



INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS  
DEPARTAMENTO DE PALEONTOLOGIA E ESTRATIGRAFIA

Análise osteológico-dentária de *Stereosternum tumidum* Cope 1886, amniota primitivo da Formação Irati, Permiano do Brasil

Flávio Augusto Pretto  
Cesar Leandro Schultz (orientador)  
Juan Carlos Cisneros (co-orientador)

Porto Alegre, Dezembro de 2009

Dissertação submetida ao Curso de Bacharelado em Ciências Biológicas da UFRGS como um dos requisitos para a obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas, Ênfase Ambiental.

Este trabalho foi realizado no Setor de Paleovertebrados do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia do Instituto de Geociências da UFRGS, com apoio financeiro do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

*“(...) não se pode fritar um ovo com uma nova concepção da vida e nem tampouco tomar um metrô, a menos que você tenha um bilhete (...). A principal recompensa, no entanto, é a satisfação interior – o privilégio de trabalhar em algo excitante, a alegria da realização, o raro prazer de deixar sua marca no mundo e saber que sua vida fez uma diferença.”*

*Stephen Jay Gould, Vida Maravilhosa*

---

## **Agradecimentos**

Aos meus orientadores, Cesar e Juan, não só por terem aceito minha “louca” idéia de estudar mesossaurídeos, mas pela constante fonte de idéias, esclarecimentos e acima de tudo, de novas perguntas.

À Bianca Mastrantonio e à Cristina Bertoni-Machado, por terem me orientado durante meus primeiros anos dentro do Laboratório de Paleovertebrados. Muito do que aprendi com vocês foi fundamental para a execução deste trabalho.

Ao professor Michael Holz, por ter me ensinado os procedimentos básicos de coleta de dados em campo, e por ter orientado meu segundo ano dentro do Laboratório.

Ao Paulinho, por ter me passado as técnicas de confecção de moldes e réplicas de fósseis.

Ao Téo, pelas várias discussões dentro da área de osteologia e morfologia funcional, e por ter me ensinado a maioria das técnicas de coleta e preparação de material fóssil que conheço.

À professora Marina, por todo o material bibliográfico fornecido, e pelos muitos esclarecimentos, em especial sobre tafonomia de mesossaurídeos.

A todos os colegas do Laboratório de Paleovertebrados pelo ambiente de trabalho agradável e, sobretudo, divertido.

Ao pessoal da Seção de Paleovertebrados do Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, por ter me acolhido durante meu estágio curricular, e em especial à professora Ana Maria Ribeiro, pela supervisão e por disponibilizar os espécimes da coleção para comparação.

Aos colegas de graduação, que antes de tudo considero grandes amigos, e em especial ao Hélio, pela divisão do apartamento nos primeiros anos de faculdade.

À Dessa, pelo carinho inesgotável, pela compreensão, pela cumplicidade e pela paciência ao revisar a maior parte deste texto.

Ao meu irmão Marcos pela convivência diária.

Aos meus pais, Narciso e Suzane, por serem meu porto seguro, e por terem abraçado esse meu sonho de criança, que é fazer paleontologia. Vocês vão ser pra sempre meus heróis, e é a vocês que eu dedico este trabalho.

## Resumo

Os mesossaurídeos são os mais antigos amniotas a desenvolver adaptações atribuídas ao hábito aquático (como um corpo hidrodinâmico, cauda lateralmente comprimida e costelas espessas). Seus fósseis são coletados abundantemente em sedimentos datados do Eopermiano, com uma distribuição que abrange Brasil (Formação Irati), Uruguai (Formação Mangrullo), Paraguai, Namíbia (Formação Huab) e sul da África (Formação Whitehill). São atualmente reconhecidos três gêneros integrando a família Mesosauridae (*Mesosaurus*, *Stereosternum* e *Brazilosaurus*). Apesar de conhecido há quase um século e meio, contudo, e mesmo diante da grande quantidade de fósseis disponíveis para estudo, o grupo ainda é considerado problemático por diversos autores, em especial devido à falta de estabilidade filogenética. Diversas informações acerca da osteologia de mesossaurídeos ainda são controversas ou pouco informativas, o que dificulta trabalhos derivados do conhecimento morfológico (desde a anatomia funcional até a filogenia do grupo). Além disso, a grande maioria do conhecimento obtido para o grupo baseia-se apenas em dados referentes a *Mesosaurus*, com relativamente poucos estudos acerca dos dois gêneros restantes.

Dada a disponibilidade de bons materiais de *Stereosternum* depositados na coleção de paleovertebrados do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia do Instituto de Geociências da UFRGS, e frente a poucas revisões feitas para o táxon, esse trabalho efetua um reconhecimento e revisão osteológica, vinculando, quando possível, alguns aspectos da morfologia dos elementos ósseos a um contexto funcional. Características como a forte ossificação dos elementos do pulso em indivíduos adultos, a presença de membranas interdigitais e a presença de um sólido sistema de articulações entre as vértebras, reconhecidas por outros autores, foram confirmadas e são discutidas. Além disso, a forte musculatura caudal, cuja presença é interpretada a partir da morfologia da respectiva série vertebral, e a possível presença de estruturas sensoriais no dentário, similares às de predadores aquáticos atuais, reforçam o grau de adaptação atingido por *Stereosternum* para adequar-se ao meio aquático.

## Abstract

Mesosaurids are the most ancient amniotes to develop adaptations related to an aquatic habit (as a hydrodynamic body, laterally-compressed tail and thickened ribs). Fossils of mesosaurid specimens are abundantly collected in sediments dating from Eopermian, with a distribution that comprises Brazil (Irati Formation), Uruguay (Mangrullo Formation), Paraguay, Namibia (Huab Formation) and southern Africa (Whitehill Formation). Three genera are currently recognized as integrating the family Mesosauridae (*Mesosaurus*, *Stereosternum* and *Brazilosaurus*). Even being known for about one and a half century, and despite the amount of fossils available for study, the group is still considered problematic by many authors, mainly because of the lack of phylogenetic stability. Much information concerning the osteology of mesosaurids is still matter of controversy or poorly defined, what imposes difficulties to studies that derive from morphological data (from functional anatomy to the phylogeny of the group). Additionally, most of the obtained knowledge of the group is based on *Mesosaurus* data, with the two remaining genera still poorly studied.

Given the availability of good *Stereosternum* materials deposited at the paleovertebrates collection of the Departamento de Paleontologia e Estratigrafia of the Instituto de Geociências, UFRGS, and facing few revisions focusing this taxon, this work consists in the recognizing and revision of osteological information, linking, when possible, some aspects of the morphology of bone elements to a functional context. Features as the strong ossification of the wrists and ankles in adult individuals, the presence of interdigital membranes and the presence of a solid articulating system among the vertebrae, recognized by previous workers, are confirmed and discussed. Additionally, the strong tail musculature, inferred with basis on the morphology of the respective vertebral series, and the possible presence of sensorial structures in the dentary, similar to the ones found in extant aquatic predators, show the degree of adaptation achieved by *Stereosternum* to live in the aquatic environment.

## Sumário

Lista de imagens .....	8
Lista de tabelas .....	10
1. INTRODUÇÃO .....	11
1.1 Aspectos gerais do grupo .....	12
1.2 Objetivos .....	15
2. CONTEXTO GEOLÓGICO .....	16
2.1 Geologia da Formação Irati .....	17
2.2 Interpretação paleoambiental .....	19
3. ESTADO DA ARTE .....	22
3.1 Revisão bibliográfica.....	23
4. MATERIAL E MÉTODOS.....	30
4.1 Listagem de espécimes.....	31
4.1.1 UFRGS-PV170P .....	31
4.1.2 UFRGS-PV174P .....	32
4.1.3 UFRGS-PV379P .....	33
4.1.4 Espécime DGM 533-R .....	34
4.1.5 Espécime P.457 .....	35
4.2 Preparação do Material .....	36
4.2.1 Considerações Gerais.....	36
4.2.2 Casos Especiais.....	37
4.2.3 Obtenção de Contramoldes .....	38
4.3 Orientação anatômica.....	38
5. DESCRIÇÃO E DISCUSSÃO .....	41
5.1. Sincrânio .....	42
5.1.1 Considerações Gerais.....	42
5.1.2 Crânio.....	43
5.1.3 Mandíbula .....	50
5.1.4 Dentição .....	52
5.2 Coluna Vertebral.....	53
5.2.1 Considerações Gerais.....	53
5.2.2 Série Cervical.....	54
5.2.3 Série Truncal.....	57
5.2.4 Série Sacral.....	63
5.2.5 Série Caudal .....	63
5.3 Cinturas.....	68
5.3.1 Considerações Gerais.....	68
5.3.2 Cintura Peitoral .....	68
5.3.3 Cintura Pélvica .....	72
5.4 Membros.....	73
5.4.1 Considerações Gerais.....	73
5.4.2 Membros Peitorais: Propódio e Epipódio.....	74
5.4.3. Membros Peitorais: Mão .....	78
5.4.4 Membros Pélvicos: Propódio e Epipódio .....	83
5.4.5 Membros Pélvicos: Pé .....	85
5.5 Outros elementos ósseos.....	88
5.5.1 Elementos da Gastrália.....	88
6. CONCLUSÕES E PERSPECTIVAS .....	89
7. REFERÊNCIAS .....	93

## Lista de imagens

01.	Reconstrução do mesossaurídeo <i>Mesosaurus</i>	p. 12
02.	Cladograma simplificado, ilustrando as relações de amniotas	p. 13
03.	Distribuição das localidades com fósseis de mesossaurídeos	p. 13
04.	Comparação entre espécimes preservados em calcários e em folhelhos	p. 15
05.	Carta estratigráfica da Bacia do Paraná	p. 17
06.	Área aflorante da Formação Irati na Bacia do Paraná	p. 18
07.	Comparação entre os três gêneros válidos de Mesosauridae	p. 29
08.	Espécime UFRGS-PV170P	p. 32
09.	Espécime UFRGS-PV174P	p. 33
10.	Espécime UFRGS-PV379P	p. 34
11.	Espécime DGM 533-R	p. 35
12.	Espécime P.457	p. 36
13.	Contramolde em silicone do espécime UFRGS-PV170P	p. 38
14.	Orientação anatômica para o indivíduo em norma dorsal	p. 39
15.	Orientação anatômica para o indivíduo em norma lateral	p. 39
16.	Orientação anatômica para o membro isolado	p. 40
17.	Orientação anatômica para o crânio isolado (em vista palatal)	p. 40
18.	Comparação entre crânios de pararrépteis	p. 42
19.	Detalhe do crânio do espécime UFRGS-PV379P	p. 45
20.	Detalhe do crânio do espécime P.457	p. 45
21.	Detalhe do crânio do espécime DGM 533-R	p. 49
22.	Detalhe do crânio do espécime UFRGS-PV170P	p. 49
23.	Espécime UFRGS-PV378P, dentário isolado	p. 51
24.	Esquema ilustrando estruturas sensoriais de teleósteos e anfíbios atuais	p. 51
25.	Ilustração esquemática de vértebra trunca de <i>Stereosternum</i>	p. 54
26.	Detalhe da região cervical do espécime P.457	p. 55
27.	Detalhe da região cervical do molde do espécime UFRGS-PV170P	p. 56
28.	Detalhe da região cervical do espécime UFRGS-PV379P	p. 56
29.	Detalhe da região cervical do espécime DGM 533-R	p. 57
30.	Detalhe da região trunca do espécime UFRGS-PV379P	p. 58
31.	Detalhe das articulações acessórias do espécime UFRGS-PV379P	p. 60
32.	Detalhe da região trunca do molde do espécime UFRGS-PV170P	p. 60
33.	Costela isolada de mesossaurídeo indeterminado	p. 61
34.	Comparação entre as vértebras truncais de <i>Stereosternum</i> e <i>Mesosaurus</i>	p. 62
35.	Detalhe da região sacral do espécime UFRGS-PV379P	p. 63
36.	Detalhe da região caudal de três espécimes de <i>Stereosternum</i>	p. 65
37.	Reconstrução da musculatura da região anterior da cauda de <i>Stereosternum</i>	p. 66
38.	Detalhe da região peitoral do molde do espécime UFRGS-PV170P	p. 69



39.	Detalhe da região peitoral do espécime P.457	p. 70
40.	Detalhe da região peitoral de um mesossurídeo juvenil	p. 71
41.	Detalhe da região pélvica do espécime UFRGS-PV379P	p. 72
42.	Detalhe dos membros peitorais do espécime UFRGS-PV170P	p. 75
43.	Desenho esquemático do úmero direito de <i>Stereosternum</i>	p. 76
44.	Desenho esquemático do ângulo descrito pelo úmero de <i>Stereosternum</i>	p. 76
45.	Detalhe do membro peitoral direito do exemplar UFRGS-PV170P	p. 80
46.	Detalhe do membro peitoral direito do exemplar UFRGS-PV174P	p. 80
47.	Espécime de mesossaurídeo juvenil, mostrando a não-ossificação do carpo	p. 81
48.	Desenho esquemático da mão de <i>Thalassochelys</i>	p. 82
49.	Detalhe do membro pélvico esquerdo de UFRGS-PV379P	p. 84
50.	Detalhe do membro posterior esquerdo do espécime DGM 533-R	p. 85
51.	Detalhe da gastrália do espécime UFRGS-PV170P	p. 88

## **Lista de tabelas**

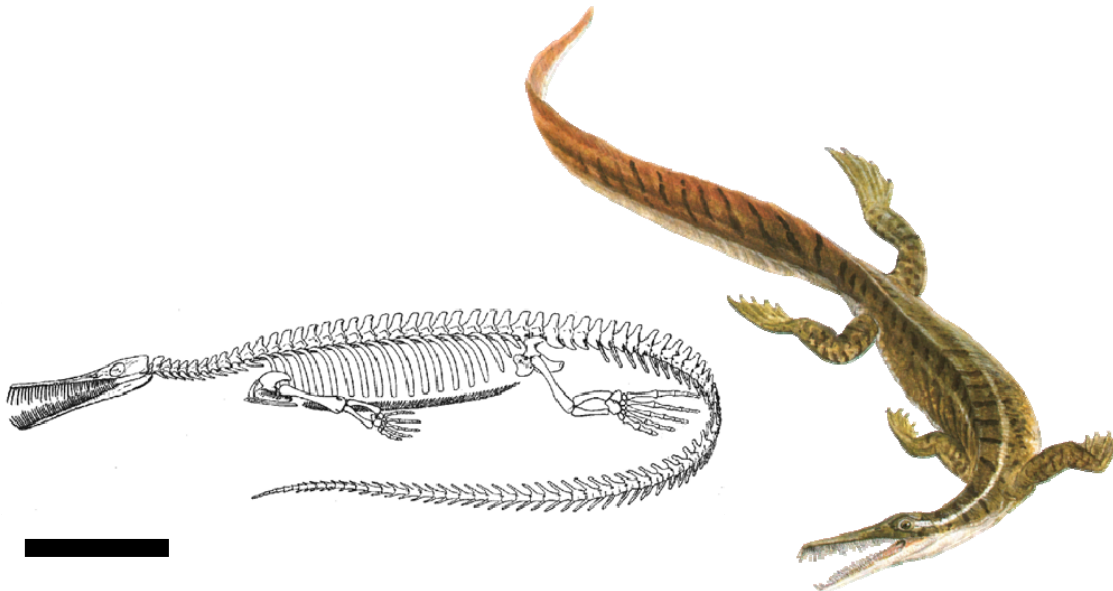
1. Características diagnósticas dos três gêneros de mesossaurídeos p. 29
2. Lista de espécimes apresentados p. 31

# 1. INTRODUÇÃO

---

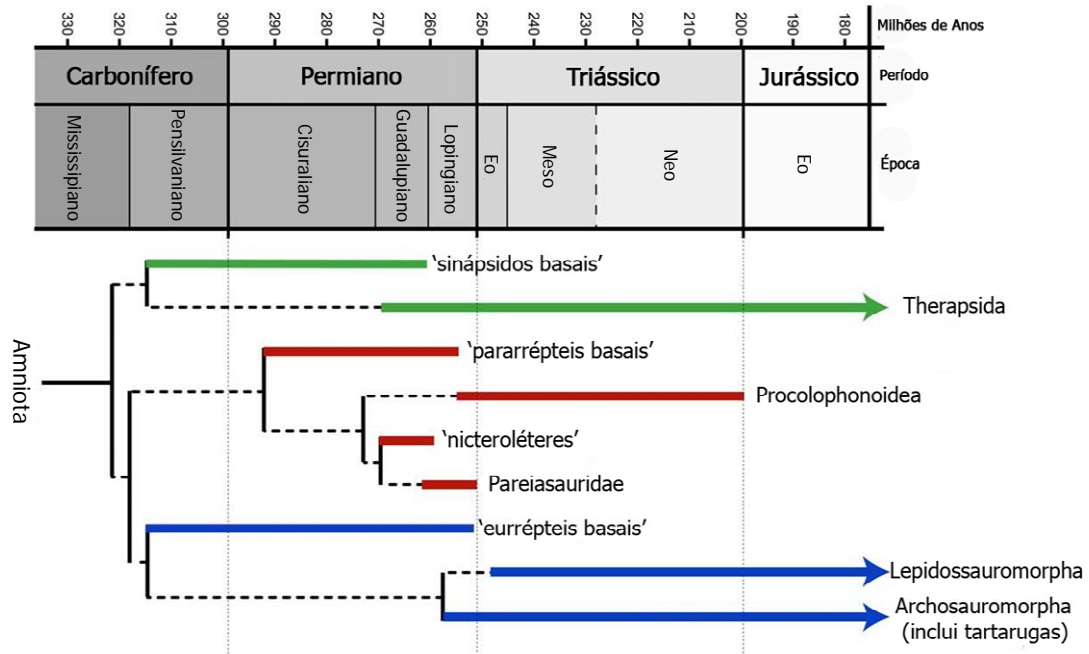
### 1.1 Aspectos gerais do grupo

Os mesossaurídeos (Fig. 01) são amniotas primitivos extintos que exibem uma série de adaptações morfológicas para o hábito aquático. De fato, dentre as muitas linhagens de amniotas que invadiram a água, os mesossaurídeos figuram entre as mais antigas (Modesto, 1996; 2006), sendo reconhecidos atualmente como um ramo basal do clado Parareptilia (Modesto, 2006; Müller & Tsuji, 2007; Tsuji & Müller, 2009) (Fig. 02). Embora de ocorrência geográfica restrita, são encontrados abundantemente nos sedimentos marinhos do Eopermiano, idade Sakmariana (Oelofsen & Araújo, 1987) das Formações Irati, Huab e Whitehill, respectivamente do Brasil, Namíbia e da África do Sul. Há também registros do grupo para a Formação Mangrullo, no Uruguai (Mones & Figueiras, 1980; Martinez, 2004) e para o Paraguai (Beder, 1923; Harrington, 1956).

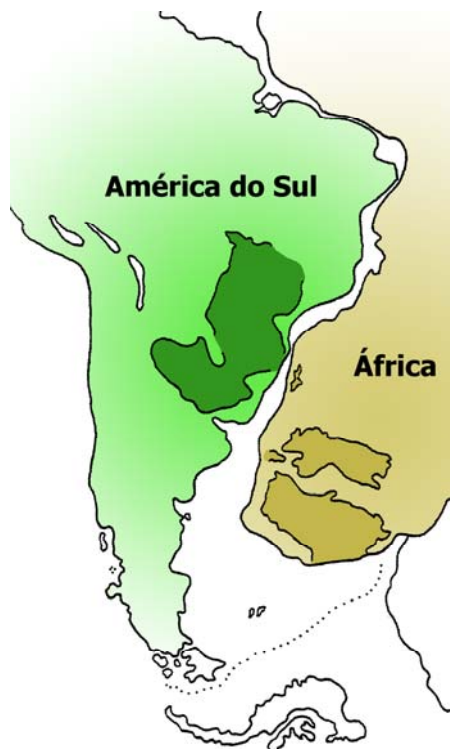


**Figura 01:** À esquerda, reconstrução do esqueleto do mesossaurídeo *Mesosaurus tenuidens* Gervais, 1864 (modificado de Mac Gregor, 1908). À direita, reconstrução artística do mesmo táxon em vida, por Steve Kirk (retirado de Palmer *et alii*, 1999). Escala aproximada: 6cm.

Durante o Permiano, a América do Sul e a África eram unidas geograficamente, fazendo parte do supercontinente Pangea. Em parte do Eopermiano, um braço de mar relativamente raso ocupou uma área de mais de 1,3 milhões de km<sup>2</sup> do território destes dois continentes (Oelofsen & Araújo, 1987), e durante pelo menos metade de sua existência, o assim chamado mar Whitehill-Irati (*sensu* Lavina, 1991) foi povoado por mesossaurídeos (Oelofsen & Araújo, 1983). Sua singular distribuição (Fig. 03) os tornou evidência paleobiológica em um dos primeiros argumentos em favor da teoria da deriva continental (Du Toit, 1927).



**Figura 02:** Cladograma simplificado ilustrando a relação entre diversos grupos de amniotas. O grupo contendo as linhagens representadas em vermelho constitui o clado Parareptilia. Os mesossaurídeos estão inclusos na linhagem dos 'pararrépteis basais'. A idade Sakmariana fica entre cerca de 294 e 284 milhões de anos, sendo uma subdivisão do Cisuraliano, na figura. Modificado de Müller & Tsuji, 2007.



**Figura 03:** Distribuição das localidades (áreas escuras) contendo fósseis de mesossaurídeos na América do Sul e África (os dois continentes foram representados na configuração proposta para o Eopermiano). Modificado de Lavina, 1991.

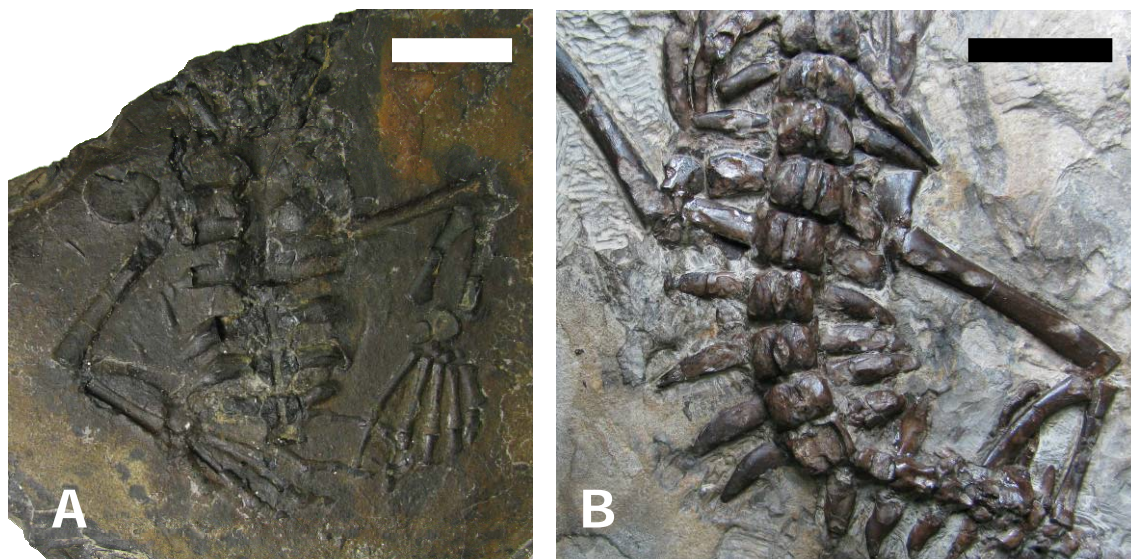
As primeiras publicações concernentes a estes animais datam de mais de um século. Com base em um esqueleto incompleto procedente da África do Sul, Gervais (1864) descreveu *Mesosaurus tenuidens*, uma forma reptiliana que, segundo o autor, partilhava afinidades tanto com grupos terrestres quanto aquáticos (*Mesosaurus* = réptil intermediário). Duas décadas passadas, Cope (1886; 1887) descreveu *Stereosternum tumidum* a partir de materiais coletados em São Paulo, relatando, pela primeira vez, a presença de mesossaurídeos na América do Sul. Em 1966, a partir de material também procedente de São Paulo, Shikama & Ozaki (1966) dercreveram *Brazilosaurus sanpauloensis*. Atualmente, apenas estes três táxons são aceitos. Pelo fato dos três gêneros serem monoespecíficos, por convenção, adotar-se-á, doravante, apenas o nome genérico para fins de referência.

Ainda que somente estes três táxons sejam atualmente válidos, historicamente foram descritas no mínimo oito espécies de mesossaurídeos. Além dos três táxons citados, constam na literatura os táxons *Ditrochosaurus capensis* Gürich, 1889; *Mesosaurus pleurogaster* Seeley, 1892; *Mesosaurus brasiliensis* Mac Gregor, 1908; *Mesosaurus capensis*, Broom, 1908; e *Noteosaurus africanus* Broom, 1913. Estes cinco táxons são atualmente considerados sinônimos de *Mesosaurus tenuidens*.

Apesar da grande quantidade de fósseis, o conhecimento da anatomia de mesossaurídeos ainda é bastante discutível. Por extensão, o entendimento das relações filogenéticas e da interação destes animais com o ambiente em que viveram, além de outras informações derivadas do conhecimento anatômico, é prejudicado. A maioria dos dados referentes ao grupo advém do estudo de exemplares de *Mesosaurus*, geralmente preservados em folhelhos negros bastante friáveis, tanto na África do Sul quanto no Brasil. A presença de grandes quantidades de pirita no sedimento (Soares, 1996) faz com que o material se fragilize muito, quando exposto ao ar. Além disso, é muito comum a preservação destes espécimes no formato de moldes naturais, o que em parte dificulta o estudo. Não obstante, bons materiais (compreendendo esqueletos completos ou parcialmente desarticulados) já foram coletados no folhelho. Quando presentes, contudo, os ossos fossilizados mostram-se com uma coloração muito similar à do sedimento, comprometendo a observação de estruturas mais delicadas (Fig. 04A).

Contrastando com essa situação, os exemplares de *Stereosternum* e de *Brazilosaurus* encontrados nos calcários da formação Irati apresentam uma preservação em geral muito melhor que a dos espécimes coletados em folhelhos, sendo relatada, inclusive, a preservação de traços dos tecidos moles em alguns espécimes (Rösler, 1974, Rösler & Tatizana, 1985). Os ossos, quando preservados,

possuem uma coloração marrom, bastante distinta da do sedimento (Fig. 04B), devido à infiltração de fosfatos no material ósseo, durante a diagênese (Soares 1996).



**Figura 04:** Comparação entre espécimes de mesossaurídeos. Em A, *Mesosaurus*, coletado em folhelho do estado do RS. Em B, *Stereosternum*, preservado em calcário de origem desconhecida, mas provavelmente localizada entre São Paulo e Goiás. Escalas: 2 cm.

## 1.2 Objetivos

A coleção de Paleovertebrados da UFRGS possui um grande acervo de fósseis de mesossaurídeos, muitos deles diagnosticados como sendo espécimes de *Stereosternum*. Valendo-se da quantidade de espécimes disponíveis e da maior facilidade de visualização de estruturas ósseas nos espécimes deste táxon, preservados em calcários, busca-se realizar um reconhecimento e, até onde possível, uma revisão das características anatômicas de *Stereosternum*, com o objetivo de ampliar e atualizar o conhecimento sobre este táxon. Desde sua descrição (Cope 1886; 1887), poucos espécimes novos foram objeto de descrições detalhadas. Podem ser citadas, neste sentido, as contribuições de Osborn (1903) e, mais recentemente, de Modesto (1999). Ainda restam, contudo, muitos detalhes osteológicos por serem devidamente descritos e discutidos, em especial no que diz respeito ao crânio destes animais, cuja preservação é precária, em virtude da condição frágil de seus constituintes ósseos. A grande maioria dos espécimes de *Stereosternum* encontrados com o crânio associado o apresenta com os ossos muito danificados, o que dificulta o reconhecimento de estruturas. Adicionalmente, pretende-se tecer algumas discussões de cunho morfofuncional, com base nos espécimes analisados.

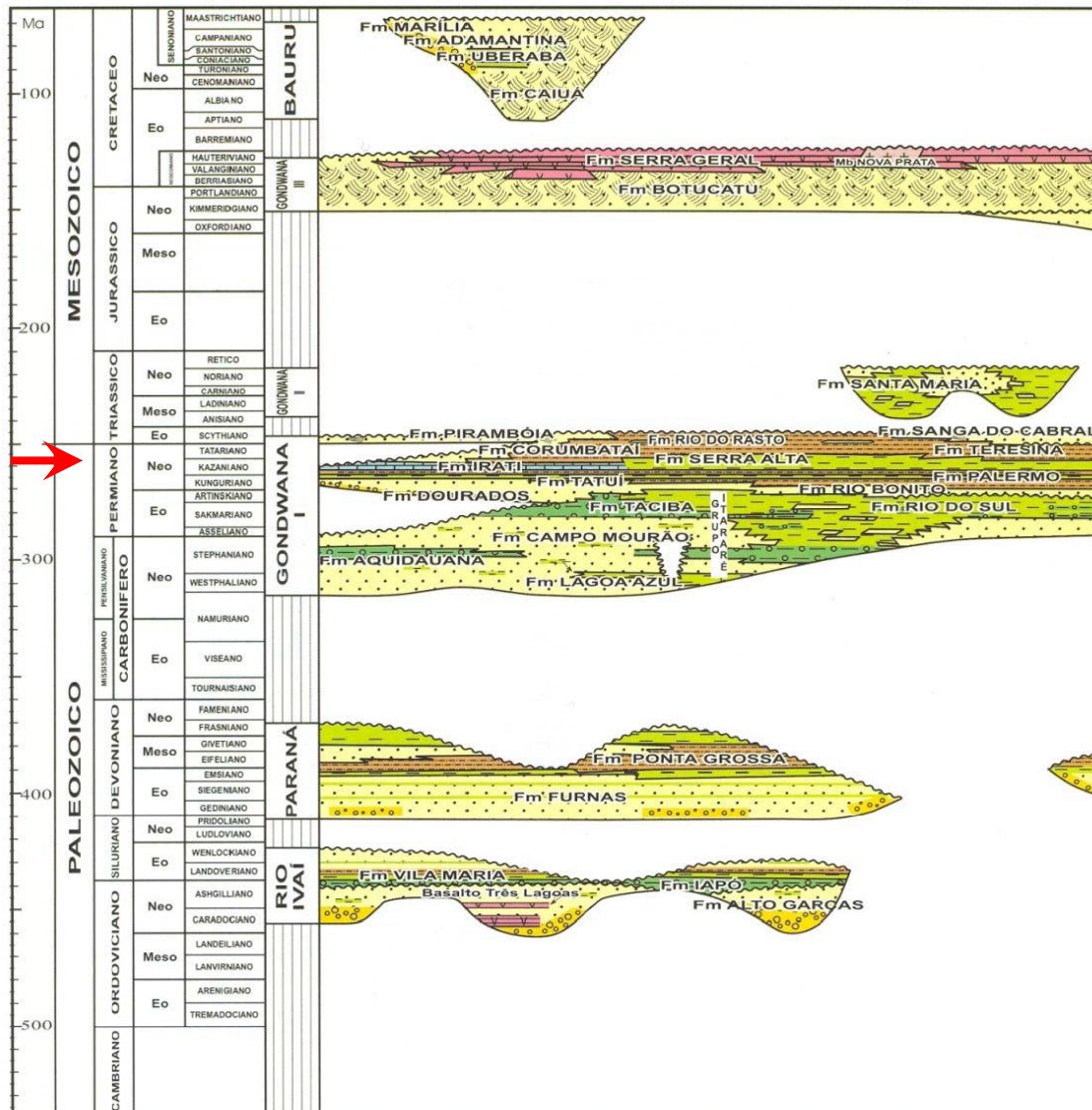
## **2. CONTEXTO GEOLÓGICO**

---



## 2.1 Geologia da Formação Irati

A Formação Irati integra o Grupo Passa Dois da Bacia do Paraná (Fig. 05), com sedimentos depositados em uma área que corresponde à maior extensão atingida pela transgressão marinha ocorrida na sequência Permo-Carbonífera da Bacia (Zalán *et alii*, 1990).

