

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

**NOVAS INFORMAÇÕES SOBRE A MORFOLOGIA
DENTÁRIA DE HYPERODAPEDONTINAE
(ARCHOSAUROMORPHA, RHYNCHOSAURIA)**

CAMILA SCARTEZINI DE ARAUJO

ORIENTADORA – Profa. Dra. Marina Bento Soares

Porto Alegre, 2021

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

**NOVAS INFORMAÇÕES SOBRE A MORFOLOGIA
DENTÁRIA DE HYPERODAPEDONTINAE
(ARCHOSAUROMORPHA, RHYNCHOSAURIA)**

CAMILA SCARTEZINI DE ARAUJO

ORIENTADORA – Profa. Dra. Marina Bento Soares

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Felipe Chinaglia Montefeltro - Departamento de Biologia e Zootecnia, Faculdade de Engenharia de Ilha Solteira, Universidade Estadual Paulista UNESP-Ilha Solteira, SP.

Prof. Dr. Felipe Lima Pinheiro – Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pampa (UNIPAMPA), São Gabriel, RS.

Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz – Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Porto Alegre, RS.

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

Porto Alegre, 2021

CIP - Catalogação na Publicação

Scartezini de Araujo, Camila
NOVAS INFORMAÇÕES SOBRE A MORFOLOGIA DENTÁRIA DE
HYPERODAPEDONTINAE (ARCHOSAUMORPHA, RHYNCHOSAURIA) /
Camila Scartezini de Araujo. -- 2021.
107 f.
Orientadora: Marina Bento Soares.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal do Rio
Grande do Sul, Instituto de Geociências, Programade Pós-
Graduação em Geociências, Porto Alegre, BR-RS, 2021.

1. Hyperodapedontinae. 2. Paleobiologia. 3.
Morfologia dentária. 4. Triássico. 5. Morfometria
geométrica. I. Bento Soares, Marina, orient. II. Título.

AGRADECIMENTOS

Eu agradeço:

Muito à minha família por todo apoio que sempre me deram em relação à minha educação, e dedico este trabalho ao meu pai Roberto Ferreira de Araujo que sempre acreditou em mim, no meu potencial e que me incentivou desde o início a seguir meu desejo de fazer pesquisa.

À minha orientadora Marina Bento Soares pelo apoio dado em todos esses anos desde que comecei a conhecer o mundo da Paleontologia. E pelo auxílio dado que enriqueceu muito os trabalhos desenvolvidos e tornou toda essa trajetória muito mais fácil.

A todos os amigos e colegas que eu conheci no Laboratório de Paleontologia de Vertebrados da UFRGS, pelo auxílio e incentivo que me deram. Em especial o Dr. Voltaire Dutra Paes Neto, Dr. Tomaz Panceri Melo, o Dr. Paulo Romo de Vivar Martínez e o Me. Pedro Henrique Morais Fonseca, pela amizade dentro e fora do laboratório e pela paciência em me ajudar em praticamente todas as minhas dúvidas.

Aos meus amigos Luciano Dória e Gabriel Matte pela parceria em tudo, vocês tornaram todos os dias exaustivos e estressantes em dias de alegria e diversão. Que a gente tenha muitos mais anos estudando e fazendo pesquisa juntos.

A todos os meus amigos que me acompanharam nos momentos especiais dessa trajetória, em especial a Camila Melo e a Marina Dadico pelo apoio também nos momentos chatos e difíceis.

Aos pesquisadores e curadores das instituições que forneceram acesso aos materiais utilizados neste estudo, Dr. Cesar Leandro Schultz (Universidade Federal do Rio Grande do Sul) e Dr. Felipe Lima Pinheiro (Universidade Federal do Pampa).

Ao Programa de Pós-Graduação em Geociências da UFRGS e ao CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) pelo financiamento deste trabalho.

Sobre a Estrutura desta Dissertação

A dissertação de mestrado aqui apresentada segue a Norma 118 – *Submissão de teses e dissertações na forma de artigos* do PPGGEO-UFRGS, sendo estruturada em torno de um artigo a ser publicado em periódico científico indexado classificado nos estratos Qualis-CAPES A1, A2, A3 ou A4 (ver lista em: www.ufrgs.br/ppggeo/qualiscapes/).

A organização da dissertação compreende as seguintes partes principais:

Parte I: Texto integrador contendo uma introdução sobre o tema e descrição do objeto da pesquisa do Mestrado, onde estão sumarizados os objetivos, a metodologia empregada e o referencial teórico de pesquisa desenvolvida.

Parte II: Artigo submetido em periódico com corpo editorial permanente e revisores independentes, escrito pelo autor durante o desenvolvimento de seu Mestrado, acompanhado de carta de submissão. O artigo deve ser apresentado com as respectivas figuras, tabelas, legendas e outros inseridos ao longo do texto. Esta recomendação visa a não violação dos direitos autorais de cada revista. O comprovante do status do artigo emitido pela revista ou pelo editor deve ser anexado antes do texto do artigo.

Parte III: Discussão integradora contendo os principais resultados e interpretações deles derivados.

RESUMO

Rhynchosauria é um grupo de Archosauromorpha basais, com registro fóssil restrito ao período Triássico. Eram formas herbívoras com um peculiar aparato mastigatório caracterizado por pré-maxilares voltados ventralmente, formando um “bico”, e um sistema de oclusão precisa entre os sulcos longitudinais maxilares e lâminas cortantes do dentário. A morfologia deste aparato desempenha um papel fundamental no estudo da sistemática e história evolutiva do grupo, principalmente no clado Hyperodapedontinae, cujo táxons são diagnosticados principalmente por caracteres maxilares e dentários. Este estudo apresenta a descrição de dois espécimes brasileiros portadores de dentes serrilhados, possibilitando a identificação de dois novos morfotipos, Sh (*spearhead*), para dentição maxilar, e Ch (*chisel*), para dentição bucal do dentário. Estes novos morfotipos representam o primeiro registro de serrilhas para todo o clado Rhynchosauria. Uma reavaliação dos dentes de coroas piramidais maxilares permitiu o entendimento de que o morfotipo P³, antes interpretado como produto de desgaste, é um morfotipo válido, além dos já estabelecidos P¹ e P². Com o intuito de investigar se a morfologia das coroas dentárias maxilares dos hyperodapedontines possui potencial de identificação taxonômica ou se estaria relacionada a variações ontogenéticas e/ou influência paleoambiental, duas abordagens metodológicas foram empregadas, uma qualitativa e outra quantitativa. A análise qualitativa compreendeu o estudo da forma, ornamentações (*i.e.*, flutes e serrilhas), e graus de disparidade de tamanho das coroas dentárias de Hyperodapedontinae como um todo, avaliando também a distribuição geográfica, taxonômica, filogenética e ontogenética dos morfotipos identificados. A abordagem quantitativa consistiu em uma análise da morfometria geométrica das coroas dentárias maxilares não-cônicas de espécimes Hyperodapedontinae brasileiros, amostrando-se um total de quinze indivíduos. Os resultados revelaram que a morfologia da coroa não é taxonomicamente informativa. Contudo, a forma da coroa dentária maxilar tende a variar de acordo com o tamanho e a forma da placa maxilar, parâmetros diretamente relacionados à ontogenia dos indivíduos. Além disso, a ocorrência exclusiva de ornamentações em uma estreita faixa paleolatitudinal do Gondwana, coberta pela mesma subprovíncia florística Onslow, sugere a possibilidade destas estruturas serem uma adaptação para o processamento de alimentos vegetais típicos dessa subprovíncia.

Palavras-chave: coroas dentárias, serrilhas, flutes, Triássico, Gondwana.

