), Renesto (1955), Reynoso, (1997) (*apud* REYNOSO, 2003), Apesteguía *et al.*, (2012) e Rauhut *et al.* (2012). Entretanto, o único trabalho cujo foco principal foi a desenvolvimento ontogenético em um táxon fóssil foi o de Reynoso, (2003). Neste estudo os padrões de crescimento e a variação ontogenética das mandíbulas e dentes de *Cynosphenodon huizachalensis* foram descritos.

A seguir será descrito brevemente o que é conhecido da ontogenia de *Sphenodon*, com ênfase na dentição, *Cynosphenodon huizachalensis*, e, posteriormente alguns comentários sobre a ontogenia de *Clevosaurus* são apresentados.

4.3.1. Ontogenia de *Sphenodon*

Em particular pelos objetivos do presente trabalho, só se vai descrever a regionalização dos dentes no dentário e na maxila de *Sphenodon*. A seguinte descrição foi resumida do trabalho de Robinson, 1976 (Fig. 9):

Em geral quando o organismo eclode, as mandíbulas já possuem um determinado número de dentes. Pouco tempo depois da eclosão a porção anterior da dentição de eclosão (*hatchling teeth*) é substituída pelos dentes de sucessão (*successional teeth*). Assim, nas maxilas mandíbulas dos indivíduos maduros são reconhecidas estas duas regiões na porção anterior.

Além da dentição de sucessão, localizada na porção mais anterior, que é seguida pela remanescente dentição de eclosão, ao longo do crescimento, são adicionados novos dentes, um a um, na parte posterior da maxila e da mandíbula. Estes dentes são conhecidos como dentes adicionais (*additional teeth*). Com isso, em geral são reconhecidas três regiões de dentição nos indivíduos adultos: sucessão, eclosão e

adicional (Fig. 9).

A dentição de eclosão (Fig. 9B) corresponde a dentes cônicos, ligeiramente comprimidos, com uma base relativamente ampla e com alternância de tamanho, de pequenos a muito pequenos. Ao longo do desenvolvimento, estes dentes vão sofrendo desgaste até ficarem somente como remanescentes nas formas maduras.

A dentição de sucessão (Fig.9B) caracteriza-se por dentes cônicos, ligeiramente comprimidos, com uma base relativamente ampla; os dentes de sucessão diferem dos dentes de eclosão pelo tamanho, além de não apresentarem alternância de tamanho, e exibirem pouco grau de desgaste. Na maxila de indivíduos adultos ocorrem entre dois e quatro dentes de sucessão moderadamente grandes, seguidos por um dente bem maior, caniniforme; a posição destes dentes é mais dorsal que os dentes remanescentes de eclosão. O dentário porta só um dente com um grande flange, e sua posição é mais ventral que a dos dentes remanescentes de eclosão. A aposição resultante dos dentes tanto na maxila como no dentário é devida à erosão durante a substituição.

Na dentição adicional da maxila (Fig. 9B), geralmente os dentes adicionais mais anteriores têm alternância de tamanho (grandes e pequenos), e são seguidos por dentes que, em geral, não exibem esta alternância. Os dentes adicionais maiores usualmente estão localizados na porção central desta região, e os menores, geralmente encontram-se na região mais posterior. Estes dentes caracterizam-se por apresentar um flange bem desenvolvido, o qual se encontra em direção póstero-lingual; os dentes ficam imbricados entre si.

Na dentição adicional do dentário (Fig.9A), estes dentes geralmente tem um tamanho uniforme, com o ápice da coroa ligeiramente inclinado anteriormente. A superfície anterior dos dentes é ligeiramente côncava, e uma espécie de *shouldering* é desenvolvida anterior e posteriormente.

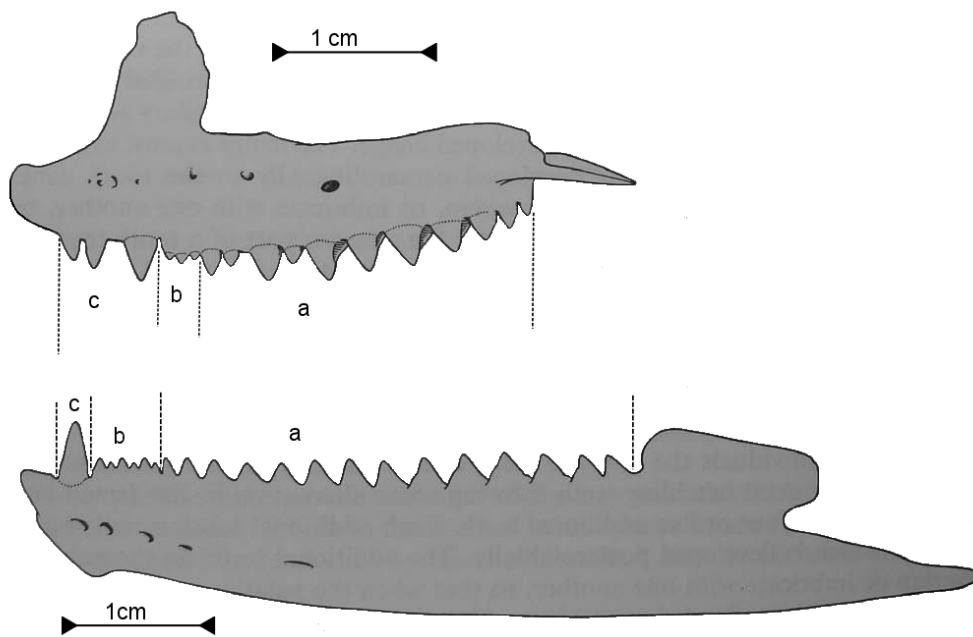


Figura 9. Regionalização da dentição em *Sphenodon* (modificado de Robinson, 1976). a, dentes adicionais (*additional teeth*); b, dentes remanescentes de eclosão (*hatchling teeth*); c, dentes de sucessão (*sucessional teeth*).

Em *Sphenodon* são conhecidos diversos estágios ontogenéticos, que vão desde etapas iniciais do desenvolvimento embrionário até o organismo adulto. Geralmente as etapas embrionárias estão representadas por letras (C-S, sendo as primeiras letras as etapas iniciais; e Q, R, S, os estágios mais avançados do embrião) (DENDY, 1899; Howes: SWIMERTON, 1901; ROBINSON, 1976; REYNOSO, 2003). Posteriormente com a letra T são representados os organismos neonatos até os jovens. Assim, T corresponde aos indivíduos com poucas semanas, e aproximadamente 19 mm de comprimento craniano; T2, a indivíduos de poucos meses, com aproximadamente 17.8 cm de comprimento total; T3 são os indivíduos com poucos meses e aproximadamente 21.2 cm de comprimento; e T4 representa o estágio subjuvenil, com aproximadamente 35 mm de comprimento de crânio (HARRISON, 1901; ROBINSON, 1976) modificado por REYNOSO, 2003). A partir do estágio T4 estariam os juvenis e subadultos, e depois os adultos maduros (Fig. 10)

A substituição dos dentes só ocorre em organismos juvenis, e é provável que esteja completa quando o crânio alcança entre os 35-40 mm. E é no estágio T4, que os dentes caniniformes aparecem, tanto na maxila como no dentário. Em geral existe pouco

aumento no comprimento do dentário, em direção anterior, a partir do último dente da dentição de eclosão. O aumento do dentário se dá, principalmente, na direção posterior; o crescimento pode continuar mesmo após a implantação do último dente da série adicional, produzindo uma região desdentada que vai do último dente adicional até a base do processo coronoide do dentário. Geralmente o ponto de referência usado para se descrever o crescimento o dentário é a partir do final da dentição de eclosão (ROBINSON, 1976) (Fig.10).

4.3.2. Ontogenia de *Cynosphenodon huizachalensis*

A regionalização no dentário de *Cynosphenodon huizachalensis*, forma do Jurássico do México, é a mesma apresentada por *Sphenodon*. Reynoso (2003) observou mudanças na mandíbula, identificando diferentes pontos de crescimento no dentário (Fig. 11). Estes pontos estão relacionados com a região da sínfise, o que ocasiona um crescimento diferencial da mandíbula, resultando na diminuição do ângulo da margem anterior da sínfise. Isso difere do padrão observado no desenvolvimento ontogenético da mandíbula de *Sphenodon* na qual o incremento de tamanho se dá somente em direção posterior. Este crescimento posterior também foi proposto por Reynoso (2003) para *C. huizachalensis*, mas só por meio de inferência, pois nos exemplares estudados (incompletos em sua porção posterior) não foi possível a observação deste processo. Inclusive, este é o primeiro ponto de crescimento proposto (ponto a da figura 11) por Reynoso (2003).

Os segundo e terceiro pontos de crescimento (pontos b e c da figura 11) encontram-se na região da sínfise, os quais se conectam através de uma linha diagonal que vai da base anterior do dente caniniforme até a para a parte posterior, da margem ventral da sínfise. Com o crescimento, o aumenta a distancia entre a sínfise e o dente caniniforme, pois os pontos b e c se deslocam anteriormente, permanecendo o dente na mesma posição.

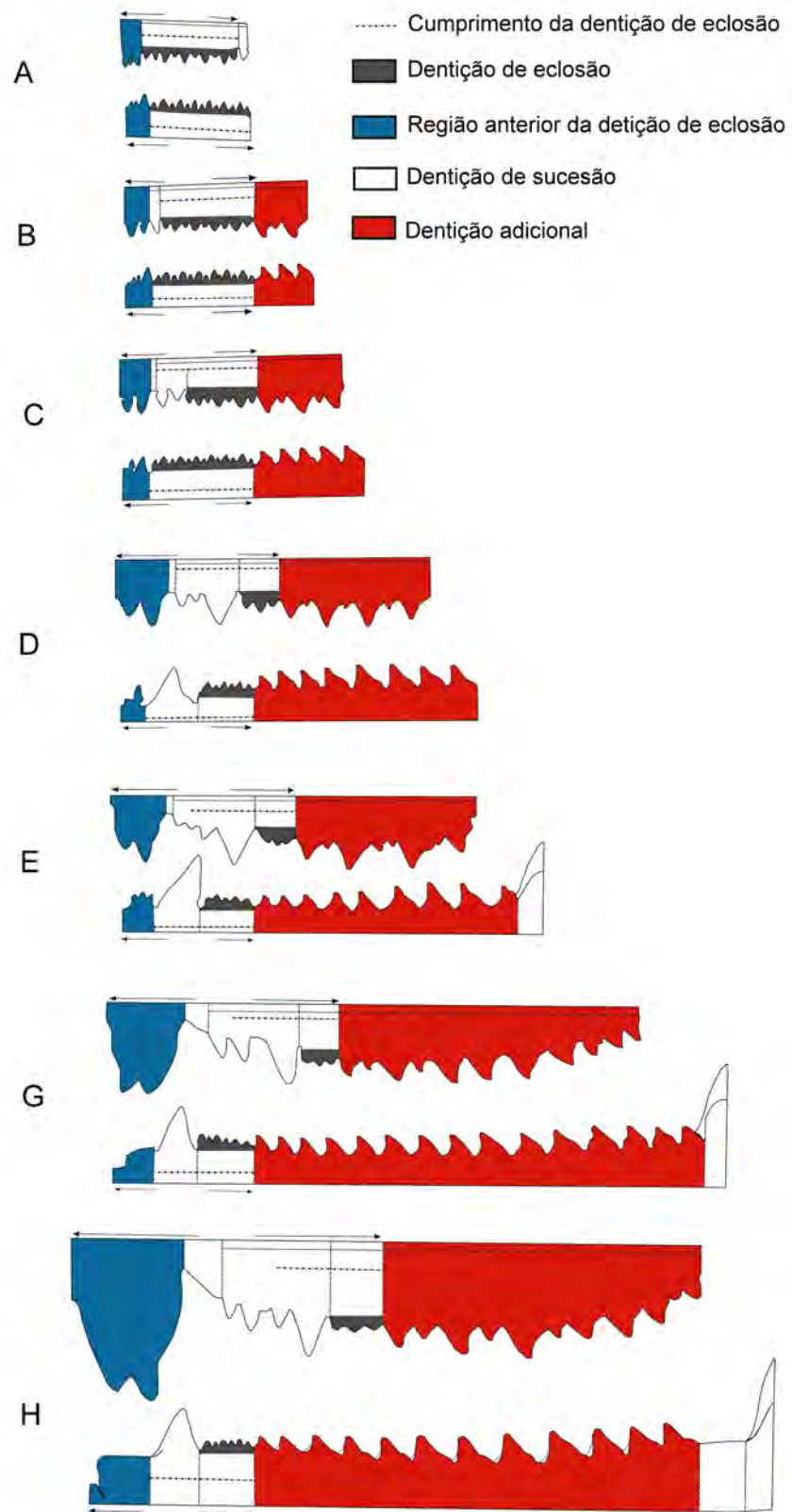


Figura 10. Esquema do desenvolvimento em *Sphenodon*. **A)** T1; **B)** T2; **C)** T3; **D)** T4; **E)** Juvenil; **F)** Adulto; **H)** Adulto maduro (modificado de Robinson, 1976).

O quarto ponto de crescimento (ponto d da figura 11) está relacionado com a mudança do ângulo de inclinação da margem anterior da sínfise. Este diminui ao longo do desenvolvimento, indo de ligeiramente vertical (120°) no estágio S, passando por 125° nos estágios T3 e T4, até mais de 140° , em uma posição mais horizontal em adultos.

O quinto ponto de crescimento (ponto e da figura 11) está localizado entre a série de dentes adicionais e o dente caniniforme. Em geral este ponto está relacionado com a distância entre a sínfise e o ponto mais posterior de contato entre o canal de Meckel e o eixo ventral da mandíbula, que é mais curto em juvenis que em adultos. Assim como também está relacionado com a localização do primeiro dente adicional, que em juvenis se encontra em uma posição posterior ao ponto de flexão, e em adultos é anterior ao este ponto.

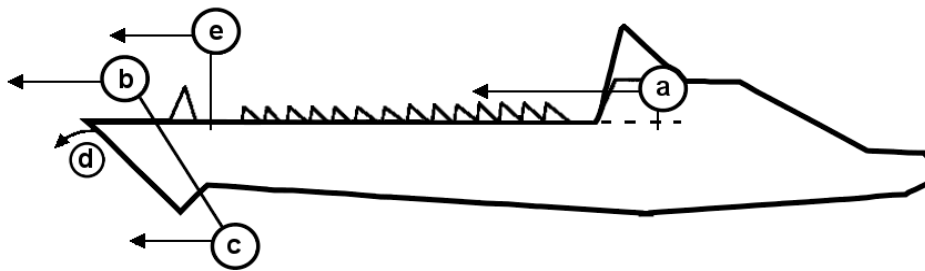


Figura 11. Pontos de crescimento em *Cynosphenodon huizachalensis* (retirado de Reynoso, 2006), explicação no texto.

4.3.3. Ontogenia de *Clevosaurus* spp.

Fraser (1988) conseguiu reconhecer em *Clevosaurus hudsoni* os três tipos de dentição descritos previamente para *Sphenodon*: dentes de sucessão, dentes de eclosão e dentes adicionais. Porém, em *C. covails* e em *C. brasiliensis*, unicamente identificou-se a dentição de eclosão e a adicional (SÄILÄ, 2005; BONAPARTE: SUES, 2006). Apesar de apresentar o mesmo tipo de series dentárias que *Sphenodon* sp. e *Cynosphenodon huizachalensis*, o gênero *Clevosaurus* não tem dentes caniniformes.

Os dentes de eclosão, da mesma forma que em *Sphenodon*, são cônicos e têm alternância de tamanho. Esta é a única série presente nos dentários dos indivíduos

recém-nascidos. Quando o organismo cresce esta dentição vai sendo desgastada e encoberta pelo crescimento do osso secundário (FRASER, 1988; SÄILÄ, 2005).

Durante o crescimento, os primeiros quatro ou cinco dentes de eclosão são substituídos pelos dentes de sucessão, que são bem maiores. No dentário, as bases destes dentes de sucessão estão mais ventralmente posicionadas em relação aos remanescentes dentes de eclosão (FRASER, 1988).

Os dentes adicionais na maxila dos espécimes adultos geralmente vão incrementando de tamanho em direção ântero-posterior. Sendo bem maior o último deles; este último dente adicional é seguido por um ou dois dentes cônicos bem pequenos (FRASER, 1988; SÄILÄ, 2005). Os dentes adicionais em *Clevosarus* são identificados pela presença de dois flanges, um se estendendo ântero-lateralmente, e outro, menor, mais posterior (FRASER, 1988). Os dentes adicionais estabelecem-se, um por um, depois da série remanescente dos dentes de eclosão (FRASER, 1988).

Os organismos mais velhos apresentam um maior desgaste dos dentes e um maior crescimento de osso secundário (FRASER, 1988). Esta tendência de crescimento de osso secundário cobrindo os dentes mais anteriores permite a manutenção de um eixo cortante (FRASER, 1988), tanto na maxila quanto no dentário.

Por último, é de interesse mencionar que Jones (2008) observou que as tendências evolutivas nos crânios de diferentes rincocéfalios são bem parecidas ao que acontece durante a ontogenia do *Sphenodon*, no qual o crânio tem um crescimento alométrico e isso, por sua vez é evidência da variação da dieta durante a ontogenia. Sabe-se que *Sphenodon* tem hábitos alimentares diferenciados entre os adultos e os jovens, assim como também entre os machos e as fêmeas. Geralmente os juvenis são insetívoros, e os adultos são, principalmente, carnívoros. Mas existem registros de que às vezes os adultos exploram itens vegetais. Também os machos, às vezes, caçam presas de maior tamanho comparado com as fêmeas (HERREL *et al.*, 2009; JONES *et al.*, 2009). Esta dieta diferencial entre os juvenis e os adultos tem sido proposta também para os rincocéfalios triássicos, onde os juvenis também seriam exclusivamente insetívoros (FRASER, 1988, WALKEDEN;FRASER 1986).

5. ANÁLISE MORFOGEOMÉTRICA.

5.1. Breve história da morfometria e comentários gerais.

Durante a história da humanidade a forma sempre foi objeto de fascinação. Por exemplo, na antiga Grécia, comparações das diversas formas de animais foram feitas pela escola pitagórica, no início do século V a.C. (BLACKITH, 1965 *apud*: REYMENT, 2010). No antigo Egito se tem evidência do uso de um sistema predominante, para definir as proporções do corpo humano nas representações que adornavam as sepulturas. Por exemplo, as proporções das extremidades dos membros eram determinadas por um número pré-estabelecido de quadrados ou parte desses quadrados (REYMENT, 2010).

Já no Renascimento, Leonardo da Vinci (1452-1519) e Albrecht Dürer (1471-1528) aprofundaram no estudo das proporções da figura humana (REYMENT, 2010). Sendo que Dürer têm recebido maior interesse pelos estudiosos da história da morfometria por seu trabalho *Vier Bücher von Menschlicher Proportion* de 1524, onde foi apresentada umas das primeiras tentativas de caracterização geométrica das diferenças entre as formas biológicas, definindo a forma humana e suas variações por meio de deformações sobre uma grade sobreposta (MONTEIRO; REIS, 1999; REYMENT, 2010). Uma ideia bem parecida foi desenvolvida por da Vinci, em sua conhecida figura humana (o Homem Vitruviano) representado dentro de um círculo e de um quadrado (REYMENT, 2010).

Segundo a Reyment (2010), as origens da análise quantitativa da forma encontram-se nos trabalhos dos primeiros “biometristas” Karl Person (1857-1936), Francis Galton (1822-1911) e W.F.R. Weldon (1860-1906). Galton, em 1888, introduziu o coeficiente de correlação e o aplicou-o dentro das medidas de variação morfológica em humanos; no ano de 1907 inventou um método para quantificar a forma facial, que, mais tarde, ficou conhecido como coordenadas *two-point shape* ou coordenadas de *Bookstein-shape* (MITTEROECKER; GUNZ, 2009). Por seu lado, Person (1901) desenvolveu um método de eixos principais, o qual forneceu sustentação matemática para o método de correlação de Galton (MONTEIRO; REIS, 1999; REYMENT, 2010). Charles Spearman (1863-1945), em 1904, na área da psicologia, foi quem desenvolveu um método para a medição da “inteligência geral”, o que levou ao desenvolvimento da análise fatorial; assim, Spearman é considerado como o pai da análise fatorial (MONTEIRO; REIS, 1999).

Mas o primeiro a desenvolver o estudo da forma como uma disciplina rigorosa quantitativa, fundando o campo da morfometria, foi D'Arcy W. Thompson (1860-1948). Sua *On Growth and Form*, de 1917, é um estudo formal da variação e mudança da forma biológica (ADAMS *et al.*, 2013; MONTEIRO; REIS, 1999); porém D'Arcy não teve sucesso na elaboração de um método estatístico (MONTEIRO; REIS, 1999).

Durante o século XX as análises morfométricas começaram a ser acompanhadas por análises de estatística univariada e multivariada (análises de componentes principais, de variáveis canônicas, função discriminante) aplicadas a um conjunto de variáveis quantitativas, como são as medidas de distâncias lineares, razões e ângulos, o que é conhecido atualmente como Morfometria Tradicional ou Biometria (*sensu*: Blackith e Reyment 1971; Marcus, 1990; Reyment 1991; Rohlf e Marcus 1993; Reyment 1996; Adams *et al.*, 2004 Reyment 1996). A biometria teve forte avanço nos anos 1930's (ADAMS *et al.*, 2013; TORO *et al.*, 2010), com os estudos de R.A Fisher, quem criou um método algébrico que passou ser utilizado em qualquer tipo de aplicação estatística (MONTEIRO; REIS,1999). Finalmente este tipo de análise se intensificou na metade do século XX, passando a ser chamada de Morfometria Multivariada (MITTEROECKER; GUNZ, 2009). De fato, foi ao final da década de 1950 que Robert E. Blackith cunhou a palavra Morfometria (dos vocábulos gregos: *metron* = medida e *morphe* = forma) para designar métodos que serviam para medir a distância de forma entre espécies e, a partir daí, construir fenogramas (MONTEIRO; REIS,1999; REYMENT, 2010).

Apesar dos avanços anteriormente descritos, os “morfometristas” ainda enfrentavam dois problemas: a dificuldade de compreensão da informação sobre a geometria na forma biológica, e a falta de um método que analisasse a forma independentemente do tamanho. Foram propostos vários métodos alternativos, mas nenhum conseguia resultados satisfatórios (MONTEIRO; REIS, 1999). Bookstein (1993) observou que havia certa confusão entre as diferentes propostas (de 1950's a 1980's), pois não existia um acordo sobre o que seria a análise mais apropriada, já que não se tinha uma teoria clara do que seriam os dados a serem utilizados (BOOKSTEIN, 1993).

Foi na década de 1980, quando já se contava com um arcabouço significativo dentro da matemática estatística, da biometria multivariada, da geometria não-euclidiana, assim como um avanço tecnológico na capacidade dos computadores para gerar gráficos (BOOKSTEIN,1996b) e analisar dados, que aconteceu uma “revolução” metodológica e

conceitual (ADAMS *et al.*, 2013; MITTEROECKER; GUNZ, 2009). Segundo Bookstein (1993,1996a) esta revolução se deu no período entre 1983 e 1989 e corresponderia ao que ele chamou de A Síntese Morfométrica (“*The Morphometric Synthesis*”), onde foram realizados trabalhos sobre as análises da localização dos Marcos Anatômicos como “dados brutos” (BOOKSTEIN, 1993) e, finalmente foi proposto um caminho radical para quantificar e analisar as formas e as estruturas anatômicas, possibilitando capturar a geometria das estruturas morfológicas de interesse e conservá-la através da análise. Esta nova aproximação é conhecida como Morfometria Geométrica (ADAMS *et al.*, 2013; MITTEROECKER; GUNZ, 2009).