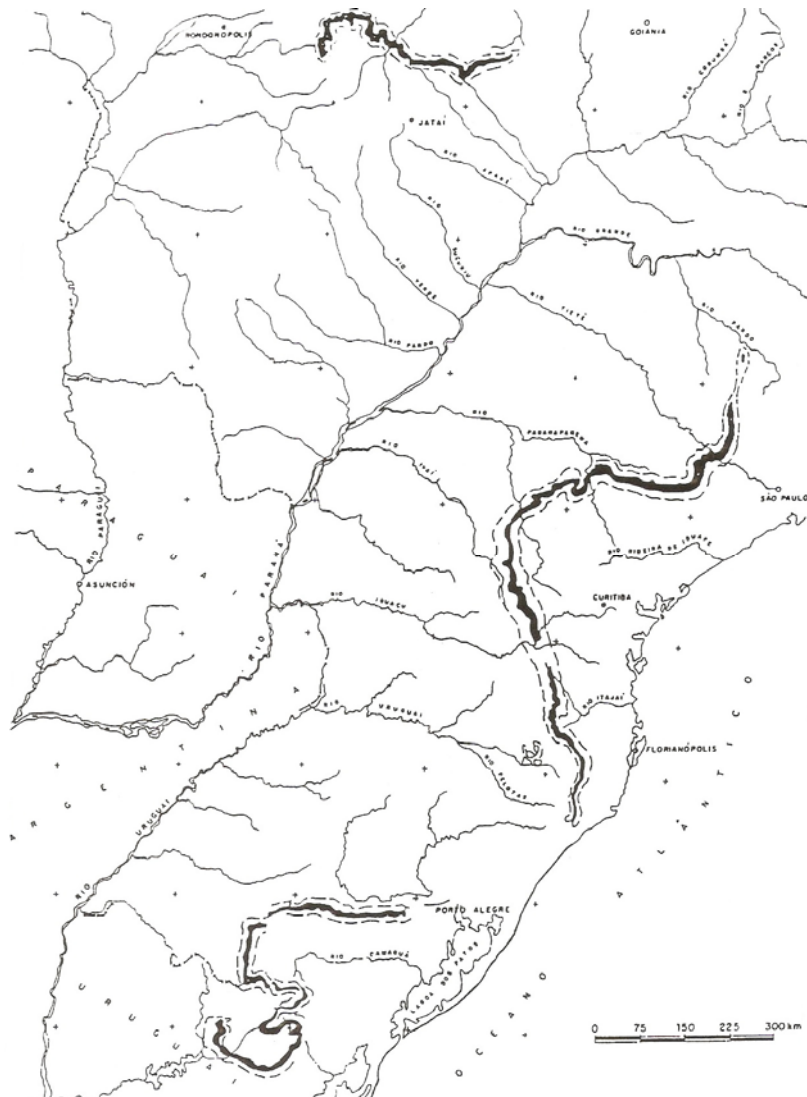


**Figura 05:** Carta estratigráfica da Bacia do Paraná. A seta vermelha aponta a Formação Irati. Retirado de Milani, 2004.

Os sedimentos da formação Irati foram descritos originalmente por White (1908). O autor localizou-os no pacote inferior da Série Passa Dois, denominando-os “Schistos Pretos do Iraty”. A Série Passa Dois foi posteriormente elevada à categoria de Grupo por Mendes (1967). A localidade-tipo aflora em Engenheiro Gutierrez, Paraná, e caracteriza-se por folhelhos escuros contendo restos de *Mesosaurus brasiliensis*,

atualmente considerado sinônimo júnior de *Mesosaurus tenuidens* (conforme Oelofsen & Araújo, 1987).

A Formação Irati foi formalmente individualizada por Almeida & Barbosa (1953). Sua abrangência corresponde a uma faixa estreita e sinuosa (Fig. 06) que, no Brasil, cobre uma área de cerca de um milhão de km<sup>2</sup> dos estados de Goiás, Mato Grosso, São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. Recebe a denominação Formação Mangrullo (Delaney & Goñi, 1963; Mones & Figueiras, 1980) na nomenclatura uruguaia. No Paraguai, são citados arenitos contendo restos de *Mesosaurus* (Beder, 1923) atribuídos ao Grupo Tubarão (Harrington, 1950). Devido à similaridade litológica e paleontológica, a Formação Irati é correlacionada à Formação Whitehill do sistema Karoo, no sul da África (Padula, 1968; Araújo, 1976; Oelofsen, 1981), que se estende por uma área de cerca de 300 mil km<sup>2</sup> (Oelofsen & Araújo, 1987).



**Figura 06:** Área aflorante da Formação Irati na Bacia do Paraná (retirado de Hachiro & Coimbra, 1991).

Schneider *et alii* (1974) dividem a Formação Irati nos Membros Taquaral e Assistência. O contato inferior ocorre entre o Membro Taquaral e a Formação Palermo e o contato superior ocorre entre o Membro Assistência e a Formação Serra Alta. Os dois contatos são concordantes (Northfleet *et alii*, 1969).

O Membro Taquaral, base da Formação Irati, é composto por camadas de folhelhos acinzentados, não-betuminosos, por vezes intercalados com lentes de carbonato e nódulos de sílex (Hachiro, 1997). A assembléia fossilífera é composta por troncos silicificados, palinomorfos, ostracodes, espículas de esponjas, crustáceos do gênero *Clarkecaris* e restos de peixes (Marconato, 2001).

O Membro Assistência, metade superior da Formação, se caracteriza pela presença de folhelhos betuminosos e não-betuminosos e por calcários, por vezes dolomíticos (Amaral, 1967; Hachiro 1997). Preserva uma assembléia fossilífera um pouco mais diversa, contendo troncos silicificados, fragmentos algálicos, palinomorfos, foraminíferos arenáceos, ostracodes, braquiópodes, crustáceos em grande quantidade (dos gêneros *Pygaspis*, *Liocaris* e *Paulocaris*) e restos de peixes (Marconato, 2001). É também no membro Assistência que são encontrados os abundantes fósseis de mesossaurídeos.

## 2.2 Interpretação paleoambiental

Embora a maioria dos autores assumam que os sedimentos da Formação Irati tenham origem marinha, essa asserção por muito tempo sustentou-se apenas com base na sedimentologia. Lavina (1991) salientou a falta de evidências paleontológicas para essa afirmativa. Diversos ambientes deposicionais foram propostos para a Formação desde os trabalhos de White (1908), desde ambientes marinhos abertos (Du Toit, 1927) até mares epicontinentais ou continentais restritos. As várias opiniões acerca da origem sedimentar da Formação Irati foram resumidas com detalhes por Soares (1996).

Beurlen (1953; 1955; 1957) propôs uma grande transgressão marinha no período de deposição do Grupo Passa Dois. As águas do mar teriam invadido a plataforma continental, formando um vasto corpo d'água de estreita comunicação com o oceano. O constante aporte de água doce vinda dos rios tornaria as águas do mar Whitehill-Irati salobras. Durante a transgressão, ocorreria uma mistura de populações de organismos límnicos e marinhos, que teria cessado ao final deste evento.

O autor propôs ainda a ocorrência de uma estratificação nas águas do mar Whitehill-Irati, sendo que a água salgada, mais densa, se concentraria próxima ao fundo, formando um ambiente anóxico e rico em matéria orgânica em decomposição.

A parte superior da coluna d'água seria de água doce, habitada pelos organismos vindos dos rios. A fauna de águas marinhas ficaria restrita, portanto, às porções mais próximas à comunicação com o mar aberto, e pelas regiões mais rasas, onde a movimentação da água não permitisse a estratificação.

Araújo (1976) reconheceu a presença de duas zonas distintas na Formação Irati. A Zona A é representada pelos folhelhos dos estados do Rio Grande do Sul, Santa Catarina e Paraná, contendo principalmente espécimes de *Mesosaurus* (Fig. 04A). A Zona B, composta pelos calcários de São Paulo, Mato Grosso e Goiás, preserva preferencialmente espécimes de *Stereosternum* (Fig. 04B) e *Brazilosaurus*. Oelofsen & Araújo (1983) aplicaram na Formação Irati o modelo de Oelofsen (1981), proposto originalmente para a Formação Whitehill, que postula que a invasão marinha se deu pelo sul, onde se encontram os folhelhos. Integrando dados de Amaral (1971), os autores relacionaram os folhelhos da Zona A com águas salinas de fundo, nas quais haveria concentrações tóxicas de sulfeto de hidrogênio (H<sub>2</sub>S). Os calcários da Zona B teriam origem em águas rasas e bem oxigenadas. Oelofsen & Araújo (1987) propuseram uma sucessão de diversos eventos transgressivos e regressivos para explicar as várias camadas de folhelhos (gerados em águas profundas, típicas de eventos de transgressão) e de calcários (originados nas águas rasas resultantes da regressão marinha).

Burjack (1984), Mendes (1984) e Picarelli (1986) assinalaram aos sedimentos da Formação Irati uma assembléia composta por organismos tanto de águas salgadas quanto de água doce (palinóforos, lingulídeos, foraminíferos aglutinantes, acritarcos). Os três autores concordam que o ambiente local teria sido misto, portanto, com águas doces a salobras. Lavina (1991) advogou em favor das idéias de Beurlen (1957), e concordou com a proposta de um extenso mar intracontinental ou epicontinental, na maior parte do tempo com salinidade baixa, e com uma marcada estratificação das águas. Devido a sua extensão e a esporádicas evidências de entrada de água salgada, o autor acreditava que houvesse uma conexão com o oceano. Medeiros (1993) sugeriu que esta conexão estivesse em vias de interrupção, com o mar Whitehill-Irati gradualmente se dirigindo à condição de mar interior.

A presença de anéis de crescimento nos troncos silicificados coletados junto aos sedimentos da Formação Irati (Monteiro, 1979) indicam um clima sazonal. Da mesma forma, Mussa *et alii* (1980) apresentaram troncos com diferenças no grau das adaptações xeromórficas, o que indicaria uma variação na disponibilidade hídrica. Esta mesma discrepância, que afetaria a biologia vegetal, poderia ter impacto também na salinidade do mar. O próprio processo de silicificação da madeira exigiria alternância entre estações secas e úmidas, segundo Costa (1981).

Burjack (1984) assinalou a presença de pólen estriado (uma estrutura de resistência comum, no Permiano, como adaptação a condições de pouca umidade) em amostras da Formação Irati.

O caráter cíclico do clima vigente na época foi também salientado por Alves (1994) que, com base na observação da presença de anéis de crescimento bem marcados em troncos fósseis, propôs um clima como o do atual mediterrâneo, com verões quentes e secos, contrastando com invernos chuvosos. A estação chuvosa seria marcada por tempestades, muitas vezes de grandes proporções (Lavina *et alii*, 1991), que remobilizariam os sedimentos do fundo, liberando uma grande quantidade de gases tóxicos (como o sulfeto de hidrogênio, resultante da decomposição em ambiente anóxico), causando a massiva mortalidade dos organismos que habitassem a camada superior, dulcícola. Entre estes organismos estariam os mesossaurídeos, e estas grandes tempestades de inverno seriam responsáveis pelas grandes concentrações de esqueletos com alto grau de mistura temporal encontrados, por exemplo, em afloramentos do Rio Grande do Sul (Soares, 2003).

### **3. ESTADO DA ARTE**

---

### 3.1 Revisão bibliográfica

São sumarizadas, a seguir, as principais publicações, dissertações e teses envolvendo direta ou indiretamente o grupo dos mesossaurídeos. A fim de demonstrar as tendências e a evolução do estudo do grupo, com o passar dos anos, os trabalhos são apresentados em ordem cronológica.

O estudo de mesossaurídeos teve seu início no século XIX, com a descrição de um esqueleto preservado em sua metade anterior, proveniente de uma localidade desconhecida do sul da África. O autor (Gervais, 1864) denominou a espécie como *Mesosaurus tenuidens*, fazendo alusão a suas características anatômicas, em parte terrestres e em parte aquáticas.

Cope (1883) comunicou o recebimento de uma grande quantidade de fósseis do Brasil, entre eles uma forma “batraquiana”. Em uma descrição detalhada dos espécimes (Cope, 1886), o autor a batizou de *Stereosternum tumidum* e o classificou como um membro de Batrachia. Cope (1886), tentativamente, relacionou seus espécimes (consistindo principalmente de ossos isolados e de um esqueleto preservado em sua porção posterior) com diversos táxons, entre eles *Mesosaurus*. A incompletude do material, contudo, dificultou a comparação.

Baur (1887) propôs a ordem Proganosauria, tendo *Stereosternum* como único táxon. O grupo foi criado com base na presença de cinco tarsais distais, caractere exclusivo de Proganosauria. *Stereosternum* deixou de ser um batráquio e foi posicionado dentro de Reptilia. No mesmo ano, Cope (1887), descreveu sucintamente um novo espécime de *Stereosternum*, concordando com a classificação de Baur (1887).

Em 1889, Baur definiu Proganosauria com base em cinco caracteres: presença de forame entepicondilar no úmero; 5 tarsais distais; epífises não-ossificadas; púbis e ísquio amplos e plaqueiformes; gastrália composta de vários ossículos. Propôs também a inclusão de *Mesosaurus* na ordem Proganosauria, erigindo a família Mesosauridae para incluir este gênero e *Stereosternum*. A família Mesosauridae foi caracterizada por conter indivíduos com crânio alongado, dentição aculiforme e abundante, ausência de garras e presença de duas vértebras sacrais. Determinou ainda que o quinto metatarsal é o maior e o primeiro, o menor.

Gürich (1889) descreveu *Ditrochosaurus capensis*, um mesossaurídeo do sul da África, hoje considerado sinônimo júnior de *M. tenuidens*. Seeley (1892) realizou uma revisão do material de mesossaurídeos, propondo a nova espécie *Mesosaurus pleurogaster* (hoje também sinônimo júnior de *M. tenuidens*). Argumentou acerca da ancestralidade dos plesiossauros estar relacionada aos mesossaurídeos, por ele

tratados como Mesosauria (ordem inválida, devido à prioridade de Proganosauria Baur, 1887).

Boulenger (1896) descreveu um espécime de notossaurídeo (*cf. Lariosaurus balsami*), comparando-o com *Mesosaurus*. Apesar da diferença na quantidade de tarsais distais (5 em *Mesosaurus* contra 4 em seu espécime), destacou uma grande similaridade nos demais elementos ósseos. Concordou com a proposição de Seeley (1892) e posicionou Mesosauria como sub-ordem de Plesiosauria, juntamente com Nothosauria e Sauropterygia. Smith-Woodward (1897) descreveu um novo espécime de *Stereosternum*, também aceitando a relação de ancestralidade com plesiossauros proposta por Seeley (1892) e tecendo comentários sobre a possível presença de impressões de tecidos moles na cauda.

Geinitz (1900) revisou *Stereosternum* e apresentou novos espécimes brasileiros. Pouco tempo depois, Osborn (1903) fez uma extensa revisão de sinápsidos e diápsidos fósseis, incluindo, em seu trabalho, uma detalhada descrição de *Stereosternum* (embora o autor não defina o padrão de fenestração craniana observada no táxon). Adotou a Ordem Proganosauria como classificação válida, argumentando que a semelhança entre os mesossaurídeos e os plesiossauros primitivos (identificados por ele como Neusticosauria) se daria por meio de convergência. Acabou por considerar Proganosauria como *incertae sedis*, por falta de mais dados passíveis de comparação.

Broom (1904) revisou alguns espécimes descritos por autores precedentes e argumentou que o espécime descrito por Gürich (1889) como *Ditrochosaurus capensis* não passaria de um indivíduo juvenil de *Mesosaurus*. Fez ainda alguns questionamentos quanto à validade da subdivisão do gênero *Mesosaurus* em mais de uma espécie, sobretudo devido ao fato de a representação do espécime descrito por Gervais (1884) ter sérios problemas de proporção, o que tenderia a comparações feitas meramente com base na literatura. Por não ter tido a oportunidade de observar pessoalmente o espécime, à época do manuscrito, Broom não chegou a invalidar nenhum táxon formalmente. Em trabalho subsequente, Broom (1905) ressaltou a similaridade observada entre os elementos pós-cranianos (em especial as cinturas) de *Mesosaurus* e *Stereosternum* com os de *Procolophon*, propondo que os mesossaurídeos estivessem mais próximos a este táxon do que dos plesiossauros.

Após novo estudo comparativo, Broom (1908) invalidou o gênero *Ditrochosaurus* e transferiu *D. capensis* para o gênero *Mesosaurus*. No mesmo ano, Mac Gregor (1908) descreveu *Mesosaurus brasiliensis*, ressaltando ser este indistinguível de *M. tenuidens* exceto pela localização geográfica (lembrando que, naquela época, predominava o paradigma fixista, em relação à posição dos continentes). Além de uma



descrição osteológica de grande detalhe, o autor listou uma série de características distintivas entre os gêneros *Mesosaurus* e *Stereosternum*.

Broom (1913) reconheceu quatro espécies de *Mesosaurus* (*M. tenuidens*, *M. pleurogaster*, *M. capensis* e *M. brasiliensis*), além do gênero associado, *Stereosternum*. No mesmo trabalho, o autor descreveu um novo gênero de mesossaurídeo, *Noteosaurus africanus*, com base na fórmula falangeal (por ter uma falange extra no quinto dígito do pé). Três anos depois, Broom (1916) argumentou que os mesossaurídeos teriam surgido simultaneamente, na África e na América do Sul, pois, segundo ele, não teriam condições de atravessar o Oceano Atlântico, a não ser que este fosse muito menos extenso. O autor assumiu que, de fato, acreditava que grande parte da extensão dos atuais oceanos deveria ser emersa, de modo que a parte submersa fosse muito menor.

Beder (1923) citou a presença de mesossaurídeos em afloramentos do Paraguai, na localidade de Villarrica. No mesmo ano, Huene (1923) propôs que os mesossaurídeos seriam um ramo basal na linhagem que deu origem aos ictiossauros. Broom (1924) também fez menção a esta possibilidade.

Wiman (1925) descreveu novos espécimes de *Mesosaurus brasiliensis*, com um especial enfoque na morfologia do crânio. Huene (1941) revisou a osteologia de *Mesosaurus* e abandonou sua proposta de uma relação entre mesossaurídeos e ictiossauros. Em contrapartida, com base na presença de uma suposta fenestra temporal em um dos crânios por ele estudados, o autor propôs uma afinidade com os sinápsidos, a qual, todavia, não recebeu muito apoio. Romer (1966) sugeriu que os mesossaurídeos tivessem se originado de répteis basais, enquanto Ginsburg (1967) novamente chamou atenção para a grande quantidade de semelhanças anatômicas entre mesossaurídeos e plesiossauros.

Shikama & Ozaki (1966) descreveram *Brazilosaurus sanpauloensis*, com base em material brasileiro. Entre as características diagnósticas propostas, estariam as costelas pouco espessas (contrariando a condição comum a *Mesosaurus* e *Stereosternum*), dentes mais curtos, pescoço mais longo e com maior número de vértebras, crânio de constituição mais robusta, com possíveis ornamentações. Kuhn (1969) sugeriu que *Mesosaurus pleurogaster* fosse sinônimo de *M. tenuidens*. Shikama (1970) descreveu materiais de *Mesosaurus brasiliensis* depositados em coleções de Tóquio.

Ricqlès (1974) apontou o espessamento das costelas de mesossaurídeos como resultante do fenômeno de paquiostose. Em análise histológica dos ossos longos, apresentou similaridades compartilhadas entre *Mesosaurus* e outros tetrápodos aquáticos. Rösler (1974) apresentou uma discussão acerca da preservação de traços

de membranas interdigitais em *Stereosternum tumidum*. Trabalho similar foi apresentado por Rösler & Tatizana (1985). Araújo (1974; 1976) fez um estudo comparativo entre os mesossaurídeos ocorrentes em afloramentos brasileiros (*Mesosaurus brasiliensis*, *Stereosternum tumidum* e *Brazilosaurus sanpauloensis*), analisando estatisticamente diversas medidas anatômicas e estabelecendo uma série de características diagnósticas, retratadas na Tabela 1 e na Fig. 07 (p. 29). A autora também subdividiu os afloramentos brasileiros contendo restos de mesossaurídeos em duas áreas: Zona A, composta pelos folhelhos negros dos estados do Rio Grande do Sul, Santa Catarina e Paraná, preferencialmente preservando espécimes de *Mesosaurus*; e Zona B, representada pelos calcários da região de São Paulo, geralmente contendo espécimes de *Brazilosaurus* e *Stereosternum*. Finalmente, a autora expressou a sua desconfiança quanto à validade do táxon *Mesosaurus brasiliensis*, cogitando uma provável sinonímia com *Mesosaurus tenuidens*.

Oelofsen (1981) estudou a anatomia e sistemática dos espécimes de *Mesosaurus* provenientes do continente africano, além de propor um modelo paleogeográfico e paleoecológico para a porção africana do mar Whitehill-Irati. Em conjunto, Oelofsen & Araújo (1983; 1984; 1987) integraram dados levantados no Brasil e na África, estabelecendo um panorama relativamente detalhado do mar Whitehill-Irati, estimando sua área para mais de 1,3 milhões de km<sup>2</sup> e sua profundidade máxima por volta de 150m. Postularam que a comunicação com o oceano ocorreria no extremo sul do mar Whitehill-Irati, e que a entrada de água salgada seria periódica. Estabeleceram também que a Zona A de Araújo (1976), representada pelos folhelhos, seria referente às regiões mais profundas, localizadas mais ao centro do corpo d'água, onde ocorreriam as condições de anoxia de profundidade (relacionada à proposta da estratificação das águas), enquanto a Zona B, composta por calcários, teria se depositado nas regiões mais rasas e melhor oxigenadas, ocupando toda a margem do mar Whitehill-Irati, região onde não ocorreria a estratificação devido à movimentação da água. Por fim, os autores complementaram a lista de caracteres diagnósticos para os gêneros *Stereosternum*, *Brazilosaurus* e *Mesosaurus*, formalmente tornando *M. brasiliensis* sinônimo-júnior de *M. tenuidens*.

Gauthier *et alii* (1988) incluíram, pela primeira vez, os mesossaurídeos em uma análise cladística, posicionando-os como amniotas dentro do grupo informalmente denominado como "pararrépteis", embora o grupamento tenha sido apontado pelos autores como pouco consistente.

Vieira *et alii* (1991) trataram da presença conjunta de *Stereosternum* e do crustáceo *Liocaris huenei* Beurlen, 1931 no estado de Goiás.

Sedor (1994) revisou a osteologia pós-craniana de *Brazilosaurus sanpauloensis*, adicionando dados referentes às cinturas e redescrivendo o eixo.

Como esperado por Gauthier *et alii* (1988), os mesossaurídeos foram retirados do grupo dos “pararrépteis” por Laurin & Reisz (1995), que os agruparam junto ao grupo dos Sauropsida (com Mesosauridae figurando como grupo-irmão do grupo coronal dos répteis). O restante dos “pararrépteis” (*sensu* Gauthier *et alii*, 1988) passou a formar um grupo monofilético com as tartarugas atuais, grupo formalmente denominado por Laurin & Reisz (1995) como Parareptilia, nome cunhado por Olson (1947). Não obstante, Parareptilia (*sensu* Laurin & Reisz, 1995) teria o mesmo conteúdo de Anapsida (*sensu* Gauthier *et alii*, 1988). De fato, Laurin & Reisz (1995) advertiram que a adição de um único passo em sua filogenia poderia agrupar os mesossaurídeos juntamente com Anapsida, ressuscitando o grupo dos “pararrépteis” *sensu* Gauthier *et alii* (1988).

Modesto (1996) invalidou o táxon *Noteosaurus africanus* Broom, 1913, definindo-o como sinônimo-júnior de *Mesosaurus tenuidens*. O autor sugeriu ainda que *Ditrochosaurus capensis* e *Mesosaurus pleurogaster* fossem considerados, provisoriamente, Mesosauridae *incertae sedis*. Três anos depois, Modesto (1999) ampliou a descrição osteológica de *Stereosternum tumidum*, com base na análise de três espécimes. Destaca-se, naquele trabalho, a descrição detalhada de um crânio, região constantemente evitada em grande parte dos trabalhos precedentes. Adicionalmente, adaptando a matriz de Laurin & Reisz (1995), o autor obteve uma árvore filogenética que posicionou os mesossaurídeos como o táxon mais próximo dos pararrépteis e empregou o nome Anapsida para denominar (Mesosauridae + Parareptilia).

Timm & Araújo-Barberena (1997) discutiram a paquiostose das costelas de mesossaurídeos, concordando com o trabalho de Ricqlès (1974), e incluindo na sua análise materiais de *Brazilosaurus*. Soares (1996; 2003) fez uma análise bioestratigráfica e diagenética de materiais de mesossaurídeos brasileiros, postulando que a mortalidade destes animais teria se dado em decorrência de tempestades de grande magnitude, de caráter episódico e catastrófico, em concordância com as idéias de Lavina *et alii* (1991). Estas tempestades mobilizariam gases tóxicos dissolvidos nas águas anóxicas de fundo, trazendo-os à tona e envenenando o habitat da superfície.

Rossmann & Maisch (1999) discutiram a taxonomia e a filogenia de Mesosauridae, explicitando uma possível situação em que *Brazilosaurus* seria grupo-irmão de *Stereosternum* + *Mesosaurus*. Formalmente, sinonimizaram *Ditrochosaurus capensis* e *Mesosaurus tenuidens* e ampliaram a quantidade de características diagnósticas para os três gêneros válidos (*Mesosaurus*, *Stereosternum* e

*Brazilosaurus*; Tabela 1, Fig. 07, p. 29). Rossmann (2000) invalidou o nome *Mesosaurus pleurogaster*, sinonimizando-o com *Mesosaurus tenuidens*. O autor também teceu comentários acerca da paleoecologia do grupo.

Sedor & Ferigolo (2001) descreveram a coluna vertebral de *Brazilosaurus* corrigindo a interpretação errônea de autores precedentes com relação ao eixo, e salientando a dificuldade em estabelecer-se os limites da região cervical. Marconato (2001) analisou a filogenia dos Mesosauridae, identificando-os como grupo monofilético e estabelecendo *Brazilosaurus* como táxon mais basal dentro do grupo. Marconato & Bertini (2002) destacaram a grande dificuldade em se propor uma filogenia de Mesosauridae.

Rossmann (2002) descreveu mais espécimes de mesossaurídeos brasileiros depositados na Alemanha, apresentando o primeiro registro de *Brazilosaurus* associado aos folhelhos da formação Irati e de *Mesosaurus* associado aos calcários da mesma formação. Além disso, descreveu um crânio de *Brazilosaurus* com bom detalhe e citou a presença de duas estruturas ovóides não-identificadas na região abdominal do mesmo espécime.

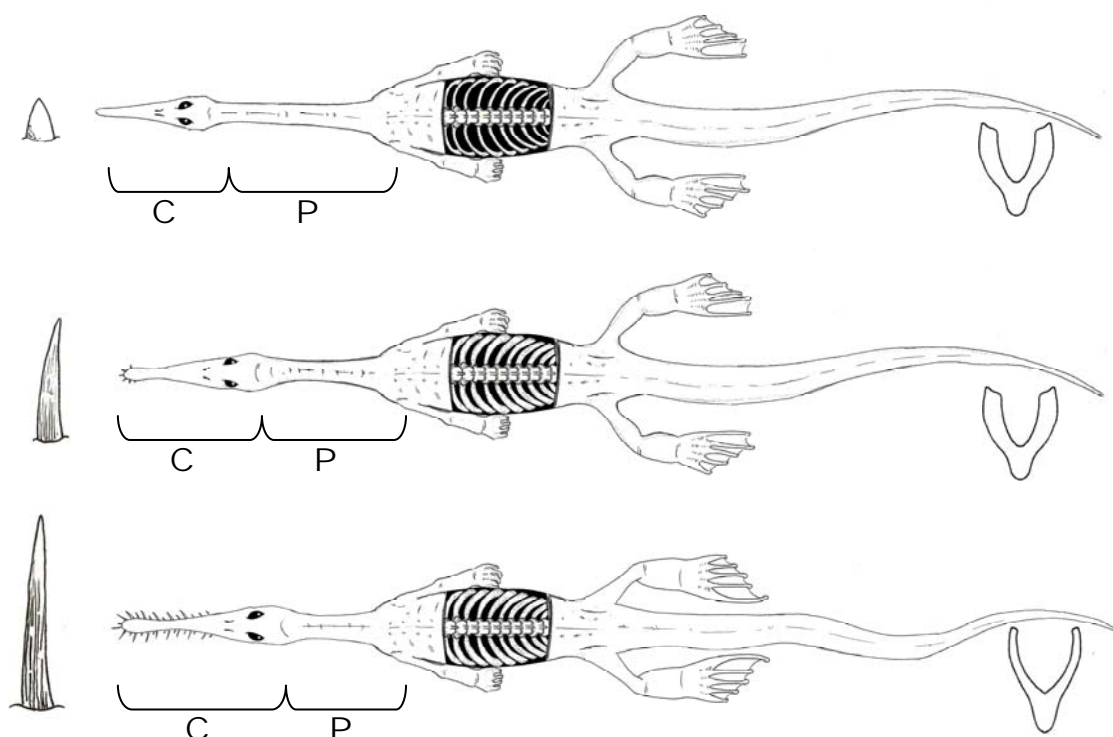
Timm & Araújo-Barberena (2006) apresentaram evidências osteológicas da presença de traços de medula óssea preservada em espécimes de *Mesosaurus* e *Stereosternum*, discutindo o crescimento ósseo e atribuindo aos seus espécimes uma idade intermediária entre juvenil e adulto. Modesto (2006) realizou uma revisão do crânio de *Mesosaurus*, retificando alguns equívocos cometidos no trabalho de Huene (1941), a citar-se: menor número de dentes e ausência de fenestras temporais, ao contrário do que era antes proposto. Retratou *Mesosaurus* como um predador aquático, descartando a idéia comum de um animal filtrador e reafirmou a posição de Mesosauridae junto aos pararrépteis (*sensu* Laurin & Reisz, 1995). A mesma posição filogenética foi obtida no trabalho de Tsuji e Müller (2009), apesar de os autores referirem-se aos mesossaurídeos como um grupo problemático, devido aos problemas de definição morfológica já discutidos.

Atualmente, o foco dos estudos deixou a fase de descrição de espécies novas e a realização de sistemática paleontológica (tema predominante nos estudos mais antigos) e começou a se fixar em questões ambientais, fisiológicas e filogenéticas. Apesar de os mesossaurídeos estarem atualmente agrupados junto aos Parareptilia (*sensu* Laurin & Reisz, 1995), esta posição filogenética ainda pode sofrer alterações com a incorporação de novos caracteres e táxons em estudos filogenéticos. No momento, a busca é por um maior refinamento osteológico, fundamental antes que novos estudos comparativos sejam feitos.

O aprimoramento do conhecimento anatômico pode também conduzir a respostas para questões acerca do grau de adaptação do grupo ao ambiente aquático, ou se os mesossaurídeos ainda poderiam manter parte do hábito relacionado à vida em terra. Faltam também estudos de biomecânica, de morfologia funcional e de fisiologia. Os estudos paleo-histológicos também têm se mostrado ferramentas úteis, e muito há a se avançar nesta área. Em especial, esta área pode ter muito a contribuir com a compreensão da ontogenia de mesossaurídeos, pouco estudada, mesmo diante de muitos espécimes juvenis depositados em coleções. As estratégias reprodutivas adotadas pelo grupo são igualmente desconhecidas. O comportamento alimentar ainda é um assunto bastante discutível (e tema de muita controvérsia), e carece de estudos mais aprofundados.

Tabela 1: Características diagnósticas observadas nos três táxons de Mesosauridae

	<i>Brazilosaurus</i>	<i>Stereosternum</i>	<i>Mesosaurus</i>	Referência
Cabeça X Pescoço	C < P	C = P	C > P	Araújo (1976)
Dentes - Tamanho	Pequenos	Médios	Grandes	Araújo (1976)
Dentes - Estrias	Ausentes	Presentes	Presentes	Marconato & Bertini (2002)
Costelas	S/ paquiostose	Paquiostóticas	Paquiostóticas	Araújo (1976)
Arcos Hemais	Paquiostóticos	Paquiostóticos	S/ paquiostose	Oelofsen & Araújo (1983)



**Figura 07:** Desenho esquemático ilustrando as características distintivas dos três táxons de mesossaurídeos atualmente reconhecidos. As características representadas na figura são as mesmas da Tabela 1. Acima, *Brazilosaurus sanpauloensis*; no centro, *Stereosternum tumidum*; abaixo, *Mesosaurus tenuidens*.