ABSTRACT

Rhynchosauria is an early-divergent group of Archosauromorpha, with a fossil record restricted to the Triassic period. They were herbivorous forms with a peculiar masticatory apparatus characterized by ventrally facing premaxillae, forming a “beak”, and a precise occlusion system between the maxillary longitudinal grooves and dental cutting blades. The morphology of this apparatus plays a fundamental role in the study of the systematics and evolutionary history of the group, mainly in the Hyperodapedontinae clade, whose taxa are mainly diagnosed by maxillary and dental characters. This study presents the description of two Brazilian specimens with serrated teeth, enabling the identification of two new morphotypes, Sh (spearhead), for maxillary dentition, and Ch (chisel), for dentary buccal dentition. These new morphotypes represent the first record of serrations for the entire Rhynchosauria clade. A reassessment of the maxillary pyramidal crown teeth allowed the understanding that the P³ morphotype, previously interpreted as a wear product, is a valid morphotype, in addition to the already established P¹ and P². In order to investigate whether the morphology of the maxillary dental crowns of hyperodapedontines has a potential for taxonomic identification or if it would be related to ontogenetic variations and/or paleoenvironmental influence, two methodological approaches were used, one qualitative and the other quantitative. The qualitative analysis included the study of the shape, ornamentation (i.e., flutes and serrations), and degrees of disparity in size of the dental crowns of Hyperodapedontinae as a whole, also evaluating the geographic, taxonomic, phylogenetic and ontogenetic distribution of the identified morphotypes. The quantitative approach consisted of an analysis of the geometric morphometry of non-conical maxillary dental crowns of Brazilian specimens Hyperodapedontinae, sampling a total of fifteen individuals. The results revealed that the crown morphology is not taxonomically informative. However, the shape of the maxillary dental crown tends to vary according to the size and shape of the maxillary plate, parameters directly related to the individuals' ontogeny. The exclusive occurrence of ornamentations in a narrow paleolatitudinal range of Gondwana, covered by the same floristic sub-province Onslow, suggests the possibility of these structures being an adaptation for the processing of plant foods typical of this sub-province.

Key-words: teeth crowns, serrations, flutes, Triassic, Gondwana.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Rincossauros Hyperodapedontinae. A) Reconstituição de *Hyperodapedon* ssp. de Adolfo Bittencourt; B) Detalhe da região anterior do aparato mastigatório. Foto do acervo de Cesar L. Schultz; C) Crânio de *H. sanjuanensis* MACN-Pv 18185 em vista frontal e latera, retirado de Gentil & Ezcurra (2017). Abreviaturas: d, dentário; M, maxilar; Pm, pré-maxila. Escala (C) = 50 mm.14
- Figura 2.** Distribuição paleogeográfica de Rhynchosauria durante o Triássico. Mapa gerado através da ferramenta “Mapgenerator” do Fossil Works, que utiliza os mapas de Scotese (2001). Dados de ocorrência retirados do Paleobiology Database e Ezcurra *et al.* (2016).15
- Figura 3.** Filogenia simplificada mostrando as interrelações dos principais grupos de arcossaumofos não-Archosauria, e a posição de Rhynchosauria (em vermelho). As linhas pontilhadas indicam as posições alternativas de alguns táxons. Modificado de Ezcurra *et al.* 2020.16
- Figura 4.** Hipótese filogenética para as relações internas de Rhynchosauria calibrada pelo tempo, modificado de Schultz *et al.* (2016, 2020) e Sues *et al.* (2020). Dados de ocorrências retirados do Paleobiology Database. Abreviaturas: Ind., Induano; Olen., Olenekiano.18
- Figura 5.** Evolução morfológica do crânio e do aparato mastigatório de Rhynchosauria durante o período Triássico. Crânios retirados de: Benton (1990), Dilkes (1995, 1997), Langer & Schultz (2000) Hone & Benton (2008), Schultz *et al.* (2016), Montefeltro *et al.* (2010), Ezcurra *et al.* (2016) Placas maxilares de hyperodapedontines redesenhadas de: Chatterjee (1974), Langer *et al.* (2000a), Langer *et al.* (2017), Sues *et al.* (2020). Escalas = 20 mm. 20
- Figura 6.** Arranjos dentais de rincossauros Hyperodapedontinae brasileiros. A) Crânios em vista ventral de *T. sulcognathus* UFRGS-PV-0232-T (esquerda) e *H. huenei* UFRGS-PV-0132-T (direita); D) Mandibulares em vista dorsal de *T. sulcognathus* UFRGS-PV-0232-T (esquerda) e *Hyperodapedon* sp. Fotos do acervo de Cesar L. Schultz. Abreviaturas: LC, Lâmina cortante; LCL, Lâmina cortante lateral; LCM, Lâmina cortante medial. Escala (A) = 50 mm, (B) = 30 mm. 21
- Figura 7.** Crono e Bioestratigrafia do Triássico Médio-Superior brasileiro, com destaque para a fauna da ZA de *Hyperodapedon*. Abreviaturas: Ma. Milhões de anos; ZA. Zona de Associação. Os rincossauros hyperodapedontines estão indicados pela abreviatura Rh. Modificado de Schultz *et al.* (2020). 23
- Figura 8.** Aparato mastigatório. A) Crânio e mandíbula de *Hyperodapedon* em vista lateral, modificados de Chatterjee (1974) e Gentil & Ezcurra (2017); B) Placas maxilares em vista oclusal de *H. gordonii* (esquerda) e *T. sulcognathus* (direita); C) Corte transversal da placa maxilar entrando em oclusão com o dentário, de espécimes com dois sulcos e duas lâminas (esquerda) e com um sulco e uma lâmina (direita), modificado de Benton (1984); D) Duas placas maxilares de *H. huxleyi*, exemplificando a diferença no padrão de fileiras dentárias entre indivíduos mais jovens (esquerda) e de idade mais avançada (direita), modificado de Chatterjee (1974). Abreviaturas: an, angular; ar, articular; CDS, área portadora de dentes central; d, dentário; dent. l, dente lingual; J, jugal; L, lacrimal; l, lateral; L1-L2, respectivamente a primeira e segunda fileira de dentes laterais ao sulco; LDS, área portadora de dentes lateral ao sulco principal; M, maxilar; m, medial; M1-M2, respectivamente a primeira e segunda fileira de dentes mediais ao sulco longitudinal; MDS, área portadora de dentes medial ao sulco principal; sa, suprangular; sp, esplenial; Pm, pré-maxilar; pl.mx, placa maxilar. Escalas = 20 mm.26
- Figura 9.** Dentários de Hyperodapedontinae em vista medial evidenciando diferentes tipos e arranjos da dentição lingual. A) Dentário esquerdo de *H. huenei*27

UFRGS-PV-0132-T; B) Dentário direito de *T. sulcognathus* UFRGS-PV-0298-T. Abreviaturas: cor, coronoide; d, dentário; LC, lâmina cortante, LCL, lâmina cortante lateral; LCM, lâmina cortante medial; sp, esplenial. Escalas = 20 mm.