O resultado foi uma mudança de paradigma, baseado nos marcos anatômicos, onde a Morfometria Geométrica forneceu uma técnica robusta na biologia quantitativa que auxilia o estudo da variação da forma e a identificação da causa dessa variação (ADAMS *et al.*, 2013).

Assim, a Morfometria Geométrica é a análise estatística da variação da forma e sua covariação com outras variáveis (BOOKSTEIN, 1991 *apud*: ADAMS *et al.*, 2013). Como comentado acima, os dados primeiros ou dados brutos, são os marcos anatômicos, porém eles não podem estar sujeitos a uma análise estatística antes da separação da informação da forma daquela do tamanho total e, também da informação dos “parâmetros perturbadores” (MITTEROECKER; GUNZ, 2009). Para isso é gerada uma série de transformações realizadas em diferentes etapas e em diferentes “espaços morfométricos”, com diferentes técnicas da geometria e da álgebra linear (TORO *et al.*, 2010). Como exemplo estão os espaços propostos por Goodall e Kendall, que trabalharam com a variação estatística da forma em espaço curvo Riemanniano, e por Bookstein que trabalhou em um espaço morfométrico linear tangente ao espaço de Kendall, na vizinhança da configuração média de marcos anatômicos (MONTEIRO; REIS, 1999).

Bookstein (1991, *apud*: MITTEROECKER; GUNZ, 2009) define os marcos anatômicos como os *loci* que têm nomes (“ponte do nariz”, “ponta do queixo”) bem como as coordenadas cartesianas. Os nomes pretendem indicar correspondência (homologia biológica) entre as formas (*forms*). Ou seja, os pontos dos marcos anatômicos, não só têm seus próprios locais, mas também têm o “mesmo” local em todas as outras formas da amostra e na média de todas as formas (MITTEROECKER; GUNZ, 2009). É de interesse mencionar que o método das coordenadas de forma proposto por Bookstein (1984) já

havia sido criado em 1908 por Sir Francis Galton para o reconhecimento e o envio de perfis de criminosos pelo telégrafo, mas não explorado em aplicações morfométricas (BOOKSTEIN, 1994 *apud*: MONTEIRO; REIS, 1999).

Outro novo método, que permitiu observar as decomposições das mudanças de forma em componentes localizados e globais, foi proposto no ano 1989 por Bookstein, e é uma análise de deformações baseada em uma função *spline* interpolante (*thin plate splines*) que proporciona a criação de um espaço de transformações baseado na geometria de uma configuração de marcos anatômicos (chamada de referência) (MONTEIRO; REIS, 1999).

Nos anos 1990, se começou a ter um melhor entendimento das propriedades estatísticas dos diversos espaços morfogeométricos (MONTEIRO; REIS, 1999), além do desenvolvimento dos semi-marcos anatômicos, os quais foram introduzidos pela primeira vez por Bookstein (1999), para expandir a estatística dos marcos anatômicos a curvas “suaves” e superfícies (MITTEROECKER; GUNZ, 2009). Assim, o final do século passado e o início do século XXI tem se configurado como o período da maturidade da morfometria geométrica, em parte pela consolidação da teoria estatística e algébrica, e, por outro lado, pelos avanços na tecnologia; por exemplo, agora se tem a capacidade de obter e processar imagens em três dimensões, também existem métodos estatísticos que permitem a busca de dados faltantes que, junto aos semi-marcos anatômicos, permitem reconstruções, análises de simetria, ou, ainda, conseguir visualizar alometria, entre outros novos métodos e técnicas que estão fortalecendo a morfometria geométrica.

Finalmente é importante mencionar que a partir do final da década de 1980 uma série de *workshops* em morfometria começou a ser promovida, o que levou os pesquisadores a ter acesso a tais análises. Os primeiros encontros foram organizados pela *National Science Foundation*, resultando na edição de diversas publicações, como o “livro azul” (Rohlf e Bookstein, 1990), resultado do primeiro *workshop*, na Universidade de Michigan em 1988. Neste, o próprio Rohlf que tinha interesse pelos métodos que começavam a ser desenvolvidos por Bookstein, começou a desenvolver programas para computadores que realizassem as análises; o segundo foi o “livro preto” (Marcus et al., 1993), resultado do *Workshop de Morfometria* de Stony Brook (Nova York) e Valsain (Espanha); o terceiro foi o “livro branco”, resultado do *workshop* de Il Ciocco (Italia). A partir deste evento os participantes começaram a aplicar as técnicas geométricas

(MONTEIRO; REIS, 1999), as quais foram difundidas na comunidade científica.

Atualmente, através da *Trans Mitting Science*, têm sido realizados cursos e *workshops* que vão desde a morfometria geométrica básica, até aqueles com tópicos mais específicos como são *Geometric Morphometrics and Phylogeny* ou *Studying Evolution with Geometric Morphometrics* (geralmente estes eventos são realizados na Espanha (para maiores informações se pode acessar: <http://www.transmittingscience.org/courses/gm/introduction-to-gm/>) só para mencionar alguns. Além disso, recentemente, em 2013, foi publicado um novo livro, o “livro amarelo”, que é um compêndio de artigos publicados em um volume especial do *Journal Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, v 24(1), intitulado *Virtual Morphology and Evolutionary Morphometrics in the new millenium* (Cardini e Loy, 2013).

Finalmente, existem diversos *softwares* de livre acesso como são os desenvolvidos por Rohlf, principalmente de sua serie *TPS*, que podem ser baixados de seu site <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>, além de se poder baixar outros *softwares* que não são de sua autoria. Também existe o *Morpho J*, desenvolvido por Klingenberg (http://www.flywings.org.uk/morphoj_page.htm), e, finalmente, os diversos pacotes de R (R-DEVELOPMENT-CORE-TEAM, 2013) como são o *Shapes* e o *Geomorph*, desenvolvidos por Dryden (2012) e Adams & Otárola-Castillo (2013), respectivamente; R e seus pacotes podem ser baixados do site <http://www.r-project.org/>. O livro *Morphometrics with R* da serie “Use R!” escrito por Julien Claude pode ser uma boa referência para iniciar-se na morfometria com R, mas não se encontra em livre acesso.

5.2. Teoria da forma.

Como já definido, a Morfometria Geométrica é a análise estatística da variação da forma e sua covariação com outras variáveis (BOOKSTEIN, 1991 *apud*: ADAMS *et al.*, 2013), onde uma das partes principais na análise é a separação da informação da forma da informação do tamanho total e a dos “parâmetros perturbadores”, como o são a posição e orientação dos espécimes no espaço digitalizado, o que não é relevante para a análise (MITTEROECKER; GUNZ, 2009).

Antes de iniciar a falar da teoria da forma é importante compreender dois

conceitos: 1) conceito de forma, e 2) o conceito de marco anatômico.

5.2.1. Forma

Em inglês existem duas palavras para designar forma: *shape* e *form*. Apesar de na linguagem comum estas duas palavras serem sinônimos, na morfometria geométrica têm diferentes significados. Infelizmente em português, assim como no espanhol, não se tem duas palavras para designar o conceito de “forma” e, por isso, às vezes se faz confusão com o termo “forma” dentro da morfometria geométrica.

Dentro da morfometria geométrica o conceito Forma (*shape*) é definido por Kendall (1977), como toda a informação geométrica que permanece depois de filtrar os efeitos da escala, orientação e posição dos objetos³ (*apud ZELDICH et al.*, 2004) (Fig. 12). Por outro lado, o conceito de Forma (*form*) são todas as propriedades geométricas de um objeto que não são influenciadas pela orientação e posição, mas sim pelo tamanho (MITTEROECKER; GUNZ, 2009).

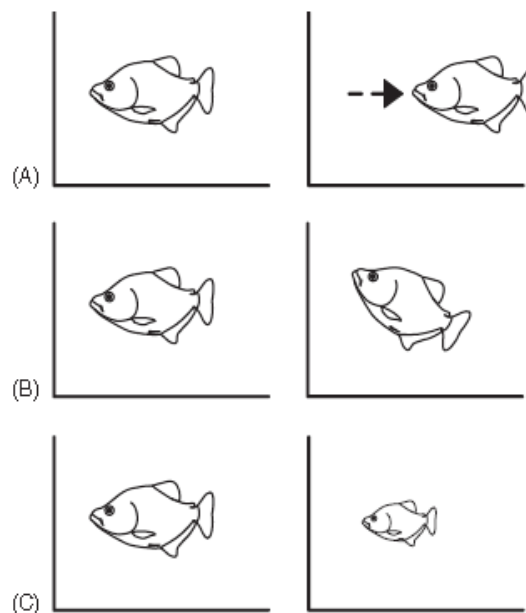


Figura 12. Operações que não alteram a Forma (*shape*). **A)** orientação; **B)** rotação; **C)** escalação. Tirado de Zelditch *et al.*, (2004).

³ "Shape is all the geometrical information that remains when location, scale and rotation effects are filtered out from an object." (KENDALL, 1977 *apud* ZELDICH *et al.*, 2004)

4.2.2. Marcos Anatômicos.

Os dados “crus” na morfometria geométrica são os marcos anatômicos. Um marco anatômico é um *loci* anatômico discreto o qual pode ser reconhecido facilmente em todos os objetos da amostra (ZELDICHT *et al.*, 2004). Um marco anatômico representa uma homologia no sentido biológico, e no sentido matemático. No caso da biologia, as estruturas homólogas são aquelas cujas semelhanças são o resultado de terem sido derivadas a partir de uma estrutura ancestral comum (GILBERT, 2003 *apud* Toro *et al.*, 2010). No caso da matemática, um ponto em uma forma corresponde a outro ponto em outra forma, e ambos podem ser submetidos a um conjunto de “funções homólogas”, e, assim, esta informação pode ser usada nas deformações matemáticas (ZELDICHT *et al.*, 2004).

Idealmente o marco anatômico tem que ser: (1) um loci anatômico homólogo, (2) não deve ser alterado topologicamente por outros marcos anatômicos; (3) deve prover uma cobertura adequada da forma, (4) deve ser passível de repetição, e (5) deve encontrar-se no mesmo plano que os demais (ZELDICHT *et al.*, 2004). Bookstein (1991) classificou em três tipos os marcos anatômicos (ZELDICHT *et al.*, 2004; Toro *et al.*, 2010; MONTEIRO; REIS, 1999) (Fig.13):

- Tipo 1. sua localização está definida por estruturas particulares próximas ao ponto. Correspondem aos pontos onde três estruturas se encontram. Como exemplos estão as suturas, ou os centros de pequenos forames. Este tipo de marco anatômico é considerado o ideal.
- Tipo 2. este tipo de marco anatômico corresponde ao ponto máximo de uma curvatura, ou algum ponto onde é aplicada alguma força biomecânica, tal como são as cúspides dos dentes, o final de um processo ósseo, ou vales de invaginações.
- Tipo 3. este marco anatômico está definido por distância entre estruturas. Como são diâmetros, comprimentos máximos, ou algum outro tipo de construção geométrica, como um ponto tangente a uma curva. Estes são os marcos mais deficientes quanto à homologia.

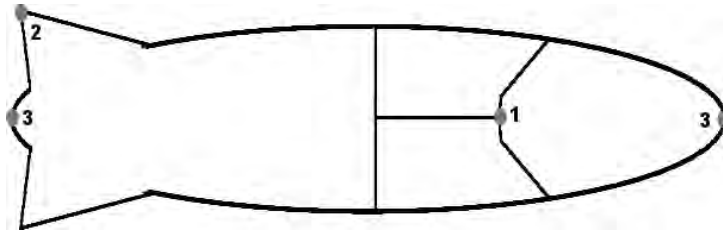


Figura 13. Tipos de marcos anatômicos em uma figura imaginária (modificado de Monteiro e Reis, 1999)

Além destes três tipos de marcos anatômicos existem os semi-marcos anatômicos, que, na atualidade, já possuem uma base teórica matemática forte e tecnológica que permite realizar as mesmas transformações matemáticas que se realiza com os marcos anatômicos. Estes semi-marcos anatômicos são definidos como os pontos localizados em uma curva. Eles permitem, além de reproduzir a forma de uma curva, obter a forma de uma superfície (Fig. 14) (GUNZ; MITTEROECKER, 2012).

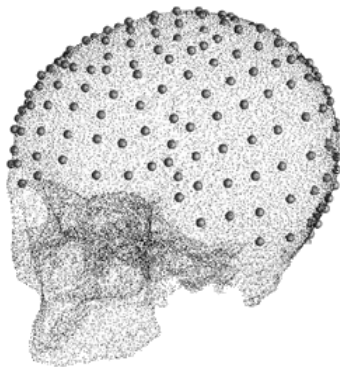


Figura 14. Semi-marcos anatômicos em um crânio humano (retirado de Adams *et al.*, 2013)

5.2.3. De Marcos Anatômicos a Matrizes.

Para entender que é o que acontece com os dados brutos, isto é, com os marcos anatômicos, é importante saber que é uma matriz em termos algébricos, assim como

algumas operações básicas com matrizes⁴.

Uma matriz $A_{m \times n}$ é um arranjo retangular de números (complexos ou reais), dispostos em m linhas, e n colunas:

$$A = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} & \cdots & a_{1j} & \cdots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} & \cdots & a_{2j} & \cdots & a_{2n} \\ \vdots & \vdots & & \vdots & & \vdots \\ a_{i1} & a_{i2} & & a_{ij} & & a_{in} \\ \vdots & \vdots & & \vdots & & \vdots \\ a_{m1} & a_{m2} & \cdots & a_{mj} & \cdots & a_{mn} \end{pmatrix}$$

Onde, A está determinado por $m \times n$; el vetor línea ($a_{i1} \ a_{i2} \ \dots \ a_{in}$), se chama línea i e o vetor columna ($a_{1j}, \ a_{2j} \ \dots \ a_{mj}$) é chamado de columna j . Assim o componente ij de A e denotado por a_{ij} e corresponde ao número localizado na línea i e na columna j de A . Geralmente as matrizes se denotam com letras maiúsculas (GROSSMAN, 2008)

Os dados brutos, quer dizer, os marcos anatômicos, podem expressar-se na forma de coordenadas cartesianas: (x, y) no caso de duas dimensões, ou (x, y, z) no caso de três dimensões. Assim, os marcos anatômicos, podem ser dispostos em uma matriz, onde m é o número de marcos anatômicos e n o número de dimensões. No caso da morfometria geométrica sempre se vai trabalhar com duas dimensões ($n=2$), quando os dados forem obtidos através de fotografias; ou com três dimensões ($n=3$), quando os dados forem obtidos através de imagens em 3D. Esta forma de expressar os marcos anatômicos de um objeto é conhecida como **configuração** (ZELDICHT *et al*, 2004; Toro *et al.*, 2010)

Para explicar melhor, vamos usar um triângulo⁵, já que geometricamente é a figura mais simples. Neste triângulo, serão marcados três marcos anatômicos (equivalente aos vértices). O triângulo X vai ser definido pelas seguintes coordenadas $(-1,-1)$, $(1,-1)$, $(0,1)$; assim, cada coordenada representará um marco anatômico em duas dimensões. O triângulo X e sua representação matricial seria o seguinte (Fig. 15):

4 Para isto recomenda-se consultar qualquer livro de álgebra linear, como Grossman (2008), Anton e Rorres (2001)

5 O exemplo do triângulo assim como as definições seguintes foram retiradas e modificadas de Zeldicht *et al.* (2004).

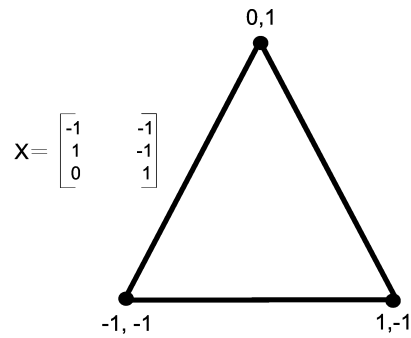


Figura 15. Triângulo X com sua respectiva configuração de matriz (modificado de Zelditch *et al.*, 2004).

A configuração do triângulo X (Fig.15), seria a matriz $X_{3 \times 2}$, cujas dimensões ocupadas no espaço seriam 3×2 (quer dizer, três marcos anatômicos em duas dimensões).

A posição da configuração é dada pelo **centroide**, o qual é um vetor de n dimensões, cujos componentes estão dados pela média das coordenadas $[x, y]$, quando $n=2$, e $[x,y,z]$ quando $n=3$ (ZELDITHC *et al.*, 2004). Em palavras mais simples o centroide não é outra coisa senão o centro geométrico (TORO *et al.*, 2010). Dado nosso triângulo X o centroide pode ser obtido da seguinte forma:

$$x_c = \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m x_i$$

$$y_c = \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m y_i$$

Assim, o centroide do triângulo X seria localizado em (0, -0,333) (Figura 16).

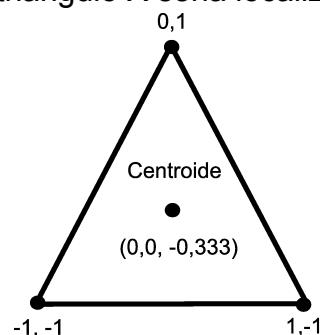


Figura 16. Triângulo X com centroide (modificado de Zelditch *et al.*, 2004).

Com o centroide obtido, uma configuração pode ser centrada. Diz-se que uma configuração de matriz está centrada quando a média de suas coordenadas é zero. Assim, para centrar uma matriz, se tem que subtrair o vetor centroide. No caso de uma matriz $X_{m \times 2}$, a cada x subtrair o valor do x_c , e a cada y subtrair o valor de y_c : e a matriz centrada (XC) será:

$$XC = \begin{bmatrix} (x_1 - x_c) & (y_1 - y_c) \\ (x_2 - x_c) & (y_2 - y_c) \\ \vdots & \vdots \\ (x_m - x_c) & (y_m - y_c) \end{bmatrix}$$

Assim, duas configurações que diferem só em sua posição do centroide, são na verdade idênticas em sua forma.

O **Tamanho do Centroide** vai ser igual ao tamanho matemático da configuração da matriz. Na morfometria geométrica o tamanho do centroide, vai ser o referente do tamanho, já que não existe uma correlação entre este tamanho e a forma (ZELDITCH *et al.*, 2004). O tamanho do centroide (CS) de uma configuração (X) pode-se calcular com a seguinte fórmula:

$$CS(X) = \sqrt{\sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n (X_{ij} - C_j)^2}$$

O tamanho do centroide é a raiz quadrada da soma dos quadrados das distâncias entre os marcos anatômicos e o centroide. Em nosso triângulo X, seria:

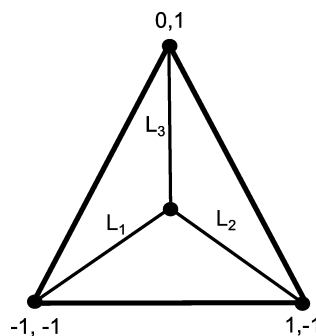


Figura 17. Tamanho do centroide (CS) do triângulo X. O CS foi igual a 2.16, e foi calculado assim:

$$(L_1^2 + L_2^2 + L_3^2)^{(1/2)}$$

Assim, duas configurações que diferem somente em seu tamanho de centroide, são na verdade idênticas em sua forma.

5.2.4. Espaços morfogeométricos.

A partir das configurações (marcos anatômicos expressos em forma matricial) e de seu centroide, é possível levar a cabo todas as análises necessárias para limpar os efeitos do tamanho, orientação e posição (TORO *et al.*, 2010; ZELDITCH *et al.*, 2004). Isso é desenvolvido em diferentes etapas e espaços geométricos, que não são outra coisa senão construções geométricas e algébricas. Assim, os espaços morfogeométricos são hiperesferas multidimensionais (TORO *et al.*, 2010). Como o triângulo é a figura geométrica mais simples, a teoria dos espaços morfogeométricos foi feita a partir deles, e, portanto, o espaço que o contém vai ser uma esfera. Com isso, temos os seguintes espaços:

Espaço de configuração. Este espaço está determinado por um set de todas as possíveis matrizes ($m \times n$) que descrevem todos os possíveis sets de marcos anatômicos; sua dimensão vai ser $m \times n$ (ZELDITCH *et al.*, 2004), e vai descrever o processo estocástico de mudança morfológica (TORO *et al.*, 2010). Para especificar a localização de qualquer forma no espaço é preciso especificar os componentes $m \times n$ do vetor (ou os elementos da matriz) (ZELDITCH *et al.*, 2004).

Segundo a lógica, as formas de maior semelhança biológica estarão localizadas em áreas comuns deste espaço, e Kendall (1977) especifica que dois dos três procedimentos para tirar os efeitos dos “parâmetros perturbadores”, são realizados neste espaço, que são a translação e a escala (TORO *et al.*, 2010).

Para realizar a translação de duas ou mais configurações se precisa centrar tais configurações levando os centroides de cada configuração a um ponto em comum. Posteriormente, ao obter o tamanho do centroide (CS), pode-se escalar e levar várias configurações a um tamanho comum. Depois de transladar e escalar se chega ao espaço de pré-forma (TORO *et al.*, 2010).

Espaço de pré-forma. Corresponde ao espaço resultante da escalação e da

translação das configurações. Para isto se tem que centrar os pontos dos centroides na origem (0,0), e cada ponto neste set tem que satisfazer a seguinte equação: $X^2+Y^2=1$. Este set de pontos corresponde a um círculo de raio 1, que está centrado na origem. Assim, também podemos extrapolar a uma configuração de um espaço tridimensional (x, y, z) onde a origem é (0,0,0) e a equação a satisfazer será: $X^2+Y^2+Z^2=1$. E vai corresponder a uma esfera de raio 1.

Ao escalar e centrar, o espaço de pré-forma vai perder algumas dimensões “matemáticas”. Uma dimensão será perdida ao escalar (ou seja, ao eliminar a dimensão tamanho do espaço de configuração). E ao centrar, duas dimensões serão perdidas em formas planas (2D), e três, em formas com volume (3D) (ZELDICHT *et al*, 2004; TORO *et al.*, 2010).

Neste espaço a única diferença entre as formas se dá pela rotação dos diferentes pontos, e, portanto neste espaço será realizada a rotação (ZELDICHT *et al*, 2004; TORO *et al.*, 2010). No espaço de pré-forma existe um elemento importante que é a **fibra**, e neste contexto, é definida como um arco circular que compreende o conjunto de todos os pontos no espaço, e pode ser obtido pela rotação da matriz da pré-forma (ZELDICHT *et al.*, 2004). Quer dizer, em cada fibra estão todas as rotações possíveis de uma mesma forma.

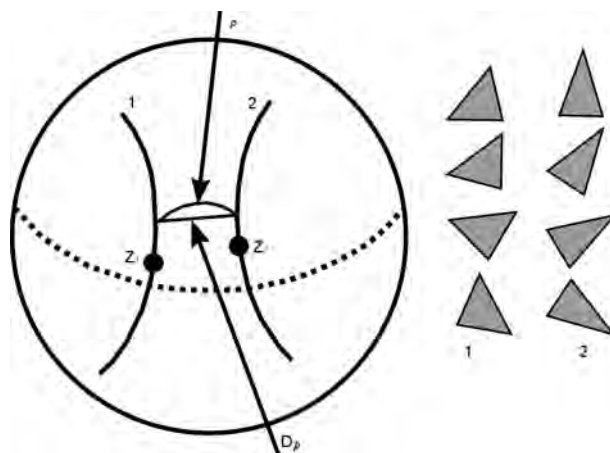


Figura 18. Espaço de pré-forma. Onde 1 e 2 representam as fibras (os triângulos fora da esfera, representam as diferentes formas que se encontram em cada fibra, as quais só diferem entre elas pela rotação). Z_1 e Z_2 são as matrizes escaladas e centradas. O arco ρ é a distância mais curta entre as fibras sobre a superfície da esfera, o comprimento do arco é a distância de Procrustes. O comprimento da corda D_p é a distância parcial de Procrustes. Modificado de Zeldtich *et al*, 2004.