## **4. MATERIAL E MÉTODOS**

---

#### 4.1 Listagem de espécimes

São descritos, neste trabalho, cinco espécimes de *Stereosternum*, todos atualmente depositados na coleção de Paleovertebrados do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (Tabela 2). Estes espécimes são apresentados brevemente neste capítulo. Informações de outros espécimes de *Stereosternum* e de demais táxons, utilizados com fins de comparação, limitam-se apenas aos comentários ou imagens apresentados ao longo do texto.

Tabela 2: Listagem de espécimes discutidos no presente trabalho

Número de registro	Instituição de procedência	Local de coleta
UFRGS-PV170P	UFRGS	Rio Claro - SP
UFRGS-PV174P	UFRGS	Laranjal Paulista - SP
UFRGS-PV379P	UFRGS	Desconhecido
DGM 533-R	DNPM <sup>1</sup>	Tietê - SP
P.457	IDPN-PR <sup>2</sup>	Guapirama - PR

1 Material obtido por empréstimo do Departamento Nacional de Produção Mineral pela professora D. C. Araújo-Barberena e atualmente depositado na coleção da UFRGS.

2 Material obtido por empréstimo do Instituto de Defesa do Patrimônio Natural, Paraná, pela professora D. C. Araújo-Barberena e atualmente depositado na coleção da UFRGS.

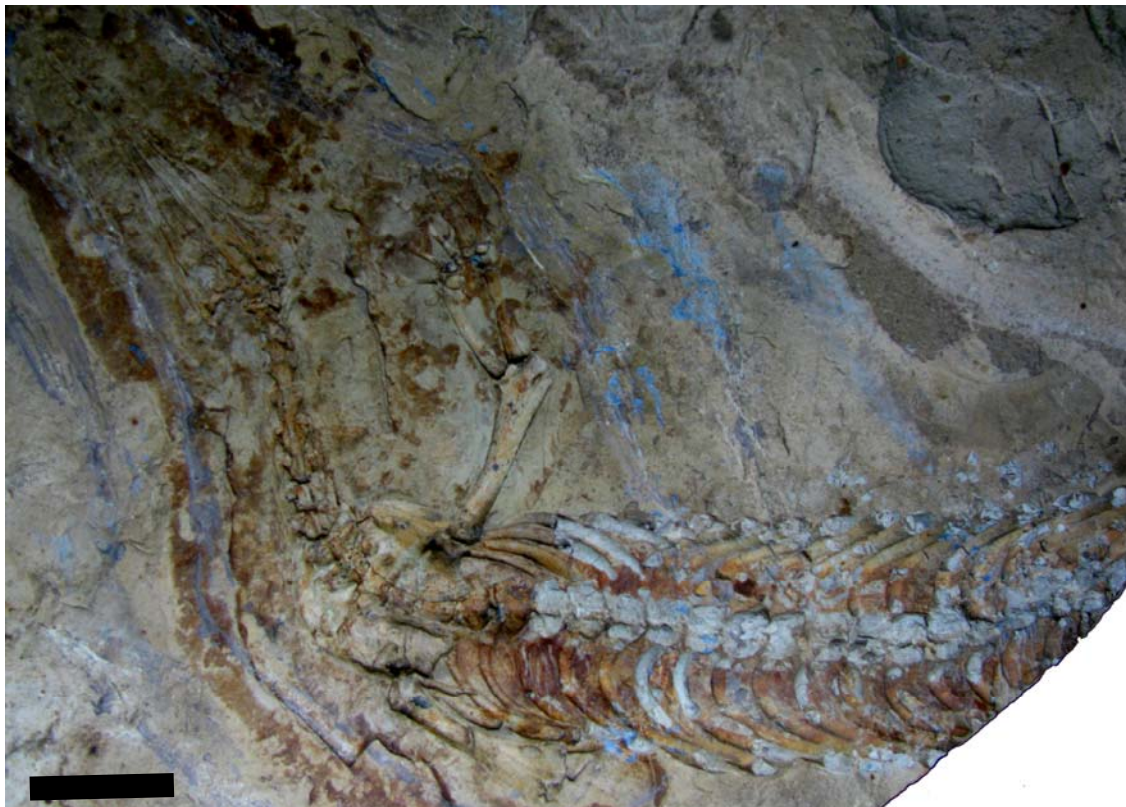
##### 4.1.1 UFRGS-PV170P

O espécime UFRGS-PV170P (Fig. 08) possui uma preservação peculiar, que permitiu a conservação de dados com grande precisão. O material consiste na metade anterior de um indivíduo. Embora algumas costelas, vértebras e elementos da gastrália possam ser identificados, boa parte do fóssil apresenta-se apenas como uma impressão natural, de modo que o estudo do espécime foi feito principalmente a partir de contramoldes confeccionadas em silicone.

Pode ser visualizada a impressão da porção ventral da mandíbula, de alguns dentes e de parte do crânio, majoritariamente em vista palatal. Segue-se a impressão de toda a série cervical, incluindo as costelas e parte dos ligamentos mais resistentes do pescoço, identificados em norma ventral.

Seguindo posteriormente, pode-se visualizar a impressão de grande parte da cintura peitoral e dos dois úmeros, ainda articulados. O membro anterior direito tem preservados, além do úmero, o rádio, a ulna e uma mão completa articulados, impressos em norma dorsal.

A maior parte das vértebras truncais presentes no espécime, incluindo suas costelas, está extremamente danificada.



**Figura 08:** Espécime UFRGS-PV170P. Escala: 3cm.

#### 4.1.2 UFRGS-PV174P

O espécime UFRGS-PV174P (Fig. 09) também possui grande parte do esqueleto preservada, à exceção do crânio e das extremidades da cauda e dos membros. O material está bastante comprimido e danificado, de modo que a maioria da informação presente concerne apenas à silhueta dos elementos ósseos.

O indivíduo está preservado majoritariamente em norma dorsal. As vértebras estão fraturadas, a ponto de se poder seguir o canal medular, do pescoço à cauda. Não é possível precisar o número de cervicais presentes, mas é certo que a série cervical está incompleta. Algumas poucas costelas cervicais podem ser identificadas. A série truncais está completa, embora muito danificada, assim como as duas vértebras cervicais. Todas as costelas estão articuladas, embora muito fraturadas.



Boa parte da série caudal pode ser identificada. A extremidade da cauda não está presente e, do segmento preservado, a porção mais distal é observada na forma de impressão. Alguns arcos hemais podem ser identificados, ainda em posição.



**Figura 09:** Espécime UFRGS-PV174P. Escala: 3cm.

As cinturas estão muito danificadas, de modo que, a respeito destas, pouco pode ser dito. Os dois membros peitorais estão articulados às cinturas e compreendem úmero, rádio, ulna e a porção mais proximal das duas mãos (as extremidades dos dígitos foram perdidas). O membro pélvico esquerdo está presente, também articulado, tendo preservado o fêmur, a tíbia, a fíbula e parte do pé, que é sobreposto pela cauda. O membro pélvico direito possui apenas parte do fêmur preservada, ainda associado à região da cintura.

#### 4.1.3 UFRGS-PV379P

Dentre o material analisado, o espécime UFRGS-PV379P (Fig. 10) é o mais completo. Possui o crânio parcialmente desarticulado e fragmentado, exposto majoritariamente em vista lateral esquerda. Apesar da fragmentação, o nível de detalhe preservado na fossilização é excepcional. A mandíbula esquerda está quase completa e é visível também em norma lateral esquerda.



**Figura 10:** Espécime UFRGS-PV379P. Escala: 3cm.

A maior parte da série cervical está desarticulada, assim como a maioria das costelas cervicais. Todas as vértebras truncais estão presentes, com as costelas associadas, assim como as duas vértebras sacrais e grande parte das caudais, dispostas em segmentos semi-articulados. A extremidade da cauda está desarticulada e boa parte de suas vértebras foi perdida. Alguns arcos hemais podem ser identificados, dispersos ou em posição natural.

As cinturas são pouco visíveis, visto que a maior parte do espécime (incluindo as regiões peitoral e pélvica) está exposta em norma dorsal. Do membro anterior, restam os úmeros, ainda em posição, o rádio direito, associado ao respectivo úmero, e alguns elementos dispersos (incluindo carpais, metacarpais e falanges). Os membros posteriores estão melhor representados. O fêmur, a tíbia e a fíbula dos dois lados estão articulados entre si e com a cintura pélvica. O pé esquerdo possui parte dos tarsais preservada. O restante do pé está quase todo presente sob forma de impressão. O pé direito está parcialmente desarticulado e seus elementos misturados a algumas vértebras caudais.

#### 4.1.4 Espécime DGM 533-R

O espécime DGM 533-R (Fig. 11) consiste em um esqueleto articulado bastante completo. Os ossos, contudo, foram bastante comprimidos e fragmentados, de modo



que muito do que se vê do material é apenas a impressão dos elementos ósseos. Ainda assim, boas informações podem ser obtidas a respeito das vértebras caudais e do pé.



**Figura 11:** Espécime DGM 533-R. Escala: 3cm.

De qualquer maneira, os dados mais importantes obtidos a partir deste fóssil não remetem à osteologia. Como resultado de um incomum processo de fossilização, excepcionalmente foram preservados traços dos tecidos moles do animal, podendo-se distinguir claramente a silhueta do pescoço, do pé, da cauda e da cabeça do indivíduo.

#### *4.1.5 Espécime P.457*

Este espécime (Fig. 12), apesar de muito danificado, traz informações do teto do crânio com boa resolução. Provavelmente, o basicrânio está preservado, mas o caráter fragmentário do material dificulta sobremaneira a sua observação e interpretação. O indivíduo está preservado em norma ventral. Ao que tudo indica, o crânio, porém, está preservado em norma dorsal, tendo provavelmente sofrido uma rotação de 180° na articulação com o atlas, de natureza bastante móvel.



**Figura 12:** Fotografia e ilustração do espécime P.457. Escala: 3cm.

O espécime está preservado em um calcário muito fino e possui, além do crânio incompleto, a série vertebral cervical e parte da série trunca, bastante fragmentadas. Da maioria das costelas presentes, resta apenas a impressão. Também a partir da impressão, pode-se deduzir, com alguma dificuldade, parte da superfície dorsal da cintura peitoral. São vistas, em corte, as escápulas e as clavículas, ambas articuladas. Os úmeros estão ainda em posição natural, embora bastante fragmentados. Do membro anterior esquerdo ainda podem ser identificados alguns carpais e metacarpais, desarticulados e próximos à extremidade distal do úmero. Não há sinais do epipódio.

## **4.2 Preparação do Material**

### *4.2.1 Considerações Gerais*

Os materiais analisados já estavam parcialmente expostos, seja por erosão natural ou pelo trabalho de pesquisadores anteriores. Desse modo, o trabalho de preparação teve, na maioria dos casos, o objetivo de expor melhor algumas porções anatômicas não completamente preparadas.

A técnica utilizada neste trabalho foi a preparação mecânica. Apesar de a preparação química surtir grande efeito no calcário, optou-se por descartar essa técnica em virtude da fragilidade dos espécimes. A exposição do material foi feita com o uso de agulhas e, para estruturas mais frágeis, foram utilizados alfinetes entomológicos de pequeno diâmetro (0,30 ou 0,35mm). Com o auxílio destes instrumentos e sob um microscópio estereoscópico, o sedimento foi delicadamente

removido. Por vezes, o material foi suavemente escovado com pincéis de cerdas grossas e acetona, para remoção ou amolecimento do sedimento. A acetona, em particular, foi escolhida por ter grande volatilidade, de modo que o espécime não se mantivesse úmido por muito tempo.

À medida que as estruturas foram sendo expostas, uma solução de cerca de uma parte de Paraloid B-72 para nove partes de acetona foi pincelada sobre as mesmas. A solução penetra pelos poros e se solidifica no interior dos mesmos, conferindo uma maior resistência. Geralmente, o processo foi repetido várias vezes, até que se percebesse que o fóssil não mais absorvesse a solução. Nos casos em que houvesse ocorrido alguma fratura acidental durante a preparação, uma solução concentrada de Paraloid e acetona (em partes iguais ou com maior porcentagem de Paraloid) foi empregada como cola. Uma vez que o Paraloid foi empregado com esta finalidade o fóssil não mais foi lavado com acetona, visto que esta diluiria o Paraloid novamente.

#### *4.2.2 Casos Especiais*

Alguns espécimes exigiram cuidados particulares. O espécime UFRGS-PV379P (Fig. 10) sofreu previamente bastante danos, em especial nas partes mais proeminentes dos ossos, o que ocasionou a quebra de muitos elementos. Este espécime, proveniente de uma apreensão feita pela Polícia Federal, estava destinado ao comércio ilegal, de modo que, provavelmente, não foi preparado com uma metodologia adequada. Possivelmente foram empregados para o preparo instrumentos de percussão, como martelos e talhadeiras. Esta técnica, apesar de surtir bom efeito em fósseis de grande escala, é altamente destrutiva em fósseis de pequenos vertebrados. Os preparadores ainda reconstituíram algumas porções ósseas faltantes com uma mistura de cola e areia.

Este espécime foi bastante impregnado com a solução (de uma parte de Paraloid para nove de acetona) antes da preparação, para manter sua integridade. Em algumas circunstâncias, durante a remoção do sedimento, parte do Paraloid foi removida localmente, com uma nova aplicação sendo feita após a preparação ser efetuada como desejado.

O espécime UFRGS-PV170P exigiu uma técnica de preparação distinta. O espécime, que consiste em um molde natural dos ossos, fora coberto com alguma substância similar ao látex, na tentativa fracassada de se obter o contramolde. Contudo, o látex aderiu-se à superfície e endureceu com o passar dos anos, impossibilitando sua remoção por completo.

Descobriu-se, empiricamente, que a acetona era capaz de dissolver o material cobrindo o molde. Assim, o material foi recoberto com algodão embebido em acetona por um período de 48h para amolecer o látex, que foi então removido, sob a lupa, com o uso de pincéis. Esse processo foi repetido várias vezes, até que todo o látex tivesse sido removido.

#### 4.2.3 Obtenção de Contramoldes

Foi feito o contramolde do espécime UFRGS-PV170P, depois da remoção do látex deixado pela tentativa anterior (Fig. 13). Este foi confeccionado com silicone colorido (azul) para facilitar a visualização de estruturas menores sob lupa, visto que o silicone branco reflete muita luz.



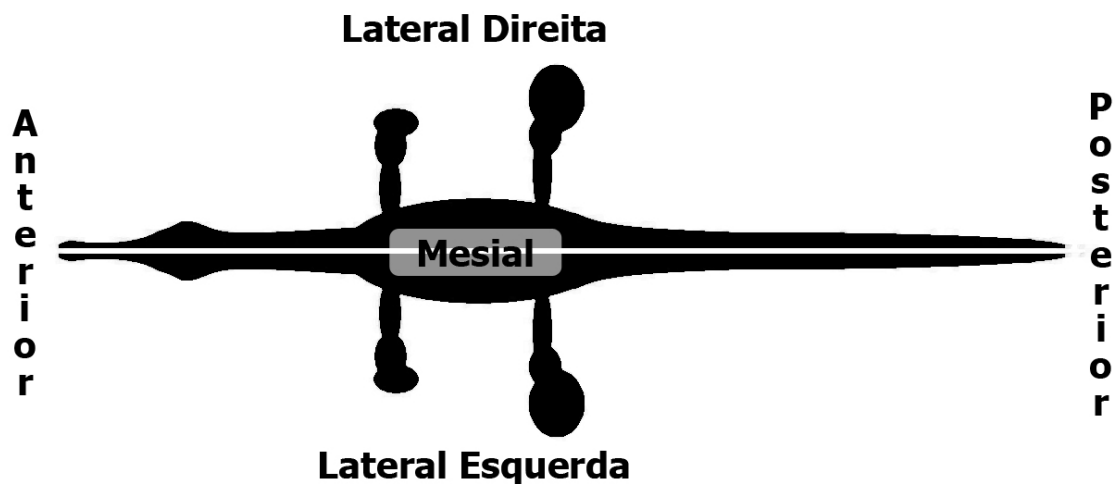
**Figura 13:** Contramolde em silicone do fóssil UFRGS-PV170P, naturalmente preservado na forma de molde externo. Escala: 3cm.

Antes da aplicação do silicone (preparado conforme as instruções do fornecedor), o material foi previamente isolado com o uso de vaselina líquida, pincelada sobre a área a ser coberta. A vaselina impede que o silicone fique aderido ao material original e facilita a separação da réplica. Suspeita-se que este passo não tenha sido seguido durante a tentativa anterior de obtenção da réplica.

#### 4.3 Orientação anatômica

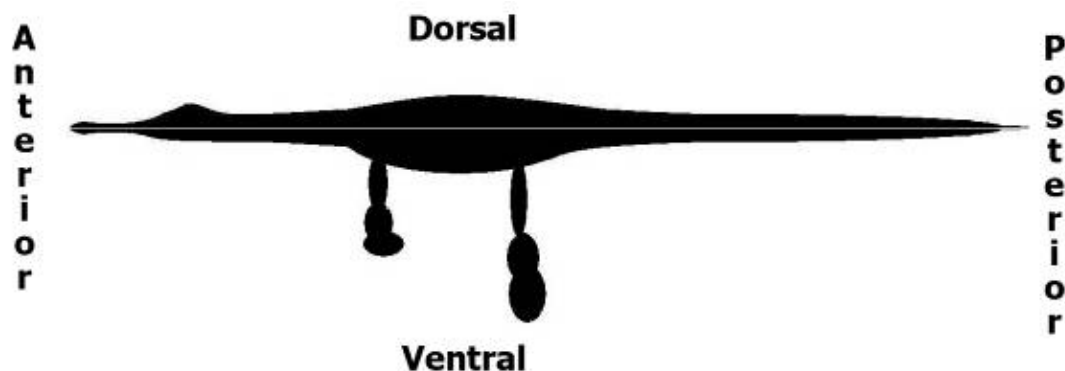
As descrições osteológicas apresentadas neste trabalho seguem todas uma mesma orientação anatômica, aqui apresentada. Tomando-se o indivíduo com a face dorsal voltada para cima e com os membros estendidos perpendicularmente em

relação ao eixo do corpo (Fig. 14), as estruturas são orientadas da seguinte maneira: a região do corpo mais próxima da cabeça é denominada anterior; a região voltada em direção à cauda é denominada posterior; a região do eixo do corpo é denominada mesial; a região próxima ao eixo mesial é denominada região medial, enquanto a região oposta à região medial é denominada lateral (havendo, portanto, duas regiões laterais - esquerda e direita). As regiões, quando visualizadas em norma ventral, recebem a mesma nomenclatura.



**Figura 14:** Esquema ilustrativo da orientação adotada para descrever o indivíduo em norma dorsal.

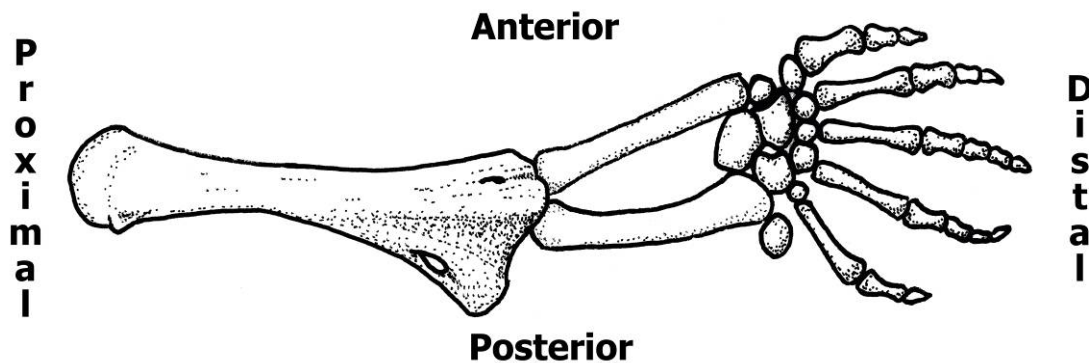
Quando se observa o indivíduo em norma lateral (Fig. 15), as regiões anterior e posterior são idênticas ao que se considera para o modelo em norma dorsal, de modo que são igualmente denominadas. Refere-se à região voltada em direção às costas do animal como dorsal, e à região voltada em direção ao ventre do indivíduo como região ventral.



**Figura 15:** Esquema ilustrativo da orientação adotada para descrever o indivíduo em norma lateral.

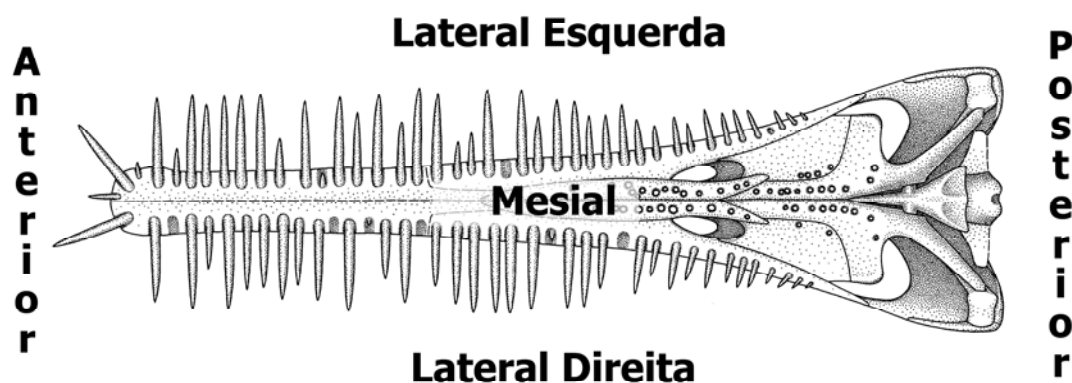


Os membros, em particular, quando analisados isolados do corpo são orientados de maneira diferente. Tomando-se o membro em norma dorsal, por exemplo (Fig. 16), refere-se à região que se direciona ao eixo do corpo como região proximal do membro, enquanto a região oposta é denominada região distal. O membro ainda é considerado perpendicular ao eixo do corpo, de modo que a porção que aponta em direção à cabeça do animal continua denominando-se anterior, e a face voltada em direção à cauda segue denominada posterior.



**Figura 16:** Esquema ilustrativo da orientação adotada para o membro, quando analisado isolado do corpo. Exemplo dado a partir do membro anterior direito, em norma dorsal, posicionado no plano horizontal e orientado perpendicularmente ao eixo mesial.

Por fim uma das orientações do crânio recebe uma denominação diferenciada. A face considerada ventral para os demais elementos do esqueleto é chamada de palatal, quando se refere ao crânio (Fig. 17). As faces anterior, posterior, mesial e laterais ainda seguem o mesmo padrão tomado para o corpo quando tomado em norma ventral.



**Figura 17:** Esquema ilustrando um crânio de mesossaurídeo em norma palatal. O eixo mesial e as faces laterais, anterior e posterior seguem a mesma orientação adotada para o corpo em norma ventral. Adaptado de Modesto (2006).



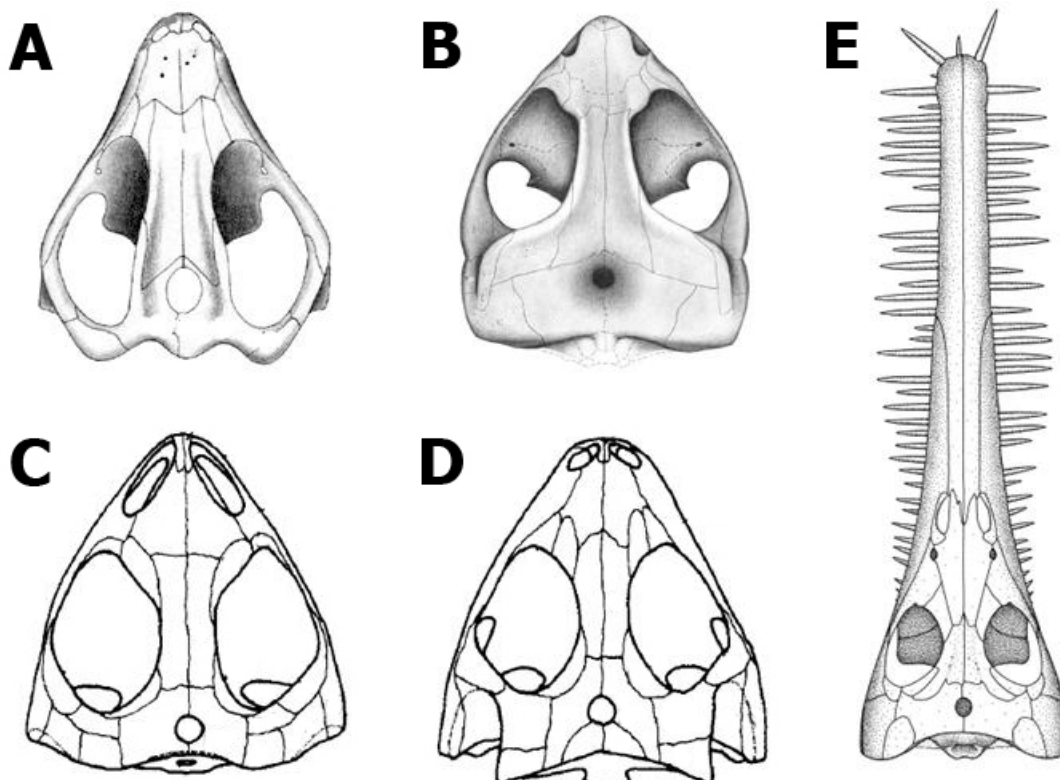
## **5. DESCRIÇÃO E DISCUSSÃO**

---

## 5.1. Sincrânio

### 5.1.1 Considerações Gerais

A morfologia do crânio, da mandíbula e da dentição dos mesossaurídeos é uma das características mais marcantes do grupo. Quando comparada ao crânio de outros pararrépteis (Fig.18), nota-se a grande diferenciação sofrida pela região da cabeça.



**Figura 18:** Comparação entre os crânios de alguns pararrépteis. A, *Tichvinskia*, um procolofonídeo; B, *Candelaria*, um owenetídeo; C, *Nyctiphruetus*, um procolofonomorfo; D, *Nycteroleter*, um nycteroleterídeo; E, *Mesosaurus*, um mesossaurídeo. A e B, adaptados de Cisneros (2006); C e D, retirados de Lee (1997). E, retirado de Modesto (2006). Imagens fora de escala.

Enquanto na maioria dos pararrépteis, o crânio possui o rostro curto, tendo como exemplos *Milleretta* (Gow, 1972), procolofonídeos (Cisneros, 2006), *Nyctiphruetus* (Efremov, 1940) e pareiassaurídeos (Lee, 1997), entre outros, os mesossaurídeos apresentam um alongamento craniano muito pronunciado. Esse alongamento é conferido em especial pelos ossos pré-maxilar, maxilar e, embora não tão extremamente, pelo nasal (Shikama & Ozaki, 1966; Modesto, 1999; Modesto, 2006).

Ainda assim, o crânio conserva muitas das características observadas em outros pararrépteis, como o forame pineal, bastante evidente, e um abaulamento na margem posterior do crânio (Modesto, 1999), decorrente de uma curvatura do osso parietal.

O alongamento do rostro é uma característica adquirida independentemente em muitos tetrápodos que abandonaram a vida em terra em favor da adoção do hábito aquático (e.g. crocodilianos, ictiossauros, ornitorrincos, golfinhos). Da mesma maneira que nestes animais, o alongamento do crânio de mesossaurídeos é também vinculado, desde as primeiras descrições (Gervais, 1864; Cope, 1887), à mudança de hábitat da terra para a água. Nota-se uma tendência no alongamento progressivo do crânio no grupo, partindo de um rostro moderadamente alongado no mesossaurídeo mais basal, *Brazilosaurus* (Marconato, 2001), até um alongamento extremo nos dois táxons mais derivados (*Stereosternum* e *Mesosaurus*), o que não só concorda com a afirmação anterior, como também sugere que um rostro longo continuaria sofrendo forte pressão seletiva, à medida que se consolidava o hábito aquático no grupo. Modesto (2006) argumentou que, apesar do alongamento do rostro, a região posterior do crânio dos mesossaurídeos também reduziu de tamanho em relação ao resto do corpo do animal. Segundo aquele autor, esta redução acarretaria em uma diminuição do peso da cabeça, de modo a conferir mais estabilidade durante o nado. Similar adaptação é vista em plesiossauros (Taylor, 1992).

O crânio e a mandíbula serão abordados independentemente, para fins de descrição. A dentição, por ser semelhante tanto no crânio quanto na mandíbula, é descrita no final, também em uma seção própria.

### 5.1.2 Crânio

Os elementos cranianos de mesossaurídeos são tradicionalmente ignorados, ou muito pobremente abordados, em descrições anatômicas, desde os trabalhos seminais de Gervais (1864) e Cope (1887). Esta exclusão não ocorre por uma falta de importância das informações contidas em caracteres cranianos, mas sim em decorrência da má preservação de seus elementos ósseos. Os ossos cranianos de mesossaurídeos possuem muito pouca espessura, de modo que, invariavelmente, acabam sofrendo algumas fraturas ao passar pelos processos de fossilização.

Além disso, a porcentagem de espécimes coletados com elementos cranianos associados ao restante do esqueleto é muito baixa. Especula-se que isso se deva a dois fatores: o primeiro é a alta mobilidade da articulação do crânio com o atlas (a primeira vértebra cervical), mobilidade essa necessária para o controle da cabeça durante o nado ou a caça. Esta mesma mobilidade, contudo, poderia fazer com que o

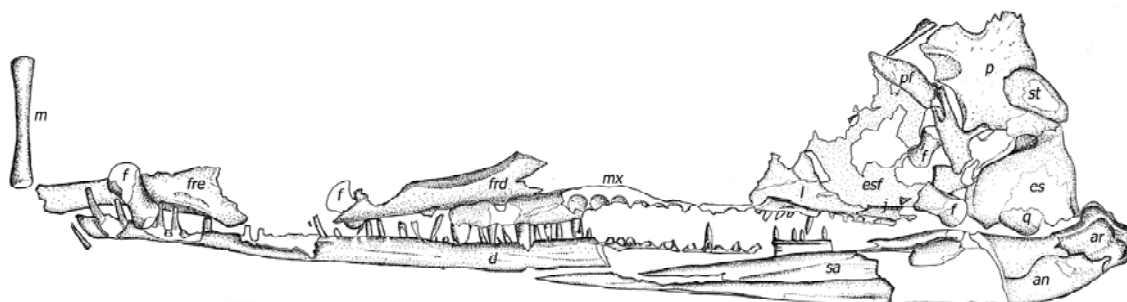
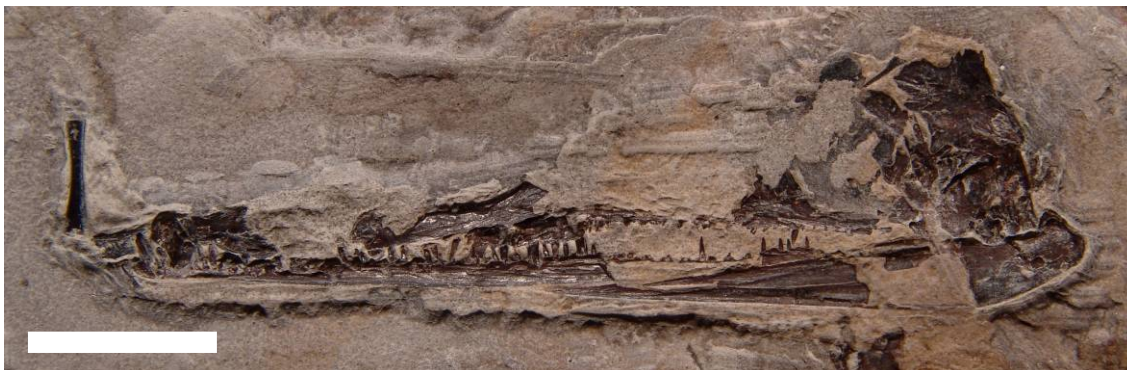
crânio se desassociasse em estágios muito precoces de desarticulação, durante a necrólise do corpo (Toots, 1965). O segundo fator é a pouca ossificação na base do crânio (sugerida por Modesto, 2006 para *Mesosaurus*), que facilitaria a desarticulação dos elementos entre si. Por serem leves, os ossos do crânio seriam facilmente transportados, dentro d'água, para longe do corpo. Além disso, por sua fragilidade, muito provavelmente seriam severamente danificados, senão destruídos, durante o transporte.