- Figura 10.** Propostas mais recentes encontradas para as relações filogenéticas de Hyperodapedontinae utilizando a matriz de táxons e caracteres de Langer *et al.* 2017. A) Consenso estrito de seis árvores, adicionando-se *O. bairdi*, modificado de Sues *et al.* (2020); B) Consenso estrito de onze árvores, modificado de Langer *et al.* (2017). Observação: a forma de Nova Scotia (NSM18GF009.015) é hoje considerada um espécime juvenil de *O. bairdi* (Sues *et al.*, 2020).30
- Figura 11.** Ilustração dos caracteres filogenéticos relacionados a morfologia dental do maxilar. Caracteres e codificação dos táxons ilustrados baseado em Langer *et al.* (2017) e Sues *et al.* (2020). Placas maxilares redesenhadas de: Chatterjee (1974), Benton (1983), Montefeltro *et al.* (2010), Langer & Schultz (2000), Langer *et al.* (2000a), Mukherjee & Ray (2015), Gentil & Ezcurra (2017), Sues *et al.* (2020). *H. hexleyi* e *O. bairdi* estão refletidos. Escalas = 20 mm.32-33
- Figura 12.** Ilustração dos caracteres filogenéticos relacionados a morfologia dental do dentário. Caracteres e codificação dos táxons ilustrados baseado em Langer *et al.* (2017) e Sues *et al.* (2020). Dentários redesenhados de: A) *O. bairdi*, Sues *et al.* (2020); B) *H. sanjuanensis*, Gentil & Ezcurra, 2018; C) *T. sulcognathus*, Montefeltro *et al.* (2010); D e F) *H. tikiensis*, Mukherjee & Ray (2015); E) *H. gordonii*, Benton (1983); G) *I. genovefae*, Langer *et al.* (2000a). Escalas = 20 mm.34
- Figura 13.** Placas maxilares de Hyperodapedontinae em vista oclusal, com sua dentição em evidência. A) Placas maxilares com sua dentição piramidal ao lado, *H. tikiensis* e suas coroas dentárias interpretadas por Mukherjee & Ray (2015) como cônicas; espécimes redesenhados de Benton (1983), Langer *et al.* (2000a), Montefeltro *et al.* (2010), Mukherjee & Ray (2015). B) *H. sanjuanensis* UFRGS-PV-0407-T mostrando a disposição das coroas piramidais na L1. Abreviaturas: L1, primeira fileira lateral ao sulco principal; M1-M2, primeira e segunda fileira de dentes mediais ao sulco principal. Escalas = 20 mm.38
- Figura 14.** Seção transversal de dentes maxilares evidenciando os *flutes*. Amplificado x12, modificado de Chatterjee (1974).39
- Figura 15.** Dentição bucal dos dentários de Hyperodapedontinae. A-B) Mandíbulas em vista dorsal, com uma coroa de dente bucal posterior ampliada evidenciando suas faces, em azul o esplenial e em amarelo, o coronoide. A) Reconstrução de *H. huxleyi* modificada de Chatterjee (1974). B) *T. sulcognathus* UFRGS-PV-0232-T, redesenhado de Montefeltro *et al.* (2010). C) Quatro dentes bucais mais posteriores de *T. sulcognathus* UFRGS-PV-0232-T, evidenciando as faces da coroa dentária, amplificados 32x. Abreviaturas: d, face distal; l, face lingual; la, face labial; m, face mesial. Escalas (A, B) = 10 mm para as mandíbulas e 1 mm para os dentes, (C) = 1 mm.41
- Figura 16.** Modelo esquemático do crescimento da placa maxilar e concomitante deslocamento da Zona de oclusão em direção à porção posterior do aparato, exemplificando quatro fases hipotéticas entre o estágio juvenil (1) e o adulto de idade avançada (4). A) Crânio de *H. sanjuanensis* em vista lateral esquerda, evidenciando, através do jugal (em cinza), o modelo de crescimento posterior da placa maxilar proposto por Chatterjee (1974); B) Placa maxilar de *H. sanjuanensis* em vista oclusal; C) Deslocamento posterior da Zona de oclusão durante o crescimento do aparato maxilomandibular em vista lateral esquerda. Modificados de (A-B) Gentil & Ezcurra (2017) e (A, C) Chatterjee (1974). Abreviaturas: J, jugal; L, lacrimal; l, lateral; M, maxilar; m, medial; Pm, pré-maxilar; pl.max, placa maxilar; Z.O, Zona de oclusão. Escala: 20 mm.45

- Figura 17.** Lagarto Agamidae *Uromastyx*. A) *Uromastyx aegyptia microlepis*, imagem:48
 Governo Federal dos U.S.A, domínio público; Crânio em vista lateral B) *Uromastyx hardwicki* juvenil (escala de 1 mm), C) *Uromastyx* de idade avançada (sem escala); D) Seção longitudinal dos dentes posteriores, superior e inferior, de *Uromastyx hardwicki* em oclusão; dente superior cortando o osso do dentário e formando um sulco (sem escala). Modificado de Cooper & Poole, 1973.
- Figura 18.** Espécimes de com dentes serrilhados. A) UFRGS-PV-1384-T, *H. sp.* em 54
 vista oclusal; B) UNIPAMPA-755, *H. huenei* em vista medial. Abreviaturas: L1-L2-L3, respectivamente a primeira, segunda e terceira fileira de dentes laterais ao sulco; M1-M2, respectivamente a primeira e segunda fileira de dentes mediais ao sulco longitudinal. Escala = 20 mm.

LISTA DE QUADROS

- Quadro 1.** Matriz de caracteres referentes ao maxilar. Caracteres com mais de um35
 número codificado representam a variação de estados (polimorfismo) que o táxon apresenta. Os números dos estados são os mesmos dos ilustrados na figura 11
- Quadro 1.** Matriz de caracteres referentes ao dentário. Caracteres com mais de um35
 número codificado representam a variação de estados (polimorfismo) que o táxon apresenta. Os números dos estados são os mesmos dos ilustrados na figura 12.

LISTA DE ABREVIATURAS MORFO-ANATÔMICAS

an, angular; **ar**, articular; **cor**, coronoide; **CDS**, área portadora de dentes central; **D**, dentário; **d**, face distal; **DBL**, comprimento da placa maxilar; **dent. I**, dente lingual; **J**, jugal; **L**, lacrimal; **L1-L3**, respectivamente a primeira, segunda e terceira fileira de dentes laterais ao sulco; **I**, face lingual; **la**, face labial; **LC**, Lâmina cortante; **LCL**, Lâmina cortante lateral; **LCM**, Lâmina cortante medial; **LDS**, área portadora de dentes lateral ao sulco principal; **M**, maxilar; **m**, face mesial; **M1-M2**, respectivamente a primeira e segunda fileira de dentes mediais ao sulco longitudinal; **MDS**, área portadora de dentes medial ao sulco principal; **sa**, suprangular; **sp**, esplenial; **Pm**, pré-maxilar; **pl.mx**, placa maxilar; **Z.O**, Zona de oclusão.

LISTA DE ABREVIATURAS INSTITUCIONAIS

BMNH, Museu Britânico (História Natural), Londres, Reino Unido;

EM, Museu de Elgin, Escócia, Reino Unido;

NUGD, Universidade Newcastle, Departamento de Geologia, Inglaterra, Reino Unido;

IITKGPR, Departamento de Geologia e Geofísica, Instituto Indiano de Tecnologia, Kharagpur, Índia;

ISIR, Unidade de Estudos Geológicos, Instituto de Estatística Indiano, Calcutá, Índia;

MAL, Universidade de Antananarivo, Antananarivo, Madagascar;

MDE, Museu do Dinossauro, Esperaza, França;

NSM, Museu de História Natural da Nova Escócia, Halifax, Nova Escócia, Canadá;

SAM-PK, Museu Sul Africano-Iziko, Cidade do Cabo, África do Sul;

UFRGS-PV-T, Laboratório de Paleontologia de Vertebrados, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brasil;

UNIPAMPA, Universidade Federal do Pampa, São Gabriel, Rio Grande do Sul, Brasil.