Assim, na figura 18, estão representadas duas fibras (1 e 2), com duas matrizes Z_1 e Z_2 (que originalmente eram X_1 e X_2 , e agora estão escaladas e centradas no pré-espço de forma). Para rotar a forma, vai-se procurar o ponto onde a distância entre Z_1 e Z_2 seja menor. (ZELDICHT *et al*, 2004)

Nas hiperesferas, um arco (ρ) atravessa na superfície de uma fibra a outra, e uma corda (D_ρ) atravessa os mesmos pontos só que pelo interior (Figs. 18 e 19), se podem traçar vários arcos entre a fibra 1 e 2 até achar o arco com a distância mais curta entre as rotações de Z_1 e Z_2 a esta distancia se lhe conhece como **Distancia de Procrustes** que pode ser quantificada pela determinante do ângulo entre os raios que ligam o centro da hiperesfera ao ponto em que as fibras se aproximam mais estreitamente. O ângulo subtendido pelo arco é ρ ; e a distância da corda é D_ρ . O comprimento do arco é igual a ρ (em radianos) vezes o comprimento do raio. Como por definição o comprimento do raio está limitado a um, o comprimento do arco vai ser o valor do ângulo. Estes valores vão ir de zero até π ; e em π as figuras estão em lados opostos do espaço de pré-forma (ZELDICHT *et al*, 2004).

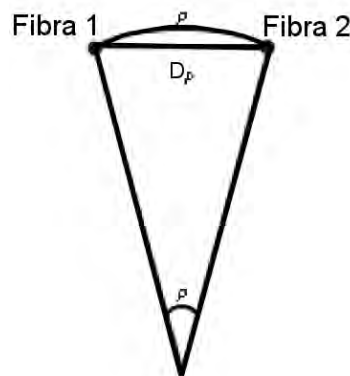


Figura 19. Distância de Procrustes (ρ) e a distância parcial de Procrustes (D_ρ)

Basicamente para rotar as configurações basta achar a distância de Procrustes, ou seja, achar o ponto onde todas as formas sejam mais próximas de uma forma de consenso ou média, liberando assim do último efeito perturbador que é a rotação. A rotação em figuras planas pode ser feita sobre um eixo, enquanto nas figuras com volume a rotação pode ser feita sobre três eixos, e ao rotar se gera o Espaço de Forma. Ao ser feita a rotação em formas com duas dimensões se vai perder uma dimensão matemática, enquanto que em três dimensões serão perdidas três (TORO *et al.*, 2010).

Por último é importante mencionar que a métrica dos espaços morfométricos é a métrica de Procrustes e seu determinador é a distancia de Procrustes, que captura a curvatura do espaço por decomposição vetorial. A métrica de Procrustes determina que o espaço de forma seja não-Euclidiano, e dentro do espaço de forma, a métrica de Procrustes também equivale a uma distância de corda (MONTEIRO: REIS, 1999; TORO *et al.*, 2010)

Espaço de Forma. Também conhecido como espaço de Kendall, e como já foi mencionado acima, é o resultado de escalar, orientar e rotar as configurações de matriz iniciais. Este espaço vai conter uma configuração por fibra (rotada a partir da configuração centrada de pré-forma). Por convenção é selecionada uma pré-forma para funcionar como configuração de referência; de qualquer outra configuração-alvo (*target*) vai ser selecionada sua rotação como aquele ponto em sua fibra mais próximo da configuração de referencia, o que significa diminuir a distância de Procrustes entre o alvo e a referência. Depois de fazer o anterior, se reduz cada fibra da pré-forma a um único ponto (a forma), por consequência, neste espaço a configuração só vai diferir na forma (*shape*). E é justamente esta superfície, onde as fibras estão na menor distância possível, que define a superfície do espaço de forma (MONTEIRO: REIS, 1999; TORO *et al.*, 2010; ZELDICHT *et al.*, 2004).

Neste espaço vão ter sido perdidas mais dimensões matemáticas. De forma geral pode-se escrever isto como:

$$\frac{N(N-1)}{2}$$

Onde N é o número de coordenadas dos marcos anatômicos. Para os marcos anatômicos de duas dimensões, o resultado da equação vai ser igual a um e, conseqüentemente, vão ter sido perdidas quatro dimensões de M (M marcos anatômicos vai ter $2M - 4$ dimensões: uma por escalar, duas por centrar, e uma por rotar). Em três dimensões vão sido perdidas 3 dimensões de N , e sete de M ($3M - 7$ dimensões: uma por escalar, três por centrar, e três por rotar)(ZELDICHT *et al.*, 2004; TORO *et al.*, 2010).

No espaço de forma, será levado a cabo um segundo tratamento. Já que este espaço é um espaço curvo, a saber, não-Euclidiano, e geralmente as análises estatísticas usadas foram desenvolvidas para espaços Euclidianos (lineares). Neste segundo

tratamento é preciso levar as configurações ao **Espaço Tangente**. Este é construído a partir de projeções das configurações que se encontram no espaço de forma (MONTEIRO: REIS, 1999; TORO *et al.*, 2010; ZELDICHT *et al.*, 2004).

As distâncias de Procrustes nos espaços anteriores são ainda distâncias parciais, e elas são grandes; no espaço de forma se procura a distância completa de Procrustes, e geralmente esta busca é feita através de funções trigonométricas (para maior informação ver ZELDICHT *et al.*, 2004), mas em palavras simples não é outra coisa senão um segundo “ajuste de tamanho”, ou seja, o tamanho não é eliminado completamente, sendo que o tamanho do centroide varia até que suas formas achem a menor distância (a distância completa de Procrustes) da forma de consenso neste espaço matemático. Isto é importante já que este tamanho de centroide é usado em análises posteriores, como no caso de análises alométricas (ZELDICHT *et al.*, 2004; TORO *et al.*, 2010; MITTEROECKER *et al.*, 2004; MITTEROECKER; GUNZ, 2009; ADAMS *et al* 2010)

Espaço Tangente. É o resultado da projeção estereográfica ou ortogonal do espaço de forma, para poder usar a estatística no espaço Euclidiano. A projeção do hemisfério produz distâncias no plano tangente, as quais estão menos perto da distância de Procrustes (comprimento do arco) e estão mais próximas da distância parcial de Procrustes (comprimento da corda). A projeção da esfera produz distâncias menos próximas das distâncias parciais de Procrustes e mais próximas da distância total de Procrustes. (ZELDICHT *et al.*, 2004). Já neste espaço é possível desenvolver as diferentes análises estatísticas como análises de componentes principais, análises de deformação relativa, entre outras (TORO *et al*, 2010).

5.3 Superposição.

A superposição, não é outra coisa senão a correspondência entre as configurações, e é denominada superposição porque as configurações de referências são colocadas em cima umas das outras (através das distintas operações que não alteram a forma como a translação, o escalamento, e a orientação), ou seja, a aplicação da teoria da forma sobre um conjunto de formas. Para isto existem vários métodos. O mais bem desenvolvido e o mais usado é o Método Generalizado dos Mínimos Quadrados (GLS,

pelas siglas em inglês *General Least Squares*), também conhecido como análise generalizada de Procrustes. Este nome é devido a um personagem da mitologia Grega, prendia suas vítimas em uma cama e ajustava seus corpos de acordo com o tamanho da cama, seja por estiramento ou por truncamento (TORO *et al.*, 2010; ZELDICHT *et al.*, 2004).

Qualquer método de superposição pode ser explicado pela seguinte equação: $X' = \rho XH + 1\tau$; onde X' é uma configuração de marcos resultante após a configuração inicial X (uma matriz $m \times n$) ser proporcionada por ρ (um escalar), rotacionada por H (uma matriz de rotação $n \times n$) e transladada por τ (um vetor de translação $1 \times n$) para superpor-se a uma configuração Y (outra matriz $m \times n$). (MONTEIRO; REIS, 1999)

Pelos objetivos do presente trabalho, só se fará uma menção ao método de análise generalizada de Procrustes, já que foi o usado no desenvolvimento do artigo. O ajuste dos quadrados mínimos vai transformar uma configuração de marcos, superpondo-a sobre uma configuração de referência de modo que a soma dos quadrados das distâncias entre os pontos correspondentes, em ambas configurações, seja a menor possível (MONTEIRO; REIS, 1999)

5.4. Obtenção dos dados.

Depois de se ter noção dos diferentes marcos anatômicos e de suas características, o próximo passo para obtenção dos dados, é a aquisição das imagens, a qual pode ser feita com máquinas fotográficas no caso de se querer trabalhar com imagens planas, ou dispositivos para gerar imagens em três dimensões, como é o caso de *scanners* 3D, tomógrafos, quando se quer trabalhar com volume (TORO *et al.*, 2010; ZELDICHT *et al.*, 2004).

Ao tirar as fotografias se devem levar em consideração vários pontos como:

- 1) O objeto de estudo deve ocupar a maior parte do campo da fotografia;
- 2) Todos os exemplares devem ter sido fotografados na mesma posição e, de preferência, com um tripé, e sempre se usar as mesmas características de luz;

3) Ter cuidado na abertura do diafragma, o foco(F) da máquina. Quando os valores de F são grandes quer dizer que a abertura do diafragma é menor, e quando o F tem um valor pequeno quer dizer que a abertura do diafragma é grande. Quer dizer que um maior F vai ter uma maior profundidade de campo, o que significa uma maior definição. Em geral com um F de 5.6 a profundidade do campo é boa.

4) Usar sempre a mesma escala.

Depois de obter as fotografias estas têm que ser salvas, de preferência em formatos BMP, TIFF ou JPEG, para poderem ser processadas nos diferentes *softwares*.

Para determinar o número de marcos anatômicos, alguns autores recomendam, para evitar erros estatísticos, usar-se um terço do número total de exemplares (ZELDICHT, *et al.*, 2014), porém não todos os autores seguem estas recomendações.

Finalmente já determinados os marcos anatômicos, estes podem ser marcados através de vários *softwares*, dentre os quais existem alguns de livre acesso como são MorphoJ (KLINGENBERG, 2011), Tps da série criada por Rohlf⁶, ou no mesmo R (R-DEVELOPMENT-CORE-TEAM, 2013), onde, além do livro Use R! há alguns pacotes desenvolvidos para aplicação da morfometria geométrica. Nestes mesmos *softwares* podem ser realizadas as seguintes etapas da análises: a superposição, e as análises estatísticas no espaço tangente.

5.5. Análises da forma.

Tendo obtido as configurações superpostas no espaço tangente, é possível aplicar diversos métodos estatísticos, como análises de deformação TPS (*Thin Plate Spline*); métodos de ordenamento como, PCA (*Principal Component Anaysis*) e CVA (*Canonical Variates Analysis*); assim como também ANOVA (análise de variância univariada), MANOVA (análise de variância multivariada), ou o uso de Regressões estatísticas, entre outros (ZELDICHT *et al.*,2004; MONTEIRO: REIS, 1999; ADAMS *et al.*, 2013; MITTEROCCKER; GUNZ, 2009). Aqui só vamos a mencionar o TPS e o PCA

⁶Disponível em: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>

Função de Placas Finas (*Thin Plate Spline: TPS*). Em geral as análises de deformação são construções de novos espaços sub-tangentes, através da rotação de uma função de interpolação das matrizes e que permitem visualizar as mudanças entre uma forma e outra como deformação contínua. A função *Thin Plate Spline*, foi desenvolvida por Bookstein (1989, 1991), e modela o comportamento de uma placa de metal infinitamente fina de proporções lineares infinitas, quando ela tem que ser deformada para ajustar uma configuração de marcos que esteja sobre a placa numa configuração abaixo desta (BOOKSTEIN, 1989 *apud* MONTEIRO; REIS, 1999; Booksteinm 1991 *apud* TORO *et al.*, 2010). Em esta placa metafórica estão fixos os marcos anatômicos de uma configuração referencial e por baixo da placa está uma configuração de marcos anatômicos-alvo, a qual se quer transformar na configuração de referência. Ao fazer tal transformação, é gerada uma deformação da “placa-alvo de metal”. Se as figuras geradas são muito diferentes, a deformação vai ser bem maior. Esta deformação pode ser medida em termos de “energia de torção” (MONTEIRO; REIS, 1999; TORO *et al.*, 2010). Matematicamente isto pode ser explicado através de transformações algébricas nas matrizes das configurações⁷, e, portanto, podem gerar resultados em termos numéricos, descrevendo as mudanças em valores conhecidos como “*Partial warps scores*”, sendo representados em termos de eixo X e eixo Y de um gráfico (TORO *et al.*, 2010).

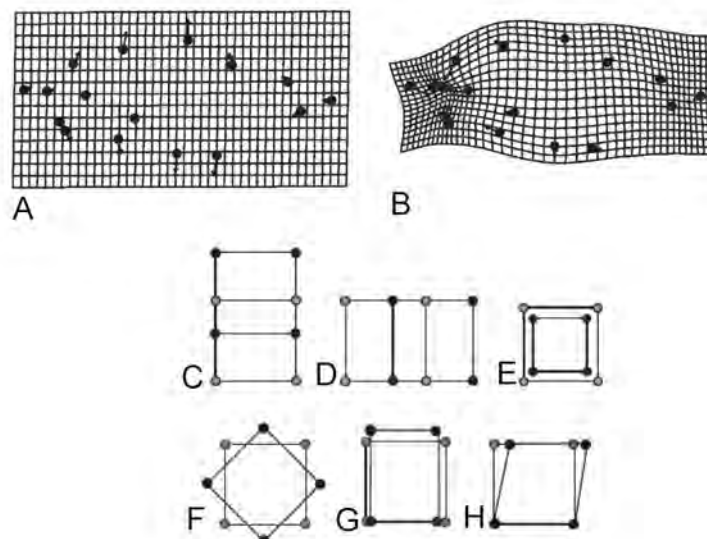


Figura 20. Tipos de deformação. A) Uniforme; B) Não-uniforme. C-H: tipos de deformação uniforme: C) Translação ao longo do eixo vertical. D) Translação ao longo do eixo horizontal. E) Dimensionamento. F) Rotação. G) Compressão-dilatação; F) Cisalhamento. Modificado de Zeldicht *et al.*, 2004.

⁷ Para saber mais sobre isto pode-se consultar Zeldicht *et al* (2004) ou Monteiro e Reis (1999).

A representação gráfica da deformação da placa vai se dar através de uma grade de deformação baseada no trabalho de Thompson (1917) (TORO *et al.*, 2010). Vão existir dois grandes grupos de deformações, as uniformes (Fig. 20A) e as não uniformes e (Fig. 20B). As deformações uniformes são aquelas que representam uma simples rotação, e não têm gasto de energia (já que não se dobra a “placa”); em geral estas deformações são em sentido paralelo (existem 6 tipos de deformações paralelas para marcos anatômicos em figuras planas: Fig. 20 C-H) e são chamadas de uniformes porque as mudanças ocorrem no mesmo sentido em todo o organismo. Por outro lado, nas deformações não-uniformes as mudanças são geradas em diferentes sentidos no organismo, e ocorrem em zonas localizadas, produzindo, assim, o efeito de um teórico dobramento da “placa” (Fig. 19B). Nas deformações na forma dos organismos vivos, na verdade, acontecem os dois tipos, e simplesmente estes são separados para estudo (ZELDICHT *et al.*, 2004).

Análise de Componentes Principais (*Principal Component Analysis: PCA*).

Como já foi dito, o PCA é um método de ordenação. Na análise multivariada os métodos de ordenação têm como objetivo agrupar os dados, usando principalmente análises exploratórias de dados, mais para simplificar a descrição dos dados, do que testar hipóteses. Nestes métodos são gerados novos *sets* de variáveis em combinação com as variáveis originais. Assim, também, gerando escores para os indivíduos sobre estas variáveis que podem ser representados graficamente e podem ser usados para inspecionar padrões visualmente. O PCA, dentro do contexto da morfometria geométrica, é usado como uma ferramenta para simplificar a descrição da variação da forma entre os indivíduos (ZELDICHT *et al.*, 2004).

Uma das vantagens de se usar estes métodos é que se consegue criar novas variáveis independentes entre si (já que as variáveis originais da forma são dependentes entre elas), e isto faz com que a descrição da forma seja simplificada, podendo utilizar só as variáveis que sejam capazes de explicá-la melhor (isto é, dizer quais dos novos escores tem uma maior influência na forma). Finalmente, estes novos escores ou variáveis podem ser usados para serem correlacionados com outras variáveis alheias à forma, usando-se outras ferramentas da estatística, como as ANOVA, MANOVA ou regressões, para, agora sim, testar hipóteses. Ainda cabe mencionar que a base do método do PCA também se encontra inserida dentro da álgebra de matrizes, sendo,

assim, que as configurações no espaço tangente estão prontas para serem submetidas a este processo⁸.

Por último, cabe comentar que dentro dos tipos de análises que podem ser feitos, estão as análises de alometria, as quais estão baseadas no tamanho do centroide (CS) como referente do tamanho. Tradicionalmente é usado o primeiro dos escores do PCA (PC1) para realizar uma regressão contra o tamanho do centroide, onde o CS estará no eixo X e o PC1 no eixo das Y. Se a regressão for significativa, quer dizer que há existência de alometria na amostra (ADAMS *et al.*, 2013). Recentemente tem sido proposta uma mudança no método, onde, em vez de usar o PC1, se calcula um valor para cada conjunto de PCA conhecido como Componente Alométrico Comum (CSC) (MITTEROECKER *et al.*, 2004).

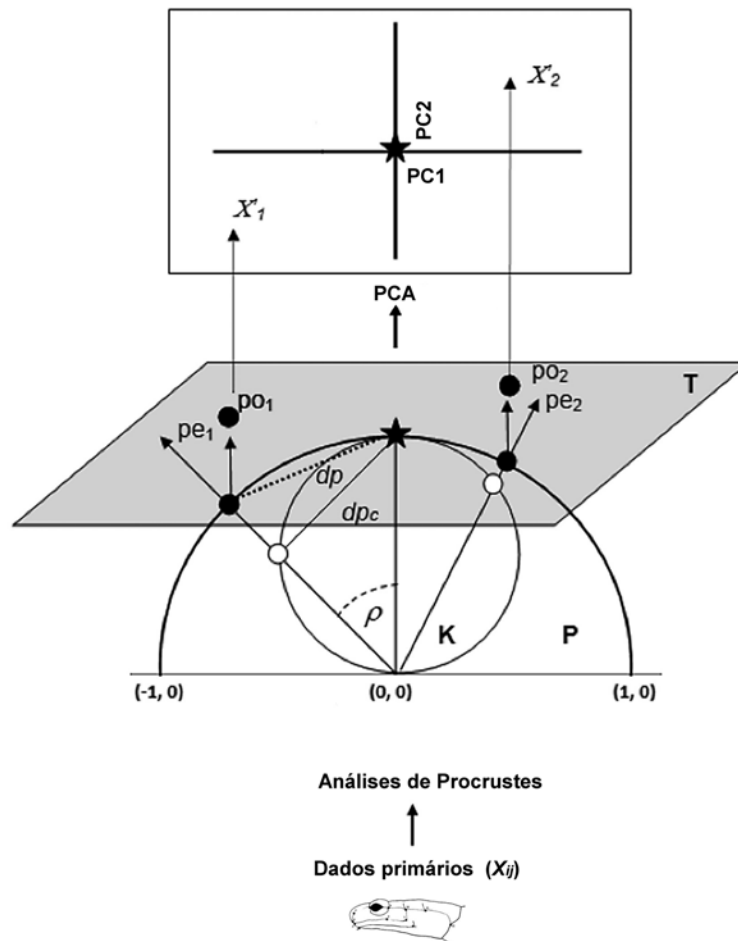


Figura 21. Esquema das etapas da análise morfogeométrica. Modificado de Toro *et al* 2010 e Adams *et al* 2013.

⁸ Para maior informação sobre o PCA dentro da morfometria geometria pode ser consultado Zelditch *et al* 2004 e Monteiro e Reis 1999.

6. ABORDAGEM MORFOGEOMÉTRICA EM ESTUDOS COM VERTEBRADOS FÓSSEIS.

Nos últimos anos tem sido desenvolvido um conjunto de trabalhos em vertebrados fósseis usando a morfometria geométrica. Em parte isto se deve ao avanço tecnológico, assim como ao avanço da teoria estatística, já que isso permite a busca de dados faltantes, o que sempre foi um limitante dentro da paleontologia de vertebrados. Além disso, com o desenvolvimento das técnicas próprias da morfometria, como a teoria de semi-marcos anatômicos e contornos, foram facilitadas as chances de se fazer reconstruções, as quais auxiliam a aumentar o tamanho da amostragem.

São encontrados diversos tipos de trabalhos que, além de descrever a forma dos fósseis, tentam de explicar esta variação morfológica do ponto de vista biológico, pelas variações entre os diferentes táxons e variações intraespecíficas (e.g dimorfismo sexual, desenvolvimento ontogenético), objetivam as reconstruções corporais e se propõem a explicar o efeito que podem ter os processos tafonômicos na variação da forma. A seguir, serão comentados brevemente alguns destes trabalhos.

Hendrick e Dodson (2013) aplicaram a morfometria geométrica em 3D em crânios de *Psittacosaurus* (Dinosauria: Ceratopsia), para explorar os efeitos tafonômicos na forma. Eles analisaram três espécies deste gênero: *P. lujiatunensis*, *P. major*, *Hongshanosaurus houi*, concluindo que todas correspondiam a uma mesma espécie e propondo a sua sinonímia; na verdade as três formas estariam representando três tafomorfotipos de *P. lujiatunensis*.

Foot e Rahut (2013), a partir de observação direta, do uso de reconstruções tiradas da literatura científica, realizaram análises geomorfométricas em crânios fósseis. Eles testaram a variação dos dados morfométricos entre diferentes reconstruções de crânios baseadas em espécimes de téropodes e saurísquios basais. Comparam os resultados da variação que ocorre nas reconstruções dos crânios feitas em diferentes indivíduos da mesma espécie, e nos crânios de diferentes espécies relacionadas. Eles acharam que, em geral, a variação da forma nas diferentes reconstruções do mesmo espécime tem pouca influência sobre os resultados na morfometria geométrica, além de observar que em espécimes pouco preservados apresentam maior erro nas reconstruções. Em contraste, nas reconstruções entre diferentes indivíduos da mesma espécie, a diferença,

em geral, é maior comparada com o primeiro caso.

Campione e Evans (2011) analisaram com morfometria tradicional e geométrica a diversidade em uma amostragem de crânios de hadrossauros Hadrosaurine (Dinosauria: Ornithopoda), relacionados com o gênero *Edmontosaurus*, provenientes do Oeste da América do Norte de idades que vão do Campaniano até o Maastrichtiano. Realizaram uma busca dos dados perdidos nos crânios incompletos. Dentre os resultados de suas análises eles sugerem que existem só duas espécies válidas para Neocretáceo, *Edmontosaurus regalis* para o Neocampaniano e o *E. annectens* para o Neomaastrichtiano, já que foi observada a presença de táxons que, na realidade, representavam algum estágio ontogenético. Também a revisão dos táxons de hadrossauros norte-americanos sugere que a diversidade do grupo diminuiu no Eomaastrichtiano, similar ao que acontece com dinossauros ceratopsídeos.

Meloro (2011), testou a correlação entre as fraturas dos dentes e a forma robusta da mandíbula como indicadores do hábito alimentar entre os carnívoros *Canis dirus*, *Panthera atrax*, e *Smilodon*, do Rancho La Brea, Pleistoceno, mediante o uso da geometria geométrica. Ele concluiu que existe uma forte correlação entre estes parâmetros, o que sugere que as mandíbulas dos carnívoros estão bem adaptadas para sustentar diferentes graus de estresse mastigatório. E, no caso de carnívoros que consomem também osso, esta correlação é mais forte.