Pela má qualidade da informação preservada, por muito tempo a discussão acerca do crânio de mesossaurídeos se limitou a destacar a posição ocupada pelas órbitas e pelas narinas (Seeley, 1892; Geinitz, 1900; Osborn, 1903). Outro tema de debate que ainda perdura é a condição das fenestras cranianas que, à época das primeiras revisões (Osborn, 1903) tinha forte influência na taxonomia. De fato, o estado fragmentário do crânio de alguns espécimes levou Huene (1941) a propor, equivocadamente, a presença de duas fenestras temporais no crânio de *Mesosaurus*, o que serviu de base para sua teoria de uma relação de ancestralidade deste para com os ictiossauros. Modesto (2006) em sua revisão do crânio de *Mesosaurus*, identificou o engano de Huene (1941) e descreveu o táxon como possuidor de um crânio anápsido, embora esta condição ainda não seja totalmente aceita.

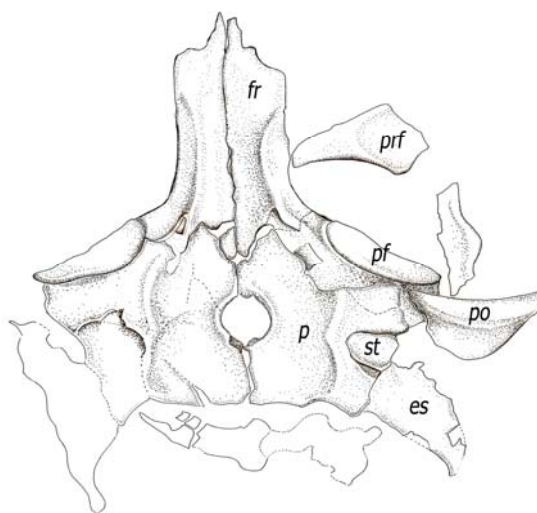
Enquanto isso, o crânio de *Stereosternum* carece de descrições detalhadas. Entre as poucas descrições, figuram o trabalho de Modesto (1999) e alguns comentários breves feitos por Geinitz (1900) e Osborn (1903). Dos materiais aqui apresentados, quatro possuem o crânio preservado (mesmo que parcialmente), sendo três deles em bom estado de conservação.

O crânio do espécime UFRGS-PV379P (Fig. 19) está relativamente fragmentado e tem alguns elementos desarticulados. Ainda assim, muitas informações relevantes puderam ser obtidas a partir do material presente.

O espécime P.457 (Fig. 20) também possui boas informações sobre o teto do crânio em norma dorsal. O restante do espécime está exposto em norma ventral, mas grande parte do fóssil foi perdida. Presume-se que os ossos ausentes no espécime estivessem em uma contraparte, a qual não se conhece. Entre os fragmentos ósseos faltantes, possivelmente estariam os demais ossos cranianos, correspondentes à região do rosto. Os elementos remanescentes, apesar de um pouco danificados, retêm bastante informação.



**Figura 19:** Detalhe do crânio do espécime UFRGS-PV379P. Fotografia de Luiz Flávio Lopes. Escala: 1cm. Abrev.: *an* – angular, *ar* – articular, *d* – dentário, *es* – esquamosal, *esf* – esfenotmóide, *f* – falange, *frd* – frontal direito, *fre* – frontal esquerdo, *j* – jugal, *l* – lacrimal, *m* – metacarpal, *mx* – maxilar, *p* – parietal, *pf* – pós-frontal, *q* – quadrado, *sa* – supra-angular, *st* – supratemporal.



**Figura 20:** Detalhe do crânio do espécime P.457, em norma dorsal. Os nomes dos ossos foram assinalados apenas no lado direito da ilustração. Fotografia de Luiz Flávio Lopes. Escala: 2cm. Abrev.: *es* – esquamosal, *fr* – frontal, *p* – parietal, *pf* – pós-frontal, *po* – pós-orbital, *prf* – pré-frontal, *st* – supratemporal.

O crânio é bastante alongado, sendo que no espécime UFRGS-PV170P (Fig. 22, p. 49) seu comprimento equivale a 5,6 vezes sua maior largura. O comprimento anteroposterior do crânio atinge, no espécime UFRGS-PV379P, um valor equivalente ao do comprimento de oito centros vertebrais truncais e meio. Modesto (2006) relatou, como observação pessoal, um comprimento de cerca de oito centros truncais para *Stereosternum*, seis para *Brazilosaurus* e onze para *Mesosaurus*. No material observado, não há espécimes que tenham preservado algum vestígio da pré-maxilar, de modo que a medida do crânio teve que ser estimada com base no maior alcance anterior da mandíbula.

No espécime UFRGS-PV379P, o osso maxilar está na posição original, embora muito fragmentado. Não é possível determinar com clareza os limites do osso, tampouco as características de sua superfície lateral. Há dentes associados e, em regiões onde sua superfície lateral foi danificada, podem ser identificados claramente os alvéolos. Em sentido posterior, há alvéolos até um nível equivalente à metade da órbita, no mínimo, mas o maxilar ainda se estende mais em direção posterior. Não é possível precisar o quanto, pois a extremidade posterior do osso está fragmentada. Contudo, parece que o maxilar se sobrepõe às margens ventrais do lacrimal e do jugal.

Apenas um fragmento posterior do lacrimal está presente no espécime UFRGS-PV379P, ainda que em posição aparentemente inalterada. Parte dos contatos com o maxilar e com o jugal também foi preservada. O jugal sobrepõe-se a um estreito alongamento posterior do lacrimal e, juntos, tanto o lacrimal quanto o jugal têm parte de sua margem dorsal contribuindo para formar o contorno da órbita. Sobre o jugal, nada pode ser descrito além dos pequenos contatos preservados com o maxilar e com o lacrimal, já citados. Apenas um fragmento da porção anterior do osso se manteve intacta e uma falange, desarticulada, cobre a porção posterior deste. Dorsalmente, tanto em relação ao lacrimal quanto ao jugal, há uma lâmina de osso, extremamente tênue, a ponto de ser confundida com a rocha, fragmentada em diversos pontos. Uma estrutura similar a esta lâmina, se estendendo pela superfície interna da órbita, foi identificada, em outro espécime, como sendo possivelmente o esfenoetmóide (Modesto, 1999). Não há sinal de ossículos escleróticos que, se presentes, facilmente teriam se dissociado do crânio, dado o estado de desarticulação do espécime.

No espécime UFRGS-PV379P, os dois frontais estão presentes, mas se desarticularam e estão deslocados. O frontal esquerdo está próximo à extremidade anterior do rostro, parcialmente coberto por alguns dentes do dentário e por uma falange desarticulada. O frontal direito está próximo ao maxilar. No espécime P.457 os frontais estão melhor preservados e em posição original. Pode-se ver o contato,

através do qual sobrepõem-se parcialmente aos parietais. Em sua morfologia geral, o frontal é muito similar ao descrito por Modesto (2006) para *Mesosaurus*. O osso é alongado e mais amplo posterior que anteriormente, graças a um processo posterolateral que interpõe-se entre o parietal e o pós-frontal. Modesto (1999) destacou que, em *Stereosternum*, esse processo se projeta mais posterior que lateralmente, contudo. No espécime UFRGS-PV379P o processo posterolateral foi perdido nos dois frontais. Sua presença, contudo, pode ser constatada com base em um entalhe no parietal, onde o processo se alojaria. No espécime P.457, embora um tanto fragmentado, esse processo se mantém preservado. Parte da margem lateral do frontal também contribui na formação da órbita. Adjacente a esta margem e seguindo posteriormente, em direção ao parietal, observa-se uma crista óssea de cada lado do crânio. Esta crista é visível no parietal, e poderia sugerir-se que ela tivesse a função de aumentar a resistência do crânio, distribuindo o impacto sofrido durante uma mordida, por exemplo. Contudo, uma análise biomecânica é necessária pra testar tal hipótese e indicar os principais pontos de estresse ao longo do crânio. A porção medial do teto do crânio sofre um nítido afundamento. No espécime P.457, um osso isolado aparentemente corresponde ao pré-frontal direito. Possui formato ligeiramente triangular e apresenta uma concavidade próximo a margem anterolateral, que provavelmente faria contato com o lacrimal.

O parietal possui morfologia ligeiramente quadrangular. No espécime UFRGS-PV379P ele está desarticulado e preservado no mesmo plano do esquamosal (em posição de vida, os dois ossos ocupariam planos quase perpendiculares). No espécime P.457 os dois parietais estão fortemente unidos entre si e associados com os elementos cranianos adjacentes. Anteromedialmente, visualiza-se, no parietal, uma pequena depressão com formato semi-lunar (melhor visualizada no espécime UFRGS-PV379P), a qual recebe o processo posterolateral do frontal. Anterolateralmente e adjacente à depressão, a margem do parietal curva-se levemente para dentro, formando, assim, o local para o contato com o pós-frontal, que se sobrepõe ao parietal. A margem posterior do parietal possui uma leve curvatura, de modo a formar o abaulamento da margem posterior do crânio, típico de pararrépteis. O bordo medial é bastante irregular, levemente denteado. Esta margem irregular é complementar à margem do parietal correspondente, formando um contato relativamente firme entre os dois ossos. Exatamente no ponto médio da margem medial dos parietais está o forame parietal. Lateralmente, o parietal é levemente irregular. O formato da margem lateral é complementar a uma depressão na margem dorsal do esquamosal.

O pós-frontal tem formato elipsóide e é levemente curvado, para manter o contorno da órbita. Fazendo contato com a margem posterolateral do pós-frontal está

o pós-orbital, de morfologia aproximadamente semicircular. Este elemento está preservado apenas no espécime P.457. A margem anterior do pós-orbital contribui para o contorno da órbita e é levemente côncava. Nota-se, também, uma crista ao longo da margem anterior, similar à observada na porção do frontal adjacente à órbita. A partir do espécime P.457 não é possível definir com clareza os contatos feitos pelo pós-orbital e os ossos circundantes. A observação do espécime sugere, contudo, que parte da margem dorsal do pós-orbital se sobreponha ao parietal. O esquamosal está fragmentado no espécime, mas poderia ter feito contato com a margem posterior do pós-orbital, como ocorre em *Mesosaurus* (Modesto, 2006).

O esquamosal tem um formato ligeiramente quadrangular. É uma lâmina óssea bastante fina, assim como os ossos adjacentes. Por sua constituição frágil, no espécime UFRGS-PV379P a superfície do osso foi deformada ao ser comprimida contra o quadrado, que ocupa posição medial, sobreposto pelo esquamosal. No espécime P.457, este elemento está muito mal preservado. Dorsalmente, há uma depressão que acompanha o formato da margem lateral do parietal. Aparentemente, há também um pequeno entalhe anterior, ao qual a margem posterior do jugal possivelmente se sobreporia, como descrito para *Mesosaurus* (Modesto, 2006). As margens ventral e posterior são lisas e não possuem nenhum detalhe evidente.

Posicionado junto ao contato entre o parietal e o esquamosal está o osso supratemporal. É um osso elipsóide que, no espécime UFRGS-PV379P, está levemente deslocado em relação ao esquamosal. Este deslocamento provavelmente acompanhou a desarticulação do parietal. O quadrado está preservado e encontra-se parcialmente sobreposto pelo esquamosal, de modo que só parte da região ventral do osso é visível. Ainda assim, pode-se inferir que é um osso bastante robusto, a partir da deformação causada no esquamosal.

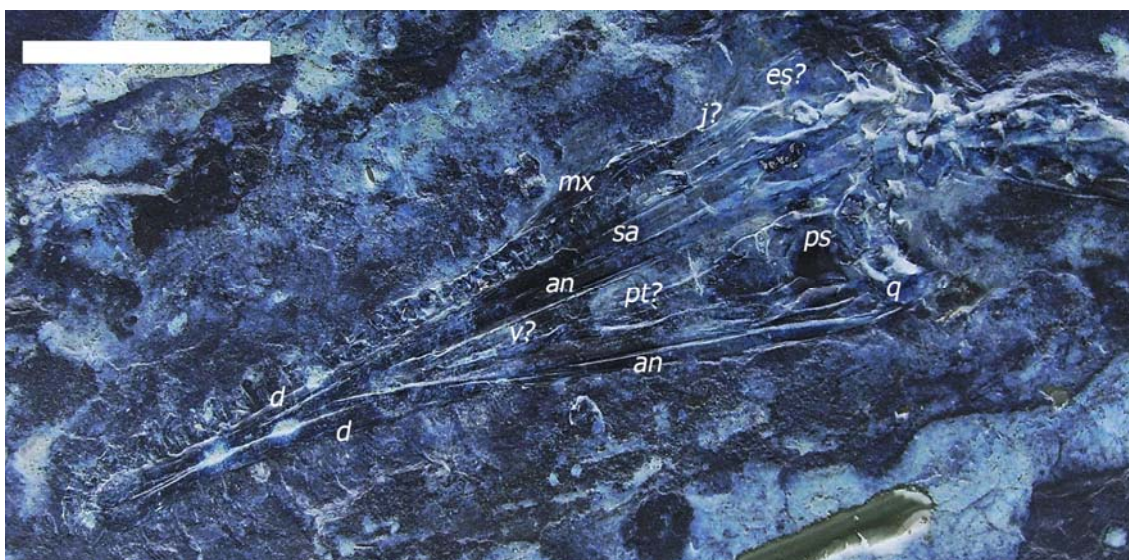
O espécime DGM 533-R também possui o crânio preservado, embora seus elementos não possam ser individualizados com clareza. A silhueta do crânio em norma lateral, porém, é claramente observável no espécime, destacando-se o rostro, bastante afilado (Fig. 21).

O espécime UFRGS-PV170P possui a impressão do crânio preservada em norma ventral (Fig. 22). Embora a maior parte do crânio esteja sobreposta pelos ramos mandibulares, alguns elementos podem ser tentativamente identificados. A maioria dos ossos está parcialmente desarticulada e o reconhecimento de estruturas é bastante confuso. Por este motivo, não é apresentada neste trabalho uma descrição completa do espécime, sendo apenas apontados os elementos diagnosticados com maior segurança.





**Figura 21:** Detalhe do crânio do espécime DGM 533-R, mostrando a silhueta do crânio, visto lateralmente. A zona escurecida circundando os ossos é interpretada como impressão dos tecidos moles. Escala: 2cm.



**Figura 22:** Detalhe do espécime UFRGS-PV170P em norma ventral (crânio em norma palatal). A imagem é apresentada com as cores em negativo, para ressaltar as estruturas, pouco visíveis na coloração original da foto. Escala: 2cm. Abrev.: an – angular, d – dentário, es – esquamosal, j – jugal, mx – maxilar, ps – paraesfenóide, pt – pterigóide, q – quadrado, sa – supra-angular, v – vômer.

Entre os elementos identificáveis no espécime UFRGS-PV170P, a estrutura da face articular do quadrado, em norma ventral, é de fácil visualização. A região de articulação com a mandíbula tem a forma de uma ampulheta e é mais robusta que o restante do osso, que parece se estender anteriormente, além do esquamosal e sob o jugal. Parte do maxilar e do jugal direitos pode ser identificada, mas os elementos estão pouco expostos para permitir uma descrição fiel. Alguns elementos do palato, contendo pequenos dentes, podem representar o vômer e o pterigóide, mas

novamente a diagnose é prejudicada, pois pouco da superfície destes elementos está exposta.

A estrutura craniana mais facilmente identificável no espécime é o paraesfenóide, que possui uma projeção anterior bastante delgada, denominada processo cultriforme e uma região posterior larga e robusta (pós-cultriforme). O paraesfenóide ainda não havia sido reportado para nenhum espécime de *Stereosternum*. Apesar de similar, quando comparado ao paraesfenóide de *Mesosaurus* (Modesto 2006), o deste espécime de *Stereosternum* possui a região pós-cultriforme mais larga (a reconstrução da Fig.17 foi feita a partir de um crânio de *Mesosaurus*). O próprio alargamento da região pós-cultriforme, em direção posterior, aparentemente se dá em um ângulo mais aberto que em *Mesosaurus*. Apesar desta morfologia poder se mostrar útil para diferenciar os dois táxons, este elemento é de difícil localização, e aparentemente pouco preservado em mesossaurídeos, como os demais elementos da caixa craniana.

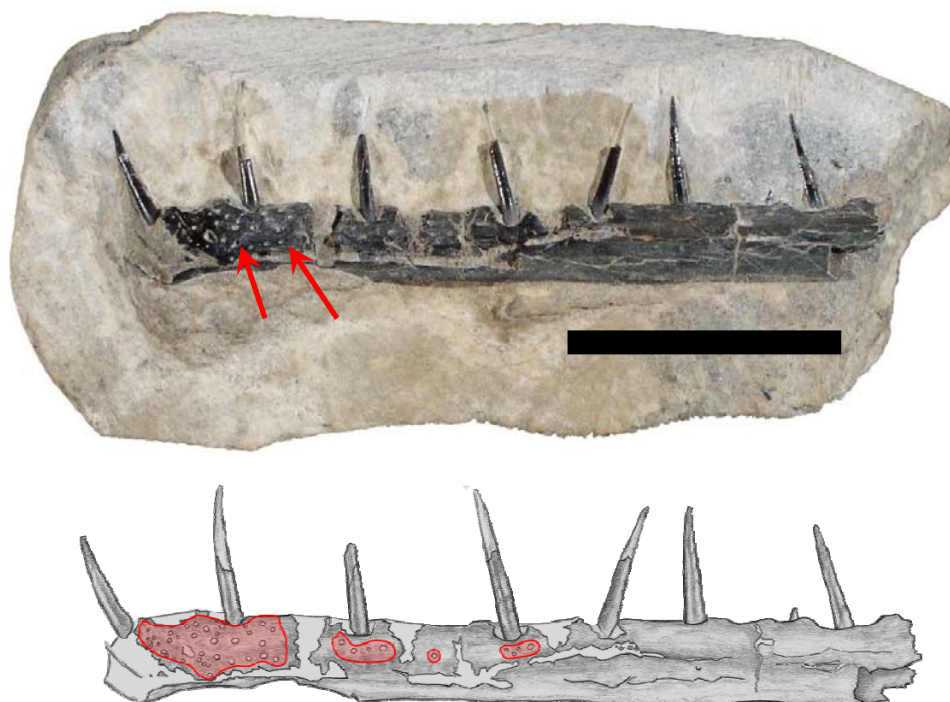
### 5.1.3 Mandíbula

A mandíbula de *Stereosternum* é esbelta e delicada, acompanhando a morfologia do crânio. No espécime UFRGS-PV379P (Fig. 19) é possível observar o ramo mandibular esquerdo em vista lateral. O espécime DGM 533-R (Fig. 21) também apresenta a mandíbula preservada na mesma vista e o espécime UFRGS-PV170P (Fig. 22) preservou o molde dos dois ramos, expostos em norma ventral. Nem todos os elementos mandibulares foram identificados, tendo-se observado o dentário, o angular, o suprangular, o esplenial e o articular. Parte do que poderia ser o pré-articular é visível no espécime UFRGS-PV170P, mas sua identificação é duvidosa. Não se conhecem espécimes de mesossaurídeos com o coronóide preservado, de modo que sua presença é ignorada.

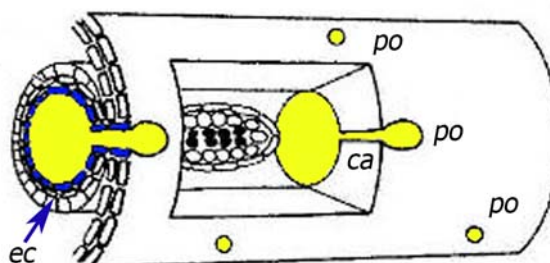
O dentário é bastante alongado e estreito. É o maior osso do ramo mandibular, estendendo-se posteriormente até próximo ao limite anterior da órbita. Na extremidade, em norma ventral, pode-se ver um alargamento na porção mais anterior do dentário, em forma de espátula.

Próximo à extremidade anterior do dentário do espécime UFRGS-PV379P, uma série de pontoações pode ser avistada. Estas pequenas cavidades podem ser também visualizadas em um dentário isolado, mais completo (UFRGS-PV378P, Fig. 23). A localização e a organização dessas estruturas sugerem que elas pudessem alojar receptores sensoriais, como os encontrados em predadores aquáticos atuais.

A morfologia destas cavidades é similar à das cavidades ósseas que alojam mecanorreceptores em alguns peixes ósseos e anfíbios (Northcutt, 2005, Fig. 24). O desenvolvimento de estruturas sensoriais ao longo do crânio, como eletro ou mecanorreceptores, é comum em diversos organismos aquáticos. Peixes ósseos e cartilagosos, ornitorrincos (Pettigrew, 1999; Pettigrew & Wilkens, 2003), anfíbios (Schlegel & Bulog 1997), aligatores (Soares, 2002) são exemplos de predadores que se valem de estruturas similares, desenvolvidas independentemente, para perceber presas dentro da água (Northcutt, 2005). A natureza destas estruturas está sendo discutida em maior detalhe em um trabalho independente desta descrição.



**Figura 23:** Fotografia e ilustração do espécime UFRGS-PV378P, mostrando as cavidades onde poderiam se alojar os receptores sensoriais da mandíbula (setas vermelhas na foto, áreas vermelhas na ilustração). Adaptado de Pretto & Cabreira (2009). Escala: 1cm.



**Figura 24:** Esquema em corte de cavidades (em amarelo) que alojam mecanorreceptores em alguns embriões de teleósteos e anfíbios atuais. Em azul, é identificada a camada ectodérmica que pode ser substituída por osso. Abrev.: *ca* – canal, *ec* – ectoderme, *po* – pontoações. Modificado de Northcutt *et alii* (1994).

Posteroventralmente, o dentário é sobreposto pelo suprangular, formando com este uma pequena saliência. Se a ausência do coronóide for confirmada, essa saliência seria bastante similar ao processo coronóide. O suprangular, apesar de fraturado, é melhor visualizado no espécime UFRGS-PV379P. Segue posteriormente e se sobrepõe ao articular, contato este inferido com base em uma depressão marcada no osso sobreposto. Anteriormente, o suprangular se estende quase até o ponto médio do comprimento do ramo mandibular. Consiste apenas em uma lâmina óssea de superfície lisa, acuminada anteriormente, e que ganha altura gradativamente enquanto se aproxima da altura do processo coronóide. Pouco após este processo, a margem ventral do suprangular forma uma sinuosidade abrupta que diminui a superfície distal do osso, que cobre quase toda a superfície lateral do articular. Esta sinuosidade faz parte do contato ventral com o angular, que foi representado como uma linha reta no espécime descrito por Modesto (1999).

Em relação ao suprangular, o angular se encontra associado ventralmente, sobrepondo-se muito pouco sobre a margem ventral do suprangular. Anterodorsalmente, o angular faz um pequeno contato com o dentário, porém com extensão nitidamente menor à do contato feito pelo suprangular. Tal qual este, o angular carece de ornamentações e segue posteriormente, cobrindo o articular como uma fina lâmina óssea. A extremidade posterior do angular também é faltante, mas o articular apresenta uma concavidade para receber este osso, tal como para o suprangular.

Pouco pode ser dito sobre o esplenial em norma lateral. Posiciona-se ventralmente em relação ao angular, aparecendo apenas como uma estreita margem óssea. Por fim, na extremidade posterior da mandíbula, em norma lateral, pode ser identificado o osso articular. Ele apresenta-se como um elemento robusto, cuja superfície lateral é coberta quase que totalmente pelo angular e pelo suprangular, que se encaixam em duas concavidades paralelas na superfície lateral do osso. A superfície de articulação do articular com o quadrado não está exposta em nenhum dos espécimes analisados.

#### 5.1.4 Dentição

Nenhum dos espécimes possui os dentes preservados ou expostos em sua totalidade, mas estima-se que o dentário pudesse facilmente acomodar 45 dentes, conforme a contagem de Modesto (1999) para *Stereosternum*. Pela ausência de exemplares com o pré-maxilar preservado e de espécimes com o maxilar em bom estado, não são feitas estimativas acerca da quantidade de dentes contidos nestes

elementos. A disposição dos dentes segue um gradiente de tamanho, da região posterior até a extremidade distal da mandíbula, sendo que os dentes da extremidade anterior do rostrum são um pouco maiores que os do extremo oposto. Esta disposição dentária também ocorre em *Mesosaurus* (Modesto, 2006). Contudo, os dentes de *Mesosaurus* são nitidamente maiores e sofrem uma inclinação significativamente maior. Pelo contrário, os dentes de *Brazilosaurus* são menores até mesmo que os de *Stereosternum*.

Não há diferenciação dentária, sendo todos os dentes alongados e levemente curvados em direção posterior (Fig. 23). A estriação observada por Marconato (2001) nos dentes de *Stereosternum* não é visível em nível mesoscópico, de modo que não é comentada nesse trabalho.

Embora tenha sido proposto que mesossaurídeos (em especial *Mesosaurus*) pudessem ser animais filtradores (Romer, 1966; Carroll, 1982; Chiappe & Chinsamy, 1996; Marconato & Bertini, 2002), essa afirmação foi feita a partir do argumento de que sua dentição seria demasiado frágil para capturar presas maiores. Além disso, a equivocada reconstrução de crânios de *Mesosaurus* com uma dentição em excesso (Huene, 1941) também serviu de base para essa teoria. Modesto (2006) identificou o equívoco de Huene (1941) e reinterpretou o crânio de *Mesosaurus* com menos dentes, o que impossibilitaria o hábito suspensívoro. O autor propôs que o animal usaria os dentes para aprisionar pequenas presas, mas manteve o argumento de que a constituição dentária seria muito frágil para empalá-las.

A partir da análise dos dentes de *Stereosternum* (em especial do espécime UFRGS-PV378P), sugere-se que o animal fosse capaz de atravessar o corpo de presas de corpo mole. De fato, a dentição de *Stereosternum* é muito similar a de organismos identificados por Massare (1987) como predadores de organismos como moluscos, cnidários e pequenos peixes. Análises histológicas poderão ser úteis na avaliação da real resistência dos dentes a impactos gerados pela mordida.

## **5.2 Coluna Vertebral**

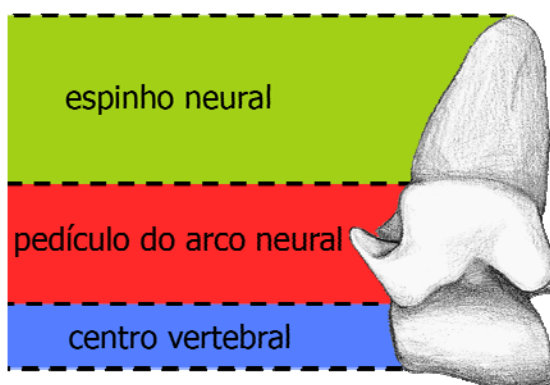
### *5.2.1 Considerações Gerais*

A coluna vertebral é composta por múltiplos elementos seriados, representados pelas vértebras, que podem estar associadas a outras estruturas (como costelas e arcos hemais). Embora tendam a reter alguma semelhança entre si, os elementos da coluna vertebral sofrem variações ao longo do eixo do corpo, podendo ser agrupados



em diferentes séries vertebrais, conforme a morfologia apresentada em cada região do animal.

A primeira característica que chama a atenção nas vértebras de *Stereosternum* (Fig. 25) é a diferença de tamanho entre o arco neural (grande) e o centro vertebral (pequeno), característica destacada na descrição original (Cope, 1886) e considerada, pelo autor, comparável à condição encontrada em “répteis e batráquios do período Permiano” (Cope, 1886, p. 7). Esta morfologia rendeu por muito tempo às vértebras o nome de vértebras cotilossaurianas, por serem encontradas tipicamente em representantes da extinta Ordem Cotylosauria Cope 1880 (e.g. *Diadectes*, *Pareiasaurus*, *Procolophon*, *Seymouria*).



**Figura 25:** Ilustração esquemática de uma vértebra troncual de *Stereosternum* em norma lateral, evidenciando a diferença de tamanho entre o centro vertebral e o arco neural (formado pelo pedículo do arco neural e pelo espinho neural). Desenhado a partir dos espécimes de Marconato & Bertini (2002).

Para esta descrição, a coluna vertebral é dividida em quatro séries vertebrais: a série cervical, correspondente às vértebras do pescoço e elementos associados; a série troncual, compreendendo as vértebras localizadas desde o limite anterior da cintura peitoral até o limite anterior da cintura pélvica, mais elementos associados; a série sacral, que compreende as vértebras e costelas associadas à cintura pélvica; e a série caudal, que compreende as vértebras da região da cauda, desde a primeira pós-sacral até a última vértebra, e os elementos a elas associados.

### 5.2.2 Série Cervical

O comprimento da série cervical de *Stereosternum* tem importante papel na identificação taxonômica (Fig. 07), sendo que, nesse táxon, o comprimento do pescoço equivale ao do crânio. Araújo (1976) preferiu usar o comprimento do pescoço em detrimento ao número de vértebras cervicais, como característica diagnóstica, pela

dificuldade em se individualizar as vértebras cervicais em muitos espécimes. De fato, é difícil precisar onde termina a série cervical e onde começa a série trunca, em especial em espécimes danificados (Fig. 26).



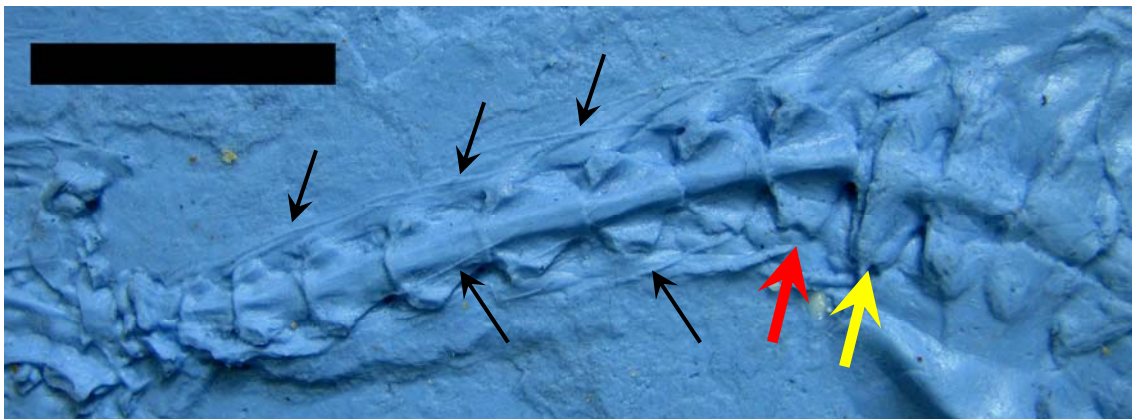
**Fig. 26:** Detalhe da região cervical do espécime P.457. As vértebras cervicais, apesar de presentes, estão muito danificadas, a ponto de ser muito difícil individualizar os elementos. Escala: 2cm.

Dos cinco espécimes analisados, apenas um possui a série cervical bem preservada. O espécime UFRGS-PV170P possui o molde natural da série cervical em norma ventral (Fig. 27). O espécime UFRGS-PV379P possui apenas as cervicais mais posteriores preservadas (Fig. 28), embora elas estejam bastante danificadas. O espécime DGM 533-R (Fig. 29) possui as vértebras muito comprimidas, o que torna a compreensão de sua estrutura muito confusa.

Em norma dorsal, as vértebras cervicais são dificilmente diferenciáveis das vértebras truncales, e aí reside a maior dificuldade em definir a contagem de vértebras desta região. As vértebras cervicais possuem os arcos neurais expandidos, como as truncales, e aumentam gradativamente de tamanho à medida em que se aproximam da região trunca. Por esse motivo, convencionalmente assume-se que a região trunca inicia-se a partir do limite anterior da cintura peitoral.