SUMÁRIO

PARTE I

1. INTRODUÇÃO	11
2. OBJETIVOS	13
2.1 Objetivo Geral:	13
2.2 Objetivos Específicos:	13
3. REFERENCIAL TEÓRICO	13
3.1 Rhynchosauria	13
3.1.1 Sistemática	16
3.1.2 Evolução do aparato mastigatório especializado	18
3.2 Clado Hyperodapedontinae	21
3.2.1 Distribuição geográfica e estratigráfica	22
3.2.2 Morfologia do aparato maxilo-mandibular	23
3.2.3 Emprego da morfologia do aparato maxilo-mandibular na taxonomia e filogenia	28
3.3 Conhecimento sobre a dentição de Hyperodapedontinae	36
3.3.2 Morfologia da dentição inferior	40
3.3.3 Zona de oclusão e desgaste	42
3.4 Dieta em Rhynchosauria	46
3.5 Tendências macroevolutivas em Rhynchosauria	49
4 MATERIAIS E MÉTODOS	52
8 REFERÊNCIAS	58
APÊNDICE 1	63
1 Lista de caracteres – morfologia dental:	63

PARTE II

ARTIGO CIENTÍFICO	66
Assessing the diversity of hidden dental morphology in Hyperodapedontinae rhynchosaurians (Archosauromorpha, Rhynchosauria)	67
Introduction	67
Materials and methods	69
Results	73
Discussion	90
Conclusions	96
References	97
Appendices	102

PARTE III

DISCUSSÃO INTEGRADORA DA DISSERTAÇÃO	103
---	-----

PARTE I

1. INTRODUÇÃO

Rhynchosauria é um grupo basal de Archosauromorpha, com ocorrência restrita ao período Triássico, caracterizado por uma ampla distribuição geográfica e abundância numérica nos estratos em que seus representantes fósseis ocorrem. Os elementos esqueléticos mais comumente preservados no registro fóssil dos rincossauros são as robustas estruturas portadoras de dentes, os maxilares e os dentários (Langer *et al.*, 2000b; Gentil & Ezcurra, 2020). A morfologia desses elementos tem implicação direta na taxonomia, relações filogenéticas internas e no estabelecimento de tendências macroevolutivas do grupo (Gentil & Ezcurra, 2018, 2020). No clado mais derivado, Hyperodapedontinae, restrito ao Triássico tardio, as mudanças morfológicas mais evidentes se concentram na região oral e os táxons são diferenciados principalmente com base na morfologia dentária (Langer *et al.*, 2000b).

Os correntes estudos em Hyperodapedontinae abordam a morfologia dentária analisando o elemento ósseo portador (*e.g.*, placa maxilar e dentário) e a dentição como uma única unidade, avaliando caracteres como: (a) Maxilares: proporção entre a área lateral e a medial ao sulco longitudinal principal na superfície oclusal, número de fileiras de dentes oclusais, arranjo e posição dos dentes linguais; (b) Dentário: arranjo e disposição dos dentes linguais, número de fileiras de dentes (Benton, 1990; Benton, 1983a; Benton, 1984; Benton, 1985; Langer *et al.*, 2000a; Schultz *et al.*, 2016; Langer *et al.*, 2017).

Apesar da atenção especial que o aparato mastigatório tem recebido, pouco ainda se sabe sobre a diversidade morfológica dos dentes que maxilares e dentários portam. Em termos de forma, os dentes maxilares foram separados por Benton (1983, 1984) em dois tipos: dentes cônicos, com seção transversal circular, e dentes piramidais, inicialmente definidos como dentes de seção transversal triangular onde a face plana mais longa se direciona anteriormente e as duas faces curtas se voltam medial e lateralmente. Entretanto, em trabalhos subsequentes o termo piramidal foi empregado na denominação de pelo menos outras duas formas distintas daquela definida por Benton (1983,1984). São essas, os dentes com seção transversal

aproximadamente elíptica, comprimidos anteroposteriormente, descritos para *Teyumbaita sulcognathus*, *Supradapedon stockleyi* e *Hyperodapedon huenei* (Langer & Schultz, 2000; Montefeltro *et al.*, 2010; Langer *et al.*, 2017), e os dentes de seção transversal triangular caracterizados pela presença de uma ou duas flanges linguais reportados para os gêneros *Isalorhynchus* e *Oryctorhynchus* (Whatley, 2005; Sues *et al.*, 2020). Em relação ao tamanho das coroas dentárias maxilares, mais recentemente (Schultz *et al.*, 2016; Langer *et al.*, 2017), reconheceu-se o valor informativo da análise da disparidade de tamanho entre as fileiras de dentes e a relação entre a quantidade de dentes oclusais e o tamanho relativo das coroas dentárias (caracteres 122 e 110 da matriz de Langer *et al.*, 2017, respectivamente). A respeito de ornamentações e atributos da dentição, a única menção na literatura são os flutes, ranhuras longitudinais formadas pelo dobramento da dentina e do esmalte, reportadas em dentes maxilares da espécie indiana *H. huxleyi* (Chatterjee, 1974).

A análise inicial de dois espécimes atribuídos a Hyperodapedontinae indet., um maxilar de um indivíduo sub-adulto (UFRGS-PV-1384-T) e um dentário de um adulto (UNIPAMPA 755), coletados em duas localidades distintas na região central do estado do Rio Grande do Sul (Brasil), revelou uma variedade morfológica até então conhecida para a dentição da subfamília Hyperodapedontinae, o que foi preliminarmente reportado por Scartezini & Soares (2020). A identificação de dentes comprimidos lábio-lingualmente, com seção transversal lenticular, evidencia a presença de uma forma distinta das tradicionalmente descritas como cônicas e piramidais, e o registro de serrilhas nessa dentição, assim como nos dentes bucais do dentário, contribui com novas informações ao conhecimento sobre os atributos de ornamentação da dentição deste clado.

Esse novo aporte de informações sinaliza uma ampliação da diversidade morfológica na dentição de Rhynchosauria ainda não devidamente investigada, com implicações taxonômicas, ontogenéticas e paleoecológicas. Neste sentido, os Hyperodapedontinae do Triássico Superior do Rio Grande do Sul se configuram como um potencial campo de pesquisa para melhor elucidar tais questões.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo Geral:

Identificar e descrever os padrões morfológicos da dentição maxilar e dentária de Hyperodapedontinae, a fim de determinar os fatores condicionantes dessa variedade morfológica e suas implicações taxonômicas, ontogenéticas e paleoecológicas.

2.2 Objetivos Específicos:

- Descrever os diferentes morfotipos de dentes, suas ornamentações e atributos, e disparidade de tamanho das coroas entre fileiras observados na dentição de espécimes de Hyperodapedontinae.
- Diagnosticar os padrões de distribuição das características morfológicas de coroas dentárias entre os táxons, áreas geográficas, e estágios ontogenéticos.
- Investigar os fatores condicionantes para a presença de ornamentações (flutes e serrilhas) e dentes maxilares com distintas seções transversais em espécimes brasileiros de Hyperodapedontinae.
- Entender as implicações da variação morfológica da dentição de Hyperodapedontinae em termos taxonômicos/filogenéticos, ontogenéticos e paleoecológicos.

3. REFERENCIAL TEÓRICO

3.1 Rhynchosauria

Rincossauros (Diapsida, Archosauromorpha) são quadrúpedes terrestres, herbívoros, de porte pequeno a médio, variando entre menos de 0,5 m (*Mesosuchus*) e 2 m (*Hyperodapedon*) de comprimento, que existiram exclusivamente durante período Triássico (Benton, 1983a; Dilkes, 1998; Montefeltro, 2008; Ezcurra *et al.*, 2016) (Fig. 1). O nome do grupo, do grego *rhynchous* = bico + *saurus* = lagarto, vem do característico “bico” que esses animais possuíam, formado pelos seus pré-maxilares projetados ventralmente (Fig. 1b). Essa feição encontra-se ausente apenas em *Mesosuchus*, segundo táxon divergente do grupo e único a apresentar dentes no pré-maxilar, e, possivelmente, em *Howesia*, táxon-irmão de *Mesosuchus*, que não possui registro das pré-maxilas (Dilkes, 1995, 1998; Barros, 2009; Ezcurra *et al.*, 2016).