Por último, em rincocefálios só existem dois trabalhos com uma abordagem morfométrica. Estes são Jones (2008) e Meloro e Jones (2012). Jones (2008) (trabalho que já foi citado ao início do texto), usando a morfometria geométrica, levou a cabo um estudo baseado em reconstruções de crânios de diferentes táxons fósseis de rincocefálios: *Kuehneosarus latus* (grupo externo), *Gephyrosaurus bridensis*, *Diphydontosaurus avonis*, *Planocephalosaurus robinsonae*, *Palaeopleurosaurus posidoniae*, *Pleurosaurus goldfussi*, *Brachyrhinodon taylori*, *Clevosaurus hudsoni*, *Clevosaurus bairdi*, *Priosphenodon avelasi*, junto com 37 espécimes de *Sphenodon* pertencentes a diferentes estágios ontogenéticos. Ele observou que as tendências evolutivas na variação dos crânios dentro do grupo estão relacionadas com o hábito alimentar. Ao mesmo tempo estas tendências são observadas, também, durante a ontogenia de *Sphenodon*.

No segundo trabalho, Meloro e Jones (2012) utilizaram a mesma amostra de Jones (2008) mais alguns táxons novos, como o próprio *Clevosaurus brasiliensis* (mas com base apenas nas reconstruções de Bonaparte e Sues, 2006), que é objeto de estudo deste Mestrado. Usando a morfometria geométrica, o objetivo de Meloro e Jones (2002) foi explorar a relação dos dentes com a variação morfológica no grupo e relacionar isto com os diferentes habitats. Ampliando as conclusões de Jones (2008), eles acharam que o crânio no grupo evoluiu a altas taxas, e que provavelmente isto esteja relacionado com uma ocupação rápida de diferentes nichos ecomorfológicos. Concluíram também que a evolução de *Sphenodon* não é resultado da estase, e que, na verdade, ele representa o único sobrevivente da radiação mesozoica dos rincocefália.

Estes trabalhos citados demonstram o potencial que a morfometria geométrica apresenta como uma ferramenta no estudo da variação da forma e identificação de suas causas, possibilitando desdobramentos de cunho desenvolvimental, taxonômico, tafonômico e paleobiológico.

7. ANÁLISE INTEGRADORA

Os materiais dos rincocefálio *Clevosaurus brasiliensis* (UFRGS-PV-0606-T; UFRGS-PV-0738-T; UFRGS-PV-0739-T; UFRGS-PV-0750-T; UFRGS-PV-0758-T; UFRGS-PV-1153-T; MCN-PV-2852; UFRGS-PV-0752-T; UFRGS-PV-0754-T; UFRGS-PV-0848-T; UFRGS-PV-0613-T; UFRGS-PV-0735-T; UFRGS-PV-0748-T; UFRGS-PV-0753-T; UFRGS-PV-0972-T; UFRGS-PV-0974-T; UFRGS-PV-1152-T) analisados no artigo apresentado no corpo desta dissertação “*DENTARY MORPHOLOGICAL VARIATION IN CLEVOSAURUS BRASILIENSIS (RHYNCHOCEPHALIA, CLEVOSAURIDAE) FROM THE UPPER TRIASSIC OF RIO GRANDE DO SUL, BRAZIL*”, submetido à PLoS ONE, são todos provenientes da Supersequência Santa Maria, Sequência Santa Maria 2, Triássico Superior do Estado do Rio Grande do Sul. Vários destes espécimes foram previamente estudados por Bonaparte & Sues (2006) e por Arantes (2011) e identificados como pertencendo a este táxon. Esta é a visão assumida neste estudo, uma vez que todas as variações morfológicas nos espécimes analisados foram consideradas como variações intraespecíficas, de natureza ontogenética, sexual ou influenciadas pela tafonomia.

O artigo aborda a descrição da variação da forma nos dentários de *Clevosaurus brasiliensis*, assim como apresenta explicações sobre esta variação. Para isto, foi utilizada como principal ferramenta de análise a Morfometria Geométrica. Neste sentido foram feitas as seguintes análises: análise geral de Procrustes; análise dos componentes principais (PCA); “*thin plate slide*” (TPS); e uma análise alométrica. Os principais resultados são sintetizados a seguir:

- Os PC's mais explicativos da forma foram o PC 1 (59.67%) e o PC2 (19.414%). Sendo que o PC1 está relacionado com processos ontogenéticos, e o PC2, com processos tafômicos.
- Foi possível descrever o padrão de crescimento do dentário, o qual consiste em um desenvolvimento alométrico, onde a porção posterior (do último dente adicional até a extremidade posterior do dentário) tem um maior crescimento, em relação à porção anterior (portadora dos dentes). Tal crescimento é similar ao já descrito para outros rincocefálios.
- Foi possível observar que processos tafômicos têm uma implicação na variação da forma, as deformações dos crânios pela diagênese, bem como a desarticulação

e a fragmentação (processos bioestratinomicos).

- Por último se observou um crescimento de osso secundário no dentário dos *C. brasiliensis* adultos, maior que em outros *Clevasaurus*, o qual pode estar relacionado com uma maior exploração da herbivoria nesta espécie.

Assim, nosso estudo incrementa os conhecimentos que se tinha até agora sobre a ontogenia dos rincocefálios fósseis e vem a se somar aos trabalhos com morfometria geométrica desenvolvidos no grupo dos rincocefalios (baseados estes em materiais cranianos de distintos táxons), demonstrando que o dentário é um elemento que também pode ser utilizado em análises morfogeométricas por acompanhar a variação craniana de forma. Esta abordagem se torna interessante, uma vez que a maior parte dos materiais fósseis de rincocefálios se restringe a mandíbulas

8. REFERENCIAS

ABDALA, F.; RIBEIRO, A.M. Distribution and diversity patterns of Triassic cynodonts (Therapsida, Cynodontia) in Gondwana. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**. v. 286, p. 202-217, 2010

ADAMS, D.C.; OTAROLA-CASTILLO, E. geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. **Methods in Ecology and Evolution** v.4, p. 393-399, 2013.

___; ROHLF, F.J., SLICE, D.E. A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century. **Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy**. v. 24, n.1, p. 7-14, 2013

ANDREIS, R. BOSSI, G.; MONTARDO, D. O Grupo Rosário do Sul (Triássico) no Rio Grande do Sul. **Anais Congresso Soc. Bras. Geologia**. 31, Camboriú v.2, p. 659-673

ANTON, H; RORRES, C. **Álgebra Linear com Aplicações**. Bookman, Brasil. 2001, 572p.

APESTEGUÍA, S; NOVAS, F.N. Large Cretaceous sphenodontia from Patagonia provides insight into lepidosaur evolution in Gondwana. **Nature**. v.425, p. 609-612, 2003.

___; GÓMEZ, R.O; ROUGIER, G.W. A basal sphenodontian (Lepidosauria) from the Jurassic of Patagonia: new insights on the phylogeny and biogeography of gondwanan rhychocephalians. **Zoological journal of the Linnean Society**. v.166, P.342-360, 2012.

ARANTES, Bruno de Amorim. **Novos materiais de Rhynchocephalia da Formação Caturrita Triássico Superior) do Rio Grande do Sul, Brasil: Estudo anatômico e implicações filogenéticas**. 2011. Dissertação (Mestrado em Geociências) - Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2011.

___; SOARES B.M; SCHULTZ, C.L. Clevosaurus brasiliensis (Lepidosauria, Sphenodontia) do Triássico Superior do Rio Grande do Sul: Anatomia Pós-craniana e Relações filogenéticas. **Revista brasileira de paleontología** v.12, n.1, p. 199-210, 2009

ARBOUR, J.; BROWN C. LOST, version 1.0, 2013. Available from: <http://cran.r-project.org/web/packages/LOST/index.html>

BENTON, M.J. Classification and phylogeny of the diapsid reptiles. **Zoological Journal of the Linnean Society, London**, v. 84, p. 97-164, 1985.

BENTON, M.J. **Vetebrate Palaeontology**. United Kingdom: Blackwell Publishing Ltd, 2005. 455 p.

BOOKSTEIN, F.L. A Brief history of the morphometric synthesis. In MARCUS, L.F.; BELLO E.; GARCÍA-VELDECASAS, A. (Ed) **Contributions to Morphometrics**. Monografias del Museo Nacional de Ciencias Naturales 8, Madrid, 1993.[Black book]. p. 15-40

_____. The morphometric synthesis. **Computing Science and Statistics**, v. 27, p. 240-449, 1996a.

_____. Biometrics, Biomathematics and the morphometric synthesis. **Bulletin of Mathematical Biology**, v. 58, n. 2, p. 313-365, 1996b

BONAPARTE, J.F; SUES H.D. A new species of Clevosaurus (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. **Palaeontology**, v..49, n.4, p. 917-923, 2006

____; FERIGOLO, J; RIBEIRO, A.M. A new Early Late Triassic saurischian dinosaur from Rio Grande do Sul State, Brazil. **National Sciences Museum Monographs** v.15, p.89-109, 1999

____;____;____;A primitive Late Triassic "Ictidosaur" from Rio Grande do Sul, Brazil. **Palaeontology** v.44, p.623-635, 2001

____; MARTINELLI, A.G; SCHULTZ, CL; RUBERT, R. The sister group of mammals: small cynodonts from the Late Triassic of Southern Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**. v.5, P.5-7, 2003.

____;____;____;____;New information on Brasilodon and Brasilitherium (Cynodontia, Probainognathia) from the Late Triassic, Southern Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**. v.8. p.25-46, 2005.

____; BREA,G; SCHULTZ, C.L; MARTINELLI, A.G. A new specimen of Guaibasaurus candelariensis (basal Saurischia) from the Late Triassic Caturrita Formation of Southern Brazil. **Historical Biology**. v. 19, p. 73–82, 2007.

____;SCHULTZ, CL; SOARES, M.B; MARTINELLI A.G. La fauna local de Faxinal do Soturno, Triásico Tardío de Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**. v.13, n.3, p.233-246, 2010.

CAMPIONE, N.E; EVANS D.C. Cranial growth and variation in edmontosaurs (Dinosauria: Hadrosauridae): Implication for Latest Cretaceous megaherbivore diversity in North America. **PLoS ONE** v.6, n.9:e25186. Doi:10.1371/journal.pone.0025186 2011

CARDINI, A. ; LOY, A. (Ed) Virtual Morphology and Evolutionary Morphometrics in the new millenium Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy. 2013 v. 24(1), 140 p.
CISNEROS, J.C.; SCHULTZ, C.L. Soturnia caliodon n.g.n sp., a procolophonid reptile from the Upper Triassic of Southern Brazil. **Neus Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen**. v. 227, n. 365-380, 2003.

DENDY, A. Outlines of the development of the Tuatara, Sphenodon (Hatteria) punctatus. **Quarterly Journal of Microscopical Sciences**. v.42, p. 1-72, 1989

EVANS, S.E.; PRASAD, G.V.R.; MANHAS B.K. Rhynchocephalians (Diapsida: Lepidosauria) from the Jurassic Kota Formation of India. **Zoological Journal of the Linnean Society**. v.133, p. 309-334, 2001.

____;JONES, M.E.H. Chapter 2 The Origin, Early history and Diversification of Lepidosauromorph Reptiles. In BANDYOPADYAY (Ed). **New Aspects of Mesozoic Biodiversity. Lecture Notes in Earth Sciences** 132. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2010. p 27-44

FERIGOLO J. Esfenodontídeos do Neo-triássico/?Jurássico do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. HOLZ M; DE ROS LF (Ed). **Paleontologia do Rio Grande do Sul: CIGO/UFRGS**, 2000. p.236-245

____; Esfenodontes: os répteis mais primitivos do mundo no Rio Grande do Sul. In: Da-ROSA, A.A.S.(Ed). **Vertebrados Fósseis de Santa Maria e Região. Santa Maria, RS, Brazil**: Pallotti, 2009. p. 89-105.

FOOT, C.; RAUHUT O.W.N. The good, the bad, and the ugly: The influence of skull reconstructions and intraspecific variability in studies of cranial morphometrics in theropods and basal saurischians. **PLoS ONE** v.8, n.8: e72007.doi:10.1371/journal.pone.0072007, 2013

FRASER, N.C. New Triassic sphenodontids from South-West England and a review of their classification. **Palaeontology** v.29, p.165-186, 1986.

____. The osteology and relationships of *Clevosaurus* (Reptilia: Sphenodontia). **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences**. v.321, p. 125-178, 1988

____. A new sphenodontian from the early Mesozoic of England and North America: implications for correlating early Mesozoic continental deposits. **New Mexico Museum of Natural History and Science. Bulletin** v. 3, p.135-139.

____; WALKDEN G.M. The ecology of a Late Triassic reptile assemblage from Gloucestershire, England. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**. v. 42, p. 341-364, 1983.

GAUTHIER, J.; ESTES, R.; DE QUEIROZ, K. A phylogenetic analysis of Lepidosauromorpha. In ESTES, R.; GREGILL, G. (Ed). **The Phylogenetic Relationships of the Lizard Families**. Stanford University Press, Palo Alto, 1988. p. 15-98

GROSSMAN, S.T. **Álgebra Lineal**. McGrawHill, México 2008. 762 p.

GÜNTHER, A. Contribution to the anatomy of *Hatteria* (Rhynchocephalus, Owen). **Philosophical Transactions of the Royal Society**. v.157, p. 595-629

GUNZ, P.; MITTEROECKER, P. Semilandmarks: a method for quantifying curves and surfaces. **Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy**. v.24, n.1, p. 103-109 2013

HARRISON, H.S. *Hatteria punctata* its dentitions and its incubation period. **Anatomischer Anzeiger** v.20, p.145-158, 1901

HENDRICK, B.P; DODSON, P. Lujiatun psittacosaurids: Understanding individual and taphonomic variation using 3D geometric morphometrics. **PloS ONE** v.8, n.8: e69265. doi:10.1371/journal.pone.0069265, 2013

HERREL, A.; SCHAERLAEKEN, V.; MORAVEC, J.; ROSS, C.F. Sexual shape dimorphism in Tuatara. **Copeia**. v.4, p. 727-731, 2009.

HOFFSTETTER, R. Caractères dentaires chez des Rhynchocéphales jurassiques, *Theretairus* et *Leptosaurus*. **Bulletin du Muséum**, 2e. Série, v. 25, p.145-158, 1953.

HOLZ, M.; SCHULTZ, C.L. Taphonomy of the south Brazilian Triassic herpetofauna: fossilization mode and implications for morphological studies. **Lethaia** v. 31, P. 335-345, 1998.

HOWES, G.B; SWINNERTON H.H. On the development of the skeleton of the Tuatara, *Sphenodon punctatus*; with remarks on the egg, hatching, and on the hatched young. Transactions of the Zoological Society of Lonton. 16(Pt. 1):1-74, 1901

International Stratigraphic Chart – ICS, 2013. available from <http://stratigraphy.org/>

JONES, M.E.H. The Early Jurassic Clevosaurus from China (Diapsida:Lepidosauria). In HARRIS, J.D; LUCAS, S.G; SPILMANN, J.A; LOCKLEY M.G; MILNER A.R.C.; KIRKLAND, J.I. (Ed). **The Triassic-Jurassic Terrestrial Transition. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin**. v.37, p.548-562, 2006a

____; Tooth diversity and function in the Rhynchocephalia (Diapsida:Lepidosauria). In Barrett PM, Evans SE (Ed). Ninth International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota, **Abstracts and Proceedings** 2006b. p. 55-58.

____. Skull shape and feeding strategy in *Sphenodon* and other Rhynchocephalia (Diapsida: Lepidosauria). **Journal of Morphology** v.269 p.945-966, 2008

____. Dentary tooth shape in *Sphenodon* and its fossil Relatives (Diapsida:Lepidosauria: Rhynchocephalia). In KOPPE T; MEYER, G ALT, K.W. (Ed). **Comparative dental morphology, front Oral Biol. Basel, Karger**. v.13, p.9-15. 2009

____; CURTIS N; O'HIGGINS P; FAGAN, M.; EVANS S.E.. The head and neck muscles associated with feeding in *Sphenodon* (Reptilia: Lepidosauria:Rhynchocephalia). **Paleontologia Electronica** v.2, n.74, p. 1-56, 2009

____; ANDERSON, C.L.; HIPSLEY, C.A.; MÜLLER, J.; EVANS, S.E.; SCHOCH R.R. Intergration of molecules and new fossils supports a Triassic origin for Lepidosauria (lizards, snakes, and tuatara). **BMC Evolutionary biology** v.13: 208 doi: 10.1186/147-2148-13-208, 2013.

KLINGENBERG, C.P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. **Molecular Ecology Resources**. v. 11, p.353-357, 2011

LANGER, M.C.; RIBEIRO, A.M.; SCHULTZ, C.L.; FERIGOLO, J. The continental tetrapod-bearing Triassic of south Brazil. **New Mexico museum of Natural History and Science Bulletin**, v. 41, p. 210-218, 2007.

MARTINELLI, A.G; BONAPARTE, J.F.; SCHULTZ, C.L; RUBERT R. A new tritheledontid (Therapsida, Eucynodontia) from the Late Triassic of Rio Grande do Sul (Brazil) and its phylogenetic relationships among carnivorous non-mammalian eucynodonts. **Ameghiniana**. v.42, p.191-208, 2005.

MARTÍNEZ, R.N; APALDETTI, C; COLOMBI C.E; PRADERIO, A; FERNANDEZ, E; MALNIS, P.S; CORREA G.A; ABELIN, D; ALCOBER, O. A new sphenodontian (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the Late Triassic of Argentina and the early origin of the herbivore opisthodontians. **Proceedings of The Royal Society B** v.280: 20132057 <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.2057>, 2013

MELORO. C. Mandibular shape correlates of tooth fracture in extant Carnivora: implications to inferring feeding behaviour of Pleistocene predators. **Biological Journal of the Linnean Society** v. 106, p.70-80, 2012.

____; JONES M.E.H. Tooth and cranial disparity in the fossil relatives of *Sphenodon* (Rhynchocephalia) dispute the persistent 'living fossil' label. **Journal of Evolutionary Biology** v. 25, p.2194–2209, 2012

Monteiro, L.R. 2013. Morphometrics and the comparative method: studying the evolution of biological shape. **Histrix, the Italian Journal of Mammalogy**. v. 24 (1) p.25-32.

MONTEIRO L.R.; REIS S.F. **Princípios de Morfometria Geométrica**. FAPESP, Holos, Editora, Ribeirão Preto, 1999. 198p.

MITTEROECKER, P.; GUNZ, P.; BEMHARD, M.; SCHAEFER, K; BOOKSTEIN, F.L. Comparison of cranial ontogenetic trajectories among great apes and humans. **Journal of Human Evolution** v. 46, p.679-698, 2004.

MITTEROECKER, P.; GUNZ, P. Advances in Geometric Morphometrics. **Evolutionary Biology**, v. 36 p. 235-247, 2009

OBA, S.; SATO, M.; TAKEMASA, I.; MONDEN, M.; MATSUBARA, K.; ISHII, S. A Bayesian missing value estimation method for gene expression profile data. **Bioinformatics** v. 19, P. 2088-2096, 2003

POUGH, F. H; HEISER, J.B.; McFARLAND, W.N. **A vida dos Vertebrados**. Brasil: Atheneu Editora, 1999. 798p.

R-DEVELOPMENT-CORE-TEAM. R: A Language and Environment for Statistical Computing 3.0.0 Ed. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2013 Available from: <http://www.r-project.org/>

RAUHAUT, O.W.M; HEYING, A.M, LÓPEZ-ARBARELLO-ARBARELLO, A; HECKER, A. A new Rhynchocephalian from the Late Jurassic of Germany with a dentition that is unique amongst tetrapods. **PLoS ONE** v.7n,10:e46839. Doi:10.1371/journal.pone.0046839, 2012

RENESTO, S. A sphenodontid from the Norian (Late Triassic) of Lombardy (Northern Italy): a preliminary note. **Modern Geology** v.20, p.149-158, 1955.

REYNOSO, V.H. A Middle Jurassic *Sphenodon*-like sphenodontian (Diapsida: Lepidosauria) from Huizachal canyon, Tamaulipas, México. **Journal of Vertebrate Paleontology**. v.16, p.210-221, 1996.

_____. A “beaded” sphenodontian (Diapsida: Lepidosauria) from the Early Cretaceous of Central Mexico. **Journal of Vertebrate Paleontology** v.17, p.52-59, 1997.

_____. Growth patterns and ontogenetic variation of the teeth and jaws of the Middle Jurassic sphenodontian *Cynosphenodon huizachalensis* (Reptilia: Rhynchocephalia) **Can. J. Earth Sci.** v.40 p. 609-619, 2003.

REYMENT, R.A. Morphometrics: An Historical Essay. In A.M.T. ELEWA A.M.T.(Ed.), **Morphometrics for Nonmorphometricians, Lecture Notes in Earth Sciences** 124. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2010. p. 9-24

ROBINSON P.L. How *Sphenodon* and *Uromastyx* grow their teeth and use them. In Bellairs Ad'A, Cox CB (Ed) **Morphology and biology of Reptiles**. Academic Press. London, 1976. p. 43-64

ROHLF, F.J. TpsDig., version 2.17 (Ed) Stony Brook, N.Y: Published by the Author, 2013. Available from: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>

ROMER, A.S. **Osteology of the Reptiles**. The University of Chicago Press, Chicago and London, 1956 772 p.

RUBERT, R.R.; SCHULTZ, C.L. 2004. Um Novo Horizonte de Correlação para o Triássico Superior do Rio Grande do Sul. **Pesquisas em Geociências**. v.31, n.1, p. 71-88, 2004

SÄILÄ, L.K. A new species of the sphenodontian reptile *Clevosaurus* from the Lower Jurassic of South Wales. **Palaeontology** v.48, p.817-831, 2005.

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

SILVA, R.C.da.; BARBONI, R; DUTRA,T; GODOY, M.M; BINOTTO, R. Footprints of large theropod dinosaurs and implications on the age of Triassic biotas from Southern Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**. v.39, p.16-23, 2012

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

___; DALLA VECHIA, F.M; SCHULTZ, C.L.; KELLNER, A.W. On the supposed pterosaurian nature of *Faxinalipterus minima* Bonaparte *et al.*, (2010) from the Upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. In: International Symposium on Pterosaurs, **Short Communications**, Rio de Janeiro, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional, 2013. p. 95-98

STACKLIES W.; REDESTIN, H.; SCHOLZ, M. WALTHER, D.; SELBIG, J. pcaMethods-a bioconductor package providing PCA methods for incomplete data. **Bioinformatics**. v. 23, p.1164-1167, 2007.

___; HENNING, R. pca Methods, 2013 Available in <http://www.bioconductor.org/packages/release/bioc/html/pcaMethods.html>

SUES, H.D; REISZ, R.R. First record of the Early Mesozoic sphenodontian *Clevosaurus* (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the southern hemisphere. **Journal of Paleontology** v.69: p. 123-126, 1995

TORO, I., M.V., MANRIQUEZ, S., G., SUAZO, G., I. 2010. Morfometría geométrica y el estudio de las formas biológicas: de la morfología descriptiva a la morfología cuantitativa. **Int. J. Morphol.** v. 28 (4) p. 977-990.

WU.XC. Late Triassic-Early Jurassic sphenodontians from China and the phylogeny of the sphenodontia. In FRASER, N.C; SUES, A.D. (Ed) **In the shadow of the dinosaurs, Early Mesozoic tetrapods.** Cambridge University Press NY, USA, 1994. p.38-69

ZELDICH, M.L.; SWIDERSKI, D.L.; SHEETS, H.D.; FINK, W.L. **Geometric morphometrics for biologists: A primer.** Elsevier/Academic Press, Amsterdam, 2004,443p.