Em norma ventral, contudo, pode-se, pela primeira vez, diferenciar com clareza a morfologia de uma vértebra cervical e de uma vértebra trunca (Fig. 27). Os centros vertebrais das vértebras cervicais são bem marcados e os processos transversos se projetam um pouco em direção ventral. Ao se chegar à série trunca, subitamente a zona de contato entre o centro vertebral e o processo transversal se torna mais suave, e este não mais se projeta ventralmente. Apesar de o reconhecimento das primeiras vértebras cervicais estar bastante confuso (devido à sobreposição de elementos

desarticulados do crânio), efetuou-se a contagem de 12 vértebras cervicais, concordando com aquelas feitas por Araújo (1987) e por Modesto (1999).



**Figura 27:** Detalhe da região cervical do molde do espécime UFRGS-PV170P, mostrando as vértebras cervicais em norma ventral. As pequenas setas pretas indicam as estruturas interpretadas como ligamentos. A seta vermelha indica a vértebra cervical mais posterior, de morfologia nitidamente contrastante com a da primeira vértebra truncal (seta amarela). Escala: 2cm.



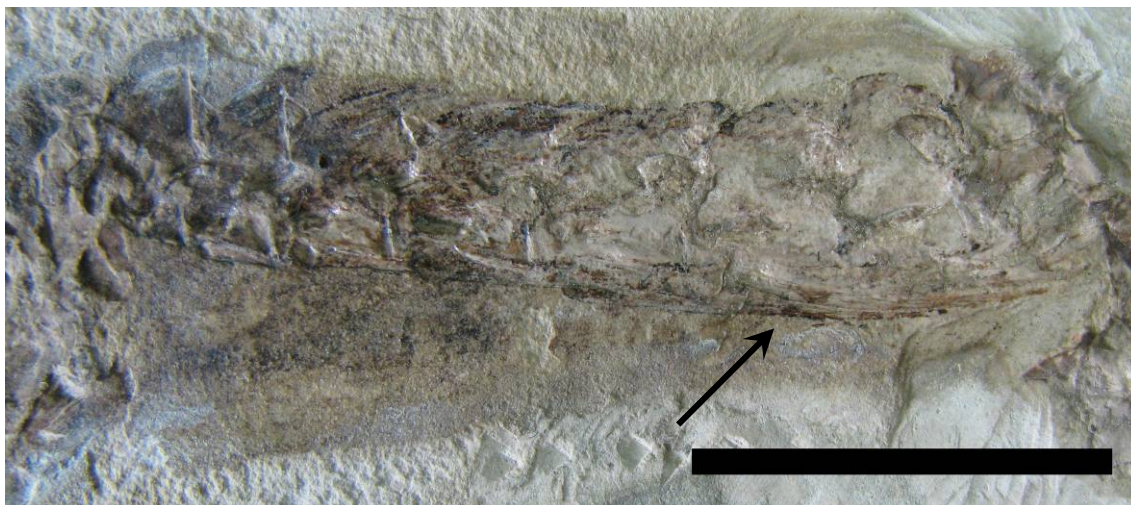
**Figura 28:** Detalhe da região cervical do espécime UFRGS-PV379P em norma dorsal. Apenas as últimas cervicais estão presentes. Escala: 2cm.

Associadas às vértebras cervicais e firmemente conectadas aos processos transversos estão as costelas cervicais. Nas próprias costelas cervicais já se observa a paquiostose típica das costelas de *Stereosternum* (Araújo, 1976), embora a espessura diminua rapidamente em direção à extremidade distal. As costelas cervicais são bastante alongadas, estendendo-se além da metade do centro vertebral seguinte.



A articulação das costelas cervicais com suas respectivas vértebras não está exposta no material analisado.

Ao longo do pescoço, além das costelas, notam-se, no espécime UFRGS-PV170P estruturas filiformes, interpretadas como a impressão de ligamentos do pescoço. No espécime DGM 533-R, que preserva alguns traços de tecidos moles, há estruturas similares preservadas (Fig. 29). Estes supostos ligamentos teriam um papel fundamental durante o nado do animal, mantendo o pescoço firme e estável. Além disso, os ligamentos permitiriam ao pescoço manter-se coeso quando o animal manobrasse a cabeça para capturar presas, possivelmente com fortes e rápidas flexões laterais do pescoço.



**Figura 29:** Detalhe da região cervical do espécime DGM 533-R, em norma lateral esquerda. A seta aponta as estruturas interpretadas como ligamentos do pescoço, localizados próximo às costelas cervicais. Escala: 2cm.

### 5.2.3 Série Truncal

Em norma dorsal, a série vertebral truncal de *Stereosternum* está exposta e relativamente bem conservada apenas no espécime UFRGS-PV379P (Fig. 30). Ainda assim, as regiões mais salientes dos arcos neurais e a maioria dos espinhos neurais estão quebrados. O espécime UFRGS-PV170P preservou, em norma ventral, a impressão das primeiras sete vértebras truncais. As cinco seguintes ainda estão presentes no fóssil, mas extremamente danificadas. O espécime UFRGS-PV174P tem todas as suas vértebras fraturadas ao nível do canal neural, assim como as do espécime P.457. A observação da região truncal do espécime DGM 533-R é muito confusa e pouco se pode dizer sobre seus elementos.



**Figura 30:** Detalhe da região truncanal do espécime UFRGS-PV379P, em norma dorsal. Escala: 3cm.

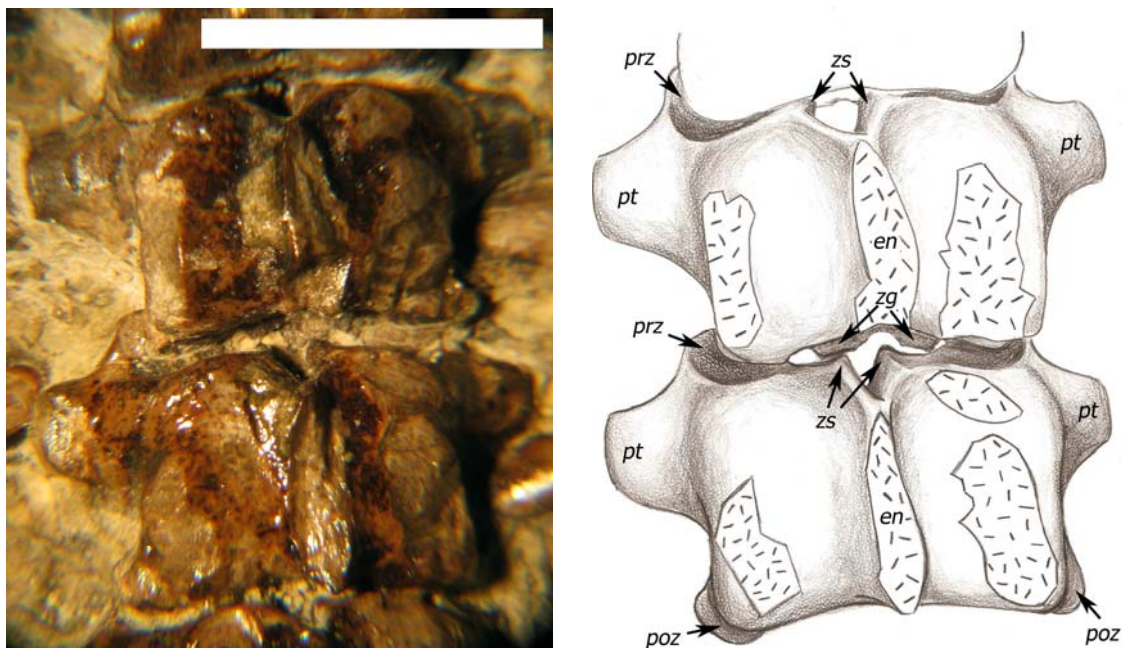
A contagem de vértebras, nos dois espécimes com a série trunca completa, é seriamente prejudicada pelo fato de que as vértebras estão preservadas em norma dorsal e, no caso do espécime UFRGS-PV174P, muito danificadas. Desse modo, a delimitação da região trunca fica comprometida. A contagem fica entre 21 e 23 vértebras truncais. Oelofsen & Araújo (1987) diagnosticam *Stereosternum* como tendo de 20 a 22 vértebras truncais, de modo que a contagem é bastante similar.

As vértebras truncais são bastante robustas e possuem o arco neural extremamente expandido. O espinho neural está presente apenas de forma fragmentária e somente no espécime UFRGS-PV379P. A observação de vértebras isoladas permite concordar com a descrição de Cope (1886), que descreveu o espinho neural como alto, mas não tanto quanto o das vértebras caudais. Os processos transversos e as pré-zigapófises de cada vértebra são dificilmente diferenciáveis uns dos outros, a não ser pela interação com os demais elementos (no caso, os processos transversos se associam com as costelas e a pré-zigapófise com pós-zigapófise posterior da vértebra imediatamente anterior). A pós-zigapófise é pequena e levemente projetada posterolateralmente. Dorsalmente, o arco neural acompanha a projeção posterolateral da pós-zigapófise, formando uma pequena aresta.

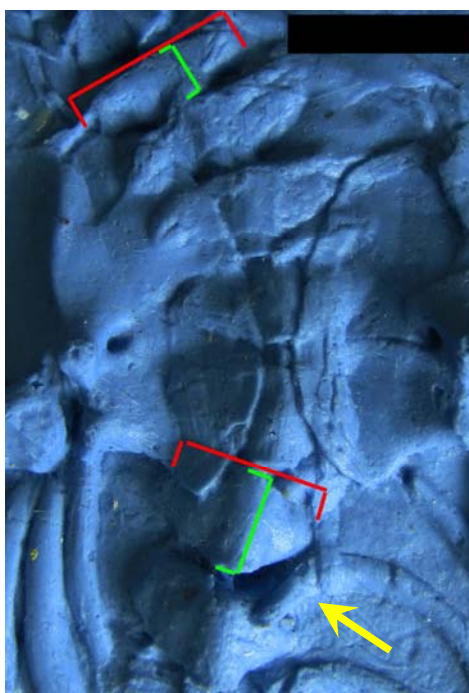
Além das pré e pós-zigapófises, as vértebras possuem articulações acessórias, zigósfenos e ziganros, fortalecendo a coesão da coluna vertebral. Estas estruturas são observáveis em vértebras truncais do espécime UFRGS-PV379P (Fig. 31). Cope (1886) reconheceu a presença dos zigósfenos em vértebras do material usado na descrição original de *Stereosternum* e os caracterizou como “projeções anteriores do arco neural, em forma de telhado, sobre as pré-zigapófises” (Cope, 1886, p. 8). Embora a presença do ziganro tenha sido inferida por Cope (1886), este só veio a ser descrito por Modesto (1999), identificado como uma projeção posterior do arco neural, de morfologia complementar à do zigósfeno. A presença destas duas estruturas poderia consistir em uma sinapomorfia de mesossaurídeos, mas ainda não se conhece esta região do arco neural de *Brazilosaurus*. O zigósfeno e o ziganro estão presentes também em *Mesosaurus*.

Em norma ventral (Fig. 32), nota-se o quão reduzido é o centro vertebral das vértebras truncais em relação ao restante das vértebras. Em especial nas primeiras vértebras truncais (as que estão superpostas à cintura peitoral), a largura da vértebra, de um processo transversal a outro, chega a ser 2,5 vezes o comprimento anteroposterior do centro vertebral. Essa discrepância diminui um pouco posteriormente (na sétima vértebra trunca a relação largura:comprimento é de 1,8:1).





**Figura 31:** Detalhe da região trunca do espécime UFRGS-PV379P em norma dorsal, mostrando a estrutura do zigósfero e do zigantro. Escala: 1cm. Abrev.: *en* – espinho neural, *poz* – pós-zigapófise, *prz* – pré-zigapófise, *pt* – processo transverso, *zg* – zigantro, *zs* – zigósfero.



**Figura 32:** Detalhe da região trunca do molde do espécime UFRGS-PV170P, mostrando o molde de sua porção anterior, em norma ventral. Notar a variação da diferença entre o comprimento dos centros vertebrais (verde) e a largura dos processos transversos (vermelho) na primeira vértebra trunca (acima) e na sexta vértebra trunca (abaixo). A seta amarela indica a extremidade afilada da sétima costela trunca. Escala: 1cm.

Todas as vértebras truncanais estão associadas a costelas de grande espessura, que são mais curtas próximo às cinturas peitoral e pélvica, mas ficam bastante alongadas, atingindo seu comprimento máximo por volta da décima vértebra truncanal. A espessura é praticamente constante ao longo de quase toda a costela, com exceção das extremidades proximais, que se articulam com as vértebras. A sétima costela truncanal do espécime UFRGS-PV170P (Fig. 32) mostra bem esse aspecto. Pode-se também visualizar a morfologia da região articular da costela, que possui duas facetas de contato com a vértebra: um tubérculo e um capítulo. O tubérculo da costela está encoberto pelo ramo posterior da interclavícula, mas supõe-se que esta costela possua a mesma morfologia encontrada em costelas isoladas de mesossaurídeos (Fig. 33). A costela se mantém espessa ao longo de todo seu comprimento, sem um decréscimo gradual na espessura, acabando em uma extremidade distal rotunda.

A espessura das costelas é uma das características usadas para diferenciar *Stereosternum* e *Mesosaurus* (com costelas paquiosstóticas) de *Brazilosaurus* (Fig. 07). Esta característica, contudo, não possibilita diferenciar *Mesosaurus* de *Stereosternum*, que compartilham a mesma condição de paquiosstose. Por este motivo, diversos materiais parcialmente desarticulados carecem de identificação taxonômica, por consistirem em segmentos da coluna vertebral com costelas associadas.

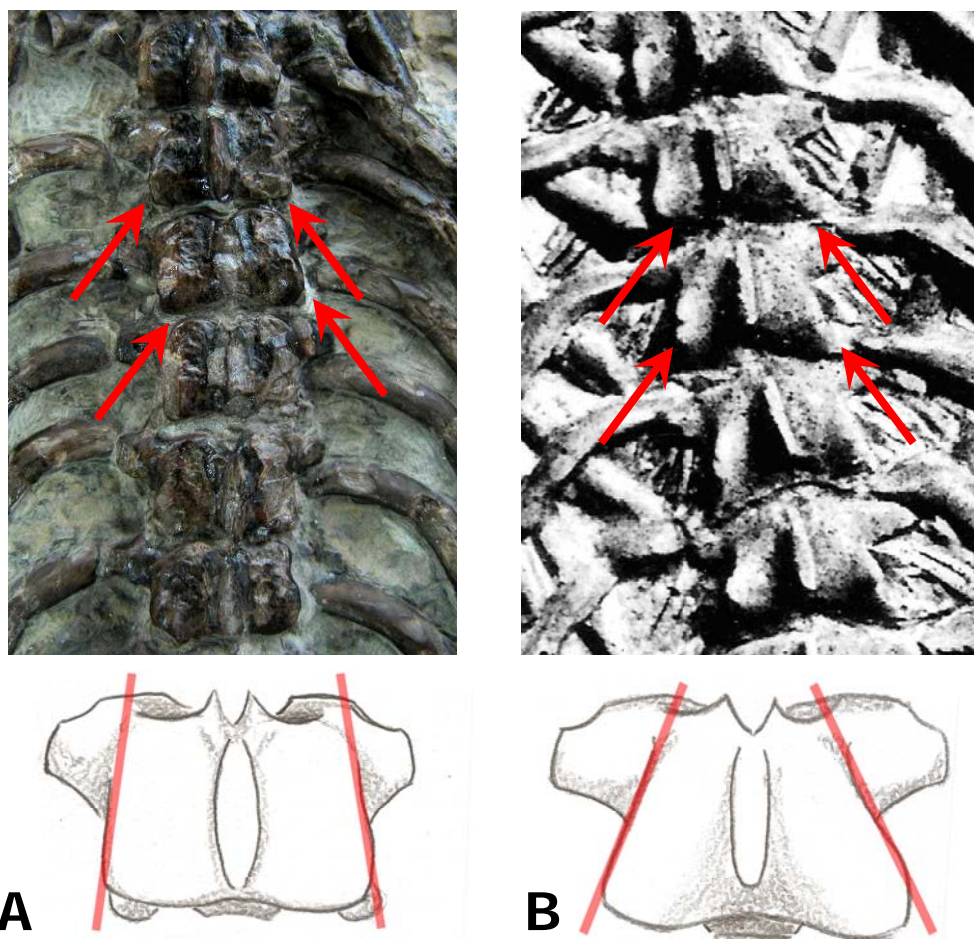


**Figura 33:** Costela isolada de mesossaurídeo indeterminado (espécime UFRGS-PV282P), mostrando as duas regiões articulares, o tubérculo (seta vermelha) e o capítulo (seta azul). Escala: 2cm.

A observação da região truncanal de *Stereosternum* sugere que uma distinção entre *Stereosternum* e *Mesosaurus* seja possível com base no formato do arco neural. Em *Stereosternum*, o arco neural, em vista dorsal, possui um formato quadrangular,



com arestas arredondadas e pouco esculpidas (Fig. 34A). Em *Mesosaurus*, o arco neural possui uma crista que se projeta posterolateralmente, culminando em uma aresta bem definida, posicionada dorsalmente em relação à pós-zigapófise (Fig. 34B). Contudo, a comparação de mais espécimes de *Stereosternum* e *Mesosaurus* é necessária antes que se aceite ou rejeite a hipótese de que esta seja uma característica diagnóstica de fato.



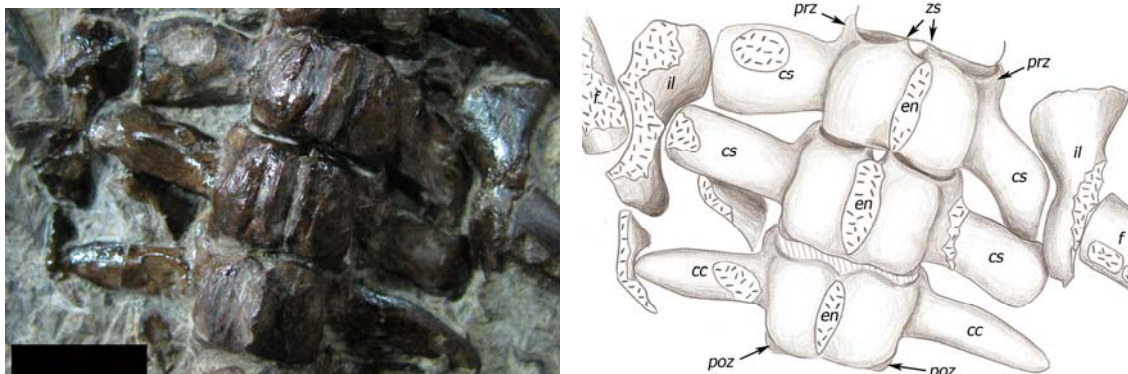
**Figura 34:** Detalhe das vértebras truncanais de A) *Stereosternum* e B) *Mesosaurus*. A, espécime UFRGS-PV379P. B, adaptado de Mac Gregor (1908). As setas indicam as arestas lateroposteriores do arco neural. Abaixo de cada espécime, um esquema ressalta a diferença morfológica entre os arcos neurais. Espécimes fora de escala.

Cope (1886), ao descrever a região truncanal de *Stereosternum*, argumentou que, devido à robustez das vértebras e costelas, a região truncanal do esqueleto axial devesse ser imóvel. Contudo, a presença de espinhos neurais relativamente altos pressupõe a presença de uma forte musculatura epaxial, capaz de movimentar o corpo em movimentos ondulatórios. O zigósfeno e o zigantro, também presentes em mosassauros (além de lagartos e cobras) são apontados como uma proteção contra a

torção da coluna (Russell, 1967), permitindo apenas movimentação lateral das vértebras. Ainda que a ondulação do tronco possa ser reduzida pela robustez da coluna, parece improvável que o animal tivesse o tronco rígido.

#### 5.2.4 Série Sacral

*Stereosternum* possui duas vértebras sacrais, visualizadas em norma dorsal no espécime UFRGS-PV379P (Fig. 35).



**Figura 35:** Detalhe da região sacral do espécime UFRGS-PV379P, em norma dorsal. Escala: 2cm. Abrev.: cc – costela caudal, cs – costela sacral, en – espinho neural, f – fêmur il – ílio, poz – pós-zigapófise, prz – pré-zigapófise, zs – zigósfeno.

A região do arco neural e do espinho neural das vértebras sacrais é sobremaneira idêntica à das vértebras truncais, sendo visualizadas inclusive as articulações acessórias (zigósfeno e zigantro). As sacrais não aparentam estar fusionadas.

A condição que distingue as vértebras sacrais das vértebras truncais é a relação do processo transversal com as costelas sacrais. Nas sacrais, os dois elementos estão fusionados a ponto de ser impossível distinguir um do outro. Além disso, enquanto as costelas truncais são cilíndricas, as costelas sacrais são comprimidas dorsoventralmente, apresentam uma pouca curvatura e são muito mais curtas que as costelas truncais. A extremidade distal de cada par de costelas sacrais associa-se diretamente com o ílio, embora não tenha sido possível determinar se chega a haver uma fusão entre estas estruturas.

#### 5.2.5 Série Caudal

Dentre todas as vértebras dos mesossaurídeos, as da série caudal são as mais diferenciadas. É na cauda dos mesossaurídeos que reside uma de suas maiores

adaptações para a locomoção dentro da água. De fato, é tamanha a modificação morfológica sofrida pelas vértebras da cauda, para otimizá-la como agente propulsor do corpo, que elas são facilmente reconhecíveis como tal, mesmo se tomadas isoladas do esqueleto. Os espécimes DGM 533-R, UFRGS-PV379P e UFRGS-PV174P (Figs. 36A, 36B e 36C, respectivamente) possuem parte das séries caudais preservadas. A cauda é extremamente alongada, sendo que os segmentos caudais preservados, em todos os espécimes, apesar de incompletos, têm mais de quarenta vértebras associadas, cerca do dobro de vértebras da série truncal. Esse número provavelmente seria ainda maior. Sedor & Ferigolo (2001), por exemplo, citam 66 vértebras caudais em *Brazilosaurus*.

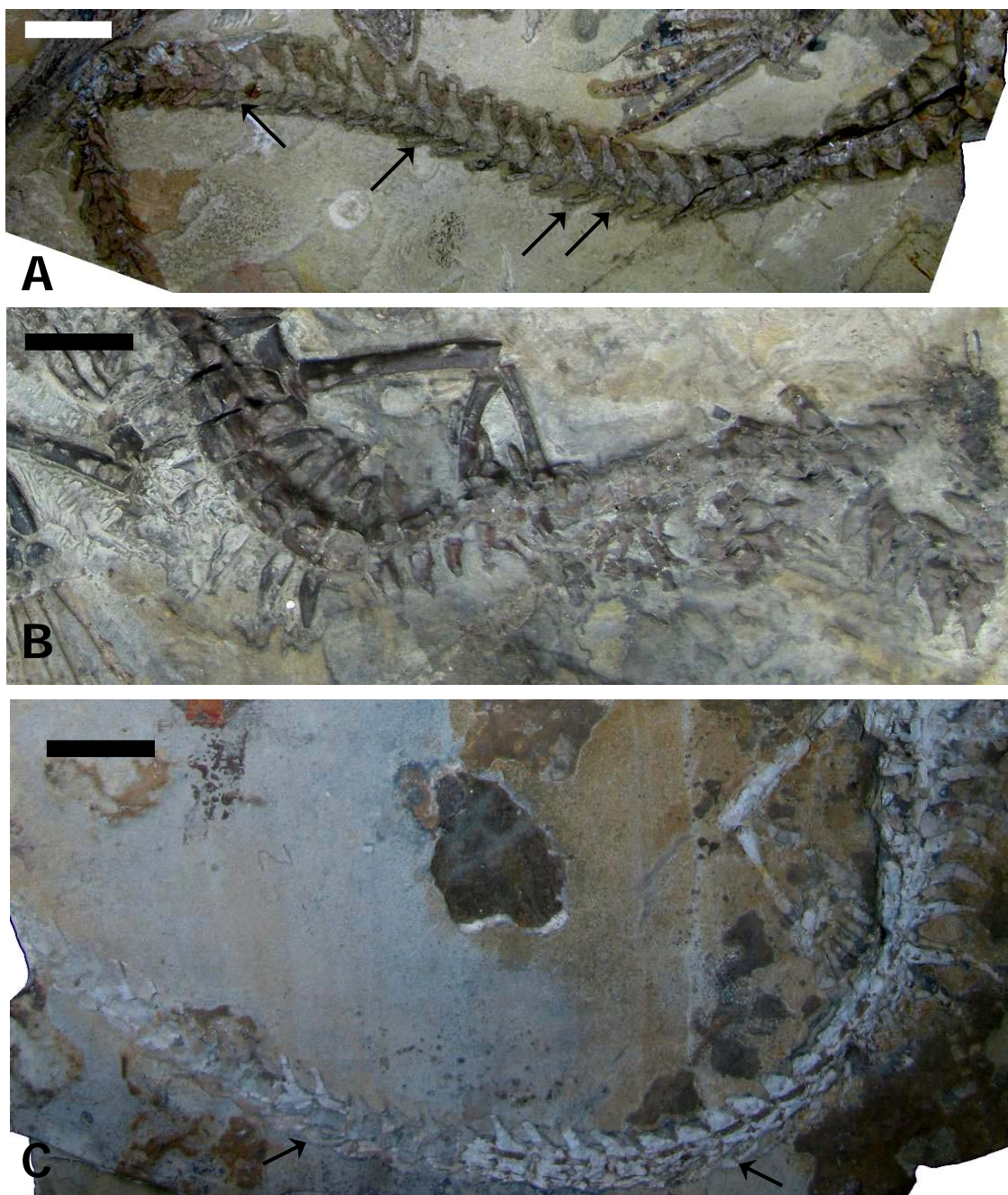
As vértebras caudais podem ser diferenciadas em dois grupos, com base na morfologia geral: as caudais anteriores (as primeiras dez a doze vértebras da cauda), e as caudais posteriores. As primeiras dez a doze vértebras caudais (preservadas em bom estado apenas no espécime UFRGS-PV379P) seriam muito similares às vértebras trunciais, não fosse pela relação entre a vértebra e as costelas associadas. Não é possível determinar se houve uma expansão dos processos transversos (e uma perda das costelas) ou ocorreu a fusão das costelas caudais aos processos transversos. Cope (1886) descreveu as primeiras caudais como portadoras de “fortes diapófises, que são acuminadas e deprimidas” (p. 11). Modesto (1999), por outro lado, descreveu estas estruturas como costelas (e não como diapófises, ou processos transversos desenvolvidos). Escolheu-se manter a nomenclatura adotada por Modesto (1999) pela morfologia (similar à de costelas), mesmo não sendo possível identificar o limite entre o processo transversal e a costela caudal propriamente dita.

As primeiras vértebras caudais são tão robustas quanto as trunciais, sendo que, à primeira vista, apenas a presença das costelas é capaz de diferenciá-las morfológicamente das vértebras trunciais. A largura do arco neural, quando visto em norma dorsal, diminui progressivamente, de modo que, seguindo posteriormente, a última caudal a portar costelas possui a mesma largura da vértebra seguinte. A partir daí, a redução de largura não é tão intensa. As costelas caudais são comprimidas dorsoventralmente e dispostas quase perpendicularmente ao eixo dos espinhos neurais.

Uma característica interessante é a diferença observada entre as costelas caudais do espécime DGM 533-R e as dos espécimes UFRGS-PV379P e UFRGS-PV174P. As costelas caudais do primeiro espécime (Fig. 36A) são mais curtas e largas, se comparadas às dos dois outros espécimes (Figs. 36B e 36C). Os espécimes de *Stereosternum* descritos por Cope (1886) e por Modesto (1999) têm a morfologia das costelas caudais bastante similar à das costelas dos espécimes UFRGS-PV174P



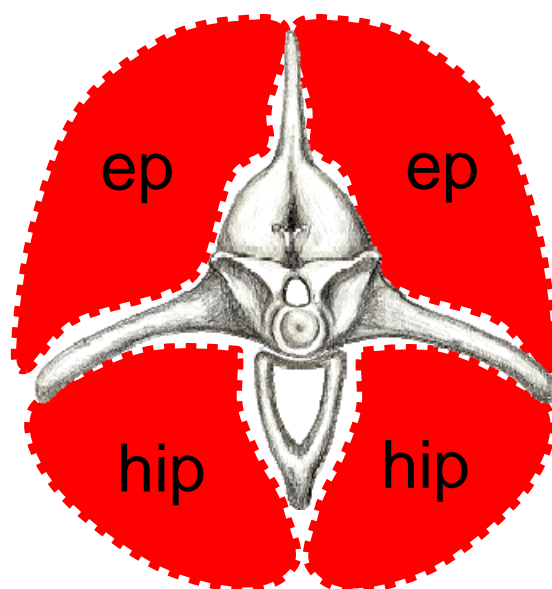
e UFRGS-PV379P. Não foram encontrados espécimes com costelas caudais similares às do espécime DGM 533-R. Desse modo, não é possível concluir se tal característica representa apenas um polimorfismo ou uma diferença taxonômica, de maneira que o espécime DGM 533-R poderia, inclusive, tratar-se de uma novo táxon. Objetiva-se investigar esta questão como uma das perspectivas futuras deste trabalho.



**Figura 36:** Detalhe da região caudal dos espécimes DGM 533-R (A), UFRGS-PV379P (B), UFRGS-PV174P (C). Escalas: 2cm. Nos três espécimes a região anterior da cauda está exposta em norma dorsal, e a região posterior (sem costelas), em norma lateral. As setas assinalam alguns arcos hemais de fácil visualização.

A presença de arcos hemais nas primeiras vértebras caudais não pode ser inferida nos espécimes analisados. Modesto (1999) relatou a presença de arcos hemais preservados a partir da quarta vértebra caudal. Devido à presença próxima dos elementos pélvicos, além da proximidade de estruturas como a cloaca e as porções terminais dos tubos digestivos, excretores e canais reprodutivos, a região das primeiras vértebras caudais não possui espaço para alojar os arcos hemais (Romer, 1956).

A observação das primeiras vértebras caudais, a partir de vértebras isoladas expostas em norma anterior, permite uma interessante constatação de cunho funcional: as costelas, projetadas lateralmente, e o espinho neural e o arco hemal, projetados respectivamente, em sentidos dorsal e ventral, estabelecem limites para o desenvolvimento da musculatura da cauda (Romer, 1956). O espaço entre o espinho neural e as costelas (ou processos transversos) da cauda dos répteis é preenchido por bandas de uma musculatura denominada epaxial. Ventralmente a esta musculatura, limitada dorsalmente pelas costelas e medialmente pelo arco hemal, também há bandas de músculos, ditos hipaxiais. Uma reconstrução (Fig. 37) da vértebra em norma anterior, associada às respectivas costelas e arco hemal, permite notar o grande espaço disponível para acomodar essa musculatura. A partir disso, supõe-se que músculos desse volume fossem capazes de gerar grande força, a qual seria responsável pelos movimentos laterais da cauda necessários à propulsão do corpo.



**Figura 37:** Norma anterior de uma vértebra da região anterior da cauda, com a reconstrução dos blocos de musculatura associados. Abrev.: *ep* – musculatura epaxial; *hip* – musculatura hipaxial.

Por volta da décima vértebra caudal, as costelas não mais estão presentes. As vértebras seguintes, por não terem costelas associadas, acomodam-se no sedimento e acabam por preservar-se em norma lateral. Estas vértebras, apesar de ainda robustas, possuem uma constituição menos volumosa que a das vértebras pré-caudais. Assim como nas demais vértebras de mesossaurídeos, o centro vertebral é extremamente reduzido, quando comparado ao restante da vértebra. O arco neural mantém o grande tamanho relativo ao centro vertebral. O espinho neural, particularmente, assume proporções muito maiores. À medida em que se acompanha a sucessão de vértebras em direção posterior, observa-se que o espinho vai perdendo espessura, mas fica mais longo e inclina-se posteriormente.