Os fósseis mais antigos de Rhynchosauria encontram-se em estratos do Triássico inferior da África do Sul, e as ocorrências mais jovens são encontradas em rochas do Triássico Superior da América do Sul, com idade carniana (Tuvaliano), apontando para uma provável extinção durante o início do Noriano (Triássico tardio) (Carroll, 1976; Martínez *et al.*, 2011; Ezcurra *et al.*, 2016; Langer *et al.*, 2018). Entre sua primeira e última ocorrência, o grupo se tornou globalmente distribuído, apresentando registros fósseis em todos os continentes, com exceção da Antártica e Austrália (Chatterjee, 1974) (Fig. 2). Além disso, abundantes materiais de rincossauros evidenciam que eles eram os principais elementos das paleofaunas que compunham durante o Triássico médio e início do Triássico tardio (e.g., América do Sul, Escócia e Índia) (Chatterjee, 1974; Benton, 1983a; Langer & Schultz, 2000; Montefeltro, 2008).

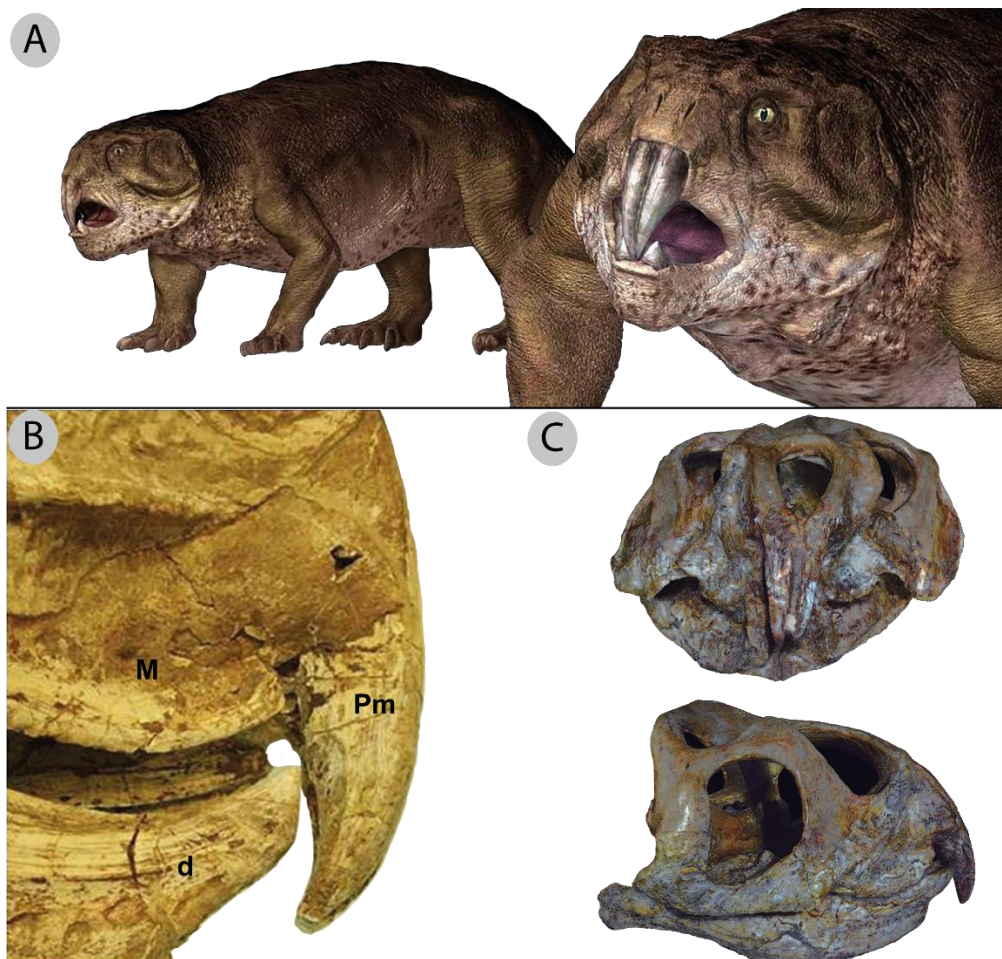


Figura 1 Rincossauros Hyperodapedontinae. A) Reconstituição de *Hyperodapedon* sp. de Adolfo Bittencourt; B) Detalhe da região anterior do aparato mastigatório. Foto do acervo de Cesar L. Schultz; C) Crânio de *H. sanjuanensis* MACN-Pv 18185 em vista frontal e lateral, retirado de Gentil & Ezcurra (2017). Abreviaturas: d, dentário; M, maxilar; Pm, pré-maxila. Escala (C) = 50 mm.

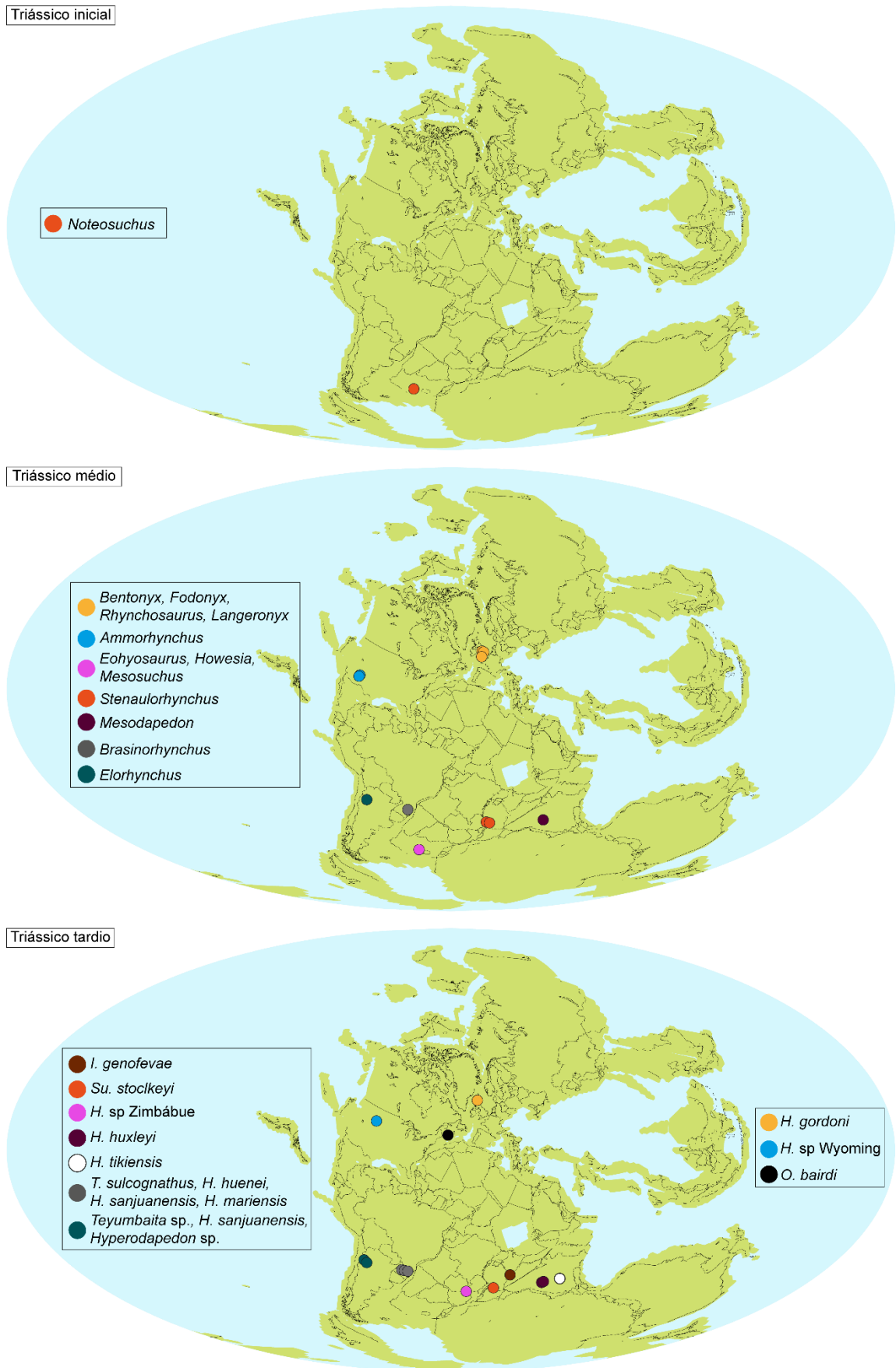


Figura 2. Distribuição paleogeográfica de Rhynchosauria durante o Triássico. Mapa gerado através da ferramenta “Mapgenerator” do Fossil Works, que utiliza os mapas de Scotese (2001). Dados de ocorrência retirados do Paleobiology Database e Ezcurra et al. (2016).