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

____; CHEMALE, J F; SCHULTZ, C.L.; LAVINA, E. Tectonics and sedimentation in Southern South America during Triassic. **Sedimentology Geology.** v.166, p.265-292, 2004

Parte II Artigo

Comprovante de Submissão no periódico PloS ONE do artigo “*DENTARY MORPHOLOGICAL VARIATION IN CLEVOSAURUS BRASILIENSIS (RHYNCHOCEPHALIA, CLEVOSAURIDAE) FROM THE UPPER TRIASSIC OF RIO GRANDE DO SUL, BRAZIL*”.

PLOS ONE A Peer-Reviewed, Open Access Journal

HOME • LOGOUT • HELP • REGISTER • UPDATE MY INFORMATION • JOURNAL OVERVIEW
MAIN MENU • CONTACT US • SUBMIT A MANUSCRIPT • INSTRUCTIONS FOR AUTHORS

Editorial Manager®
Role: Author Username: Paula Romo

Submissions Being Processed for Author Paula Rosario Romo de Vivar Martínez

Page: 1 of 1 (1 total submissions) Display 10 results per page.

Action	Manuscript Number	Title	Initial Date Submitted	Current Status
Action Links	PONE-D-14-01206	Dentary Morphological Variation in Clevosaurus brasiliensis (Rhynchocephalia, Clevosauridae) from the Upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil	Jan 9 2014 10:11AM	Manuscript Submitted to Journal

Page: 1 of 1 (1 total submissions) Display 10 results per page.

<< Author Main Menu

Submission Confirmation for Dentary Morphological Variation in Clevosaurus brasiliensis (Rhynchocephalia, Clevosauridae) from the Upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil - [EMID:c02eceb7398fd4c]

Recebidos

PLOS ONE plosone@plos.org a través de editorialmanager.com
para mí

9 de ene. (hace 4 días)

Inglés > español Traducir mensaje Desactivar para: inglés

PONE-D-14-01206
Dentary Morphological Variation in Clevosaurus brasiliensis (Rhynchocephalia, Clevosauridae) from the Upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil
PLOS ONE

Dear Mrs. Romo de Vivar Martínez,

Thank you for submitting your manuscript entitled "Dentary Morphological Variation in Clevosaurus brasiliensis (Rhynchocephalia, Clevosauridae) from the Upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil" to PLOS ONE. Your assigned manuscript number is PONE-D-14-01206.

We will now begin processing your manuscript and may contact you if we require any further information. You will receive an update once your manuscript passes our in-house technical check; you can also check the status of your manuscript by logging into your account at <http://pone.edmgr.com>.

Please visit EveryONE (<http://blogs.plos.org/everyone>), the PLOS ONE community blog for our published authors and readers, to find out what the journal is thinking, changing and doing.

If you have any inquiries or other comments regarding this manuscript, please contact plosone@plos.org.

Thank you for your support of PLOS ONE.

Kind regards,
PLOS ONE

**DENTARY MORPHOLOGICAL VARIATION IN *CLEVOSAURUS*
BRASILIENSIS (RHYNCHOCEPHALIA, CLEVOSAURIDAE) FROM THE
UPPER TRIASSIC OF RIO GRANDE DO SUL, BRAZIL**

Paula Rosario Romo de Vivar Martínez^{1*} & Marina Bento Soares¹.

¹Laboratório de Paleontologia de Vertebrados; Departamento de Paleontologia e Estratigrafia; Instituto de Geociências; Universidade Federal do Rio Grande do Sul; Porto Alegre; Rio Grande do Sul; Brazil.

Abstract.

Clevosaurus was a cosmopolitan rhynchocephalian genus that lived from the Late Triassic to the Early Jurassic. In South America this genus is represented by *C. brasiliensis*, an important component of the Linha São Luiz taphocoenosis, on the top of the Norian Santa Maria 2 Sequence, of Southern Brazil. The best preserved and most abundant bone elements of *C. brasiliensis* are dentaries, in which shape and size variations are evident. The aim of this study is to describe and explain these variations, using geometric morphometrics methods. Based on 17 specimen analysis, we concluded that in the principal component analysis, 59.679% of the variation (PC1) is related to ontogenetic development, and 19.414% (PC2) was influenced by taphonomic processes. We detected that 26.6% of the variations of PC1 can be explained by allometric processes during ontogeny. The development patterns observed, as the growth of the dentary, consist of differential growth in length between the posterior portion of the dentary, that grows at a higher rate, regarding the anterior portion of the element. This allometric growth is similar to what is observed in other rhynchocephalians and is accompanied by the allometric skull growth, similar to the trend exhibited by the Clevosaurs group. The taphocoenosis is bimodal (juveniles and adults) with a bias towards adult preservation. Some diagenetic influence is reflected in deformed skulls and this is observed in the tangent-plot. Finally, a strong correlation within the taphonomic signatures and the PC2 in specially disarticulation and degree of fragmentation was detected.

Introduction.

Rhynchocephalia, the monophyletic group encompassing *Sphenodon* and its fossil relatives [1], is the sister group of Squamata (lizards, snakes and amphisbaenas) and, together, they comprise the

lepidosaurian reptiles (Lepidosauria). Squamata includes more than 7000 extant species, in contrast, the only living genus of Rhynchocephalia is *Sphenodon* from New Zealand [1,2]. The current diversity of this group does not reflect its past diversification, when its members were a common component of the continental vertebrate faunas from the Triassic to the Jurassic, with more than 40 fossil taxa. The rhynchocephalians ranged from small to large forms which lived in aquatic and terrestrial ecosystems and experienced different dietary habits such as herbivores, carnivores, insectivores, and even omnivores [1,3].

Geometric morphometrics provide an efficient tool for quantitative biology in the study of shape variation and identification of the cause of it [4]. Recently, the use of geometric morphometrics has expanded in vertebrate paleontological studies (e.g. Maxwell and Dececchi [5] in ichthyosaurs; Campione and Evans [6], Hedrick and Dodson [7], Foth and Rauhut [8] in dinosaurs; Fariña and Vizcaino [9], Meloro [10], in mammals).

Concerning Rhynchocephalia, there are only two works in the realm of geometric morphometrics, these are Jones [2], and Meloro and Jones [11]. Before this new approach, ontogenetic studies were carried out using *Sphenodon* and, in fact, its ontogenetic series is well documented [12,13,14,15]. Regarding fossil Rhynchocephalia, there are some studies with brief notes about ontogeny, as those of Hoffstetter [16], Fraser [17,18], Renesto [19], Reynoso [20], Apesteguía *et al.* [21] and Rauhut *et al.* [3]. However, the only study focusing primarily on the ontogeny of the fossil material was conducted by Reynoso [22], in which were described growth patterns and ontogenetic variation of the jaws and teeth in *Cynosphenodon huizachalensis*. Jones [2] used reconstructions of the following fossil taxa: *Kuehneosarus latus* (outgroup), *Gephyrosaurus bridensis*, *Diphydontosaurus avonis*, *Planocephalosaurus robinsonae*, *Palaeopleurosaurus posidoniae*, *Pleurosaurus goldfussi*, *Brachyrhinodon taylori*, *Clevosaurus hudsoni*, *Clevosaurus bairdi*, *Priosphenodon avelasi*, and 37 specimens of different ontogenetic stages of *Sphenodon*. The author noted that some of the evolutionary trends in fossil rhynchocephalian skulls are very similar to the ones found along the ontogeny of *Sphenodon*, in which the skull suffers an allometric growth influenced by dietary changes. The sample of Meloro and Jones [11], is the same of Jones [2] plus *Clevosaurus brasiliensis*, *Sophieta* and *Marmoretta* (these two last taxa are outgroups). The authors observed the relation between skull shape and dentition, with habitat and dietary preferences.

The aim of the current study is, with the help of geometric morphometrics, to understand the morphological variation observed in a sample of 17 specimens of *Clevosaurus brasiliensis*

Bonaparte and Sues [23], recovered from the outcrop “Linha São Luiz”, assigned to the top of the Upper Triassic Santa Maria 2 Sequence [24] (Norian), and the potential causes of this variation, whether by ontogenetic processes, sexual dimorphism, taxonomic diversity, or even influence of taphonomy. *C. brasiliensis* was the first Rhynchocephalia recovered from the Triassic of South America. More recently, a new taxon, *Sphenotitan leyesi* from the Quebrada del Barro Formation, Northwestern Argentina, also Norian in age, was described [25].

The genus *Clevosaurus* was erected by Swinton (1939) and corresponds to a cosmopolitan genus recorded from the Upper Triassic of Belgium, Brazil, England, and the USA to the Lower Jurassic [26] of China, South Africa and South Wales [18,23,27,28,29]. The clade Clevosaurs is formed by *Brachyrhinodon*, *Polysphenodon* and *Clevosaurus*, and has been recognized in three different phylogenetic analysis: Wu [28], [30] and Rauhut *et al.* [3]. According to Reynoso [30] Clevosaurs is supported by the following characters: anteorbital region is less than a quarter of the length of the skull; maxillary teeth with a small medial flange. Bonaparte and Sues [23] proposed the family Clevosauridae and defined it as: comprising the last common ancestor of *Brachyrhinodon*, *Polysphenodon* and *Clevosaurus* and all of its descendants [23]. In this sense, Clevosauridae is the formal taxonomic equivalent of the informal grouping Clevosaurs recognized in the phylogenetic analysis aforementioned. The diagnoses of Clevosauridae is as follows: length of anteorbital region one-quarter or less of total skull length; length of lower temporal fenestra more than one-quarter of skull length; anterior (premaxillary) process of maxilla small or absent; maxilla excluded from posterior margin of external naris in *Clevosaurus*; condition uncertain in *Brachyrhinodon*.

The following characters are generally considered diagnostic of *Clevosaurus* by several authors such as Wu [28], Säilä [27], Fraser [18], Fraser and Walkeden [31], Robinson [15], Jones [26, 32], Apesteguía and Novas [33], although some of them are found in other Rhynchocephalia: a dorsally expanded lateral process of the premaxilla that may exclude the maxilla from the external naris (this was considered an important diagnostic character of *Clevosaurus*, but not exclusive); the premaxillary process of the maxilla is very short or absent; a relatively short snout; a broad contact between the maxillary and jugal; presence of supratemporal bones; a complete lower temporal bar (although it is often only inferred); the relatively broad orbital portion of the maxilla; a few (<5) large blade-like marginal sub-conical and conical teeth; a reduced number of teeth on the palate; two rows of pterygoid teeth; and the remarkable flanges on the teeth. Thus *Clevosaurus* is still a valid genus based on those characters but the structure of the premaxilla can no longer be used as a diagnostic feature [27].

Institutional Abbreviations.

MCN-PV: Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil; Paleovertebrate collection

UFRGS-PV-T Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil; Paleovertebrate collection; Triassic

Anatomical Abbreviations.

G.F.Pal: “groove for the external flange” of the palatine

htl. T.: hatchling teeth

S. Add T: Small additional teeth

SB: secondary bone

T.Pal.: palatine teeth

WF: wear facet of tooth in lateral view.

Material and Methods.

Locality and horizon. The material used in this study proceeds from the outcrop Linha São Luiz (29°33'45”S; 53°26'48”W), which is located in the Faxinal do Soturno Municipality, Rio Grande do Sul State, Southern Brazil (figure 1). This locality is assigned to the top of the Santa Maria 2 Sequence [24] (Norian in age) (figure 2A). This sequence includes two systems: a transgressive system tract, composed of red, either laminated or massive mudstone on its base, and a lowstand system tract dominantly composed by sandstones, located on its upper portion [24]. This Sequence is interpreted as a fluvial/deltaic depositional environment [34].

The Linha São Luiz outcrop assigned to the latter portion, is about 20m thick (Figure 2B), and it is composed on its base by fine-grained and well selected medium-grained sandstone with cross-bedded, low angle stratification, followed by massive sandstones with cross-bedded stratification. The middle portion is composed of mudstones, and the upper portion is composed by rhythmic sandstones and mudstones [35].

The vertebrate fossiliferous levels correspond to the basal portion of the outcrop, where the

sandstones are dominant (Figure 2B). The rhynchocephalian material, referred as *Clevosaurus brasiliensis* in [23], Arantes *et al.* [36], and Arantes (unpublished data), is associated with the non-mammaliaform cynodonts *Riograndia guaibensis*, *Irajatherium hernandezi*, *Brasilodon quadrangularis*, *Brasilitherium riograndensis*, *Minicynodon maieri*, the procolophonid *Soturnia caliodon*, the basal ornithodira *Faxinalipterus minima*, the non-rhynchocephalian lepidosauromorpha *Cargninia enigmatica*, and the dinosaur *Guaibasaurus candelariensis*, the latter being the largest tetrapod of the assemblage [37,38,39,40,41,42,43,44,45,46]. The presence of *R. guaibensis*, *B. riograndensis* and *G. candelariensis* allows the correlation of the Linha São Luiz Fauna with other faunas from the top of the Santa Maria 2 Sequence. This faunistic association is individualized as *Riograndia* Assemblage Zone, as proposed by Soares *et al.* [45]

Specimens. The total database consists of 17 dentaries attributed to *Clevosaurus brasiliensis* [23,36,], Arantes (unpublished data). These dentaries were found in three different degrees of disarticulation: (1) isolated dentaries (Figure 3: B, E, F, H, L,Q), (2) dentaries articulated with the angular and the articular complex (surangular, angular and prearticular), but disarticulated from the skull (Figure 3: A, K, I, M), or (3) complete lower jaw articulated with skull (Figure 3: C, D, G, J, N, O, P). Some of the specimens are included in the rock matrix and for this reason it was not possible to observe both sides. The specimens used in this study are:

1. Isolated dentaries

UFRGS-PV-0606-T: incomplete right dentary (lacking the posterior portion, and a small antero-ventral portion)

UFRGS-PV-0738-T: incomplete right dentary (lacking the posterior portion)

UFRGS-PV-0739-T incomplete right dentary (lacking the posterior portion, and a small antero-ventral portion)

UFRGS-PV-0750-T: part of the right dentary (lacking the posterior portion)

UFRGS-PV-0758-T: incomplete left dentary (lacking the posterior portion)

UFRGS-PV-1153-T: two unarticulated dentaries (lacking the posterior portion)

2. Dentaries articulated with the angular and the articular complex:

MCN-PV-2852: right and left unarticulated lower jaws (associated to the skull but not articulated)

UFRGS-PV-0752-T: left lower jaw (lacking the posterior portion)

UFRGS-PV-0754-T: right and left unarticulated lower jaws

UFRGS-PV-0848-T: left lower jaw

3. Complete lower jaw articulated with skull:

UFRGS-PV-0613-T: skull with right and left lower jaws, laterally compressed and lacking the anterior portion

UFRGS-PV-0735-T: skull with right lower jaw (lacking the anterior portion)

UFRGS-PV-0748-T: skull with right and left lower jaws in occlusion (dorsoventrally compressed)

UFRGS-PV-0753-T: skull with lower jaw in occlusion (only the left part preserved)

UFRGS-PV-0972-T: skull with right lower jaw (obliquely compressed, lacking the anterior portion)

UFRGS-PV-0974-T: skull with right and left lower jaws in occlusion (laterally compressed)

UFRGS-PV-1152-T: skull with right and left lower jaws in occlusion (dorsoventrally compressed)

Part of these material has been previously described. The type series of *C. brasiliensis* as described by Bonaparte and Sues [23] is composed by the specimens UFRGS-PV-0748 -T (holotype) and UFRGS-PV-0613-T (referred specimen). The specimens UFRGS-PV-0735-T; UFRGS-PV-0753-T; UFRGS-PV-0972-T; UFRGS-PV-0974-T; UFRGS-PV-1152-T; UFRGS-PV-1153-T; UFRGS-PV-0972-T were described by Arantes (unpublished data), as *C. brasiliensis*. The specimen MCN-PV-2852 was described by Ferigolo [47,48] but the author did not assign it to *C. brasiliensis*, proposing instead that this material could belong to a different taxon. This point of view was rejected by Arantes (unpublished data) who has considered MCN-PV-2852 as *C. brasiliensis*, a proposition followed in this study.

Finally, the specimens UFRGS-PV-0606-T; UFRGS-PV-0738-T; UFRGS-PV-0739-T; UFRGS-PV-0750-T; UFRGS-PV-0752-T; UFRGS-PV-0754-T; UFRGS-PV-0758-T; UFRGS-PV-0848-T have not been described yet. In this study, we referred them to *Clevosaurus brasiliensis* due to the features they share with this taxon [23] and Arantes (unpublished data) and with other *Clevosaurus*. These features are: acrodont tooth implantation; additional teeth in the lower jaw, which will decrease gradually and disappear; the evident coronoid process (being half of the height of the lower jaw); absence of a ventral projection in the vertical dentary symphysis with a moderate dorsal development; the posterior process of the dentary expands to the level of the glenoid fossa; sub-conical and conical teeth. It is important to note that the latter is the only apomorphy of the genus *Clevosaurus*, Arantes,(unpublished data) [18, 23,33].

Dentition.

Dentition is a relevant aspect that changes along the ontogeny, as well as the pattern of teeth wear.

Thus, we judge important to make some briefly comments about it. The dentition in *Clevosaurus brasiliensis* is characterized by conical or subconical flanged teeth with the long basis mesiodistally directed. This was previously observed by Bonaparte and Sues [23] and Arantes (unpublished data), and this is also a general trend in *Clevosaurus* ([18,27,31,32,49]. According to Bonaparte and Sues [23], in mature *C. brasiliensis*, two additional flanged teeth were found in the maxillary followed by one or two smaller, subconical teeth. In general we observed this, however, with respect to the additional flanged teeth, in UFRGS-PV-0735-T and UFRGS-PV-1152 we only observed one element; UFRGS-PV-0735-T was eroded and UFRGS-PV-1152 was in occlusion with skull, so it was not possible to observe the teeth. Regarding additional small teeth, we observed between two and four of them in the most posterior portion of the maxilla. In MCN-PV-2852 eight hatchling teeth (these teeth are only observed in medial view) were found. In *C. brasiliensis*, between one and three additional teeth are generally found in the dentary and between five and nine hatchling teeth. However, the hatchling teeth tend to be enclosed by the secondary bone in the mature individuals. (Table 1).

Other features observed in *C. brasiliensis* dentition include two types of wearing in the dentary teeth: (1) Triangular score marks on the lateral side of the teeth, produced by the orthal occlusion with the maxillary teeth. These score marks are reported in other *Clevosaurus* as well [18,27,31]. This was also previously observed in UFRGS-PV-06013-T by Bonaparte and Sues [23], and it was observed by us in UFRGS-PV-0972-T, and in other specimens (MCN-PV-2852, UFRGS-PV-0606-T; UFRGS-PV-0752-T; UFRGS-PV-0754-T; UFRGS-PV-0758-T), but they comprised smoother marks (figure 9); (2) Marks in the occlusal surface of the crown produced by the occlusion with the “groove for the external flange” of the palatine (obs. pers. PRM) and palatine teeth (figure 10) [18] (obs. pers PRM), with the more worn teeth placed in the anterior portion, some of them covered by the secondary bone, forming the edentulate portion of the beak-shaped dentary [18,31]. These pattern of wearing in the teeth of *Clevosaurus* is well known [18,27,31]. We suspect that these distinct patterns of wearing among the individual of our sample are reflecting different ontogenic stages, as already observed by Fraser [18] and Fraser and Walkedn [31], what could be statistical correlated with the results from PCA.

Data collection. Linear measurements of the different structures were taken with a calliper (Figure 4 and Table 1). Among the specimens that have two lower jaws, we selected the best preserved one, in order to reduce possible taphonomic biases. The images were obtained by two different steps: (1)

all specimens were photographed in lateral, medial or both views, when it was possible, with a digital camera Canon EOS Rebel T3i using macro lens Ef 35-70mm. Only the specimen MCN-PV-2852 was photographed using a Canon EOS Rebel XSi camera with macro lens Ef 50mm. After this, mirror images were obtained of the right dentaries, in lateral view, and of the left dentaries, in medial view, so that images of all the specimens were oriented in the same direction; (2) once not all dentaries are complete, a search of missing data was made (which will be explained below), using the previously linear measures taken. The estimated values were employed for the reconstruction of the incomplete dentaries (Table 2).

A survey for the taphonomic signatures was performed as well as the establishment of the degree of tooth wear, which is related with ontogeny in the group of Clevosaurs [18]. These data were condensed into a table (Table 3)

Missing data. After linear measurements were obtained, this information was used to estimate the missing values through the method “*Bayesian PCA missing value estimator*” by the function “*bPCA*” of the package “*pcaMethods*” [50,51,52] of the software R vs. 3.0.0 [53]. Then the same was done with the method “*correlated variable regression*” using the function “*best.reg*” of the package “*Lost*” [54] of the software R [53]. Such estimation was repeated three times for each method. [55] the first method is the most accurate.

Geometric morphometrics. For the geometric morphometric analyses were employed 9 landmarks (Figure 5 and Table 4). These landmarks were not influenced by the available view of each dentary (lateral or medial). Zelditch *et al.*[56] recommended the optimal number of landmarks to be a third of the n size of the sample, however, while reviewing the literature, it was observed that some authors do not agree with this proportion, such as Jones [2]($n= 49$ using 54 landmarks), Campione and Evans [6] ($n= 17$ and use 13 landmarks) and Meloro and Jones[11] ($n= 39$ and using 54 landmarks), Drake and Klingenberg [57] ($n= 47$ and using 64 landmarks).

The landmarks were placed directly on the combination of the photos plus the reconstructions (Figure 6) using the software TpsDig2 [58]. Using the package “*Geomorph*” [59] of the software R vs 3.0.0 [53] it was performed as General Procrustes Analysis (using the function “*gpaGen*”) for

removing non-shape variation (position, size and orientation) and to align specimens to a common coordinate system [56,59,60]. A Principal Analysis Components (PCA) (using the function “plotTangentSpace”) was performed for analysis of shape variation, calculating the importance of scores of PCA, and generating scatterplots that represent the dispersion of shapes in tangent space with a thin-plate spline transformations [59,60]. The geometric morphometric analyses were repeated twice with the aim of decreasing the chances of errors.

The principal component scores were provided by “*Geomorph*” twice and were compared among them and then with: (1) the taphonomic signatures: for this comparison, we created new scores of taphonomic signatures (AF) using PCA, so that the values were independent of each other; and (2) the degree of wear of the teeth (WT), feature that was used as a proxy of age. These comparisons were made using a Person’s test correlation with the software PASW v.18 [61].

Finally, one regression analysis was performed with the Centroid Size as the independent variable, and PC1 as dependent variable, because PC1 against CS is often used in an ontogenetic sample measuring allometry, once the PC1 is usually the allometric shape component [62].

Results

In the PCA, the most explicative variation was displayed by PC1 (59.679%) and PC2 (19.414%), representing 79.093% of the total variation (table 5).

It can be observed (axis X) in the resulting plot for the PC1 versus PC2 in the tangent space, together with the visualization of the deformation grids for shapes along PC1 (figure 7), that as the dentary grows, the absolute value of PC1 also grows, but in a negative way. In the deformation grids we can also see that the Small Shape is located in positive value in the axis X, and the Big shape is located in the negative value for the axis X, and the difference between these shapes are: as the PC1 value moves to the left (negative values) in the plot, the proportion (rate) of the total length of the dentary relative to the tooth carrier portion (RD), decreases. On the other hand, the correlation between PC1 and the teeth wear was $r = - 0.707$, also a strong correlation. But the correlations between PC1 and the scores of taphonomic signatures are weak (Tables 6 and 7).