O centro vertebral possui uma constrição exatamente na metade do seu comprimento anteroposterior, cuja origem não é conhecida. Cope (1886) sugeriu que pudesse ser um vestígio da fusão de um intercentro (que não é visível em vértebras de mesossaurídeos) com o centro vertebral. Osborn (1903) e Broom (1904) propuseram que tal estrutura fosse a evidência de pontos de autotomia caudal. Modesto (1999) rejeitou essa hipótese, argumentando que não há evidências das pequenas ranhuras características das linhas de fraqueza que proporcionam a autotomia em répteis atuais. Considerando o importante papel da cauda como um agente propulsor, apontado neste trabalho, parece pouco provável que o indivíduo realizasse a autotomia como forma de escapar de um predador, em detrimento de sua capacidade locomotora. Além de tornar o indivíduo mais lento (e mais vulnerável à predação), a perda da cauda dificultaria a caça ativa, gerando um problema na aquisição de energia, necessária para a regeneração da parte perdida. Por fim, o fato de estas constrições ocorrerem em todas as caudais (e não em apenas algumas vértebras específicas) leva a descartar a idéia de autotomia caudal.

Os arcos hemais são de grande espessura, se comparados com os de *Mesosaurus*, espessura esta que se mantém ao longo de toda a cauda. Esta característica também é usada na diferenciação dos três táxons (esquematisada na Fig. 07). Pelo canal formado pelos arcos hemais passam os vasos sanguíneos de maior calibre, que vão irrigar a extensa musculatura caudal. Assim como os espinhos neurais, os arcos hemais também se inclinam posteriormente. Nas vértebras caudais que carecem de costelas – por volta da décima vértebra caudal, portanto – a cauda assume um aspecto comprimido lateromedialmente. Esse aumento da altura da cauda, em detrimento de sua espessura, também é relacionado com o nado. Uma cauda ampla e de pouca espessura, supostamente, produziria uma maior força de arrasto na água, similar à propulsão gerada pela cauda das serpentes marinhas da família Hydrophiidae (Heatwole & Cogger, 1993).

## 5.3 Cinturas

### 5.3.1 Considerações Gerais

As cinturas são a ponte de ligação entre os membros e o esqueleto axial. Além de distribuírem, através da coluna, as forças de sustentação do corpo acumuladas nos membros, elas também transmitem a força propulsora gerada no membro para o corpo. O corpo exibe dois conjuntos de ossos formando cinturas: a cintura peitoral, à qual se associam os membros anteriores (ou membros peitorais); e a cintura pélvica, onde se articulam os membros posteriores (ou membros pélvicos).

Não obstante, apesar de cumprirem funções similares no organismo, há mais particularidades que semelhanças entre os conjuntos peitoral e pélvico, de modo que as cinturas são aqui descritas e analisadas independentemente.

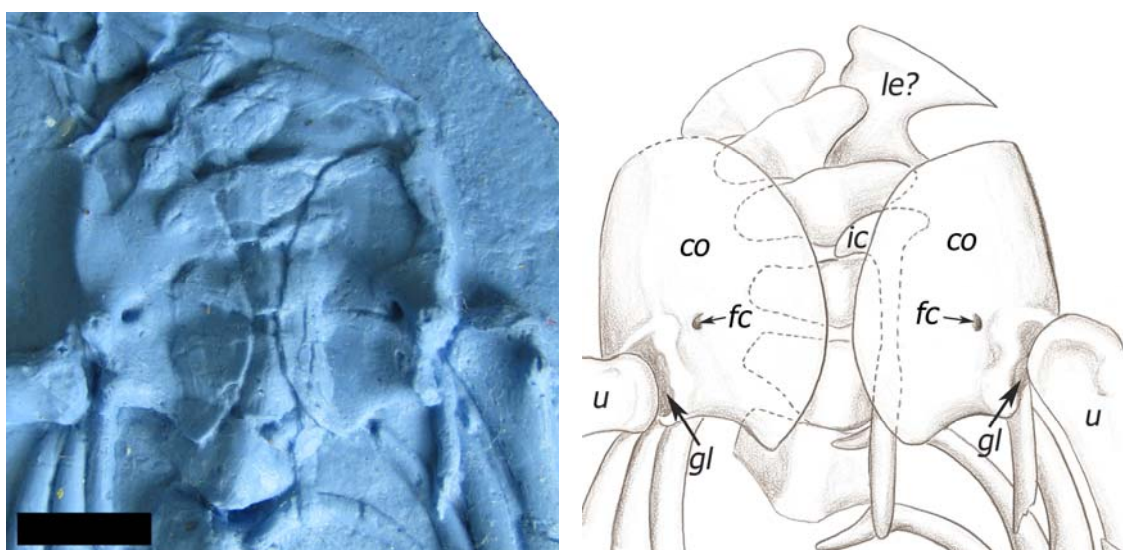
### 5.3.2 Cintura Peitoral

A cintura peitoral é composta por elementos de origem endocondral e por elementos de origem dérmica. Em *Stereosternum*, os ossos endocondrais da cintura peitoral são achatados e de grande superfície (formando os escapulocoracóides), ao passo que os elementos dérmicos são relativamente menores (clavículas e interclavícula). Não há evidências da presença do cleitro (um osso dérmico) em nenhuma descrição consultada. Esta estrutura é conhecida por sofrer uma rápida redução à medida em que se derivaram os grupos de tetrápodes, até fazer-se completamente ausente em táxons do final do Triássico (Romer, 1956). É interessante observar que o cleitro se faz presente em táxons filogeneticamente mais avançados que os mesossaurídeos, como, por exemplo, em alguns mileretídeos, a exemplo de *Milleretta* (Gow, 1972), *Nyctiphruetus* (Efremov, 1940) e pareiassauros, como *Bradysaurus* (Lee, 1997).

A descrição original de *Stereosternum* (Cope, 1886) apresentou alguns poucos dados sobre a cintura peitoral, baseados em um coracóide isolado atribuído ao táxon. Em contrapartida, a revisão de Osborn (1903) acrescentou um grande volume de informação, em especial quanto à condição dos ossos da cintura peitoral em um indivíduo juvenil. Modesto (1999) descreveu a cintura peitoral de um espécime adulto, preservada em norma dorsal. Reconheceu nela a presença do escapulocoracóide e da interclavícula, bem preservados, e de fragmentos de uma clavícula.



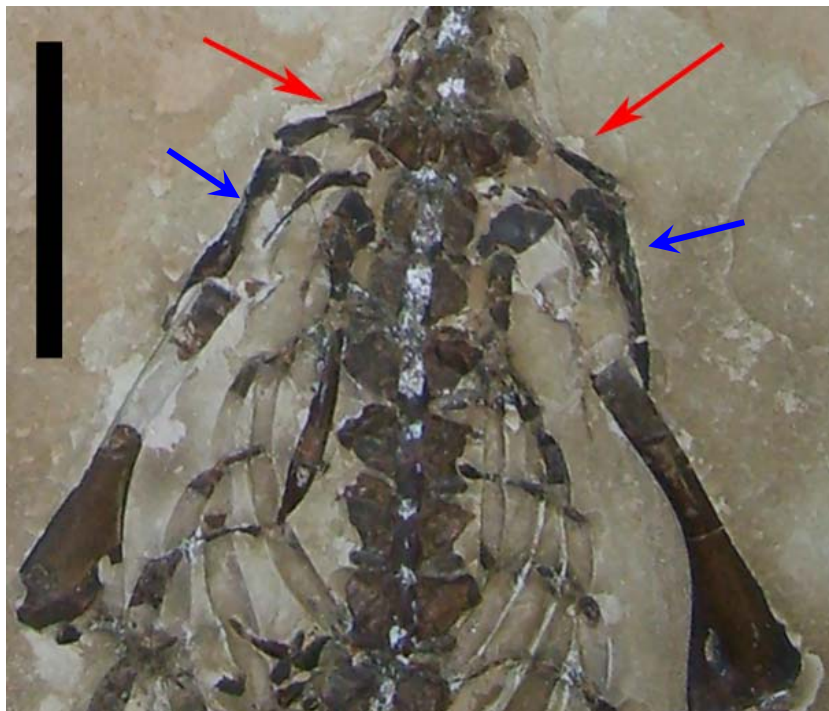
Dos elementos dérmicos da cintura peitoral, o espécime UFRGS-PV170P (Fig. 38) preservou a interclavícula, identificada a partir da extremidade do ramo posterior. A maior parte do osso (incluindo a borda anterior) está encoberta pela placa coracoidal esquerda. Mesmo assim, é possível acompanhar a morfologia da interclavícula, preservada a partir da deformação do coracóide. A interclavícula é longa e fina, com pouca expansão na extremidade anterior (que comumente assume a forma de um grande losango, ou diamante, como referido na literatura). Romer (1956) apontou a interclavícula como um possível ponto de inserção do músculo *pectoralis*, músculo que tem grande contribuição na sustentação do corpo e na movimentação dos membros anteriores.



**Figura 38:** Detalhe da região peitoral do molde do espécime UFRGS-PV170P, em norma ventral. Escala: 1cm. Abrev.: co – coracóide, fc – forame coracóide, gl – cavidade glenóide, ic – interclavícula, le – lâmina escapular, u – úmero.

O espécime P.457 (Fig. 39) possui dois ossos alongados na região peitoral, que poderiam representar as clavículas. Estes elementos, bastante fragmentados, associam-se com a lâmina escapular, vista em corte.

O espécime UFRGS-PV170P preservou, em norma ventral, além da interclavícula, boa informação dos coracóides (ou placa coracoidal). A placa coracoidal (Fig. 38) consiste em uma ampla e achatada superfície do escapulocoracóide que recobre ventralmente a caixa torácica do animal. A placa coracoidal também é visualizada, em forma de impressão, no espécime P.457, mas com maior dificuldade. A partir dos coracóides, se projeta dorsalmente a lâmina escapular, que abraça o tórax de ambos os lados. Tanto a placa coracoidal quanto a lâmina escapular são ligeiramente curvadas, para ajustar-se ao formato das costelas.



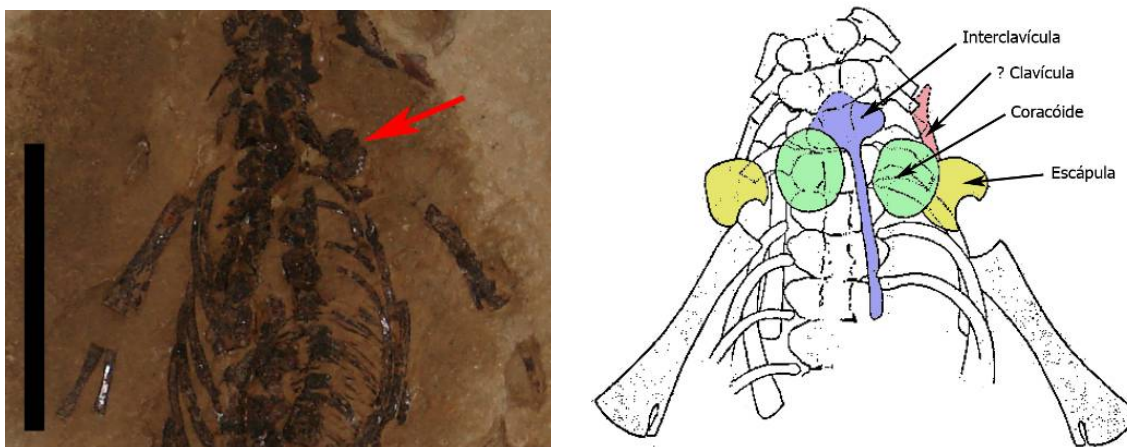
**Figura 39:** Detalhe da região peitoral do espécime P.457, em norma ventral. As setas vermelhas indicam os dois ossos presumidos como clavículas. As setas azuis apontam as escápulas em corte. Escala: 2cm.

Por não ser visualizado o contato do coracóide com a escápula, a cavidade glenóide é descrita apenas a partir da sua faceta coracoidal. Esta é de fácil visualização no espécime UFRGS-PV170P (Fig. 38). É uma depressão lateral, posicionada posteriormente ao ponto do forame coracóide. É na cavidade glenóide que se articulam os úmeros (ainda associados no espécime UFRGS-PV170P). Primitivamente, a cavidade glenóide é alongada anteroposteriormente, com uma morfologia bastante irregular (fusiforme). No espécime citado, ela é mais curta, condição considerada derivada por Laurin & Reisz (1995, caractere nº 98), e tem a superfície aparentemente lisa. A associação da glenóide com os úmeros fica ainda mais evidente ao se comparar o formato da cavidade glenóide com o da epífise proximal do úmero, preservada no espécime UFRGS-PV170P sob forma de impressão. Em vista proximal, a epífise do úmero é ligeiramente curvada dorsalmente, morfologia esta perfeitamente complementar à da cavidade glenóide (que possui a mesma curvatura). A natureza desta articulação é discutida adiante, juntamente com a descrição do membro anterior (seção 3.4.2).

A placa coracoidal é ampla, de silhueta ligeiramente elipsóide. Não há evidência de um procoracóide, visto que só se observa um centro de ossificação (Fig. 40) na placa coracoidal (como discutido por Osborn, 1903). A observação de indivíduos juvenis confirma essa afirmação. Pelo fato de a placa coracoidal possuir pouca

espessura, no espécime UFRGS-PV170P sua superfície aparece bastante deformada, tendo assumido o relevo dos ossos subjacentes (além da interclavícula, podem ser facilmente distinguidos os processos transversos das vértebras subjacentes aos coracóides). Acredita-se, contudo, que sua superfície ventral fosse levemente convexa. Os coracóides esquerdo e direito possivelmente não chegavam a se tocar, devido à presença interposta da interclavícula.

Na extremidade posterior da cavidade glenóide, a placa coracoidal possui uma pequena protuberância, processo este que pode ter consistido no ponto de inserção do músculo *triceps*. Um pouco além do ponto mais anterior da cavidade glenóide, ocupando uma porção quase central na placa coracoidal, pode ser observado o forame coracóide (ou forame supracoracóide). Em répteis vivos, passa por este forame o nervo supracoracóide e alguns vasos sanguíneos associados (Romer, 1956). Não foram encontradas evidências de um forame supraglenóide, embora a posição em que está exposta a cintura peitoral possa dificultar a observação desta estrutura. Segundo Modesto (1999), em norma dorsal, o coracóide possui a superfície lisa, sem nenhuma estrutura marcante. A impressão da norma dorsal no espécime P.457, apesar de pouco ilustrativa, concorda com esta afirmação.



**Figura 40:** À esquerda, detalhe da região peitoral de um mesossaurídeo juvenil (exemplar DGM 532-R, possivelmente *Stereosternum*). A seta aponta o coracóide com apenas um centro de ossificação. À direita, ilustração de espécime juvenil de *Stereosternum* (adaptado de Osborn, 1903). Escala: 2cm.

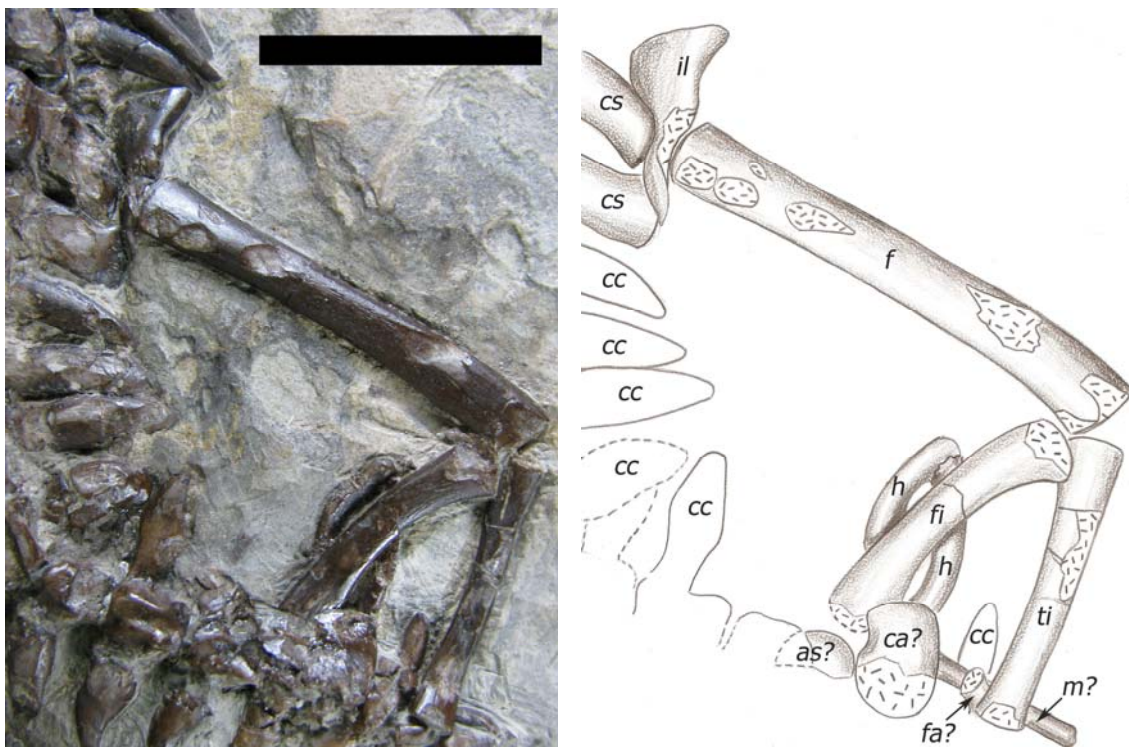
A lâmina escapular é de difícil visualização. No espécime P.457, pode-se ver a lâmina escapular em corte, associada ao que parecem ser as clavículas. No mesmo espécime, pode-se ver que a extensão posterior da lâmina escapular ultrapassa a altura em que o úmero se articula à cintura. (Fig. 39). No espécime UFRGS-PV170P



(Fig. 38), há um elemento deslocado que poderia ser a escápula esquerda, separada da placa coracóide e movimentada. O espécime UFRGS-PV379P também possui fragmentos da lâmina escapular expostos, porém muito mal preservados, devido à compressão. A morfologia deste elemento, portanto, não pode ser descrita a partir da informação disponível.

### 5.3.3 Cintura Pélvica

A cintura pélvica é formada por três elementos: o ílio, o ísquio e o púbis. Diferentemente da cintura peitoral, a cintura pélvica faz contato direto com o esqueleto axial por via óssea. Enquanto na cintura peitoral a conexão se dava por uma série de músculos, na cintura pélvica há um forte contato entre o ílio e as duas costelas sacrais, fusionadas às suas vértebras. Ao ílio vão se associar os outros elementos da cintura pélvica. O espécime UFRGS-PV379P possui a cintura pélvica exposta em norma dorsal (Fig. 41), de modo que apenas se pode ver o ílio e os contatos deste com o esqueleto axial e com o fêmur. Não há espécimes disponíveis na coleção da UFRGS que tenham a cintura pélvica exposta em norma ventral.



**Figura 41:** Detalhe da região pélvica do espécime UFRGS-PV379P, em norma dorsal. Escala: 2cm. Abrev.: as – astrágalo, ca – calcâneo, cc – costela caudal, cs – costela sacral, f – fêmur, fa – falange, fi – fíbula, h – arco hemal, il – ílio, m – metatarsal, ti – tibia.



## 5.4 Membros

### 5.4.1 Considerações Gerais

Embora relativamente primitivos dentre os amniotas, os mesossaurídeos são um grupo altamente especializado, com adaptações morfológicas que ocasionalmente fogem ao padrão visto em outros táxons próximos. Parte destas adaptações ocorre nos membros. Enquanto que, na maioria dos répteis primitivos, a proporção dos membros é semelhante à observada em anfíbios basais, que apresentam membros curtos e de constituição robusta (Romer, 1956), os mesossaurídeos apresentam membros alongados, com ossos relativamente esbeltos. Os bolossaurídeos (Berman *et alii*, 2000) e alguns mileretídeos (Gow, 1972) cursoriais também adquiriram membros alongados, independentemente. No caso dos mesossaurídeos, o alongamento dos membros provavelmente foi selecionado como uma resposta adaptativa ao hábito aquático, para melhor adequar-se à propulsão dentro da água.

Mesmo frente a essa adaptação morfológica, a organização dos ossos dos membros dos mesossaurídeos ainda é, sem dúvida, a mais evidente característica que os aproxima de uma linhagem de animais terrestres. Em 1864, Gervais já ressaltava esta semelhança para *Mesosaurus*: “*a julgar pela conformação do antebraço e das suas mãos, que (...) se aproximavam da conformação própria de espécies terrestres*” (p. 175). Na época, o referido autor não dispunha de membros posteriores de *Mesosaurus* para análise, mas estes viriam a corroborar as inferências feitas para os braços. De fato, o próprio nome *Mesosaurus* (“lagarto intermediário”) faz alusão a esta afinidade, tanto ao ambiente terrestre quanto ao aquático. Afora o considerável aumento do metapódio e o alongamento dos dígitos, não há alterações na organização dos elementos da mão e do pé de mesossaurídeos, de modo que a configuração de seus ossos é bastante comparável à de táxons próximos.

É tido como consenso que a redução na ossificação das epífises e no carpo/tarso são características diretamente relacionadas ao hábito aquático (Romer, 1956). À primeira condição se associa o fato de que os membros não mais precisam sustentar o peso do corpo (que é sustentado pela água), de modo que menos força é exigida do membro em si. Segundo Romer (1956), em relação ao carpo e ao tarso, a perda da ossificação proporcionaria um aumento da mobilidade do pulso e do tornozelo (nos casos em que o animal utilizasse-os para propulsão).

Ainda assim, não são esperadas grandes alterações estruturais nos membros de organismos de hábito anfíbio. Nestes casos, as alterações são meramente no tamanho relativo dos elementos ósseos. Se o membro assume um papel pronunciado

na propulsão do corpo, ele é meramente alongado. Nos casos em que a cauda é recrutada para a locomoção (como nos anfíbios da família Ambystomatidae, por exemplo), os membros em geral não têm um tamanho tão expressivo. Os mesossaurídeos apresentam uma condição interessante: ainda que a cauda aparente ser a estrutura locomotora principal dentro d'água (vide seção 5.2.5, p. 63), os membros apresentam propódios alongados e mãos e pés com áreas consideráveis (em especial no membro pélvico). Romer (1956) sugeriu que estas características apontem o membro traseiro como um agente propulsor auxiliar à força gerada pela cauda.

Medidas e estimativas de comprimento feitas a partir dos espécimes aqui apresentados indicam que o membro anterior teria cerca de 75% do comprimento do membro posterior, enquanto o úmero e o fêmur (segmentos propodiais do braço e da perna, respectivamente) têm comprimentos praticamente idênticos. Já o epipódio do membro peitoral possui cerca de 89% do comprimento do seu correspondente no membro pélvico e a mão, por fim, não alcançaria 44% do comprimento do pé.

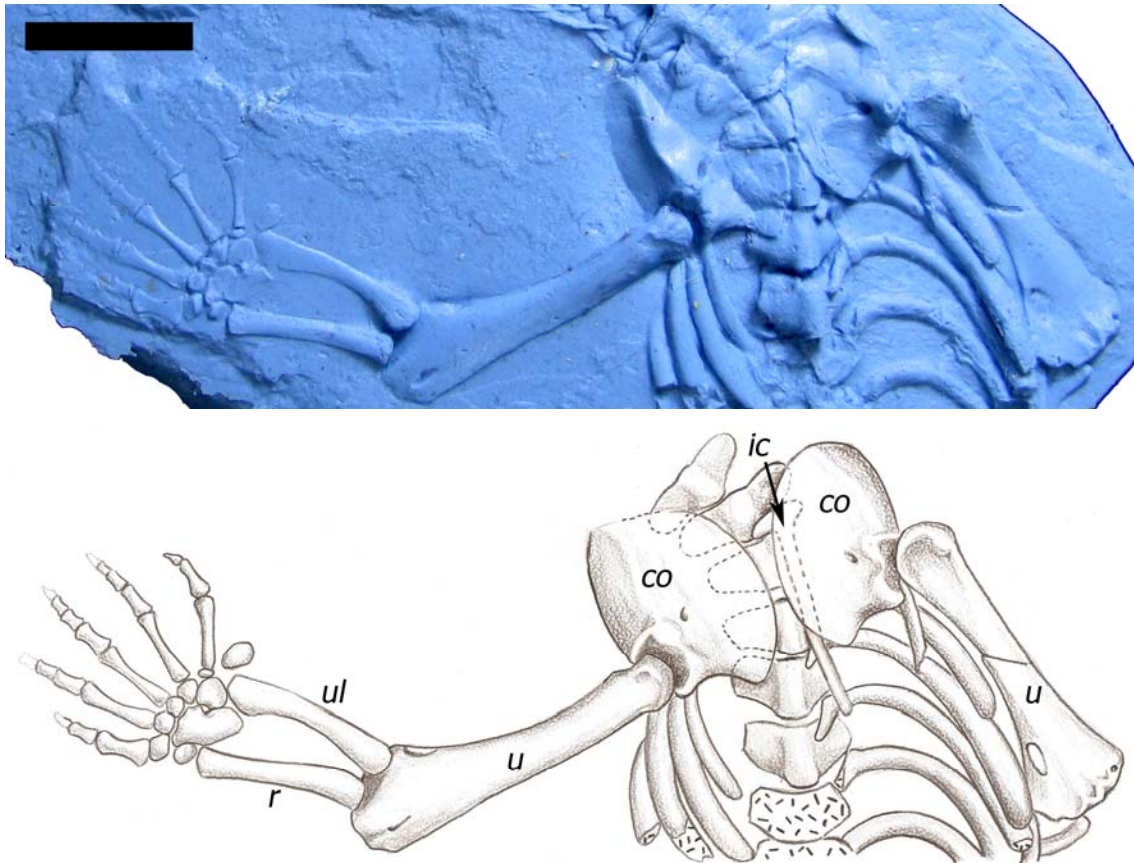
A área que o pé (dotado de membranas interdigitais) atingiria, possivelmente o tornaria capaz de produzir uma considerável propulsão dentro da água.

#### 5.4.2 Membros Peitorais: Propódio e Epipódio

Os membros peitorais de *Stereosternum* mostram-se relativamente reduzidos, se comparados aos membros pélvicos. Como dito anteriormente, se considera que o membro posterior atuaria na propulsão, ao passo que o membro anterior assumiria um papel passivo na locomoção subaquática.

O propódio e o epipódio de *Stereosternum* são compostos, respectivamente, pelo úmero e pelo conjunto rádio + ulna (Fig. 42). Como é comum em répteis aquáticos (Romer 1956), observa-se uma desproporção no comprimento do propódio em relação ao epipódio. No membro peitoral de *Stereosternum*, essa disparidade é muito evidente, com o úmero possuindo mais de 190% do comprimento do antebraço (epipódio).

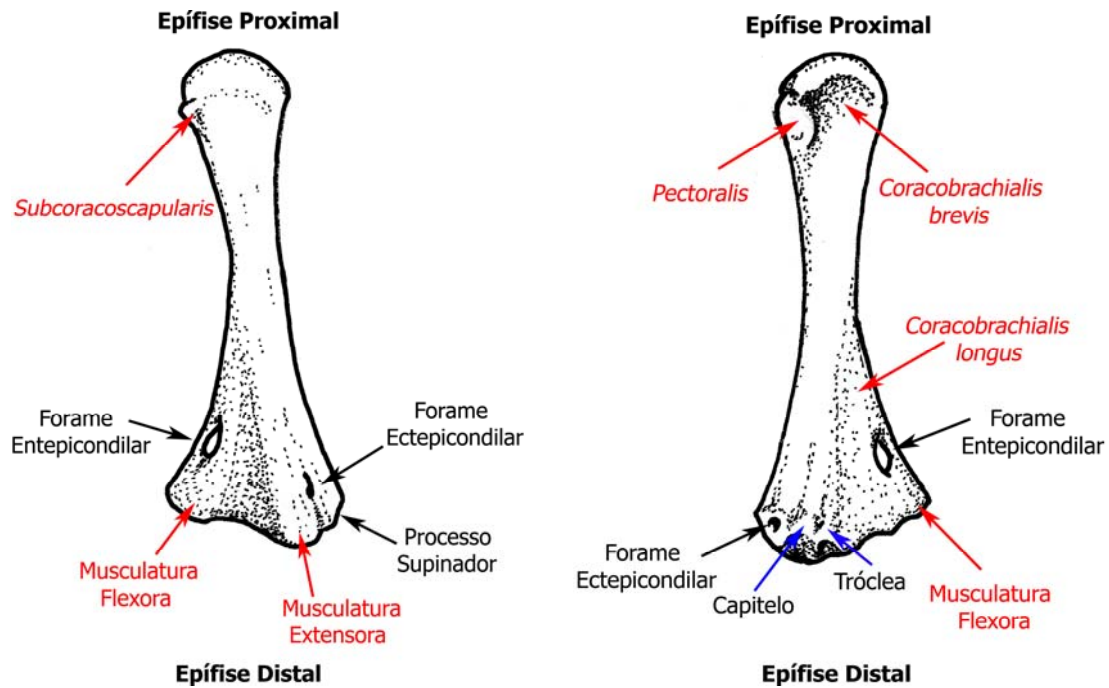
Descrições breves de úmeros de *Stereosternum* foram apresentadas por Cope (1886) e Modesto (1999), embora elas se limitem a úmeros em norma dorsal, que não fornecem detalhes das epífises preservados. A falta de detalhe das epífises ocorre em decorrência da ausência de ossificação, bastante visível em espécimes juvenis, mas também manifestada em indivíduos adultos. Conseqüentemente, boa parte da informação contida nas faces articulares do úmero (e dos demais ossos longos) não se preserva no registro fóssil.



**Figura 42:** Detalhe do molde do espécime UFRGS-PV170P, em norma ventral, mostrando os membros peitorais associados às cinturas. O membro direito, mais completo, sofreu uma torção e está preservado em norma dorsal. Escala: 2cm. Abrev.: co – coracóide, ic – interclavícula, r – rádio, u – úmero, ul – ulna.

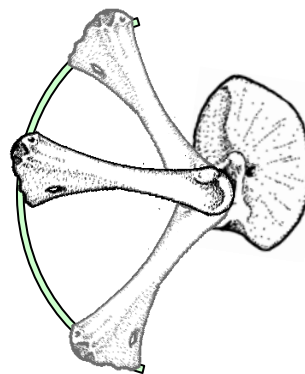
Afortunadamente, o exemplar UFRGS-PV170P, preservado sob a forma de um molde natural do esqueleto, contraria essa tendência. A peculiar preservação permitiu ao espécime reter informações de partes do esqueleto que dificilmente seriam conservadas de outra forma. Assim, a observação da impressão das epífises (provavelmente cartilaginosas) permitiu o levantamento de detalhes anatômicos com precisão não obtida em trabalhos anteriores (Fig. 43).

O úmero é relativamente alongado e estreito, sofrendo um alargamento anteroposterior gradual em direção à epífise distal, bastante ampla. A epífise proximal, ou cabeça do úmero, contudo, não se expande tanto quanto a distal. Vista em norma dorsal, possui formato arredondado e, próximo a ela, encontra-se um pequeno processo, similar ao ponto de origem do músculo *subcoracoscapularis* em répteis atuais (Romer, 1956). Seguindo em direção anterior, uma pequena reentrância aparenta abrigar a inserção de outros músculos de origem escápulo-coracoidal.



**Figura 43:** Desenho esquemático do úmero direito de *Stereosternum*. À esquerda, vista dorsal, e à direita, vista ventral. As setas vermelhas indicam alguns pontos de inserção muscular mais evidentes. Legendas em itálico indicam nomes de alguns músculos em particular.

O formato simples da cabeça do úmero permite uma articulação bastante móvel com a cavidade glenóide, descrita anteriormente (seção 5.3.2, p. 68). Essa maior mobilidade do úmero torna o membro anterior bastante versátil, permitindo-o rotacionar de diversas maneiras, o que é bastante condizente com os movimentos requeridos pela natação. Adicionalmente, o formato da articulação com o escápulo-coracóide ainda permite que o úmero descreva um ângulo bastante pronunciado nas direções anterior e posterior (Fig. 44).



**Figura 44:** Desenho esquemático da região peitoral direita de *Stereosternum* em norma ventral, ilustrando o grande ângulo descrito pelo úmero, permitido pelo formato da articulação deste com a cintura peitoral.