3.1.1 Sistemática

Dentre os arcossaumorfos, Rhynchosauria Osborn, 1903, posiciona-se proximamente a Allokotosauria, que por sua vez, sucedem-se às primeiras ramificações de Archosauromorpha (*i.e.*, *Protorosaurus* e Tanystropheidae) (Fig. 3). A proximidade filogenética de Rhynchosauria com os Archosauriformes varia de acordo com as diferentes posições propostas para os alokotossauros (Fig. 3), não se chegando correntemente um consenso sobre qual destes dois grupos (*i.e.*, Rhynchosauria ou Allokotosauria) apresenta a relação mais próxima aos Procerlatidae, que representa o táxon-irmão dos arcossauriformes (Benton, 1983a; Ezcurra *et al.*, 2020).

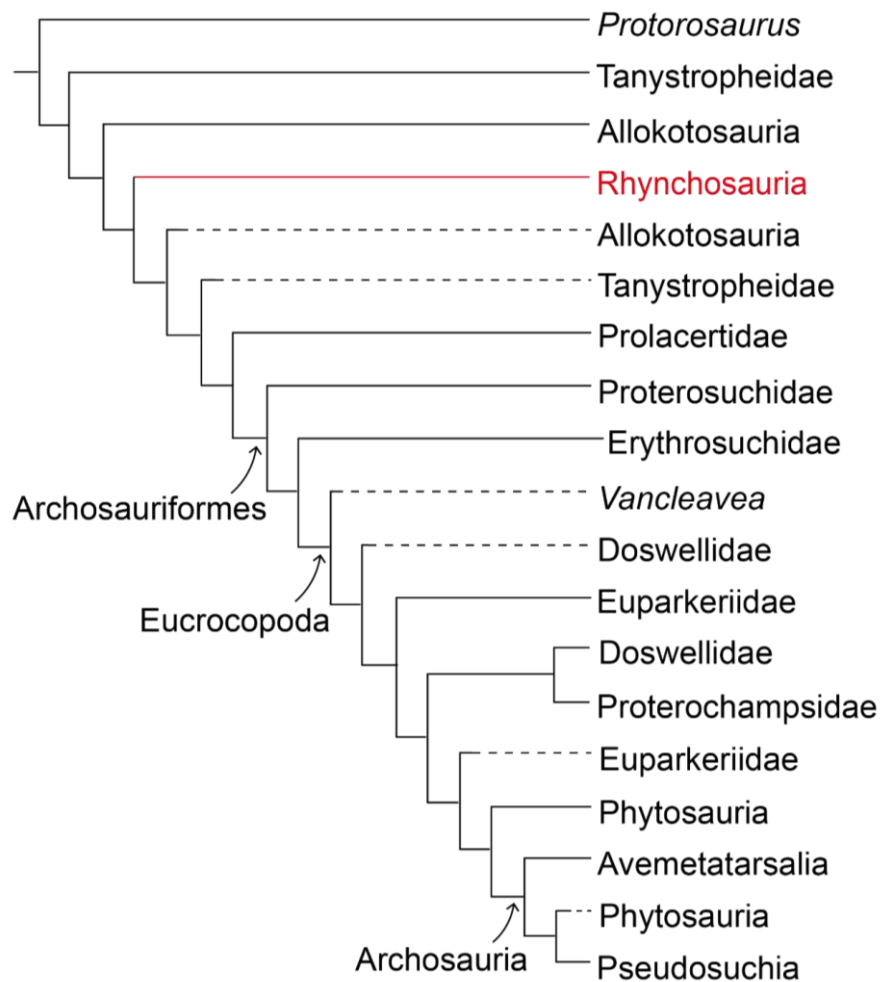


Figura 3. Filogenia simplificada mostrando as interrelações dos principais grupos de arcossaumorfos não-Archosauria, com destaque para Rhynchosauria (em vermelho). As linhas pontilhadas indicam posições alternativas para alguns táxons (linhas pontilhadas). Modificado de Ezcurra *et al.* 2020.

Os rincossauros são diagnosticados pelas seguintes sinapomorfias: uma abertura externa das narinas única e mediana, contanto entre o pré-frontal e o pré-maxilar, sulco na superfície dorsal do frontal, superfície dorsal do pós-frontal marcadamente côncava, oclusão plana entre os dentes como condição basal, mais de duas fileiras de dentes no dentário, tubérculo púbico na superfície lateral do eixo púbico, comprimento do metatarsal I menor que 45% do comprimento do metatarsal III (Langer *et al.*, 2017).

Rhynchosauria *sensu* Langer & Schultz (2000) e trabalhos subsequentes (*e.g.*, Butler *et al.*, 2015; Ezcurra *et al.*, 2016; Schultz *et al.*, 2016; Langer *et al.*, 2017; Sues *et al.*, 2020), é composto pelo clado Rhynchosauridae e os primeiros táxons divergentes de Rhynchosauria (Fig. 4): *Noteosuchus colletti*, *Mesosuchus browni*, *Howesia browni* e *Eohyosaurus wolvaaruti* (Ezcurra *et al.*, 2016). Rhynchosauridae, por sua vez, inclui *Rhynchosaurus articeps* e Hyperodapedontidae, clado que agrupa *Bentonyx sidensis*, *Langeronyx brodiei*, *Fodonyx spenceri* e os clados Stenaulorhynchinae (*Brasinorhynchus mariantensis*, *Elorhynchus carrolli*, *Stenaulorhynchus stockleyi*, *Mesodapedon kuttayi* e *Ammorhynchus navajoï*) e Hyperodapedontinae (*Isalorhynchus genovefae*, *Oryctorhynchus bairdi*, *Hyperodapedon* spp., *Teyumbaita sulcognathus* e *Supradapedon stockleyi*) (Butler *et al.*, 2015; Ezcurra *et al.*, 2016; Schultz *et al.*, 2016; Langer *et al.*, 2017; Sues *et al.*, 2020; Ezcurra *et al.*, 2020).

Noteosuchus representa o registro mais antigo de Rhynchosauria, e a única ocorrência do grupo no Triássico Inferior (Induano) (Fig. 2), sendo seguido no início do Triássico Médio (Anisiano inicial) pelos registros de *Mesosuchus*, *Howesia* e *Eohyosaurus*, reconhecidos como táxons-irmãos sucessivos de Rhynchosauridae (Fig. 4). Ainda no Anisiano inicial, *Rhynchosaurus* e *Ammorhynchus* representam os primeiros registros do grupo Rhynchosauridae, que inclui também *Stenaulorhynchus*, *Mesodapedon*, *Bentonyx*, *Langeronyx* e *Fodonyx* do final do Anisiano. Na segunda metade Triássico Médio (Ladiniano), *Brasinorhynchus* e *Elorhynchus* são os únicos rincossauros e últimos representantes de Stenaulorhynchinae, substituído no Triássico Superior pelo abundante e dominante clado Hyperodapedontinae (Carniano-Noriano) (Watson, 1912; Dilkes, 1995; Nesbitt & Whatley, 2004; Butler *et al.*, 2015; Ezcurra *et al.*, 2016) (Fig. 4).