In relation to PC2, as shown in the plot (Figure 7), the trend is that dorsoventrally compressed

skulls are located in the highest negative values for PC2 (axis Y); while the ones closer to zero of that axis are the laterally compressed skulls; and generally, above zero (higher and positives in Y), isolated lower jaws appears, and when their value increases, the specimens are more incomplete. In contrast with the results of the Person's test between PC1 versus the teeth wear and the taphonomic signatures (AF), the correlation of the PC2 versus teeth wear (WT) is very weak; but when PC2 is compared with the scores 1 for taphonomic signatures, the result is stronger, with a value of $r=0.657$ (Tables 6 and 7).

In the allometric analyses, in the first regression (CS versus PC1) the result was a $p=0.034$ and this is statistically significant. But with the second regression (CS versus PC2), the result was not significant. (Figure 8).

It was detected that our sample comprises only juvenile and adult specimens, with absence of earlier ontogenetic stages, from T to T4 of Robinson [15] (these ontogenetic stages range from few weeks to few months). This asseveration is given as: 1) in all juvenile specimens are present additional and hatchling teeth; hatchling teeth alone occur exclusively in the hatchling individuals [18], and 2); in all specimens it is present a diastema between the last additional tooth of the dentary and the coronoid process; usually, this diastema is absent in hatchling *Sphenodon*, but after this stage it begins to grow and increase in size apparently.

Thus, the specimen UFRGS-PV-0848-T is recognized as a juvenile, and it is confirmed that UFRGS-PV-0613-T and UFRGS-PV-0972-T are also juveniles as proposed by Bonaparte and Sues [23] and Arantes (unpublished data). The specimen UFRGS-PV-0974-T is recognized as a young adult, and the remaining specimens of the sample are recognized as mature forms.

Discussion

The results suggest that morphological variation in the dentary of Brazilian *Clevosaurus*, can be explained in their majority (79.093% of the variation) by the PC1 and PC2. The PC1 (59.679%) is strongly correlated with the WT, and in the thin plate (Figure 7) it is observable the transformation of the dentaries in the same sense with respect the ratio RD. On the other hand, the PC2 (19.414%), is strongly correlated with the taphonomic signature.

Thus, the changes that occurred during the ontogeny can explain the morphological differences found in the sample of Brazilian *Clevosaurus*. However, the ontogenetic changes are not the only

cause for these differences, once other processes related to the structure of population, such as sexual dimorphism, phenotypic variations of individuals, and taphonomic biases could help to explain the size variations inside the sample.

Ontogenetic implications.

Based on the results of PC1, the deformation in the thin plate (Figure 7), and our observations on the dentition, it was inferred a model of ontogenetic development.

Dentition. In juveniles specimens the hatchling teeth of the dentary are exposed (e.g. Figure 9F), and in general they are not worn in the occlusal surface (e.g Figure 9: F, G, H). These teeth show alternation in size which is a characteristic of the rynchocephalia [18]. It is possible to see the decrease of their number from juveniles to mature specimens, which is related to the secondary bone growth, as observed in other *Clevosaurus* [18]. Three or four little additional teeth are placed in the most posterior part of the maxilla (e.g. Figures 3D; 9: F,G). Strong score marks are observed in the lateral surface of the adding teeth of the dentary (e.g. Figure 9: F,G,H). (Table 1)

In the mature specimens we can see high wear in the occlusal surface of the crown of the dentary teeth, and the lateral score marks are poorly visible or even absent (e.g. Figure 9:A,B,C,D,E,H). Probably they have been enclosed by the secondary bone.

These different patterns of wear in the teeth can be possibly correlated with the differences in the way of processing food between adults and juveniles, as previously proposed for *Clevosaurus* by Fraser [18] and Fraser and Walken [31], and also occurring in *Sphenodon* [2,15,63,64]. According to these authors, the juveniles were insectivores whereas the mature specimens were omnivores, but *Clevosaurus* feeding habits are still in discussion from facultative herbivory to carnivory [11,18, 27,31,49]. In the particular case of *C. brasileinsis*, it is supported the hypothesis that juveniles have been restricted to an insectivorous diet, as proposed for the juveniles of all Triassic rynchocephalian, since the features of their dentition are well adapted for trapping small insects [31]. It has been suggested that the adult *Clevosaurus* and other taxa with six distinct rows of palatal teeth also possessed strong rounded snouts and robust palatal bones, and the palatal teeth themselves in these taxa are stout and suggestive of a triturating surface [2]. Added to this, we observed in *C. brasileinsis* an apparent tendency to develop a greater amount of secondary bone, and consequently a greater number of teeth hidden by it than other *Clevosaurus*. This greater amount of secondary bone produces a sharp cutting edge in the anterior region [2,31], larger than in other

Clevosaurus. As aforementioned, the mature individuals of *C. brasiliensis* do not exhibit strong score marks in the lateral teeth surface, as in other mature individuals of the same genus, as, for example, *C. hudsoni* (obs. pers. PRM). It is possible that mature individuals of *C. brasiliensis* had more interaction between additional teeth of the dentary with the “groove” of palatine and palatine teeth, than juveniles and even mature individuals of other *Clevosaurus*. These features are probably indicative of an omnivorous diet for *C. brasiliensis*, different from what was proposed for *C. hudsoni*, which would be mainly carnivorous according to Jones [2,32].

Dentary growth. In *Sphenodon* “the dentary increases in length posteriorly, and may continue to do so after the implantation of the last member of the additional series, producing an edentulous region between the last additional tooth and the coronoid process of the dentary” [15], and the same was inferred for *Cynosphenodon huizachalensis* [30]. In the thin plate (figure 7), we see that the dentary is slender in the small shape (juveniles), and that in the big shape (adults) the dentary is more robust. Also, it is observable that the portion of the dentary that bears teeth (in relation to the total length) is longer in juvenile than in the mature specimens. Because in *Clevosaurs* there are no successional teeth and caniniform ones do not exist, the only reference point are the last additional teeth, and it is impossible to compare the other points of growth in the anterior part with *Sphenodon* and *Cynosphenodon huizachalensis*.

The rate of dentary growth observed along the thin plate (figure 7) is congruent with the result of the allometric analysis within the PC1 with Centroid size (CS), whose value of p (0.034) was significant (Figure 8). It is noteworthy that, these methods (allometric analysis and Thin plate), provide complementary visualizations of the allometric and ontogenetic patterns [62]. The result of the regression of value for R square is 0.266, which statistically means that 26.6% of the variations of PC1 can be explained by allometric process during ontogeny as observed in the Thin Plate. This would be reflected in the difference of the growth rate of the posterior portion of the dentary with respect to its anterior portion.

The number of teeth was related with the skull shape in Rhynchocephalia [2]. When a taxon has a smaller number of teeth, like *Sphenodon* and *Clevosaurus*, the tendency is to possess more robust skull with greater room for the adductor muscles [2]. Thus, in order to have less teeth it is necessary to reduce the surface area of initial contact with food items, maximizing the loading from bite forces [2,11,32]. In the ontogeny of *Clevosaurus*, the tendency is to reduce the number of teeth. We also observed another difference between dentaries of juveniles and mature specimens. The former

exhibit slender dentaries, whereas the latter robust ones, which could support the idea of differences in feeding habits among juveniles and mature specimens.

The evolution of *Clevosaurs* is characterized by a shortening of the snout, so that the nares become more upright, and elongation of the posterior jugal process [11]. Therefore, it is possible that this trend is reflected in the ontogenetic development of *Clevosaurus*. Particularly, in *C. brasiliensis*, it was observed an allometric growth with respect to the anterior and posterior portion of the dentary, wherein the posterior portion has a higher growth. This allometric growth, together with the development of a more robust dentary, is probably accompanied by the allometric growth of the skull, similar to the trend exhibited by the group.

Sexual dimorphism

In the analysed sample there are specimens with the same shape, but that display different length (e.g. MCN-PV-2852, UFRGS-PV-0750-T, UFRGS-PV-0752-T, UFRGS-PV-0754-T, UFRGS-PV-0758-T). This may be due to sexual dimorphism, as it is well known in Lepidosauria. In the case of lizards, sexual dimorphism is common with respect to the head size, and associated with bite force [65]. These also occur in the majority of Squamata and in *Sphenodon* [66], in which the head is typically male-biased [64,65,66]. In both cases, this can be related with different food sources, and with male-male interactions, because a stronger bite force is advantageous in acquiring and maintaining territories, being determinant for fitness in male *Sphenodon* [64,66].

In addition to these, the different degrees of teeth wear, besides related with the ontogenetic stage, also may be related with sexual dimorphism (stronger bite force in males) and therefore with the foraging habits. Finally, part of the wearing of the teeth may be product of taphonomic processes.

Taphonomic implications

As it has already been described, the PC2 represents 19.414% of the variation of the form, and this is influenced by taphonomic processes. The deformation produced by taphonomic biases can result in morphological interpretations that could lead to the equivocal creation of two or more species. In fact, there are studies using geometric morphometrics that have succeeded in elucidating deformation patterns caused by taphonomic process, and have detected taxa in synonymy (i.e. Hedrick and Dodson [7]). In our monotypic sample, it is only possible to observe some diagenetic influence on the morphology, reflected in deformed skulls (see [67]). In the plot (figure 6) is shown the trend between the PC2 and the type of compressed skull, so that the dorsoventrally

compressed skulls are located in the highest negative values, and the laterally compressed skulls are located closer to the zero. Unfortunately, the number of skulls in the sample is not enough to confirm the hypothesis that one of the processes that had a substantial influence on the shape variation was the fossil diagenesis.

Regarding biostratinomy, we observed a stronger correlation within the taphonomic signatures and the PC2 specially for disarticulation (A) and degree of fragmentation (B1 and B2). These signatures were most influenced in the AF1, the score that had the higher correlation with the PC2 (tables 6 and 7). Finally, we do not rule out the possibility that the PC2 can be related to a lack of data, since the signatures are related to loss of structures and therefore this may reflect some degree of error due to the *missing data* and the reconstructions.

Concerning the temporal resolution, the time-averaging involved in the generation of fluvial and deltaic environments generally takes from 10^1 to 10^4 yrs [68,69]. So it is very likely that the bed containing *C. brasiliensis* can encompass such temporal resolution, implying time enough for the succession of one or more populations, and consequently the development of small morphological differences. Thus, it is important to remember that usually the most recent populations are better represented in number of individuals [68], this could have occurred in our sample. Unfortunately, given the nature of the rock where the fossils are included, a massive sandstone, it was not possible to obtain a finer stratigraphic control for a more accurately time-resolution. Finally, regarding the structure of the population, it is probable that the thanatocoenosis is bimodal, generated by selective death. However, there is a bias towards the mature individuals. This may be due to the fact that generally immature organisms are weaker and less ossified, with, therefore, smaller chances of preservation.

Conclusions

Based on the geometric morphometric analysis performed, we confirmed the initial hypothesis that all the Rhynchocephalia of the “Linha São Luiz” outcrop correspond to the same species, *Clevosaurus brasiliensis*. The taphonomic signatures allow us to recognize a bimodal assemblage composed by two size classes, juveniles and adults, with a bias towards the adult individuals which compose the majority of specimens.

The morphological differences among the specimens of the sample can be assigned to characteristics that are often influenced by changes during the ontogenetic development, like teeth

pattern and wear, dentary growth and secondary bone growth. In *C. brasiliensis* the lateral wear is stronger in the juvenile specimens, being even absent in some mature specimens. In contrast, the wear in the occlusal surface is stronger in the mature specimens and smooth or absent in the juveniles ones. The dentary in juveniles is slender, bearing more hatchling teeth and the dentary carrier portion of teeth with respect to its length is greater than in mature individuals. In the latter, the dentary is more robust and the hatchling teeth are enclosing by the secondary bone.

We agree that there are differences in the way of processing food between adults and juveniles, being juveniles restricted to an insectivorous diet [18,31]. We hold that mature specimens of *C. brasiliensis* have an omnivorous habit, and it is probably that they have explored more plant items, compared with other *Clevosaurus*. This is supported by the fact that *C. brasiliensis* has a greater development of secondary bone, which creates a bigger edentulate portion of the beak-shaped dentary in comparison with other *Clevosaurus*, and that their teeth do not resemble the mammalian carnassials ones as in *Clevosaurus hudsoni* [2,11]. This edentulate portion is similar to the “beak” of *Uromastix* lizard and it is used for cropping plant. The habit of herbivory was previously proposed for the rhynchocephalia *Sigmala Sigmala*, and the facultative herbivory for *Clevosaurus hudsoni*, due to the presence for the “beak”[18,31].

In the case of rhynchocephalians, some important diagnostic features change during the development, such as the proportion of the orbit with respect to the skull size, besides the other above discussed. The geometric morphometrics is an efficient tool for cleaning these kinds of biases and elucidating the shape variation as well as its causes. In the case of *Clevosaurus brasiliensis*, due to the absence of caniniform teeth which help to draw imaginary lines to detect the dentary growth (as in *Sphenodon* and *Cynosphenodon huizachalensis*), the geometric morphometry was an alternative tool that helped to understand the dentary growth pattern.

Acknowledgments

We thank Luiz Flávio Lopes by the photographs; Dr. Ana Maria Ribeiro for the permission to access the MCN-FZB collection; to Dr. Sidia M. Callegari-Jacques for statistical analysis; Dr. Anne Hsiou by valuable comments in the early versions of the manuscript. We also thank CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) for financial support (PRM). We also thank curators who send us photos for comparison: Dr. Martha Richter and Ms. Sandra Champman of the Natural History Museum of London; Dr. Roger M. H. Smith of the Izilo South African Museum, of South Africa and Dr. Zheng Fang of the Institute of Vertebrate Paleontology

and Paleoanthropology of China.

References

1. Evans SE, Jones MEH (2010) The origin, early history and diversification of Lepidosauromorph reptiles. In Bandyopadhyay S ed. *New Aspects of Mesozoic Biodiversity*, Lecture Notes in Earth Sciences 123. Springer-Verlag Berlin Heidelberg: pp 27-43
2. Jones MEH (2008) Skull shape and feeding strategy in *Sphenodon* and other Rhynchocephalia (Diapsida: Lepidosauria). *Journal of Morphology* 269: 945-966.
3. Rauhut OWM, Heying AM, López-Arbarello A, Hecker A (2012) A new Rhynchocephalian from the Late Jurassic of Germany with a dentition that is unique amongst tetrapods. *PLoS ONE* 7:e46839. Doi:10.1371/journal.pone.0046839
4. Adams DC, Rohlf FJ, Slice DE (2013) A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 24:7-14
5. Maxwell EE, Dececchi TA (2012) Ontogenetic and stratigraphic influence on observed phenotypic integration in the limb skeleton of a fossil tetrapod. *Paleobiology* 39: 123-134
6. Campione NE, Evans DC (2011) Cranial growth and variation in edmontosaurs (Dinosauria: Hadrosauridae): Implication for Latest Cretaceous megaherbivore diversity in North America. *PLoS ONE* 6:e25186. Doi:10.1371/journal.pone.0025186
7. Hedrick BP, Dodson P (2013) Lujiatun psittacosaurids: Understanding individual and taphonomic variation using 3D geometric morphometrics. *PloS ONE* 8: e69265. doi:10.1371/journal.pone.0069265
8. Foth C, Rauhut OWN (2013) The good, the bad, and the ugly: The influence of skull reconstructions and intraspecific variability in studies of cranial morphometrics in theropods and basal saurischians. *Plos ONE* 8: e72007. doi:10.1371/journal.pone.0072007
9. Fariña RA, Vizcaino SF (2001) Carved teeth and strange jaws: How glyptodonts masticated. *Acta Palaeontologica Polonica* 46: 219-234
10. Meloro C (2012) Mandibular shape correlates of tooth fracture in extant Carnivora: implications to inferring feeding behaviour of Pleistocene predators. *Biological Journal of the Linnean Society* 106: 70-80.

11. Meloro C, Jones MEH (2012) Tooth and cranial disparity in the fossil relatives of *Sphenodon* (Rhynchocephalia) dispute the persistent 'living fossil' label. *Journal of Evolutionary Biology* 25: 2194–2209 doi: 10.1111/j.1420-9101.2012.02595.x
12. Dendy A (1899) Outlines of the development of the Tuatara, *Sphenodon (Hatteria) punctatus*. *Quarterly Journal of Microscopical Sciences*. 42: 1-72
13. Harrison HS (1901) *Hatteria punctata* its dentitions and its incubation period. *Anatomischer Anzeiger* 20: 145-158
14. Howes GB, Swinerton HH (1901) On the development of the skeleton of the Tuatara, *Sphenodon punctatus*; with remarks on the egg, hatching, and on the hatched young. *Transactions of the Zoological Society of London*. 16(Pt. 1):1-74
15. Robinson PL (1976) How *Sphenodon* and *Uromastyx* grow their teeth and use them. In Bellairs Ad'A, Cox CB ed. *Morphology and biology of Reptiles*. Academic Press. London. pp. 43-64
16. Hoffstetter R (1953) Caractères dentaires chez des Rhynchocéphales jurassiques, *Theretairus* et *Leptosaurus*. *Bulletin du Muséum*, 2e. Série, 25: 145-158
17. Fraser NC (1986) New Triassic sphenodontids from South-West England and a review of their classification. *Palaeontology* 29: 165-186
18. Fraser NC (1988) The osteology and relationships of *Clevosaurus* (Reptilia: Sphenodontia). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*. 321: 125-178.
19. Renesto S (1955) A sphenodontid from the Norian (Late Triassic) of Lombardy (Northern Italy): a preliminary note. *Modern Geology* 20: 149-158
20. Reynoso VH (1997). A “beaded” sphenodontian (Diapsida: Lepidosauria) from the Early Cretaceous of Central Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17: 52-59
21. Apesteguía S, Gómez RO, Rougier GW (2012) A basal sphenodontian (Lepidosauria) from the Jurassic of Patagonia: new insights on the phylogeny and biogeography of gondwanan rhynchocephalians. *Zoological journal of the Linnean Society*. 166: 342-360
22. Reynoso VH (2003) Growth patterns and ontogenetic variation of the teeth and jaws of the Middle

- Jurassic sphenodontian *Cynosphenodon huizachalensis* (Reptilia: Rhynchocephalia) Can. J. Earth Sci. 40: 609-619.
23. Bonaparte JF, Sues HD (2006) A new species of *Clevosaurus* (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the Upper Triassic of Rio Grande Do Sul, Brazil. Paleontology 49: 917-923
24. Zerfass H, Lavina EL, Schultz CL, Vasconcelos-Garcia AJ, Faccini UF, Chemale-Jr F (2003) Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of Southernmost Brazil: a contribution to southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. Sedimentary Geology. 161: 85-105.
25. Martínez RN, Apaldetti C, Colombi CE, Praderio A, Fernandez E, Malnis PS, Correa GA, Abelin D, Alcober O (2013) A new sphenodontian (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the Late Triassic of Argentina and the early origin of the herbivore opisthodontians. Proceedings of The Royal Society B 280: 20132057 <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.2057>
26. Jones MEH (2006) The Early Jurassic Clevosaurus from China (Diapsida:Lepidosauria). In Harris JD, Lucas SG, Spillmann JA, Lockley MG, Milner ARC, Kirkland JI ed. The Triassic-Jurassic Terrestrial Transition. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin. 37: 548-562
27. Säilä LK (2005) A new species of the sphenodontian reptile *Clevosaurus* from the Lower Jurassic of South Wales. Palaeontology 48: 817-831
28. Wu XC (1999) Late Triassic-Early Jurassic sphenodontians from China and the phylogeny of the sphenodontia. In Fraser NC, Sues AD ed In the shadow of the dinosaurs, Early Mesozoic tetrapods. Cambridge University Press NY, USA: 38-69
29. Sues HD, Reisz RR (1995) First record of the Early Mesozoic sphenodontian *Clevosaurus* (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the southern hemisphere. Journal of Paleontology 69: 123-126
30. Reynoso VH (1996) A Middle Jurassic *Sphenodon*-like sphenodontian (Diapsida: Lepidosauria) from Huizachal canyon, Tamaulipas, México. Journal of Vertebrate Paleontology. 16:210-221.
31. Fraser NC, Walkeden GM (1983) The ecology of a Late Triassic reptile assemblage from Gloucestershire, England. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 42: 341-365.
32. Jones MEH (2009) Dentary tooth shape in *Sphenodon* and its fossil Relatives (Diapsida:Lepidosauria:

- Rhynchocephalia). In Koppe T, Meyer G, Alt KW ed. Comparative dental morphology, front Oral Biol. Basel, Karger. 13:9-15.
33. Apesteguía S, Novas FE (2003) Large Cretaceous sphenodontian from Patagonia provides insight into lepidosaur evolution in Gondwana. *Nature*. 425: 609-612.
34. Zerfass H, Chemale Jr F, Schultz CL, Lavina E (2004) Tectonics and sedimentation in Southern South America during Triassic. *Sedimentology Geology*. 166: 265-292
35. Costa da Silva R, Barboni R, Dutra T, Marques Godoy M, Barros Binotto R. (2012) Footprints of large theropod dinosaurs and implications on the age of Triassic biotas from Southern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*. 39:16-23.
36. Arantes BA, Soares MB, Schultz CL (2009) *Clevosaurus brasiliensis* (Lepidosauria, Sphenodontia) do Triássico Superior do Rio Grande do Sul: Anatomia pós-craniana e relações filogenéticas. *Revista Brasileira de paleontologia* 12: 43-54
37. Bonaparte JF, Ferigolo J, Ribeiro AM (1999). A new Early Late Triassic saurischian dinosaur from Rio Grande do Sul State, Brazil. *National Sciences Museum Monographs* 15:89-109.
38. Bonaparte JF, Ferigolo J, Ribeiro AM (2001) A primitive Late Triassic "Ictidosaur" from Rio Grande do Sul, Brazil. *Palaeontology* 44: 623-635
39. Bonaparte JF, Martinelli AG, Schultz AG, Rubert R (2003) The sister group of mammals: small cynodonts from the Late Triassic of Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 5: 5-7
40. Bonaparte JF, Martinelli AG, Schultz CL, Rubert R (2005) New information on *Brasilodon* and *Brasilitherium* (Cynodontia, Probainognathia) from the Late Triassic, Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 8:25-46.
41. Bonaparte JF, Schultz CL, Soares MB, Martinelli AG (2010) La fauna local de Faxinal do Soturno, Triásico Tardío de Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*. 13(3): 233-246.
42. Martinelli AG, Bonaparte JF, Schultz CL, Rubert R (2005) A new tritheledontid (Therapsida, Eucynodontia) from the Late Triassic of Rio Grande do Sul (Brazil) and its phylogenetic relationships among carnivorous non-mammalian eucynodonts. *Ameghiniana* 42: 191-208

43. Cisneros JC, Schultz CL (2003) *Soturnia caliodon* n.g.n sp., a procolophonid reptile from the Upper Triassic of Southern Brazil. *Neus Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 227: 365-380
44. Bonaparte JF, Brea G, Schultz CL, Martinelli AG (2007). A new specimen of *Guaibasaurus candelariensis* (basal Saurischia) from the Late Triassic Caturrita Formation of Southern Brazil. *Historical Biology*, 19: 73–82
45. Soares MB, Schultz CL, Horn BLD (2011) New information on *Riograndia guaibensis* Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 2001 (Eucynodontia, Trithelodontidae) from the Late Triassic of Southern Brazil: anatomical and biostratigraphic implications. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 83: 329-354.
46. Soares, M.B.; Dalla Vecchia, F.M.; Schultz, C.L.; Kellner, A.W. 2013. On the supposed pterosaurian nature of *Faxinalipterus minima* Bonaparte *et al.*, (2010) from the Upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. In: International Symposium on Pterosaurs, Short Communications, rio de Janeiro, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional, 2013. p. 95-98
47. Ferigolo J (2000) Esfenodontídeos do Neo-Triássico/?Jurássico do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. In: Holz M, De Ros LF ed. *Paleontologia do Rio Grande do Sul: CIGO/UFRGS* pp.236-245
48. Ferigolo J (2009) Esfenodontes: os répteis mais primitivos do mundo no Rio Grande do Sul. In: Da-Rosa AAS ed. *Vertebrados Fósseis de Santa Maria e Região*. Santa Maria, RS, Brazil: Pallotti pp. 89-105
49. Jones MEH (2006). Tooth diversity and function in the Rhynchocephalia (Diapsida:Lepidosauria). In Barrett PM, Evans SE ed. *Ninth International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota, Abstracts and Proceedings*.pp 55-58.
50. Oba S, Sato M, Takemasa I, Monden M, Matsubara K, Ishii S (2003) A Bayesian missing value estimation method for gene expression profile data. *Bioinformatics* 19: 2088-2096
51. Stacklies W, Redestig H, Scholz M, Walther D, Selbig J (2007) *pcaMethods*-a bioconductor package providing PCA methods for incomplete data. *Bioinformatics* 23: 1164-1167.
52. Stacklies W and Henning R(2013) *pca Methods* Available in <http://www.bioconductor.org/packages/release/bioc/html/pcaMethods.html>
53. R-Development-Core-Team (2013) *R: A Language and Environment for Statistical Computing* 3.0.0 ed.

Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing Available from: <http://www.r-project.org/>

54. Arbour J, Brown C (2013) LOST 1.0 Available from: <http://cran.r-project.org/web/packages/LOST/index.html>

55. Brown CM, Arbour JH, Jackson DA (2012) Testing of the effect of missing data estimation and distribution in morphometric. *Systematic Biology* 61:941-954

56. Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets HD, Fink WL (2004) *Geometric morphometrics for biologists: A primer*. Elsevier/Academic Press, Amsterdam. 443p.

57. Drake AG, Klingenberg CP (2008) The pace of morphological change: historical transformation of skull shape in St Bernard dogs. *Proceedings of The Royal Society B* 275: 71-76

58. Rohlf FJ (2013) *TpsDig*. 2.17 ed. Stony Brook, N.Y: Published by the Author. Available from: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>

59. Adams DC, Otárola-Castillo E (2013) geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. *Methods in Ecology and Evolution* 4: 393-399

60. Adams DC, Rohlf FJ, Sillice DE (2013) A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century. *Hystrix, the Italian journal of Mammalogy*. 24: 7-14

61. PASW v.18 Available from <http://www.spss.com.hk/statistics/>

62. Mitteroecker P, Gunz P, Bernhard M, Schaefer K, Bookstein FL (2004) Comparison of cranial ontogenetic trajectories among great apes and humans. *Journal of Human Evolution* 46:679-698

63. Jones MEH, Anderson CL, Hipsley CA, Müller, Evans SE, Schoch RR (2013) Intergration of molecules and new fossils supports a Triassic origin for Lepidosauria (lizards, snakes, and tuatara). *BMC Evolutionary biology* 13: 208 doi: 10.1186/147-2148-13-208

64. Jones MEH, Lappin AK (2009) Bite-force performance of the last rhynchocephalian (Lepidosauria: *Sphenodon*). *Journal of the Royal Society of New Zealand* 39: 71-83

65. Vincent SE, Herrel A (2007) Functional and ecological correlates of ecologically-based dimorphism in squamate reptiles. *Integrative and Comparative Biology* 47:172-188

66. Herrel A, Schaerlaeken V, Moravec J, Rosss CF (2009) Sexual shape dimorphism in Tuatara. *Copeia* 4:727-731
67. Holz M, Schultz CL (1998) Taphonomy of the south Brazilian Triassic herpetofauna: fossilization mode and implications for morphological studies. *Lethaia* 31:335-345
68. Behrensmeyer AK, Hook RW (1992) Paleoenvironmental contexts and taphonomic modes. In: Behrensmeyer AK, Damuth JD, DiMichele WA, Potts R, Sues HD, Wing SL, editors. *Terrestrial Ecosystems through Time; Evolutionary Paleocology of Terrestrial Plants and Animals*. The University of Chicago Press pp. 15-136
69. Kidwell SM, Holland SM (2002) The quality of the fossil record: Implications for evolutionary analyses. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:561-588

Tables.

Table 1. Especimen	Dentition					Wear Score	Wear General
	L. Jaw Add	L. Jaw ht	Mx Add	Mx new Add	Mx ht		
MCN-PV-2852	3	5? ESB	2	2	8?	Meidum	2
UFRGS-PV-0606-T	2	? W + ESB				Meidum	3
UFRGS-PV-0613-T	2	6	2	3	?W	More	0
UFRGS-PV-0735-T	1	? W + ESB	1	3	3?W		3
UFRGS-PV-0738-T	1	? ESB					3
UFRGS-PV-0739-T	2	5?					2
UFRGS-PV-0748 -T	?Occ	?Occ	2? Occ	2	?Occ		2,5
UFRGS-PV-0750-T	3 or 4	? ESB					2
UFRGS-PV-0752-T	3	? W + ESB					2,75
UFRGS-PV-0753-T	OCC					Medium	?
UFRGS-PV-0754-T	2?	? ESB				Meidium	2
UFRGS-PV-0758-T	2	? ESB				Medium	2,25
UFRGS-PV-0974-T			2		2?Occ	More	1,75
UFRGS-PV-0848-T	2	9?W					1
UFRGS-PV-0972-T	2	? W	2	4		More	1
UFRGS-PV-1152-T			1? Occ	1?			?
UFRGS-PV-1153-T	2 or 3	? W + ESB				Medium	3

Table 1. Dentition. L.Jaw Add: number of additional teeth in the lower jaw; L.Jaw ht: number of hatchling teeth in the lower jaw; Mx Add: number of additional teeth in the maxilla; Mx new Add: number of the posterior and small additional teeth in the maxilla; Mx ht: number of hatchling teeth in the maxilla; Wear Score: only in lateral face (Wear Facet). Wear General: observed in the occlusal surface. 1 to 8 = number of present teeth; ? plus number = minimal teeth number observed; ? = unknown teeth number; Occ: teeth in occlusion; ESB: unknown teeth enclosing by secondary bone.

Table 2. Linear Measurements													
Especimen	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII
MCN-PV-2852	2.7096	2.0967	2,064516129	0,3548	0,225806	0,3225	1,1	0,74585	0,3548	0,19354838	0,1290322	0,8387096	0,6774
UFRGS-PV-0606-T	<i>2,497245</i>	1,92	1,886792	0,3325	0,188679	0,31	1,06	0,73	0,325	<i>0,1840829</i>	0,09433	<i>0,8213876</i>	0,75
UFRGS-PV-0613-T	1,7675	<i>1,7547</i>	<i>1,5339622</i>	<i>0,2095578871</i>	0,11320754	0,1325	0,8679	0,6792	0,2074	0,11320754	<i>0,172461</i>	0,6037735	0,4675
UFRGS-PV-0735-T	<i>2,3804926</i>	<i>1,957853</i>	<i>1,745626</i>	0,2095	0,091743	0,1475	<i>0,924126442</i>	<i>0,6556894867</i>	0,35785	0,202834	<i>0,17593134</i>	1,009174	0,485
UFRGS-PV-0738-T	<i>2,82060694</i>	<i>2,062171333</i>	<i>2,171915025</i>	0,375	0,19642	0,3	1,05	0,591875	0,44	0,28571428	0,10714228	<i>0,90736952</i>	0,88
UFRGS-PV-0739-T	<i>2,45731411</i>	<i>1,9356074</i>	<i>1,9167818</i>	<i>0,28215667</i>	0,206074	<i>0,271694349</i>	1,0475	0,605	0,32	0,206074	0,1682242	<i>0,8301537</i>	<i>0,64524876</i>
UFRGS-PV-0748 -T	2,58	1,91	1,77551	0,2075	<i>0,1698</i>	<i>0,226019417</i>	<i>0,93952</i>	<i>0,6936316</i>	<i>0,319779767</i>	<i>0,2439282</i>	<i>0,1848</i>	0,81632	0,5725
UFRGS-PV-0750-T	<i>2,1072494</i>	<i>1,944163717</i>	<i>1,803684917</i>	0,355	<i>0,1324</i>	0,305	0,965	0,6675	0,3225	0,145454	0,090909	<i>0,6461875</i>	0,59
UFRGS-PV-0752-T	2.7906	2.2325	2.16279	0,2975	0,1976	0,2775	1,093	0,7906	0,3325	0,186046	0,0581395	<i>0,9073017</i>	0,62
UFRGS-PV-0753-T	2,675	2,3513	2,3513	0,31	<i>0,17419406</i>	0,355	1,0825	0,6875	0,32	<i>0,219605342</i>	<i>0,195301963</i>	1,09375	0,9525
UFRGS-PV-0754-T	2,78	2,09375	2,0625	0,39	<i>0,1921</i>	0,3	1,09375	0,78	0,3437	0,2	0,1	0,78125	0,68
UFRGS-PV-0758-T	<i>2,3881214</i>	<i>1,830338825</i>	<i>1,581141</i>	0,28625	0,15942	0,24375	0,92375	0,64	0,35125	0,20289855	0,08695	<i>0,8190069</i>	0,43125
UFRGS-PV-0974-T	2,16666	1,705	1,63888	0,2425	<i>0,1656</i>	0,2825	<i>0,921179417</i>	<i>0,615038617</i>	<i>0,311836975</i>	<i>0,1763072</i>	<i>0,07137971</i>	0,972222	0,563
UFRGS-PV-0848-T	2,5428	2	1,971428	0,195	0,142857	0,165	1,2	0,88	0,2857	0,142857	0,1	0,685714	<i>0,6449483</i>
UFRGS-PV-0972-T	1,93	1,43	1,6111	0,22	<i>0,143968</i>	<i>0,203370983</i>	1,095	0,63	0,2225	0,148148	0,12962962	<i>0,7163801</i>	0,3725
UFRGS-PV-1152-T	2,4594	2,297297	2,2432	0,2025	<i>0,146257</i>	<i>0,262995808</i>	1,05	<i>0,750841983</i>	<i>0,341827258</i>	<i>0,2056277</i>	<i>0,0611804</i>	<i>0,887674</i>	0,6325
UFRGS-PV-1153-T	<i>2,5450845</i>	1,7025	<i>1,965838467</i>	0,33	0,22222	0,34	1,14	0,7425	0,445	0,2037037	0,1111111	<i>0,8119925</i>	0,835

Table 2. Linear Measurements. **I)** lower jaw length; **II)** dentary length; **III)** length from the most anterior and ventral point of secondary bone to mandibular fossa; **IV)** anterior height of dentary; **V)** anterior height of secondary bone; **VI)** height of dentary in the inflexion point; **VII)** length from the anterior portion of dentary to anterior portion of the coronoid process; **VIII)** length from the anterior portion of the dentary to the posterior portion of last additional tooth. **IX)** length from the anterior portion of last additional tooth to anterior portion of coronoid process; **X)** length of base of last additional tooth; **XI)** height of last additional tooth; **XII)** length from the coronoid process; **XIII)** height of coronoid process. Missing data are represented in italic bold type.

Table 3.		Taphonomic Signatures and Wear of the Teeth				
Especimen	A	B1	B2	E	Wear of the Teeth	
MCN-PV-2852	3	2	1	1	2	
UFRGS-PV-0606-T	4	0	3	0	3	
UFRGS-PV-0613-T	1	2	1,5	1	0	
UFRGS-PV-0735-T	2	2	1,5	1	3	
UFRGS-PV-0738-T	4	0	1	1	3	
UFRGS-PV-0739-T	4	0	2	2	2	
UFRGS-PV-0748 -T	2	5	0	3	2,5	
UFRGS-PV-0750-T	4	0	2	2	2	
UFRGS-PV-0752-T	2	2	0,5	1	2,75	
UFRGS-PV-0753-T	2	2	0	4	?	
UFRGS-PV-0754-T	3	2	1,5	2,5	2	
UFRGS-PV-0758-T	4	1,5	1	0,5	2,25	
UFRGS-PV-0974-T	2	2	0	0,5	1,75	
UFRGS-PV-0848-T	3	4,5	1	0	1	
UFRGS-PV-0972-T	2	3	1	3	1	
UFRGS-PV-1152-T	2	0,5	0	1,5	?	
UFRGS-PV-1153-T	4	0	1	0,5	3	

Table 3. Taphonomic signatures and degree of wear of the teeth. A: degree of articulation; 4 = skull and lower jaw articulated with the vertebrae; 3 = skull articulated with the lower jaw, 2 = dentary articulated with the other bones of the lower jaw (articular complex); 1= isolated dentary; B1: degree of fragmentation with the presence of fragments in the sample (only for dentary), zero is equal to absence of fragmentation, the numbers 1 to 5 represent the total of fragments, but when the size of the fragment is very small it is counted as 0.5; B2: fragmentation degree, in the absence of fragments in the sample (only for dentary), the number represents the total of fractures that represent absent fragments, but when the size of the fragment is very small it is counted as 0.5; E: level of fractures: 0 = absent; 0.5= one weak fracture; 1= when fractures are very weak and few; 1.5 = when fractures are very weak and few, and one fracture is stronger; 2 = when fractures are weak (more than five, and get counting) or/and few stronger fractures; 2.5 = when fractures are weak (more than five, and get counting) or/and few stronger fractures (no more than five); 3 = when fractures are strong and more than 5, and/or many weak fractures; 4 = many and stronger fractures. These observations were made with stereoscopic microscope.

Table 4. Landmarks used

Landmark	Definition
1	Suture between of dentary, angular and surangular
2	The most dorsal point of coronid process
3	Inflexion point on the anterior margin of coronid process
4	The most posterior point of the most posterior teeth
5	The anterior and superior point of dentary
6	The most antero-ventral point of secondary bone
7	The most antero-ventral point of dentary
8	Ventral inflexion point of dentary
9	The ventral point, result of a vertical line drawn from the landmark 2 to the ventral edge of dentary

Table 4. Landmarks definition**Table 5.** Importance of components

	Standard deviation	Proportion of variance	Cumulative proportion
PC1	0.08601	0.59679	0.59679
PC2	0.04906	0.19414	0.79093
PC3	0.03248	0.08513	0.87606
PC4	0.02408	0.04677	0.92283
PC5	0.01960	0.03099	0.95382
PC6	0.01504	0.01825	0.97207
PC7	0.01189	0.01141	0.98347
PC8	0.009443	0.007190	0.990670
PC9	0.007129	0.004100	0.994770
PC10	0.005759	0.0026800	0.997440
PC11	0.003999	0.001290	0.998730
PC12	0.003245	0.000850	0.999580
PC13	0.001907	0.000290	0.999880
PC14	0.001243	0.000120	1.000000
PC15	3.64E-017	0.00e+00	1.00e+00
PC16	3,29E-014	0.000e+00	1.00e+00
PC17	7,16E-015	0.000e+00	1.00e+00

Table 5. Importance of components**Table 6.** Pearson Correlation (r)

	WT	DM	AF1	AF1	AF3
PC1	-0.707	0.726	0.016	-0.312	0.273
PC2	0.148	-0.123	0.657	0.268	-0.16
PC3	0.298	0.068	0.129	-0.057	-0.392

Table 6. Values for r of Person Correlation. Stronger correlations are highlighted in bold type

Table 7. Pearson Correlation (p)

	WT	DM	AF1	AF1	AF3
PC1	0.003	0.001	0.953	0.219	0.289
PC2	0.599	0.638	0.004	0.298	0.539
PC3	0.281	0.794	0.621	0.829	0.12

Table 7. Values for r of Person Correlation. Stronger correlations are highlighted in bold type

Figure Legends

Figure 1. Location map of the Faxinal do Soturno municipality in the central region of Rio Grande do Sul State, Brazil. Modified from Bonaparte et al 2003

Figure 2. A) Sequence stratigraphy of Brazilian Triassic showing the Santa Maria Supersequence and Riograndia Assemblage Zone modified from Zeffass 2003 et al. (2003), with data of Soares et al (2011). Time scale according to Gradstein et al 2012. B) Stratigraphic column of the outcrop Linha São Luiz, modified from Soares et al (2011) with data of Bonaparte et al (2003).

Figure 3. *Clevosaurus brasiliensis* specimens: **A)** MCN-PV-2852: right lower jaw (mirror-image) in lateral view; **B)**UFRGS-PV-0606-T: incomplete right dentary in lateral view (mirror-image); **C)**UFRGS-PV-0613-T: skull with lower jaw in lateral left view; **D)**UFRGS-PV-0735-T: incomplete skull with right lower jaw (mirror-image) in lateral view; **E)**UFRGS-PV-0738-T: incomplete right dentary in medial view; **F)**UFRGS-PV-0739-T: incomplete right dentary in medial view; **G)**UFRGS-PV-0748-T: skull with lower jaw in lateral left view; **H)**UFRGS-PV-0750-T: part of the right dentary in medial view; **I)**UFRGS-PV-0752-T: left lower jaw in lateral view; **J)**UFRGS-PV-0753-T: skull with lower jaw in lateral left view; **K)**UFRGS-PV-0754-T: right lower jaw (mirror-image) in lateral view ; **L)**UFRGS-PV-0758-T: incomplete left dentary in lateral view; **M)**UFRGS-PV-0848-T: left lower jaw in medial view; **N)**UFRGS-PV-0972-T: skull with lower jaw in lateral left view; **O)**UFRGS-PV-0974-T: skull articulated with lower jaw in lateral left view; **P)**UFRGS-PV-1152-T: skull articulated with lower jaw in right lateral view (mirror-image); **Q)**UFRGS-PV-1153-T: incomplete left dentary in lateral view. Scale bar 1cm

Figure 4. Linear Measurements. **I)** lower jaw length; **II)** dentary length; **III)** length from the most anterior and ventral point of the secondary bone to mandibular fossa; **IV)** anterior height of the dentary; **V)** anterior height of the secondary bone; **VI)** height of the dentary in the inflexion point; **VII)** length from the anterior portion of the dentary to anterior portion of the coronoid process; **VIII)** length from the anterior portion of the dentary to the posterior portion of the last additional tooth. **IX)** length from the anterior portion of the last additional tooth to the anterior portion of the coronoid process; **X)** length of the base of the last additional tooth; **XI)** height of the last additional tooth; **XII)** length from the coronoid process; **XIII)** height of the coronoid process.

Figure 5. Landmarks from 1 to 9.

Figure 6. Example of combination of the photos plus the reconstructions (specimen UFRGS-PV-0613-T)

Figure 7. Plot PCA with thin plate. Note: in green color are the specimens without teeth information.

Figure 8. Allometric Analysis (PC1 versus Centroid Size). Formula (A+ BX): $0.426 - 0.209(\text{CS})$; $R = -0.516$; R square 0.266; $P = 0.034$

Figure 9. Details of dentition. **A)** MCN-PV-2852; **B)** UFRGS-PV-0606-T; **C)** UFRGS-PV-0752-T; **D)** UFRGS-PV-0754-T; **E)** UFRGS-PV-0758-T; **F)** UFRGS-PV-0613-T; **G)** UFRGS-PV-0972-T; **H)** Scheme of teeth wear along ontogeny. WF: Wear Facet; htl T: hatchling tooth; S Add T: Small additional teeth; SB: secondary bone. Scale bar 0.5cm.

Figure 10. Palatal view of MCN-PV-2852 skull. Scale bar 1 cm. T.Pal: Palatine teeth; G.F.Pal: groove for the external flange of the palatine

Figure 1.



Figure 2.

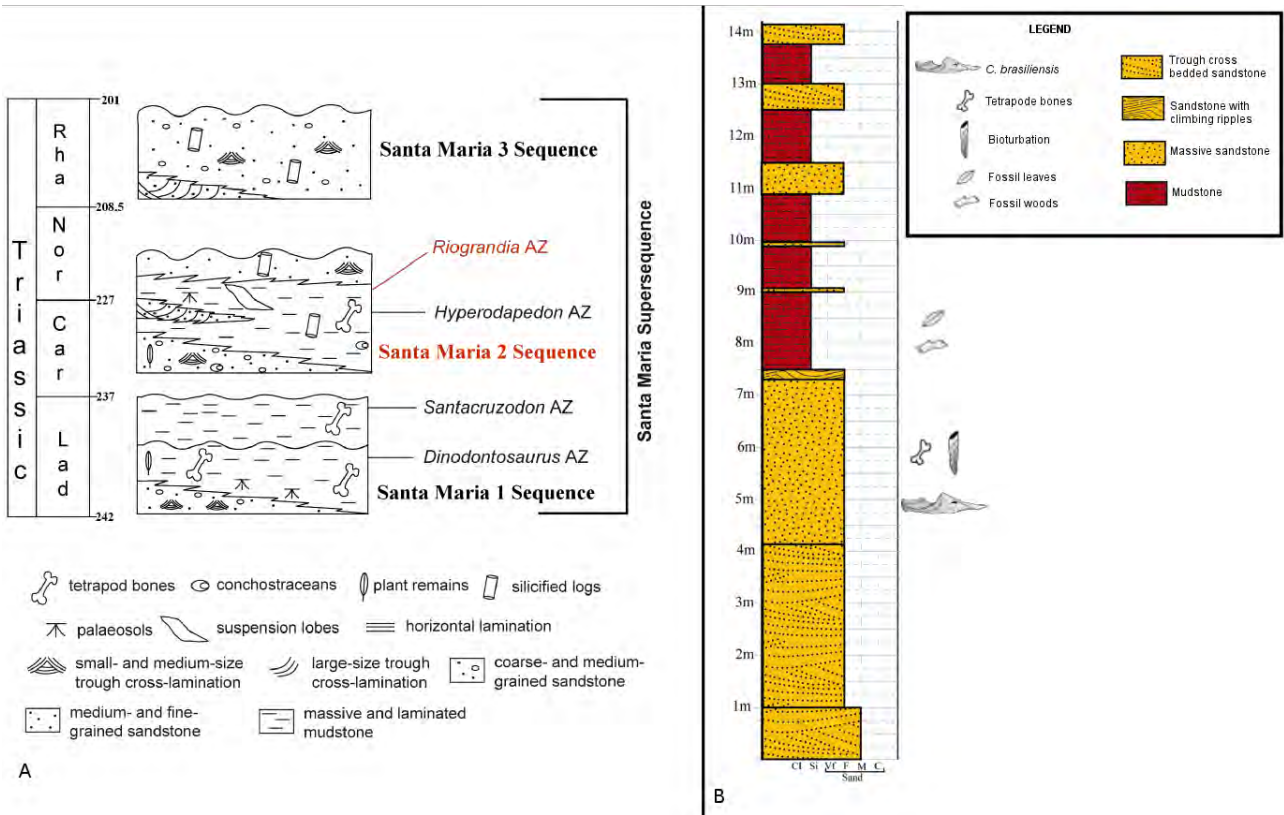


Figure 3.



Figure 4.



Figure 5



Figure 6

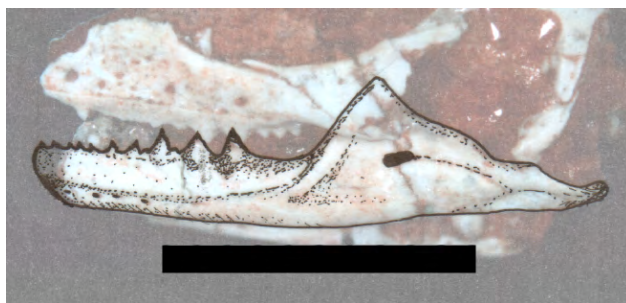


Figure 7.