Esse movimento pode ter servido para dois propósitos: primeiro, permitir uma braçada mais ampla – e uma maior propulsão, por consequência – quando e se

fossem usados os membros anteriores para esse fim; e segundo, trazer o braço posteriormente, para junto do corpo, para aumentar a hidrodinâmica do corpo e reduzir a resistência com a água quando o animal nadasse a uma maior velocidade, por meio da propulsão gerada pela cauda e das ondulações do corpo.

Segundo Romer (1956), a capacidade de aproximação dos membros em relação ao eixo principal do corpo é uma característica típica de répteis mais derivados. *Stereosternum* (e os mesossaurídeos como um todo) diferencia-se do padrão proposto para os répteis primitivos em mais esta característica, portanto. Os pareiazauros desenvolveram, independentemente, uma adaptação similar, mas com um objetivo distinto. A projeção da cavidade glenóide, posterior e lateral neste grupo, também permite aproximar o braço do eixo do corpo, mas com o intuito de verticalizar o membro, que atuaria como uma espécie de pilar para sustentação da grande massa corporal (Boonstra, 1932), de maneira análoga a mamíferos proboscídeos e dinossauros saurópodes, por exemplo.

A diáfise do úmero carece de estruturas e sua largura reduz muito sutilmente em comparação à largura da cabeça do úmero (a cabeça é 30% maior que a largura média da diáfise). Seguindo distalmente, contudo, o úmero sofre um considerável alargamento (com um incremento da ordem de 190%), até a epífise distal, onde o úmero alcança sua maior largura, cerca de três vezes maior que a do ponto médio da diáfise. As epífises possuem uma rotação característica, fazendo com que o plano da epífise distal e o plano da cabeça do úmero formem um ângulo entre si. Esta característica é típica de amniotas primitivos (como procolofonídeos e mileretídeos, por exemplo), onde o ângulo entre as epífises pode chegar a 90°. O úmero de *Stereosternum* possui torção semelhante, fato notado por Cope (1886) e por Modesto (1999).

A epífise distal apresenta borda irregular e divide-se no entepicôndilo, direcionado posteriormente, e no ectepicôndilo, anteriormente. Sobre a superfície do entepicôndilo, pode ser facilmente localizado o forame entepicondilar. Em répteis vivos, através deste forame seguem nervos e vasos sanguíneos que se comunicam com o antebraço (Romer, 1956). O ectepicôndilo é dividido em duas metades, separadas por um pequeno sulco longitudinal. A porção mais medial serve de ponto de inserção da musculatura extensora do antebraço. O bordo anterior, projetando-se distalmente, é o processo supinador, pouco desenvolvido em mesossaurídeos. O ectepicôndilo aloja, dorsalmente, pontos de inserção para a maior parte da musculatura extensora do antebraço, ao passo que a musculatura flexora se insere no entepicôndilo, tanto dorsal quanto ventralmente. Surpreendentemente, foi constatada também a presença do forame ectepicondilar, alojado no sulco que divide o

ectepicôndilo. Esta estrutura, que ainda não havia sido documentada para *Stereosternum*, em répteis vivos dá passagem ao nervo radial e a vasos sanguíneos (Romer, 1956).

Em norma ventral, a cabeça do úmero possui uma superfície levemente côncava, onde se insere grande parte da musculatura breve que se origina na cintura peitoral (o músculo *coracobrachialis brevis* é um exemplo). Anteriormente, visualiza-se um processo muito evidente que, aparentemente, servira de inserção para o potente músculo *pectoralis* (Romer, 1956).

Na epífise distal, distingue-se claramente o forame ectepicondilar, anteriormente. Podem também ser visualizadas, com muita clareza, as superfícies articulares para os ossos epipodiais. A maior delas, mais anterior e próxima ao forame ectepicondilar, corresponde ao capitelo, onde se articula o rádio. Adjacente ao capitelo, está a tróclea, de menor tamanho, à qual se articula a ulna. As duas articulações têm faces ligeiramente convexas, para receber as faces articulares côncavas dos seus respectivos ossos epipodiais.

Pouco pode se acrescentar à descrição dada por Modesto (1999) para o epipódio de *Stereosternum*. Tanto o rádio quanto a ulna são ossos alongados e esbeltos, com cerca de metade do comprimento do úmero. A ulna apresenta uma concavidade medial bastante característica. As epífises dos dois elementos são ligeiramente alargadas. À exceção de algumas pequenas estrias próximas às epífises (interpretadas como evidências da presença de cartilagem), o rádio e a ulna carecem de qualquer estrutura marcante ou ornamentação.

#### 5.4.3. Membros Peitorais: Mão

Embora não dispusesse de exemplares da mão de *Stereosternum* à época de sua primeira descrição, Cope (1886) supôs, com base na semelhança entre os úmeros deste e dos de *Mesosaurus* (Gervais, 1864), que os ossos carpais de ambos deveriam ser muito similares. De fato, pouco tempo depois essa semelhança veio a ser comprovada a partir da análise de novos espécimes (Cope, 1887).

A mão de *Stereosternum* é reduzida, se comparada aos pés do animal. Os dígitos, ligeiramente alongados, apresentam uma curvatura bastante característica (Fig. 45): as seqüências de metacarpais e falanges dos dígitos I e V curvam-se medialmente. Como resultado, a silhueta da mão é ligeiramente ovóide, descrita por Modesto (1999) como semelhante a um remo. De fato, analisando alguns espécimes com a excepcional preservação de traços de tecidos moles, foram identificadas impressões de membranas interdigitais (Fig. 50; Rösler & Tatizana, 1985).

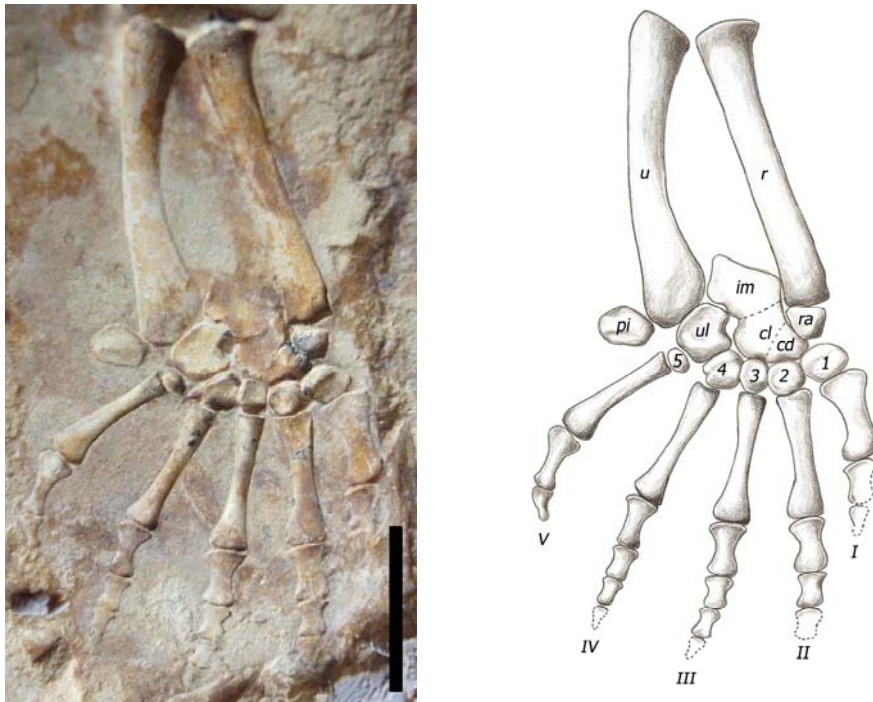
Adicionalmente, os ossos do pulso e dos dígitos se encontram todos no mesmo plano, sem sobreposições. Com isso, a mão ganha um aumento de área, ficando achatada e larga, ideal para o uso no nado.

O exemplar UFRGS-PV170P (Fig. 45) apresenta um molde da mão direita em norma dorsal. A excelente preservação do material permite visualizar a superfície dos ossos carpais, metacarpais e das falanges com grande detalhe. Um segundo exemplar (UFRGS-PV174P, Fig. 46) possui as duas mãos preservadas. Embora alguns ossos estejam deslocados, desgastados ou mesmo ausentes, o espécime ainda é bastante ilustrativo. Ainda que seja comum a não-ossificação dos ossos do pulso em formas aquáticas (Romer, 1956), no caso dos dois espécimes citados os elementos carpais estão todos bem ossificados, sendo relativamente grandes. O grau de ossificação, em especial dos ossos do carpo tem, contudo, uma relação bastante íntima com a idade do animal, sendo que indivíduos jovens, em geral, não mostram sinais de ossificação (Fig. 47).

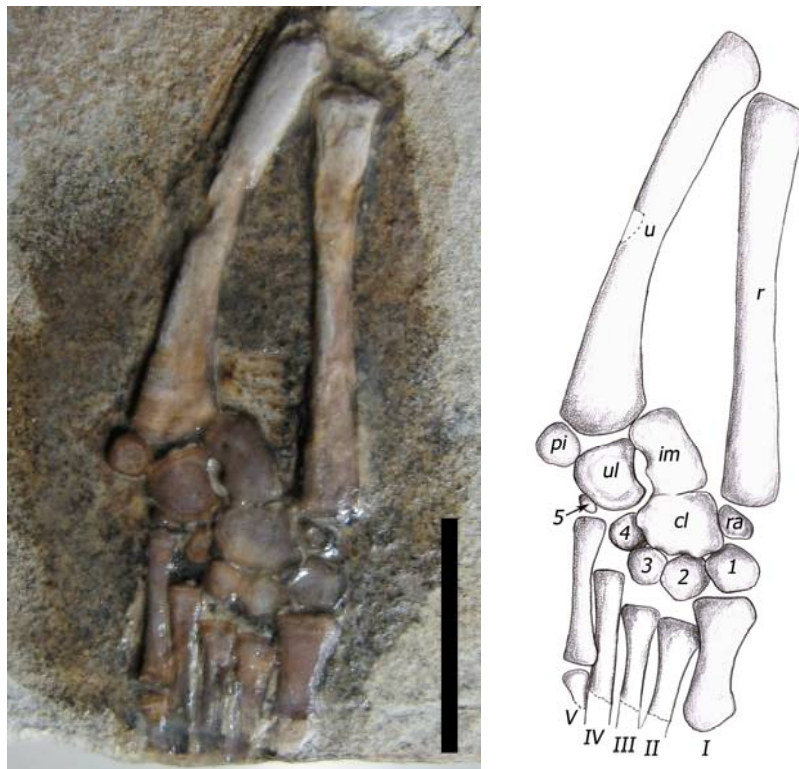
O carpo é formado por dez elementos em *Stereosternum*. Destes, o intermédio, o ulnar, o lateral central e o pisiforme se destacam por seu grande tamanho. Modesto (1999) identificou apenas nove ossos carpais no espécime por ele descrito. O autor relata a não-ossificação do radial (a presença deste osso é inferida, contudo, devido à presença de uma lacuna adjacente à epífise distal do rádio, que corresponde à sua posição normal).

Nos espécimes das figuras 45 e 46 o radial aparece como um osso ligeiramente arredondado, de tamanho similar ao dos carpais distais. Contata, posteriormente, o central lateral, que apresenta um entalhe na área do referido contato. O central lateral tem a superfície achatada e silhueta ligeiramente quadrangular. Associa-se com o radial e o ulnar (nas orientações anterior e posterior, respectivamente), possivelmente fusionando-se, proximalmente, com a margem distal do intermédio. Uma série de sinuosidades na margem distal do central lateral evidencia o contato com os carpais distais 1 a 4. Na mão direita do espécime UFRGS-PV174P, estas reentrâncias estão desencontradas de seus respectivos carpais distais devido a um deslocamento do central lateral (o que é também evidenciado por uma lacuna no contato deste com o intermédio).





**Figura 45:** Detalhe do membro peitoral direito do exemplar UFRGS-PV170P, em norma dorsal (a imagem foi invertida horizontalmente para retratar a silhueta original da mão). Escala: 1cm. Abrev.: cd – central distal, cl – central lateral, im – intermédio, pi – pisiforme, r – rádio, ra – radial, u – ulna, ul – ulnar. Os carpais distais estão numerados de 1 a 5, e os dígitos, de I a V.



**Figura 46:** Detalhe do membro peitoral direito do exemplar UFRGS-PV174P, em norma dorsal. Escala: 1cm. Abrev.: *idem* Fig.45.



Ainda no central lateral, uma projeção, na altura do contato com o primeiro carpal distal, poderia, na verdade, ser o remanescente do central distal, o que é inferido pelo que aparenta ser uma linha de sutura (vide ilustração da figura 45) entre os dois centrais. Neste caso, o central lateral assumiria o nome de *central proximal*, seguindo a nomenclatura adotada por Romer (1956). A ausência do material ósseo (a descrição é baseada no exemplar UFRGS-PV170P, um molde natural) dificulta o diagnóstico preciso, de modo que o osso aqui é descrito apenas como sendo o lateral central. Apesar de também ter o lateral central preservado, o desgaste da superfície do osso no espécime UFRGS-PV174P impede conclusões concretas. Ainda assim, a silhueta da mesma projeção é visível na mão direita.



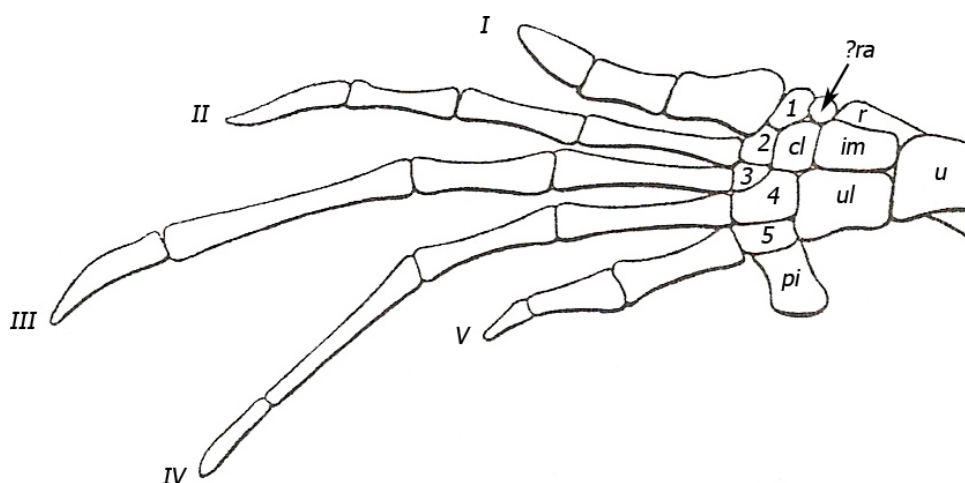
**Figura 47:** Vista ventral do exemplar DGM 532-R, um mesossaurídeo juvenil (possivelmente *Stereosternum*). A seta aponta a região do carpo, indicando a falta de ossificação de seus elementos. Escala: 2cm.

O ulnar também possui uma superfície achatada e sua silhueta remete a um crescente invertido. Faz contato anteroproximalmente com o intermédio (que apresenta um entalhe para o contato) e anterodistalmente com o central lateral. A articulação se dá em pequenas projeções anteriores. O espaço entre estas projeções apresenta um abaulamento, em direção posterior, que coincide com uma reentrância no contato entre o central lateral e o intermédio (novamente cabe ressaltar que o espécime UFRGS-PV174P tem os ossos carpais deslocados). O espaço formado por esses entalhes é similar a um forame, como o formado pelo astrágalo e pelo calcâneo no pé, através do qual passa uma artéria. Na margem mais distal, o ulnar articula-se com os dois últimos carpais distais.

Associado à margem proximal do central lateral está o intermédio. O contato, no espécime UFRGS-PV170P é tão íntimo que sugere um fusionamento entre os ossos.

Não obstante, o intermédio e o central lateral da mão direita do espécime UFRGS-PV174P estão dissociados. Caso realmente ocorra uma fusão entre os dois ossos, ela se daria apenas em indivíduos mais velhos (o espécime UFRGS-PV170P é nitidamente maior). O intermédio ainda se associa com uma pequena porção do ulnar, como já descrito. Ele também apresenta uma superfície achatada, de silhueta irregular, ligeiramente quadrangular, interpondo-se entre o rádio e a ulna. De todos os elementos da mão, o intermédio é o de maior tamanho.

O pisiforme possui uma silhueta elipsóide e situa-se posicionado posteriormente em relação à ulna, na altura do osso ulnar, porém sem fazer contato com este. Rivaliza em tamanho com os demais ossos do carpo, tendo aproximadamente o tamanho do próprio ulnar, no espécime UFRGS-PV170P. A presença do pisiforme em *Stereosternum* é descrita em um espécime por Modesto (1999), embora o tamanho do osso, no citado material, seja relativamente menor. No espécime UFRGS-PV174P, o formato do osso é arredondado e o seu tamanho, em relação aos demais elementos do carpo é um pouco menor. O pisiforme tem um importante papel na inserção de músculos relativos aos movimentos de flexão do pulso. Além de contribuir para os complexos movimentos necessários ao nado (Pace et alii, 2001), um reforço na musculatura flexora atuaria contra o empuxo, provocado ao impulsionar o corpo com o uso do membro dentro da água, o que manteria a mão estável. Da mesma maneira, a musculatura reforçada seria útil, caso o animal se arrastasse em terra (para desovar, como proposto por Carvalho, 2000). A tartaruga marinha *Thalassochelys*, por comparação, apresenta um pisiforme bem desenvolvido (Fig. 48). Em ambos os casos, uma maior resistência no pulso seria favorável para aumentar a eficiência da propulsão, aliada ao movimento anteroposterior do membro.



**Figura 48:** Desenho esquemático da mão de *Thalassochelys* (adaptado de Romer, 1956), mostrando o grande tamanho relativo do pisiforme. Abrev.: *idem* Fig. 45.

Por fim, somando-se aos cinco elementos acima descritos, há cinco carpais distais, cada qual associando-se, distalmente, à porção proximal de um metacarpal. Todos possuem uma silhueta ligeiramente elíptica e sua superfície é aparentemente achatada. Os quatro primeiros associam-se à borda distal do central lateral (o quarto também associado à mesma região do ulnar). O quinto carpal distal associa-se apenas ao osso ulnar, sendo que, tanto este quanto o central lateral, possuem faces de articulação nítidas para associar-se aos carpais distais.

Os metacarpais são cinco elementos ósseos bastante alongados, cada qual se associando à falange proximal do dígito correspondente. O comprimento dos quatro últimos metacarpais se aproxima da metade do comprimento da ulna. O primeiro metacarpal (o mais anterior) é mais curto e nitidamente mais robusto que os demais.

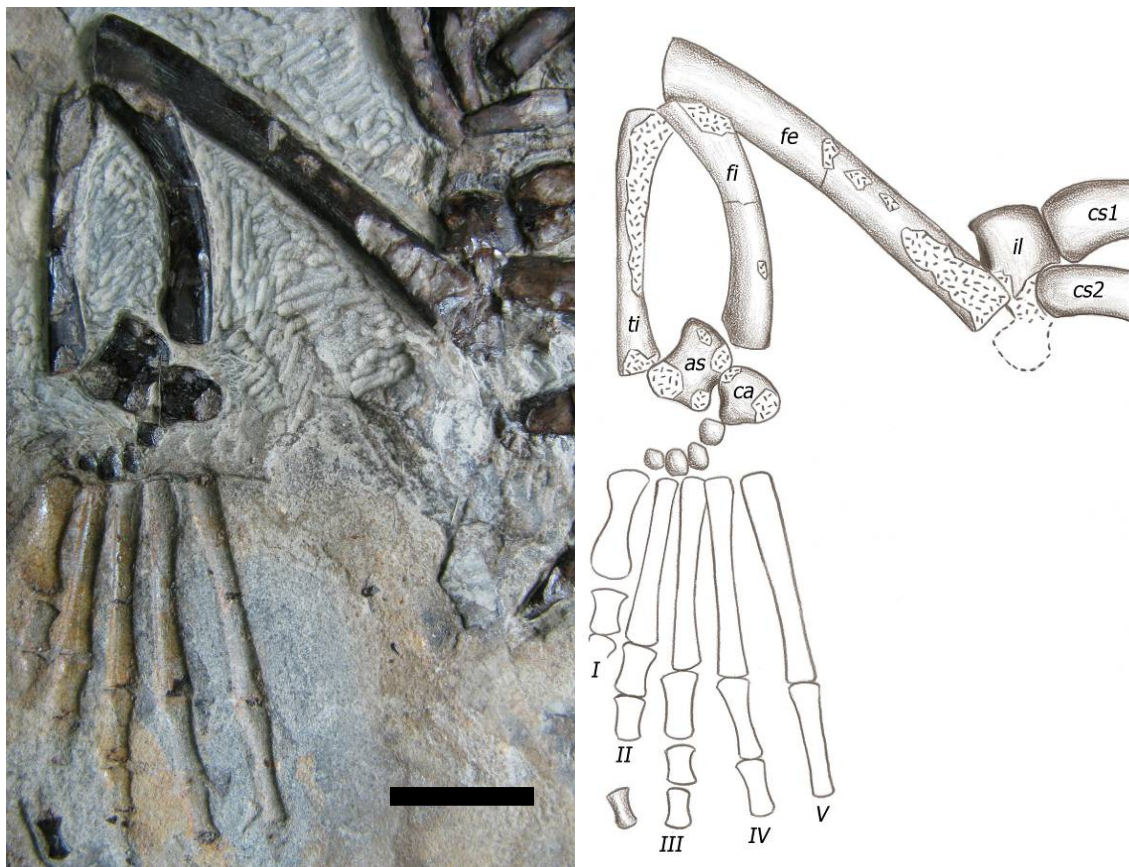
Os dígitos 3 e 4 possuem falanges que não foram preservadas por completo, embora aparentem ter quatro falanges cada. O segundo dígito possui três falanges, enquanto o primeiro e o último apresentam duas falanges cada. A fórmula falangeal para a mão do espécime configura-se, portanto, como 2:3:4:4:2. Modesto (1999) descreveu, para a mão de seu espécime, uma terceira falange no quinto dígito, de modo que dedo correspondente do espécime UFRGS-PV170P possui, portanto, uma falange a menos que o material descrito na África.

#### 5.4.4 Membros Pélvicos: Propódio e Epipódio

Três dos espécimes adultos analisados possuem o fêmur preservado. Nos espécimes DGM 533-R e UFRGS-PV174P, eles aparecem bastante comprimidos, de modo que apenas informações referentes à silhueta do osso puderam ser extraídas. Os fêmures do espécime UFRGS-PV379P (Fig. 49) não sofreram esta alteração, contudo. No entanto, não foram preservadas as suas epífises, de modo que não há informação referente aos côndilos disponível para análise.

Afora algumas rugosidades na superfície da diáfise, não há nenhuma estrutura evidente nos fêmures disponíveis para análise. O osso possui a forma de um bastão, levemente torcido, com suaves expansões nas extremidades. Modesto (1999) descreveu os fêmures de um espécime bem conservado de *Stereosternum*, destacando a presença de um trocânter interno pouco marcado e arredondado. Os côndilos são representados de maneira pouco saliente (como se pouco ossificados), com uma morfologia descrita pelo autor como “em forma de ampulheta” (Modesto, 1999, p. 47). Embora o espécime esteja bem ilustrado, o trabalho carece de fotografias. A visualização destas estruturas, no fêmur do espécime UFRGS-PV379P é desfavorecida não só pela reduzida ossificação das epífises, como pela própria

orientação do osso, exposto em norma dorso-posterior e encobrendo, desta forma, os côndilos, se presentes.



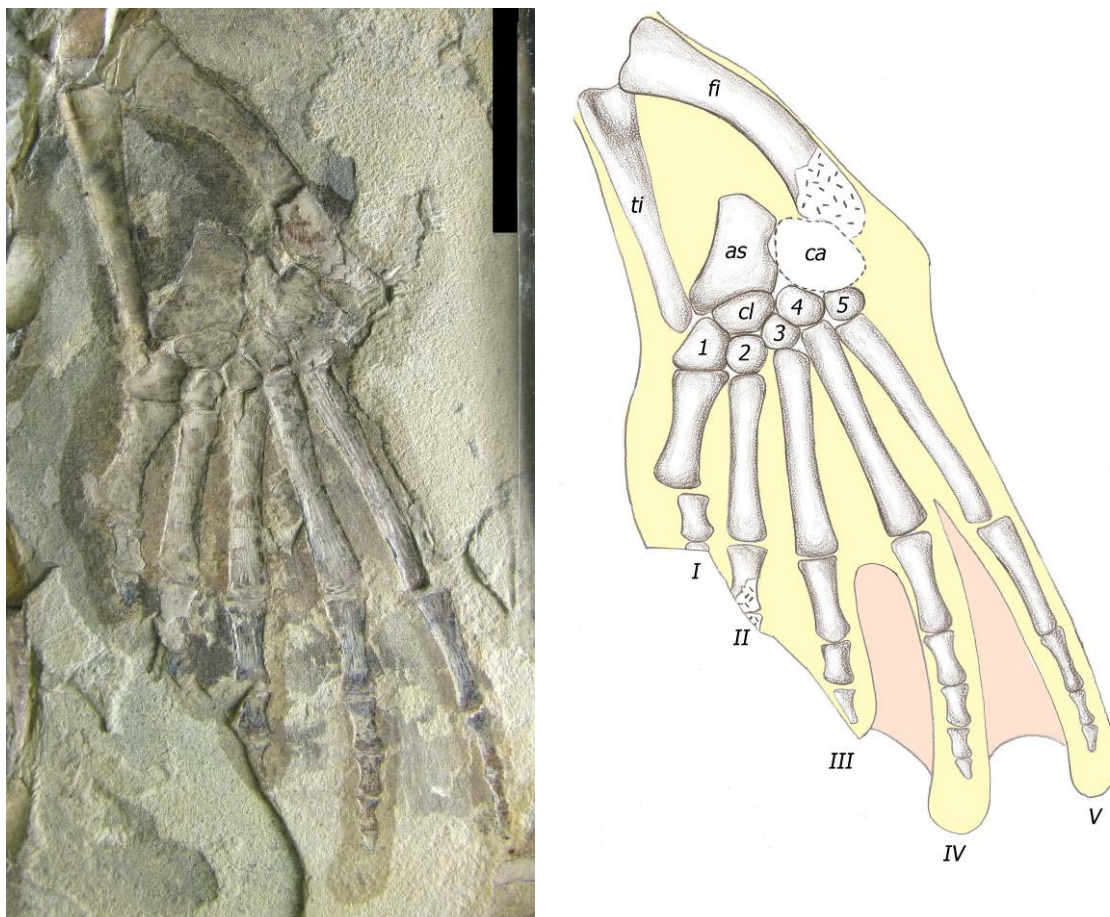
**Figura 49:** Detalhe do membro pélvico esquerdo de UFRGS-PV379P. Fêmur em norma dorsoposterior; tíbia e fíbula em norma anterior; elementos tarsais em norma dorsal. Metatarsais e falanges sob forma de impressão. Escala: 1cm. Abrev.: as – astrágalo, ca – calcâneo, cs – costela sacral, fe – fêmur, fi – fíbula, il – ílio, ti – tíbia. Os dígitos estão numerados de I a V.

O segmento epipodial, composto pela tíbia e pela fíbula, também carece de estruturas marcantes. Dos dois elementos, a tíbia é o menos robusto. É um osso alongado, levemente expandido nas extremidades e com pouca curvatura. Não exhibe nenhuma estrutura definida em sua superfície. A fíbula é mais robusta que a tíbia e é facilmente reconhecida por curvar-se medialmente (em direção à tíbia). Próximo às epífises, pode-se notar claramente a presença de rugosidades na superfície do osso. Estas rugosidades sugerem a inserção de ao menos parte da musculatura flexora do epipódio.



#### 5.4.5 Membros Pélvicos: Pé

Dois espécimes contribuem com informações osteológicas sobre o pé. O espécime UFRGS-PV379P possui alguns elementos tarsais preservados (Fig. 49), embora os metatarsais e falanges tenham sido perdidos, restando deles apenas as impressões. O espécime DGM 533-R (Fig. 50), por sua vez, possui o pé quase completo, faltando apenas algumas poucas falanges distais. O fato de o material estar por demais comprimido pouco prejudica a qualidade da informação, visto que o pé já é naturalmente achatado. Os longos dígitos são unidos por membranas interdigitais (cujas impressões estão excepcionalmente bem preservadas no espécime), aumentando a área de ação do pé ao propulsionar o corpo dentro da água.



**Figura 50:** Detalhe do membro posterior esquerdo do espécime DGM 533-R em norma dorsal. As manchas escurecidas contornando os ossos são interpretadas como a impressão dos tecidos moles. Na ilustração elas são representadas em cores. As áreas em rosa representam as membranas interdigitais. Escala: 2 cm. Abrev.: as – astrágalo, ca – calcâneo, cl – central lateral, fi – fíbula, ti – tíbia. Os tarsais distais estão numerados de 1 a 5 e os dígitos, de I a V.

O tarso é composto pelo astrágalo e pelo calcâneo, proximalmente, e por um central lateral, associado distalmente ao astrágalo. Compõem ainda o tarso cinco tarsais distais. A cada um destes associa-se, distalmente, um metatarsal, cada qual associado ao conjunto de falanges de um dígito.

O astrágalo é um osso conspicuamente quadrangular, posicionado posteriormente em relação à tíbia. É o maior elemento do tarso, sendo mais amplo em sua extremidade distal, que possui uma concavidade para receber o contato com o central lateral. Em sua margem posterior associa-se o calcâneo e o ponto médio do comprimento da margem posterior possui um pequeno entalhe, que consiste na contribuição astragalar para a formação do forame perfurador.

O central lateral é pequeno e elipsóide, e acomoda-se junto à concavidade distal descrita no astrágalo. Não faz contato com o calcâneo. Em sua margem mais distal, o central lateral possui quatro pequenas depressões, às quais associam-se os quatro primeiros tarsais distais. No espécime DGM 533-R ele é facilmente distinguível do astrágalo. Nas representações de Romer (1956) para *Mesosaurus*, o central lateral não é representado. Modesto (1999) comentou que o astrágalo funde-se ao central lateral nos espécimes de *Mesosaurus* por ele observados. No mesmo trabalho, contudo, descreve um espécime de *Stereosternum* que apresenta um polimorfismo para esta condição. Enquanto, no pé direito, o astrágalo e o central lateral são facilmente individualizados (como no espécime DGM 533-R), o astrágalo do pé esquerdo é bem maior, mas a margem distal do astrágalo é similar ao que se esperaria do central lateral, o que levou o autor a concluir que os dois elementos estariam fusionados no pé esquerdo. O autor ainda comentou sobre um segundo espécime de *Stereosternum* que possuía o mesmo polimorfismo de um pé para outro.

O calcâneo, associado posteriormente ao astrágalo, é maior que o central lateral. Sua margem anterior também possui um pequeno entalhe, complementar ao encontrado no astrágalo. Modesto (1999) descreveu o calcâneo de *Stereosternum* com uma morfologia nitidamente triangular. Os calcâneos dos espécimes UFRGS-PV379P e DGM 533-R não chegam a tal extremo, embora lembrem um triângulo de vértices bastante arredondados. Uma condição divergente entre os dois espécimes diz respeito ao contato da fíbula com os tarsais proximais. Enquanto, no espécime UFRGS-PV379P, a fíbula contata tanto o astrágalo quanto o calcâneo, no espécime DGM 533-R apenas o calcâneo faz tal contato. Modesto (1999) tampouco reconheceu uma contribuição da margem proximal do astrágalo para o contato com a fíbula, embora o espécime por ele representado não possua os membros pélvicos articulados por completo.



Os tarsais distais, em número de cinco, são ligeiramente quadrangulares. O primeiro e o quarto são de maior tamanho. O primeiro tarsal distal, mais anterior, aparenta fazer contato tanto com o central lateral quanto com a tíbia. Seguindo posteriormente, os tarsais distais de número 2 e 3, de menor tamanho, acomodam-se em pequenas reentrâncias do central lateral. O quarto tarsal distal faz contato tanto com o central lateral quanto com o calcâneo. O quinto tarsal distal, por fim, contata apenas o calcâneo.

Os metatarsais, também em número de cinco, associam-se, distalmente, cada qual a um tarsal distal, em uma conformação idêntica à encontrada entre o carpo e o metacarpo, na mão. Os metatarsais sofrem um incremento de tamanho, do primeiro para o quinto, sendo que o último possui quase o dobro do tamanho do primeiro. O primeiro metatarsal é bastante robusto, enquanto os metatarsais subseqüentes são mais delgados.