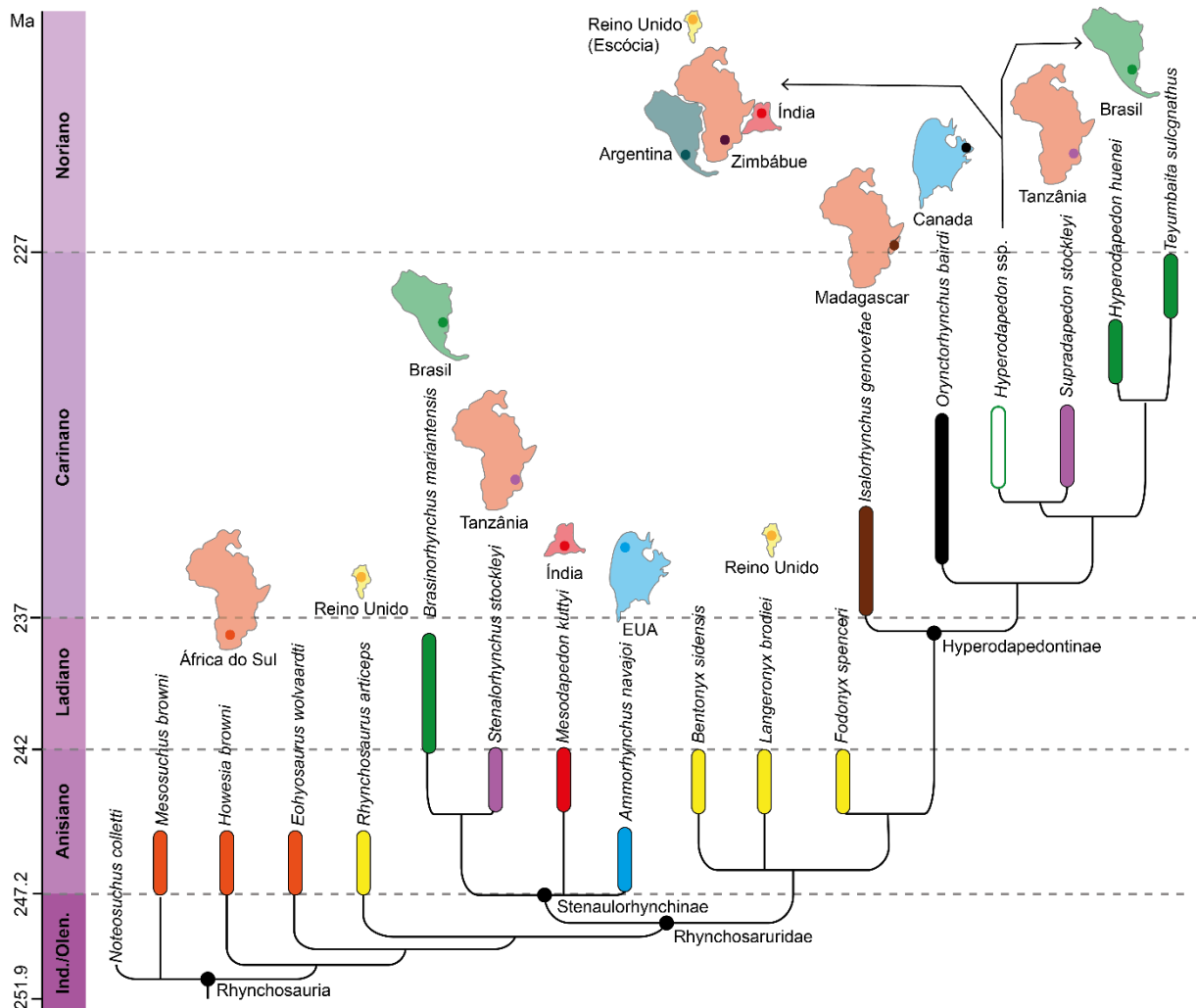


Figura 4. Hipótese filogenética para as relações internas de Rhynchosauria calibrada pelo tempo, modificado de Schultz *et al.* (2016, 2020) e Sues *et al.* (2020). Dados de ocorrências retirados do Paleobiology Database. Abreviaturas: Ind., Induano; Olen., Olenekiano.

3.1.2 Evolução do aparato mastigatório especializado

Durante a história evolutiva dos rincossauros, de aproximadamente 20 milhões de anos, observam-se mudanças morfológicas graduais, como o aumento no tamanho dos indivíduos dos diferentes táxons, o crânio tornando-se mais largo do que longo, e mais dorsoventralmente comprimido, o aumento do jugal e o desenvolvimento de um maior número de cristas para os músculos *anguli oris*, a perda dos dentes do vômer e dos palatinos, a redução no número de fileiras de dentes do dentário, e o desenvolvimento de um sistema de oclusão precisa entre o sulco longitudinal maxilar e a lâmina dorsal do dentário (Fig. 5). Dependendo do táxon, há variação entre as combinações de um sulco *versus* uma lâmina (*Rhynchosaurus*, *Ammorhynchus*, *Langeronyx*, *Hyperodapedon ssp.*, *Supradapedon*, *Isalorhynchus*, *Oryctorhynchus*),

dois sulcos *versus* uma lâmina (*H. huenei*) (Fig. 6), ou dois sulcos *versus* duas lâminas (*Fodonyx*, *Mesodapedon*, *Stenalarhynchus*, *Brasinorhynchus*, *Teyumbaita*) (Fig. 6) (Benton & Kirkpatrick, 1989; Langer & Schultz, 2000; Montefeltro *et al.*, 2010; Langer *et al.*, 2017; Ezcurra *et al.*, 2016; Sues *et al.*, 2020). As primeiras formas de rincossauros do Anisiano inicial (*i.e.*, *Mesosuchus*, *Howesia*), possuíam um crânio subtriangular e maxilares sem sulco longitudinal na sua superfície oclusal (Fig. 5). Ainda neste período emergem os Rhynchosauridae, apresentando uma crista *anguli oris* no jugal, a perda dos dentes no vômer, e o sistema de oclusão precisa entre sulco(s) longitudinal(is) do maxilar e lâmina(s) cortante(s) do dentário, sendo o arranjo de um sulco e uma lâmina apontado como o estado plesiomórfico para o grupo (Nesbitt & Whatley, 2004; Ezcurra *et al.*, 2016). Nos rincossauros do Anisiano final e Ladiniano observam-se crânios triangulares mais longos do que largos (Fig. 5). Já no Triássico tardio os rincossauros Hyperodapedontinae apresentavam crânios triangulares mais largos do que longos, a perda completa de dentes palatinos, o desenvolvimento da crista secundária no jugal para os músculos *anguli oris*, e, além da dentição cônica, dentes piramidais nos maxilares e comprimidos lábio-lingualmente no dentário (Fig. 5). Muitas dessas mudanças graduais observadas no grupo estão relacionadas à estrutura mandibular e sua força de adução, sendo interpretadas por Romer (1976) como uma progressiva especialização à herbívora do aparato mastigatório desses animais.

A morfologia dental desse aparato mastigatório especializado desempenha um papel-chave nos estudos taxonômicos e filogenéticos de Rhynchosauria, sendo amplamente empregada na diagnose de gêneros e espécies. Uma série de caracteres informativos nas análises cladísticas do grupo são baseados na dentição, representando entre 18 e 30% dos caracteres das matrizes correntemente aplicadas (ver mais na seção 3.2.3) (*e.g.*, Hone & Benton 2008; Montefeltro *et al.*, 2010, 2013; Mukherjee & Ray 2015; Butler *et al.*, 2015; Ezcurra *et al.*, 2016; Schultz *et al.*, 2016; Langer *et al.*, 2017) (Langer *et al.*, 2000b; Gentil & Ezcurra, 2018, 2020).