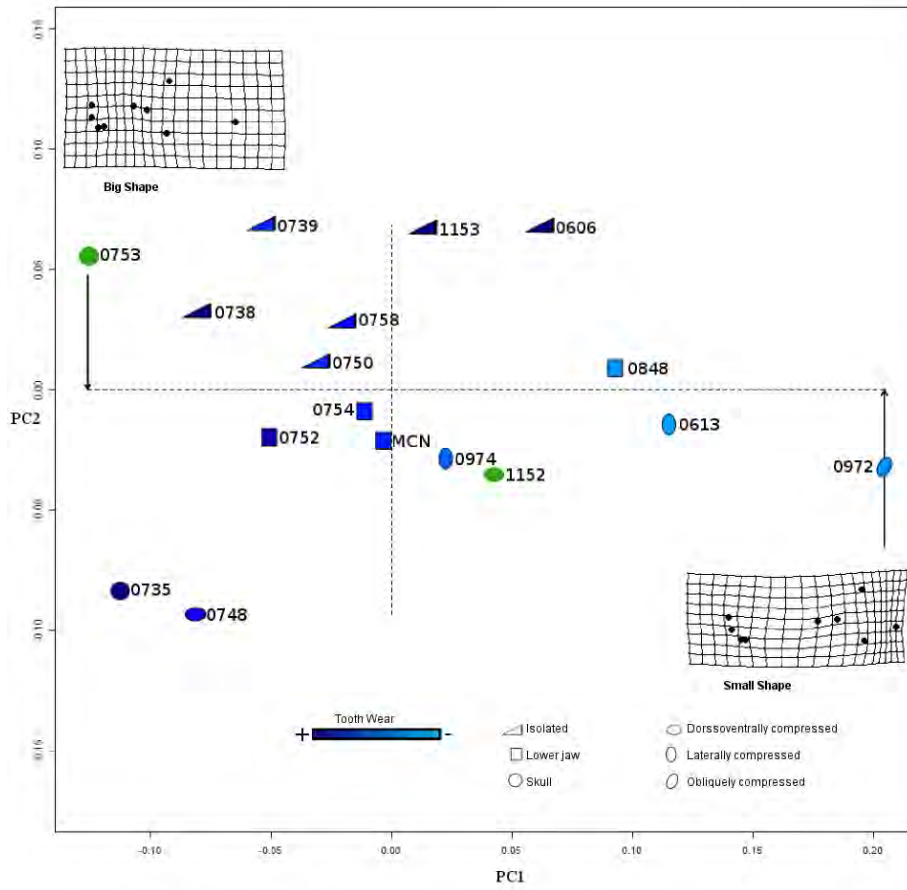


Figure 8.

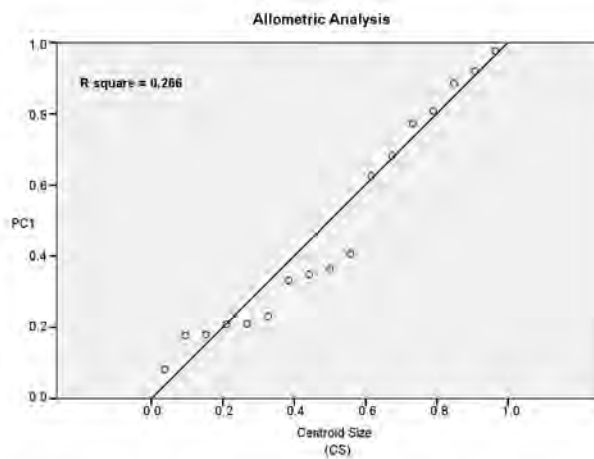


Figure 9.

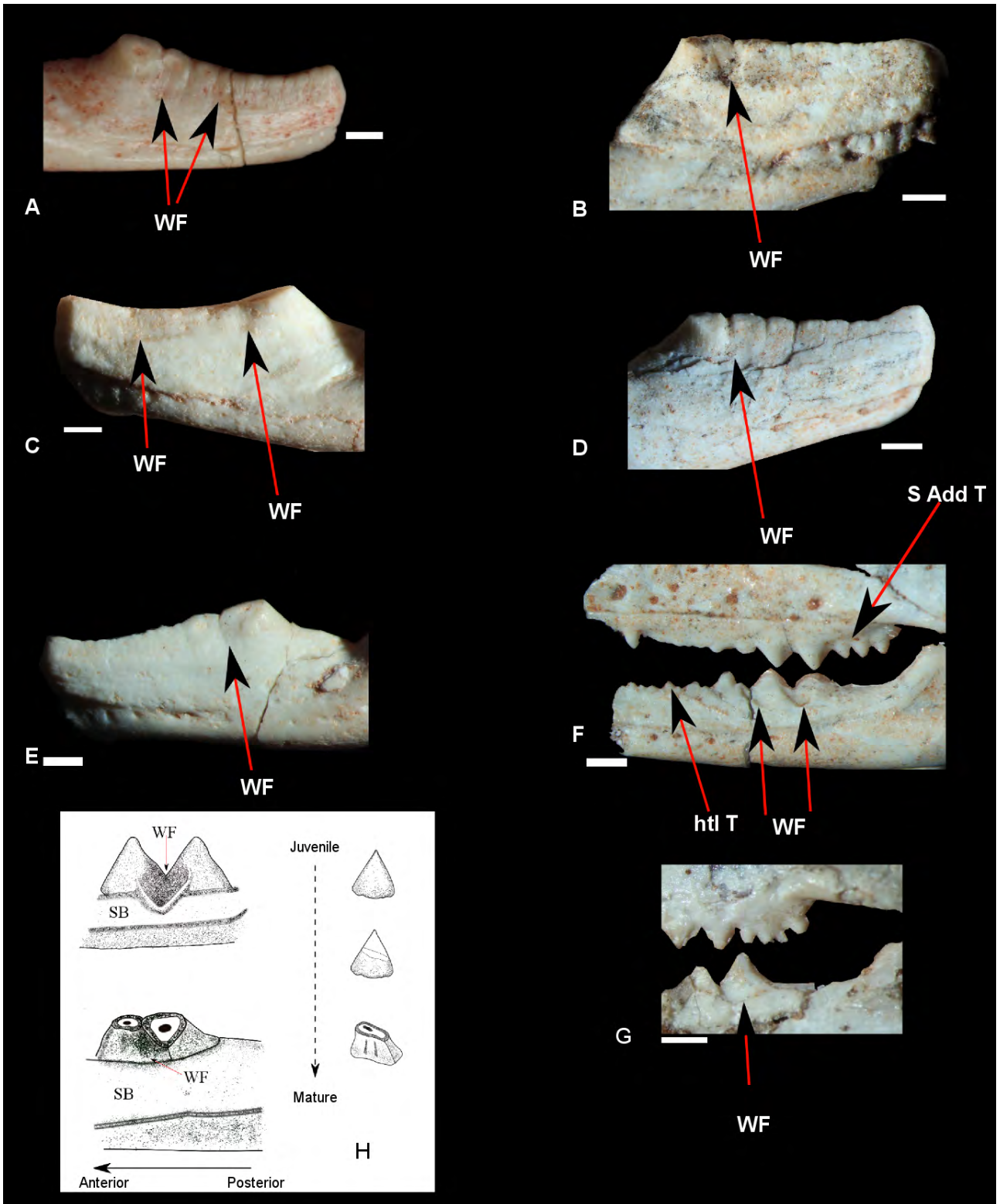
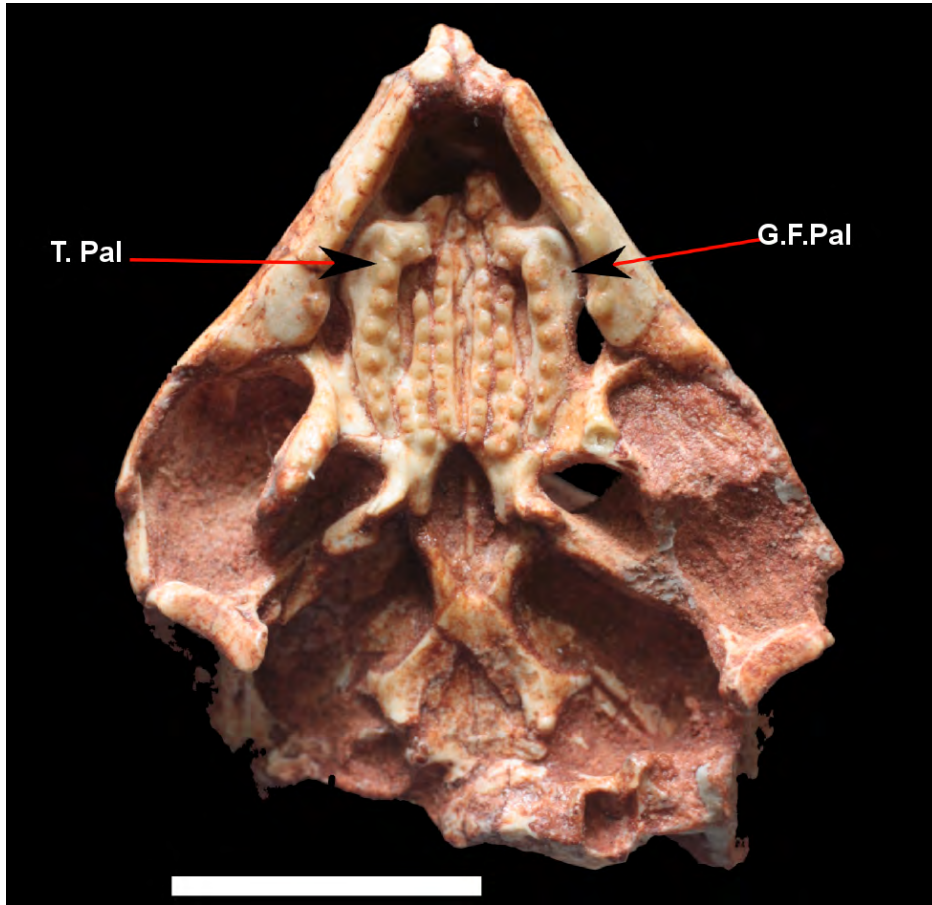


Figure 10



Parte III

ANEXOS

**Reunião Anual Regional da
Sociedade Brasileira de Paleontologia**

LIVRO DE RESUMOS



**Centro de Apoio à Pesquisa Paleontológica - CAPP
São João do Polésine, RS
14 e 15 de dezembro de 2012**



UM NOVO REGISTRO DE LEPIDOSAUMORPHA NÃO-RHYNCHOCEPHALIA DO TRÍASSICO SUPERIOR DO RIO GRANDE DO SUL (SEQUÊNCIA SANTA MARIA 2, CENOZONA DE RIOGRANDIA)

PAULA ROSARIO ROMO DE VIVAR MARTÍNEZ* & MARINA BENTO SOARES

Laboratório de Paleovertebrados, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Avenida Bento Gonçalves, 9500, Agronomia, 91501-970, Porto Alegre, RS, paulaoirasor@gmail.com, marina.soares@ufrgs.br

O primeiro lepidosauomorfo não-rincocefálio registrado na Cenozona de *RioGrandia* foi *Cargninia enigmatica*, proveniente do afloramento Linha São Luiz, em Faxinal do Soturno. Este corresponde a um fragmento de dentário esquerdo (UFRGS-PV-1027-T) com seis dentes homodontes (5,8 mm), o qual foi relacionado a Kuenheosauridae, em particular ao gênero *Icarosaurus*. O novo material aqui descrito (UFRGS-PV-0743-T), coletado no mesmo afloramento, é, também, um fragmento mandibular delgado (2,55 mm), portando seis dentes homodontes cônicos simples. Um ligeiro engrossamento pode ser observado no dentário, no limite deste com a base das coroas dentárias, o que poderia indicar um tipo de implantação dentária diferente da acrodonte, aproximando-se mais do padrão subtecodonte (ou subacrodonte). As características da mandíbula e dentição mencionadas acima coincidem com as descritas para os kuenheosaurídeos e *C. enigmatica*. Entretanto, UFRGS-PV-0743-T difere de *C. enigmatica* no que tange à proporção entre a altura do ramo mandibular e a altura das coroas dentárias. Mesmo levando-se em conta que os dois fragmentos mandibulares correspondem a distintas seções da mandíbula, a porção mais proximal do ramo mandibular de *C. enigmatica*, inferida como a sua altura mínima (1,8 mm), corresponde ao dobro da maior altura observada na mandíbula no novo espécime (0,8 mm), a qual é muito mais delgada em toda sua extensão. Por outro lado, os dentes dos dois espécimes apresentam tamanhos similares (entre 0,4 e 0,5 mm). Neste sentido, considera-se que tais diferenças são significativas e que UFRGS-PV-0743-T possa corresponder a um novo táxon [* Bolsista CAPES]



ISSN 1516-1811

Paleontologia em Destaque

Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia

Edição Especial - Outubro/2013



**XXIII
CONGRESSO
BRASILEIRO DE
PALEONTOLOGIA**

13 a 18/10/2013 - Gramado, RS

I Simpósio de Paleontologia Brasil-Portugal

**Fósseis Brasileiros: Testemunhos da Deriva Continental
*Homenageando Wegener***

Boletim de Resumos

Editores

Ana Maria Ribeiro
Cecília Cunha Lana
Fernando Abdala
João Carlos Coimbra
Juliana Leme
Maria Judite Garcia

ANÁLISE MORFOGEOMÉTRICA PRELIMINAR DE DENTÁRIOS DE *CLEVOSARUS* (RHYNCHOCEPHALIA, CLEVOSAURIDAE) DO TRIÁSSICO SUPERIOR DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL

PAULA ROSÁRIO ROMO DE VIVAR MARTÍNEZ* & MARINA BENTO SOARES

Laboratório do Setor de Paleovertebrados, Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, IGEO-UFRGS, Porto Alegre, RS,
Brasil. marina.soares@ufrgs.br

Apresentamos uma proposta para o estudo da variação da forma em dentários de rincocéfálios fósseis, usando como ferramenta principal a Morfometria Geométrica. Dentre os espécimes analisados, 21 provêm do afloramento Linha São Luiz, em Faxinal do Soturno, relacionado ao topo da Sequência Santa Maria 2. Alguns correspondem a exemplares formalmente descritos, outros foram atribuídos a *Clevosaurus* com base em características diagnósticas e alguns só foram identificados como *Rhynchocephalia*. Também foram utilizados sete espécimes não brasileiros (Inglaterra e África do Sul). As etapas envolvidas na aquisição de dados foram: estabelecimento de marcos anatômicos; obtenção de medidas de comprimento e largura entre os marcos anatômicos; busca dos *missing data* com o método *Bayesian PCA missing value estimator* usando a função *bpca* do pacote *pcaMethods* do *software R*, reconstrução dos dentários a partir dos *missing data* obtidos. As etapas envolvidas na análise morfogeométrica foram: identificação dos estágios ontogenéticos, a partir da dentição e

248



tamanho dos espécimes; marcação dos marcos anatômicos no *software TPSDig2*; realização de uma análise geral de *Procrustes*, de uma análise dos componentes principais (PCA) e de uma análise alométrica, com o pacote *Geomorph* do *software R*. A amostragem permitiu o estabelecimento de 9 marcos anatômicos, com um total de 29% de dados ausentes (*missing data*), o que é considerado uma baixa margem de erro. Obteve-se os seguintes resultados, baseado nos dentários brasileiros: os componentes principais, Pc1 e Pc2, foram os mais explicativos da variação da forma: 55,104% e 22,639%, respectivamente; existe alometria na amostragem analisada, porém esta se mostrou fraca na regressão; o resultado na anova entre PC1 e estágio ontogenético foi de $Pr(>F) = 0.005$. Em geral existe um padrão de mudança na forma, observado em 17 espécimes, que pode ser explicado pelo desenvolvimento ontogenético. Existem cinco exemplares que não obedecem a este padrão, o que pode estar refletindo a presença de outras espécies na amostra, dimorfismo sexual e/ou tendenciamentos tafonômicos. Os resultados obtidos demonstram que a tafocenose dos *Rhynchocephalia* de Faxinal do Soturno apresenta um bom potencial para estudos morfogeométricos, e que mais testes precisam ser feitos para corroborar e elucidar as conclusões preliminares aqui apresentadas [*CAPES]

ANEXO I

Título da Dissertação/Tese:

ESTUDO SOBRE A VARIAÇÃO MORFOLÓGICA NO DENTÁRIO DE CLEVOSAURUS BRASILIENSIS BONAPARTE E SUES, 3006 (RHYNCHOCEPHALIA, CLEVOSAURIDAE), DO TRIÁSSICO SUPERIOR DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL, UTILIZANDO A MORFOMETRIA GEOMÉTRICA

Área de Concentração: Paleontologia

Autora: **PAULA ROSARIO ROMO DE VIVAR MARTÍNEZ**

Orientador: Profa. Dra. Marina Bento Soares

Examinador: Prof. Dr. Nilton Cáceres

Data: 03.02.2014

Conceito:

B

PARECER:

A dissertação de Paula R. Martínez trata da variação morfológica do dentário de *Clevosaurus brasiliensis* do Triássico Sup. usando morfometria geométrica. O estudo usa mandíbulas até bem conservadas de 17 espécimes. É apresentada uma introdução, revisão de literatura, e depois um artigo já em inglês. Trata-se especificamente do artigo, com seu começo, meio, e fim, todos comentários e recomendações. Em geral, a autora foi muito sucinta ou breve no detalhamento dos métodos e resultados. É notável que faltou um bom relacionamento entre tabelas e sua citação no texto. Particularmente, as legendas principalmente de tabelas estão muito resumidas, tornando difícil a tarefa de entendê-las em sua totalidade. P. ex., siglas devem fornecer na própria tabela; também, as tabelas 6 e 7 devem compor uma única tabela. As mandíbulas foram reconstruídas através da simulação e a autora deve indicar o quanto, se médio, erro estava incompleto. Como exemplo na falta de detalhamento, a tabela 3 deve ser citada quando se menciona a correlação entre PC e arcinatura. É fonêmica. Como é um estudo com apenas 17 amostras, não se pode usar livremente um teste paramétrico como a correlação de Pearson; ou se verificam as premissas e faz-se ajuste(s), ou se usa uma prova não-paramétrica. Nos Resultados, 2º parágrafo, a des-

criação das deformações segundo os eixos da PCA e não um pouco confuso: p.ex., a mudança de forma do eixo 1, do positivo para o negativo, devem ser revertidas. A autora deve melhorar esta parte e ser mais detalhada, descrevendo como exatamente cada parte da mandíbula se deforma. Não entendi o porquê de uso dos termos "Small Shape" e "Big Shape": não encontrei explicações relativas a esses termos. Se são relativos a espécimes pequenos ou grandes absolutamente, não é o caso de usar esses termos nos resultados (talvez na discussão apenas), pois um dos objetivos da morfometria geométrica é retirar o efeito do tamanho corporal, por mais que fique um resíduo alométrico ainda na variação da forma. Na Figura 7, usa-se mostrar as deformações nos extremos dos dois eixos centrais das PCs, gerando 4 figuras, e não somente 2 (e não obliquamente apresentadas). Na definição dos landmarks não se deve estabelecer um marco⁽⁹⁾ com base em apenas um outro marco (2); deve-se estabelecer uma linha mestre entre 2 marcos válidos e a partir daí estabelecer um outro marco em superfície lisa. As menções mostradas na Tabela 2 e Figura 4 não foram utilizadas; evitar mostrar o que não é usado e sim de falar o que é mais importante.

Assinatura:


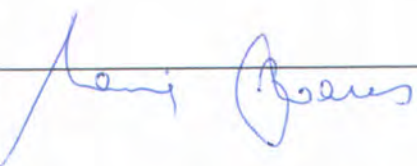
Data: 03. fev. 14

Ciente do Orientador:

Ciente do Aluno:

ANEXO I
Título da Dissertação/Tese:
UM ESTUDO SOBRE A VARIAÇÃO MORFOLÓGICA NO DENTÁRIO DE <i>CLEVOSAURUS BRASILIENSIS</i> BONAPARTE E SUES, 2006 (RHYNCHOCEPHALIA, CLEVOSAURIDAE), DO TRIÁSSICO SUPERIOR DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL, UTILIZANDO A MORFOMETRIA GEOMÉTRICA.
Área de Concentração: PALEONTOLOGIA
Autor: PAULA ROSARIO ROMO DE VIVAR MARTÍNEZ
Orientador: MARINA BENTO SOARES
Examinador: DRA. ANNIE SCHMALTZ HSIUO
Data: 13/01/2014
Conceito: A
PARECER:
<p>Como a dissertação está dividida em dois grandes tópicos centrais: 1. Estado da Arte e, 2. Artigo submetido em um periódico, este parecer irá seguir a organização proposta pela Norma 103 – Submissões de teses e dissertações na forma de artigos do PPGGEO-UFRGS.</p> <p>1. ESTADO DA ARTE</p> <p>A apresentação da dissertação está bastante concisa e objetiva, muito embora eu discorde da forma como foi apresentada, i.e., o tópico “1. Introdução” deveria não só incluir apenas o que será a dissertação, mas sim toda a parte do tópico “4. Contextualização do Tema de estudo”, pois é importante que o tema central do manuscrito seja apresentado inicialmente no trabalho (p.ex. “O que é <i>CLEVOSAURUS BRASILIENSIS</i> BONAPARTE E SUES, 2006 (RHYNCHOCEPHALIA, CLEVOSAURIDAE)”.</p> <p>Da mesma forma, tanto o item “2. Área de Estudo” poderia estar alocado dentro de um tópico maior e geral, “Material (procedência, idade, fauna associada etc) e Métodos”. Nesse sentido, o item “3. Material e Métodos” está deslocado do item “5. Análise morfométrica”. Acredito eu, que na verdade o item “5.” já deveria estar inserido no item “3.”, já que se trata do método principal de análise dessa dissertação. Pois a obtenção das medidas só foi possível por já estar descrita e explicada toda a metodologia aplicada para morfometria de vertebrados, sendo então aplicada nos fósseis estudados dessa dissertação. Nesse sentido, achei esta parte deslocada do restante dos tópicos seguintes, pois só o item “5.” (incluindo item “6.”) é demasiadamente longo. Compreendo que a autora preocupou-se em explicar como a metodologia de morfometria geométrica foi concebida, desenvolvida e constantemente aprimorada, mas de uma forma geral, não há necessidade de descrição total do método aplicado, já que está brevemente descrito no artigo submetido. Sugiro que procure entre as teses e dissertações defendidas no PPGGeociências, modelos de mais econômicos</p>

Assinatura:	<i>Amélia</i>	Data: 10/02/2014
Ciente do Orientador:	<i>Amélia</i>	
Ciente do Aluno:	<i>Paul</i>	

ANEXO I	
Título da Dissertação/Tese:	
UM ESTUDO SOBRE A VARIAÇÃO MORFOLÓGICA NO DENTÁRIO DE <i>CLEVOSAURUS BRASILIENSIS</i> BONAPARTE E SUES, 2006 (RHYNCHOCEPHALIA, CLEVOSAURIDAE), DO TRIÁSSICO SUPERIOR DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL, UTILIZANDO A MORFOMETRIA GEOMÉTRICA.	
Área de Concentração: PALEONTOLOGIA	
Autor: PAULA ROSARIO ROMO DE VIVAR MARTÍNEZ	
Orientador: MARINA BENTO SOARES	
Examinador: DR. RICHARD A. FARIÑA	
Data: 13/01/2014	
Conceito: A	
PARECER:	
<p>A dissertação da estudante Paula Romo tem a ver com o uso de métodos de morfometria geométrica visando a geração de hipóteses paleobiológicas e da ontogenia em <i>Clevosaurus brasiliensis</i>, uma espécie de rincocefálios do Triássico sul-americano. Para tanto, a autora desenvolve uma apurada relação do histórico da ferramenta e contextualiza com detalhe a filogenia, a geologia e o ambiente da espécie estudada. A consulta do material é muito completa e a metodologia é corretamente aplicada. Também, a importância dos resultados sobre a paleobiologia e ontogenia da espécie sob estudo é logicamente deduzida e, portanto, as conclusões são corretamente enunciadas.</p>	
Assinatura:	Data: 19 de janeiro de 2014
	
Ciente do Orientador:	
Ciente do Aluno:	