Os dígitos dos pés são mais longos que os das mãos e, junto com os metatarsais, são proporcionalmente os principais responsáveis pelo maior tamanho do membro posterior, quando comparado ao anterior. O primeiro dígito é bastante curto e robusto, como na mão, e possui duas falanges. O segundo e o terceiro dígitos estão incompletos, mas pode-se observar que são mais longos que o primeiro e possuem três ou mais falanges. O quarto e o quinto dígitos aumentam progressivamente em comprimento e possuem, respectivamente, 5 e 4 falanges. A fórmula falangeal ficaria descrita, com base nos espécimes analisados, como 2-?-?-5-4, portanto. Modesto (1999) descreveu para o pé de *Stereosternum* a fórmula falangeal 2-3-4-5-5, contando, novamente, uma falange a mais no quinto dígito, como na mão.

Embora a fórmula falangeal figure como um caractere distintivo entre os três táxons de Mesosauridae (Araújo-Barberena & Timm, 2000), ela varia bastante nas descrições (as mesmas autoras citam, por exemplo, a fórmula 2:3:4:5:4? para o pé de *Stereosternum*, pondo em dúvida a contagem de falanges do último dígito). Fontanelli & Sedor (2009) apontaram uma variação no número de falanges dos dígitos dos pés de Mesosauridae, propondo um possível polimorfismo, associado com o alongamento dos dedos. A variação observada nos dedos da mão e do pé dos espécimes analisados neste trabalho, comparados com o espécime descrito por Modesto (1999) parece corroborar esta hipótese. Conforme salientado pelos autores e reforçado por este trabalho, a fórmula falangeal perderia, doravante, a importância taxonômica que lhe tem sido atribuída.

## 5.5 Outros elementos ósseos

### 5.5.1 Elementos da Gastrália

Nenhum dos espécimes possui a gastrália exposta de maneira satisfatória a ponto de permitir uma descrição osteológica. Reconhece-se a sua presença, contudo, como pequenos elementos alongados e muito delgados, localizados em norma ventral na região trunco-troncal do corpo, em especial no espécime UFRGS-PV-170P (Fig. 51).



**Figura 51:** Detalhe da região trunco-troncal do espécime UFRGS-PV170P. As setas apontam alguns elementos da gastrália. Escala: 2cm.

## **6. CONCLUSÕES E PERSPECTIVAS**

---

As descrições apresentadas por autores precedentes focando *Stereosternum* apresentam boa qualidade de informação, ressaltando-se os trabalhos de Osborn (1903) e Modesto (1999), e muitas das características propostas pelos autores foram corroboradas por esta revisão. Alguns detalhes são acrescentados neste trabalho, e são sumarizados a seguir:

- 1) Reconheceu-se em *Stereosternum* a presença de duas cristas longitudinais paralelas às laterais do teto craniano, estruturas possivelmente relacionadas a um aumento da resistência craniana. A função proposta para estas cristas, contudo, precisa ser testada.
- 2) A estrutura apontada por autores precedentes como sendo o esfenoetmóide é reconhecida em um dos espécimes.
- 3) O paraesfenóide é reconhecido pela primeira vez em *Stereosternum* e não difere muito do de *Mesosaurus*, a não ser por ter o processo pós-cultriforme ligeiramente mais largo.
- 4) O frontal de *Stereosternum* difere pouco do de *Mesosaurus*. Apesar de fragmentado, o processo posterolateral do frontal parece similar ao descrito para *Stereosternum* por autores precedentes. Espécimes com crânios melhor preservados são necessários para dar certeza a esta afirmação, contudo.
- 5) A mandíbula de *Stereosternum* possivelmente abrigaria um grande número de estruturas sensoriais, como mecanorreceptores, que auxiliariam o animal a localizar presas em potencial dentro da água.
- 6) A contagem de vértebras cervicais ainda é incerta. Este trabalho, contudo, aponta a morfologia do processo transversal como uma importante característica distintiva entre as vértebras cervicais e as truncais, quando tomadas em norma ventral.
- 7) Alguns espécimes sugerem a presença de fortes ligamentos na região cervical, que confeririam uma maior estabilidade ao pescoço, alongado e esguio.

- 8) As vértebras caudais anteriores de *Stereosternum* provavelmente estavam associadas a uma potente musculatura, capaz de ondular a cauda e gerar forte propulsão debaixo da água.
- 9) A análise das vértebras caudais e a interpretação funcional da cauda consideram inválida a proposta de autotomia caudal em *Stereosternum*.
- 10) A cintura peitoral de *Stereosternum* permitia uma livre movimentação do úmero em grande ângulo, permitindo ao animal trazer o membro anterior para junto do corpo, ou usá-lo para auxiliar a propulsão do corpo.
- 11) É reconhecida a presença de um forame ectepicondilar no úmero de *Stereosternum*, além do forame entepicondilar. Dados concernindo as faces articulares do úmero também são apresentados.
- 12) A região carpal de *Stereosternum* é fortemente ossificada em espécimes maiores. Ressalta-se o grande tamanho do osso pisiforme. Essa maior ossificação poderia estar associada à musculatura para enrijecer o pulso quando necessário, para contrapor-se à resistência imposta pela água quando o animal movimentasse o membro submerso.
- 13) A região tarsal é igualmente bem desenvolvida, sugerindo que o membro posterior também teria grande estabilidade dentro da água.
- 14) Os membros em forma de remo e dotados de membranas interdigitais também apresentam-se como estruturas capazes de gerar propulsão dentro da água, isoladamente ou em conjunto com a cauda.
- 15) A fórmula falangeal difere de espécime para espécime, corroborando a idéia de polimorfismo no número falangeal, proposta por autores precedentes.

Apesar de novos dados osteológicos terem sido obtidos a partir desta análise, mais espécimes são necessários para a obtenção de uma descrição com melhor detalhe. Dados das epífises de muitos ossos são desconhecidos, assim como a contagem vertebral, ainda duvidosa. A natureza da articulação das costelas com as vértebras ainda não é bem definida. Dados sobre a cintura peitoral podem ser

aprimorados (em especial acerca da escápula). A cintura pélvica carece de revisão, igualmente.

A morfologia do crânio continua necessitando um maior refinamento. Embora pouco abordada pela maioria dos autores precedentes, a análise osteológica do crânio provou-se possível, mesmo frente ao grau de fragmentação a que os crânios de mesossaurídeos são submetidos. Informações sobre o hábito alimentar, por exemplo, podem vir a ser adicionadas como resultado da intensificação do estudo do crânio.

A partir do material analisado, esta revisão permite caracterizar *Stereosternum* como um predador caçador, de grande agilidade dentro da água. O animal provavelmente seria capaz de atingir grandes velocidades no nado, em especial com o uso da cauda como agente propulsor. Ainda assim, não se descarta a possibilidade de o animal utilizar os membros como auxiliares no nado. Graças a uma série de articulações e estruturas de reforço no esqueleto axial, a coluna vertebral se manteria coesa diante da grande quantidade de esforço imposta pelos movimentos ondulatórios do corpo. O crânio, por fim, mesmo tendo constituição aparentemente frágil, seria capaz de resistir a impactos graças a espessamentos localizados nas cristas longitudinais, que poderiam distribuir a tensão ao longo do crânio como um todo.



## **7. REFERÊNCIAS**

---

- ALMEIDA, F. F. M. & BARBOSA, O. Geologia das quadrículas de Piracicaba e Rio Claro, Estado de São Paulo. **Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia, DNPM**, Rio de Janeiro, n.143, p. 1-96, 1953.
- ALVES, J. S. R. **Integração entre a lignoflora e a palinologia no afloramento Passo do São Borja (Formação Irati – Bacia do Paraná)**. 1994. 174p. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- AMARAL, S. E. **Geologia e Petrologia da Formação Irati (Permiano) no Estado de São Paulo**. 1967. 81p. Tese (Livre Docência) – Faculdade de Filosofia, Letras e Ciências Humanas, Universidade de São Paulo.
- AMARAL, S. L. Geologia e Petrologia da Formação Irati (Permiano) no Estado de São Paulo. **Boletim do Instituto de Geociências Astron.**, São Paulo, v. 2, p. 3-82. 1971.
- ARAÚJO, D. C. **Taxonomia e Relações dos Proganosauria da Bacia do Paraná**. 1974. 107p. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- ARAÚJO, D.C. Taxonomia e Relações dos Proganosauria da Bacia do Paraná. **Anais Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 48, n. 1, p. 91-116, 1976.
- ARAÚJO-BARBERENA, D. C. & TIMM, L. L. Características Estruturais dos Mesossauros e suas Adaptações ao Meio Aquático. In: M. HOLZ & L. F. DE ROS (eds). **Paleontologia do Rio Grande do Sul**. Edição CIGO/UFRGS, p. 194-209, 2000.
- BAUR, G. On the phylogenetic arrangement of the Sauropsida. **Journal of Morphology**, New York, v.1, n.1, p. 93-104, 1887.
- BAUR, G. *Palaeohatteria* Credner and the Proganosauria. **American Journal of Science**, New Haven, p. 310-313, 1889.

- BEDER, R. Sobre un hallazgo de fósiles Pérmicos en Villarrica (República del Paraguay). **Bol. Academia Nacional de Ciências de Córdoba**, v. 27, p. 9-12, 1923.
- BEURLEN, K. Crustacenrest der Mesosaurierschichten (Unterperm) von Brasilien, São Paulo. **Paläontologische Zeitschrift**, Berlin, v. 13, n. 1-2, p. 35-50, 1931.
- BEURLEN, K. Estratigrafia e paleogeografia das formações gondwânicas no sul do Brasil. **Notas Preliminares e Estudos**, DNPM, DGM, v. 59. 10p. 1953.
- BEURLEN, K. As formações gondwânicas do sul do Estado do Paraná. **Boletim**, DNPM, DGM, v. 152. 1955.
- BEURLEN, K. Faunas salobras fósseis e o tipo ecológico-paleogeográfico das faunas gondwânicas no Brasil. **Anais Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v.29, n. 2, p. 229-241, 1957.
- BERMAN, D. S.; REISZ, R. R.; SCOTT, D.; HENRICI, A. C.; SUMIDA, S. S.; MARTENS, T. Early Permian Bipedal Reptile. **Science**, v. 290, n. 5493, p. 969-972, 2000.
- BOONSTRA, L. D. Pareiasaurian studies. Part VIII. The osteology and myology of the locomotor apparatus. Part B. Fore limb. **Annals of the South African Museum**, v. 28, p. 136-503, 1932.
- BOULENGER, G. A. On a nothosaurian Reptile from the Trias of Lombardy, apparently referable to *Lariosaurus*. **Transactions of the Zoological Society of London**, part 1, v. 14, n. 1, p. 1-10, prancha I, 1896.
- BROOM, R. Observations on the structure of *Mesosaurus*. **Transactions of South African Philosophical Society**, v. 15, p. 103-112, prancha IX, 1904.
- BROOM, R. On the affinities of the primitive reptile *Procolophon*. **Proceedings of the Zoological Society of London** v.1 p. 212–217, 1905.
- BROOM, R. Note on the species of *Mesosaurus*. **Annals of the South African Museum**. Cape Town, v. 4, n. 8, p. 379-380, 1908.

- BROOM, R. On a new mesosaurian reptile (*Noteosaurus africanus*). **Annals of the South African Museum**. Cape Town, v. 13, n. 6, p. 358-360, 1913.
- BROOM, R. In: Discussion on results recorded in the 'Biologia Centrali-Americana'. **Proceedings of the Zoological Society of London**, p. 549-550, 1916.
- BROOM, R. On the classification of Reptiles. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, New York, v. 51, p. 39-65, 1924.
- BURJACK, M. I. A. **Caracterização da matéria orgânica dispersa nos sedimentos da Formação Irati, Permiano Superior da Bacia do Paraná**. 1984. 231 p. Tese (Doutorado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- CARVALHO, I. S. (ed.). **Paleontologia**. Editora Interciência, 2000.
- CARROLL, R. L. Early evolution of reptiles. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 13, p. 87-109, 1982.
- CHIAPPE, L. M. & CHINSAMY, A. *Pterodaustro's* true teeth. **Nature**, v. 379, p. 211-212, 1996.
- CISNEROS, J. C. **The Triassic reptile Procolophon and the phylogenetic relationships of procolophonoids**. 2006. Tese (Doutorado em Paleontologia) – University of the Witwatersrand.
- COPE, E. D. The skull of *Empedocles*. **American Naturalist**, vol. 14, p. 304, 1880.
- COPE, E.D. Geology of Brazil. **Science**, Washington, v.1, n. 13, p. 367-368, 1883.
- COPE, E.D. A contribution to the Vertebrate Paleontology of Brazil. **Proceedings of the American Philosophical Society**, Philadelphia, v.23, n. 121, p.7-15, 1886.
- COPE, E.D. The Carboniferous genus *Stereosternum*. **American Naturalist**, Chicago, v. 21, p. 1109, 1887.

- COSTA, R. H. C. **Madeiras gimnospérmicas da Formação Irati no Rio Grande do Sul – contribuição ao estudo anatômico e paleoecológico.** 1981. 99p. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- DELANEY, P. J. V. & GOÑI, J. Correlação Preliminar entre as formações Gondwânicas do Uruguai e Rio Grande do Sul, Brasil. **Boletim Paranaense de Geografia**, v. 8/9, p.3-21. 1963.
- DU TOIT A.L.. A geological comparison of South America with South Africa. **Carnegie Institute Publications**, Washington v. 381, p.1-158. 1927.
- EFREMOV, J. A. Die Mesen-Fauna der permischen Reptilien. **Sonderdruck aus dem Neuen Jahrbuch für Mineralogie**, v. 84, p. 379-466, 1940.
- FONTANELLI, A. M. & SEDOR, F. A. On the variation of the phalangeal formula of the feet in Mesosauridae (Amniota: Proganosauria). XXIV JORNADAS ARGENTINAS DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, San Rafael, 2009. **Resumos...** p. 32, 2009.
- GAUTHIER, J.A.; KLUGE, A.; ROWE, T.R. The early evolution of the Amniota. In: M. J. Benton, ed. **The phylogeny and classification of the tetrapods**, vol. 1: amphibians, reptiles, birds. Systematics Association Special Volume 35A. Oxford: Clarendon Press, p. 103–155, 1988.
- GEINITZ, H. B. Sur *Stereosternum tumidum*, Cope. **Ann. Soc. Geol. Belg**, v. 25, p. 1-8, plancha I, 1900.
- GERVAIS, M. P. Description du *Mesosaurus tenuidens*, reptile fossile de l'Afrique australe. **Mémoires De l'Academie des Sceances et Lettres de Montpellier**, Section des Sciences, p. 169-175. 1864.
- GINSBURG, L. Sur les affinités des mésosaures et l'origine des reptiles eriapsides. **Comptes Rendus de l'Academie des Sceances**, Paris (Série D), v. 264, p. 244-246, 1967.

- GOW, C. E. The osteology and relationships of the Millerettidae (Reptilia: Cotylosauria). **Journal of Zoology**, London v. 167, p. 219-264, 1972.
- GÜRICH, G. *Ditrochosaurus capensis*, ein neuer Mesosaurier aus der Karooformation Süd Afrikas. **Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft**, v. 41, p. 641-652, 1889.
- HACHIRO, J. **O Subgrupo Irati (Neo-Permiano) da Bacia do Paraná**. 1997. 196p. Tese (Doutorado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo.
- HACHIRO, J. & COIMBRA, A. M. Sistemas deposicionais da Formação Irati no Estado de São Paulo. In: SIMP. GEOL. SUDESTE, 2. São Paulo, 1991. **Atas...** São Paulo, SBG, p. 405-413, 1991.
- HARRINGTON, H. J. Geologia del Paraguay Oriental. **Contribuciones Científicas**, série E: Geologia, Tomo 1, 90p. 1950.
- HARRINGTON, H. J. Handbook of South American Geology. **The Geological Society of America Memoirs**, v. 65, p101-128, 1956.
- HEATWOLE, H. & COGGER, H. G. Family Hydrophiidae. In: C. G. Glasby; G. J. B. Ross; P. L. Beesley. **Fauna of Australia**, vol. 2A – Amphibia & Reptilia. Australian Biological Resources Studies, Canberra, p. 310-318, 1993.
- HUENE, F. F. VON. Lines of phyletic and biological development of the Ichthyopterygia. **Bulletin of the Geological Society of America**, Boulder, v. 34, p. 463-468, 1923.
- HUENE, F. F. VON. Osteologie und systematische Stellung von *Mesosaurus*. **Palaeontographica, Abteilung A**, v. 92, p. 45–58, 1941.
- KUHN, O. **Handbuch der Paläoherpetologie**, Teil 9. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 1969.
- LAVINA, E.L. **Geologia sedimentar e paleogeografia do Neopermiano e Eotriássico (Intervalo Kanzaniano-Scythiano) da Bacia do Paraná**. 1991. 333p.



Tese (Doutorado em Geociências), Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

- LAVINA, E. L.; ARAÚJO-BARBERENA, D. C.; AZEVEDO, S. A. Tempestades de Inverno s Altas Taxas de Mortalidade de Répteis Mesossauros. Um exemplo a Partir do Afloramento Passo de São Borja, RS. **Pesquisas**, v. 18, n. 1, p. 64-70, 1991.
- LAURIN, M. & REISZ, R.R. A reevaluation of early amniote phylogeny. **Zoological Journal of the Linnean Society**, London, v. 113, p. 165-223, 1995.
- LEE, M. S. Y. Pareiasaur phylogeny and the origin of turtles. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 120 p. 197-280, 1997.
- MAC GREGOR, J. H. *Mesosaurus brasiliensis* nov. sp. **Relatório Final Comissão de Estudo Minas de Carvão de Pedra do Brasil**, parte 2. Rio de Janeiro, p. 301-336, 1908.
- MARCONATO, L. P. **Análise filogenética dos Mesosauridae, amniotas anápsidos do Permiano Inferior do Gondwana**. 2001. 129p. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.
- MARCONATO, L. P. & BERTINI, R. J. Considerações e problemas em evolução e análise filogenética de mesossauros (Mesosauridae, Proganosauria). **Arquivos do Museu Nacional**, Rio de Janeiro, v. 60, n. 3, p. 137-142, 2002.
- MARTINEZ, G. H. P. **Faunas del Pérmico y Permo-Triásico de Uruguay. Bioestratigrafía, Paleobiogeografía y Sistemática**. 2004. 234p. Tese (Doutorado em Paleontologia) – Facultad de Ciencias, Uruguay.
- MASSARE, J. A. Tooth morphology and prey preference of Mesozoic marine reptiles. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 7, p. 121-137, 1987.
- MEDEIROS, R. A. Transgressões e regressões cíclicas e a origem das Formações Rio Bonito e Palermo da Bacia do Paraná. SIMPÓSIO SOBRE CRONOESTRATIGRAFIA DA BACIA DO PARANÁ, 1. Rio Claro, 1993. **Resumos...** Rio Claro, p. 44-49, 1993.

- MENDES, J.C. The Passa Dois Group (The Brazilian portion of the Paraná Basin). In: J. J. BIGARELLA *et alli* (eds.). **Problems in Gondwana Geology**, Curitiba: Conselho Nacional de Pesquisas, Centro de Investigações do Gondwana (UFRGS), Instituto de Geologia (UFPR), Comissão da Carta Geológica do Paraná, p. 119-166, 1967.
- MENDES, J. C. Sobre os paleoambientes deposicionais do Grupo Passa Dois. **Revista IG.**, v. 51, n. 1/2, p. 15-24, 1984.
- MILANI, E. J. Comentários sobre a origem e a evolução tectônica da Bacia do Paraná. In: V. Mantesso-Neto, A. Bartorelli, C. D. R Carneiro, B. B. Brito Neves (eds.). **Geologia do Continente Sul-Americano: Evolução da obra de Fernando Fávio Marques de Almeida**. São Paulo, Becca, p. 265-279, 2004.
- MODESTO, S.P. *Noteosaurus africanus* Broom is a nomen dubium. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, v. 16, n. 1, p. 172-174, 1996.
- MODESTO, S.P. Observations on the structure of the Early Permian reptile *Stereosternum tumidum* Cope. **Paleontologia Africana**, v. 35, p.7-19, 1999.
- MODESTO, S.P. The cranial skeleton of the Early Permian aquatic reptile *Mesosaurus tenuidens*: implications for relationships and palaeobiology. **Zoological Journal of the Linnean Society**, London, v. 146, p. 345-368, 2006.
- MONES, A. & FIGUEIRAS, A. A Geopaleontological Synthesis of the Gondwana Five. **Selected papers and abstracts of papers presented at the Fifth International Gondwana Symposium**. Wellington, Nova Zelândia, 47-52, 1980.
- MONTEIRO, S. M. **Contribuição ao estudo paleoixilológico da Formação Irati do Rio Grande do Sul**. 1979. 143p. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- MÜLLER, J. & TSUJI, L.A. Impedance-matching hearing in paleozoic reptiles: evidence of advances sensory perception at an early stage of amniote evolution. **PLoS ONE**, v. 2, n. 9. e889. doi:10.1371/journal.pone.0000889. 2007. Publicado *on-line* em [www.plosone.org](http://www.plosone.org).

- MUSSA, D.; CARVALHO, R.; DOS SANTOS, P. R. Estudo Estratigráfico e Paleoecológico em ocorrências fossilíferas da Formação Irati, Estado de São Paulo, Brasil. **Boletim, IG, USP**, v. 11, p. 142-149, 1980.
- NORTHCUTT, R. G. Ontogeny of electroreceptors and their neural circuitry. *In*: T. H. Bullock; C. D. Hopkins; A. N. Popper & R. R. Fay (eds.). **Electroreception**. Birkhäuser, 2005. p. 112-131, 2005.
- NORTHCUTT, R. G.; CATANIA, K. C.; CRILEY, B. B. Development of lateral line organs in the axolotl. **The Journal of Comparative Neurology**, v. 340, p. 480-514, 1994.
- NORTHFLEET, A. A.; MEDEIROS, R. A.; MUHLMANN, H. Reavaliação dos dados geológicos da Bacia do Paraná. **Boletim Técnico da Petrobrás**, v. 12, p. 407-430, 1969.
- OELOFSEN, B. **An anatomical and systematic study of the family Mesosauridae (Reptilia, Proganosauria) with special reference to its associated fauna and paleoecological environment in the Whitehill sea**. 1981. 204p. Tese (Doutorado) – Department of Zoology, University of Stellenbosch.
- OELOFSEN, B. & ARAÚJO, D.C. Palaeoecological implications of the distribution of mesosaurid reptiles in the Permian Irati sea (Paraná Basin), South America. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 13, n. 1, p. 1-6, 1983.
- OELOFSEN, B. & ARAÚJO, D.C. Comments on “Palaeoecological implications of the distribution of mesosaurid reptiles in the Permian Irati sea (Paraná Basin), South America”. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 14, p. 76, 1984.
- OELOFSEN, B. & ARAÚJO, D.C. *Mesosaurus tenuidens* and *Stereosternum tumidum* from the Permian Gondwana of both southern Africa and South America. **South African Journal of Science**, v. 83, p.370–372, 1987.
- OLSON, E. C. The family Diadectidae and its bearing on the classification of reptiles. **Fieldiana Geology**, v. 11, p. 1-53, 1947.

- OSBORN, H. F. The reptilian subclasses Diapsida and Synapsida and the early history of the Diaptosauria. **Memoirs of the American Museum of Natural History**, New York, v. 1, p. 451-507, 1903.
- PACE, C. M.; BLOB, R. W.; WESTNEAT M.W. Comparative kinematics of the forelimb during swimming in red-eared slider (*Trachemys scripta*) and spiny softshell (*Apalone spinifera*) turtles. **The Journal of Experimental Biology**, v. 204, p. 3261-3271, 2001.
- PADULA, V. T. Estudos geológicos da Formação Irati, sul do Brasil. **Boletim Técnico da Petrobrás**, v.11, n.3, p. 407-430, 1968.
- PALMER, D.; COX, B.; SAVAGE, R. J. G.; GARDINER, B. & HARRISON, C. **The Marshall Illustrated Encyclopedia of Dinosaurs & Prehistoric Animals**. Marshall Publishing, London, 312 p. 1999.
- PETTIGREW, J. D. Electroreception in monotremes. **The Journal of Experimental Biology**, v. 202, p. 1447–1454, 1999.
- PETTIGREW, J. D. & WILKENS, L. Pettigrew, J. D. and Wilkens, L. (2003). Paddlefish and Platypus: Parallel evolution of passive electroreception in a rostral bill organ. In: S.P. Collin, N.J. Marshall (eds.) **Sensory Processing in Aquatic Environments**. Springer-Verlag, New York, p. 420-433.
- PICARELLI, A. T. **Palinologia dos testemunhos de sondagem 2-TG-69RS e 2-TG-99-RS da jazida carbonífera de Santa Terezinha, RS, Brasil – Permiano da Bacia do Paraná**. 1986. 135p. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- PRETTO, F. A. & CABREIRA, S. F. The jaw of the mesosaurid *Stereosternum tumidum* Cope (Irati Formation, Lower Permian, Brazil): presence of sensory receptors? XXIV JORNADAS ARGENTINAS DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, San Rafael, 2009. **Resumos...** p. 52-53, 2009.
- RICQLÈS, A. J. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrápodes – V. Cotylosaures et Mesosaures. **Annales de Paléontologie**, v. 60, n. 2, p. 171-216, 1974.

- ROMER, A. S. **Osteology of the reptiles**. Chicago: University of Chicago Press, 1956.
- ROMER, A. S. **Vertebrate paleontology**, 3rd ed. Chicago: University of Chicago Press, 1966.
- RÖSLER, O. Aspectos tegumentários de mesossaurídeos (Reptilia) do Permiano – Formação Irati – Estado de São Paulo. **Ciência e Cultura**, v. 26, n. 7, p. 190-191, 1974.
- RÖSLER, O. & TATIZANA, G. As membranas natatórias em *Stereosternum tumidum*. In: **DNPM – Coletânea Trabalhos Paleontológicos**, 27:129-131, 1985.
- ROSSMANN, T. Studien an Mesosauriern (Amniota inc. ded.:Mesosauridae): 2. Neue Erkenntnisse zur Anatomie, mit Berücksichtigung der Taxonomie von Mesosaurus pleurogaster (Seeley). **Senckenbergiana Lethaea**, v.80, n. 1, p. 13-28, 2000.
- ROSSMANN, T. Studies on mesosaurs (Amniota inc. sed., Mesosauridae): 3. New aspects on the anatomy, preservation and palaeoecology, based on the specimens from the Palaeontological Institute of the University of Zurich. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie**, Abhandlungen, v. 224, caderno 2, p. 197-221, 2002.
- ROSSMANN, T.; MAISCH, M. W. Das Mesosaurier-Material in der Bayerischen Staatssammlung für Palaontologie und Historische Geologie: Übersicht und neue Erkenntnisse. **Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Palaontologie und historishe Geologie**,v. 39, p. 69-8, 1999.
- RUSSELL, D. A. Systematics and morphology of American mosasaurs. **Peabody Museum of Natural History Bulletin**, v. 23, p. 1-241, 1967.
- SCHLEGEL, P. & BULOG, B. Population-specific behavioral electrosensitivity of the European blind cave salamander, *Proteus anguinus*. **Journal of Physiology**, Paris, v. 91, p. 75-79, 1997.
- SCHNEIDER, R.L.; MÜHLMANN, H.; TOMMASI, E.; MEDEIROS, R. A.; DAEMON, R.; NOGUEIRA, A. Revisão Estratigráfica da Bacia do Paraná. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 28. Porto Alegre, 1974. **Anais...** Porto Alegre: SBG, v.1, p. 41-65, 1974.

- SEDOR, F. A. **Estudo pós-craniano de *Brazilosaurus sanpauloensis* Shikama & Ozaki, 1966 (Anapsida, Proganosauria, Mesosauridae)**. 1994. 91p. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- SEDOR, F. A. & FERIGOLO, J. A coluna vertebral de *Brazilosaurus sanpauloensis* Shikama & Ozaki, 1966 da Formação Irati, Permiano da Bacia do Paraná (Brasil) (Proganosauria, Mesosauridae). **Acta Biológica Paranaense**, Curitiba, v. 30, n. 1, 2, 3, 4, p. 151-173, 2001.
- SEELEY, H. G. The Mesosauria of Southern Africa. **Quarterly Journal of the Geological Society of London**, v. 48, p. 586-604, 1892.
- SHIKAMA, T. On Some *Mesosaurus* Skeletons kept in Japan. **Science reports of the Yokohama National University**. Section II, Biological and geological sciences, v. 16, p. 29-49, 1970.
- SHIKAMA, T. & OZAKI, H. On a reptilian skeleton from the Palaeozoic formation of San Paulo, Brazil. **Transactions and Proceedings of the Palaeontology Society of Japan**, Tokyo, v. 64, n. 351-358, 1966.
- SMITH-WOODWARD, A. On a new specimen of the Mesosaurian Reptile *Stereosternum tumidum*, from San Paulo, Brazil. **The Geological Magazine**, v. 4, n. 4, p.145-147, prancha V, 1897.
- SOARES, D. Neurology: An ancient sensory organ in crocodylians. **Nature**, v. 417, p. 241-242, 2002.
- SOARES, M. B. **Mesossaurídeos da Formação Irati, Bacia do Paraná: implicações tafonômicas**. 1996. 203 p. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- SOARES, M. B. A taphonomic model for the Mesosauridae assemblage of the Irati Formation (Paraná Basin, Brazil). **Geologica Acta**, v. 1, n. 4, 349-361, 2003.
- TAYLOR, M. A. Functional anatomy of the head of the large aquatic predator *Rhomaleosaurus zetlandicus* (Plesiosauria, Reptilia) from the Toarcian (Lower



- Jurassic) of Yorkshire, England. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B**, v. 335, p. 247-280, 1992.
- TIMM, L. L. & ARAÚJO-BARBERENA, D. C. Evidência paleo-histológica da presença de paquiosose nas costelas de *Brazilosaurus sanpauloensis* Shikama & Ozaki, 1966 (Proganosauria). In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 15, 1997, São Pedro. **Resumos...** São Pedro: UNESP – Rio Claro, p. 84, 1997.
- TIMM, L. L. & ARAÚJO-BARBERENA, D. C. Preservação histológica da medula óssea em *Mesosaurus tenuidens* Gervais 1964 e *Stereosternum tumidum* Cope 1886 da bacia do Paraná, Rio Grande do Sul, Brasil. **Gaea**, v. 2, n. 1 p. 24-28, 2006.
- TOOTS, H. Sequence of disarticulation in mammalian skeletons. **Contributions to Geology Univ. Wyoming**, v. 4, n. 1, p. 37-39, 1925.
- TSUJI, L. & MÜLLER, J. Assembling the history of the Parareptilia: phylogeny, diversification, and a new definition of the clade. **Fossil Record**, v. 12, n. 1, p. 71–81, 2009.
- VIEIRA, P. C.; MEZZALIRA, S.; FRANCISCO, J. F. F. Mesossaurídeos (*Stereosternum tumidum*) e crustáceo (*Liocaris huenei*) no Membro Assistência da Formação Irati (P) nos municípios de Jataí e Montevidiu, Estado de Goiás. **Revista Brasileira de Geociências**, São Paulo, v. 21, n. 3, p. 224-235, 1991.
- WHITE, I.C. Relatório sobre as *coal measures* e rochas associadas do sul do Brasil. In: **Relatório Final Comissão de Estudos Minas de Carvão de Pedra do Brasil**, parte 1. Rio de Janeiro, Imprensa Nacional, 300p. 1908.
- WIMAN, C. Zur Kenntnis der Mesosaurier. **Xenia Gorjanoviç-Krambergeriana**, **Zagreb**, p. 1-14, 1925.
- ZALÁN, V.; WOLFF, S.; CONCEIÇÃO, J.C.J.; MARQUES, A.; ASTOLFI, M.A.M.; VIEIRA, I.S.; APPI, V.T.; ZANOTTO, O.A.. Bacia do Paraná. In: G.P. RAJA & E. MILANI (coords.). **Origem e evolução de bacias sedimentares**. Petrobrás. p. 135-168, 1990.