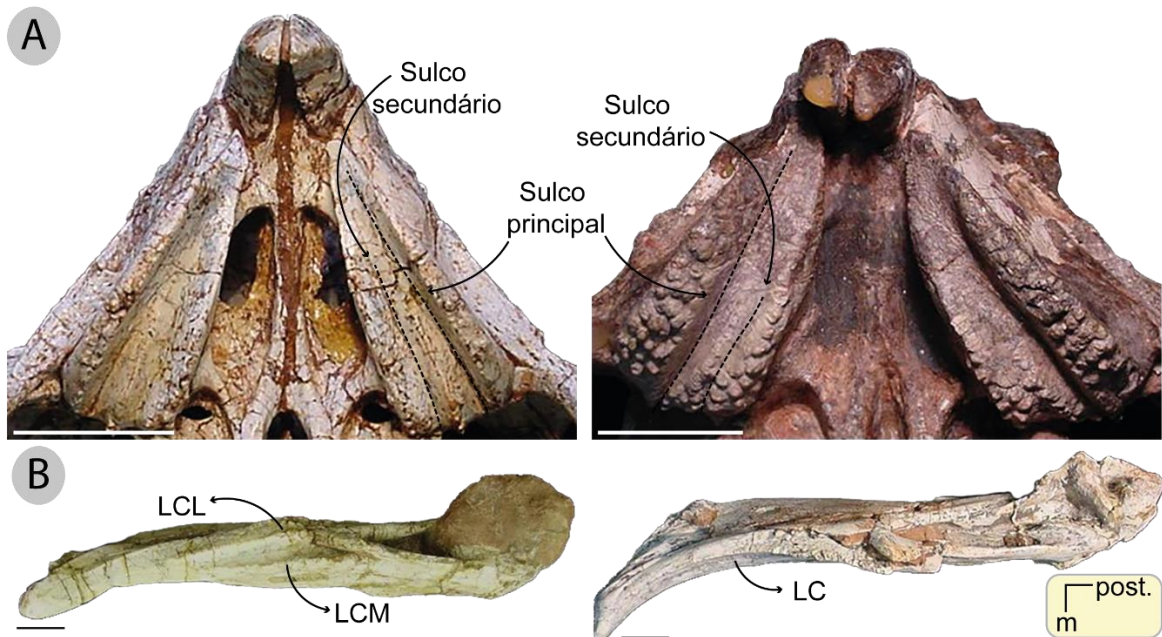


Figura 6. Arranjos dentais de rincossauros Hyperodapedontinae brasileiros. A) Crânios em vista ventral de *T. sulcognathus* UFRGS-PV-0232-T (esquerda) e *H. huenei* UFRGS-PV-0132-T (direita); D) Mandibulares em vista dorsal de *T. sulcognathus* UFRGS-PV-0232-T (esquerda) e *Hyperodapedon* sp. Fotos do acervo de Cesar L. Schultz. Abreviaturas: LC, Lâmina cortante; LCL, Lâmina cortante lateral; LCM, Lâmina cortante medial. Escala (A) = 50 mm, (B) = 30 mm.

3.2 Clado Hyperodapedontinae

Hyperodapedontinae é formado pelos gêneros *Isalorhynchus*, *Teyumbaita*, *Hyperodapedon*, *Supradapedon* e *Oryctorhynchus*, e apresenta as seguintes sinapomorfias segundo Langer *et al.* (2017): órbita com orientação principalmente dorsal [4], ausência de uma órbita com borda elevada ao longo do jugal, pós-orbital, frontal, pré-frontal e lacrimal [5], fenestra temporal inferior fechada ventralmente [7], crista *anguli oris* estendendo-se sobre o processo rostral do jugal, mas não alcançando o maxilar [14], sobreposição lateral da maxila pelo jugal bem desenvolvida [16], processo ventral do esquamosal com largura superior a 50% do seu comprimento dorsoventral [39], processo ventral do esquamosal sobrepondo-se ao processo dorsal do quadrado-jugal [41], profundidade da mandíbula maior que 0,25 do seu comprimento total [55], seção transversal da área maxilar lateral ao sulco principal com forma de almofada [68], dentes cônicos e 'piramidais' no maxilar [74], dentes cônicos e rostro-caudalmente comprimidos no dentário [75], dentes mais caudais do dentário posicionados na metade caudal da mandíbula inferior [77] (Langer *et al.*, 2017

(entre [] o número equivalente ao caráter da matriz do trabalho original; em destaque as sinapomorfias relacionadas à morfologia dental).

3.2.1 Distribuição geográfica e estratigráfica

Além de apresentar uma maior diversidade taxonômica que os demais clados de Rhynchosauria, Hyperodapedontinae também se caracteriza por sua ampla distribuição geográfica, com registros na Laurásia e Gondwana (Figs. 2 e 4).

Os registros laurasianos localizam-se na Europa, com a ocorrência de *Hyperodapedon gordonii* próximo de Elgin na Escócia, em sedimentos da Formação Lossimouth Sandstone, de idade provável atribuída ao início do Noriano (Benton, 1983). Na América do Norte, encontram-se a forma de *Hyperodapedon* sp. de Wyoming (EUA), de idade Otischalkiana (final do Carniano), proveniente da Formação Popo Agie (Lucas *et al.*, 2002), e a espécie *Oryctorhynchus bairdi* da Nova Escócia (Canadá), coletada no Membro Evangeline, Formação Wolfville, em camadas atribuídas ao Carniano (Sues *et al.*, 2020).

No Gondwana encontram-se registros na Índia, representados pelas ocorrências das espécies *Hyperodapedon huxleyi* na formação Maleri, com uma idade entre o Carniano e o Noriano (Chatterjee, 1974); e *Hyperodapedon tikiensis* na Formação Tiki, de idade carniana (Mukherjee e Ray, 2015). No continente africano, encontram-se *Supradapedon stockleyi* no Congo, da Formação Mahago ou Naganga (Langer *et al.*, 2017); *Isalorhynchus genovefae* em Madagascar, proveniente de sedimentos datados como Carniano, da Formação Makaya (Langer *et al.*, 2000a); e a forma de *Hyperodapedon* sp. de Zimbábue, de camadas atribuídas ao Carniano, da Formação Peebly Arkose (Raath *et al.*, 1992). Na América do Sul, a Argentina conta com registros de *Hyperodapedon sanjuanensis*, e espécimes de *Hyperodapedon* sp e *Teyumbaita* sp, todos provenientes da Formação Ischigualasto, em camadas de idade carniana (Martinez *et al.*, 2013; Gentil & Ezcurra, 2017; Desojo *et al.*, 2020).

No Brasil, as rochas triássicas estão localizadas no sul do país, região central do estado do Rio Grande do Sul. Nesta região encontram-se registros de *Hyperodapedon huenei*, *Hyperodapedon sanjuanensis*, *Hyperodapedon mariensis* e *Teyumbaita sulcognathus* em camadas flúvio-lacustres da porção inferior da Sequência Candelária da Supersequência Santa Maria que comportam a Zona de

Associação de *Hyperodapedon*, de idade Carniana (Tuvaliano), obtida por datação absoluta realizada no sítio Cerro da Alemoa (Langer *et al.*, 2018) e por correlação bioestratigráfica com a base da Formação Ischigualasto na Argentina (Schultz *et al.*, 2000; Lucas, 2002; Langer *et al.*, 2007; Schultz *et al.*, 2020) (Fig. 7).

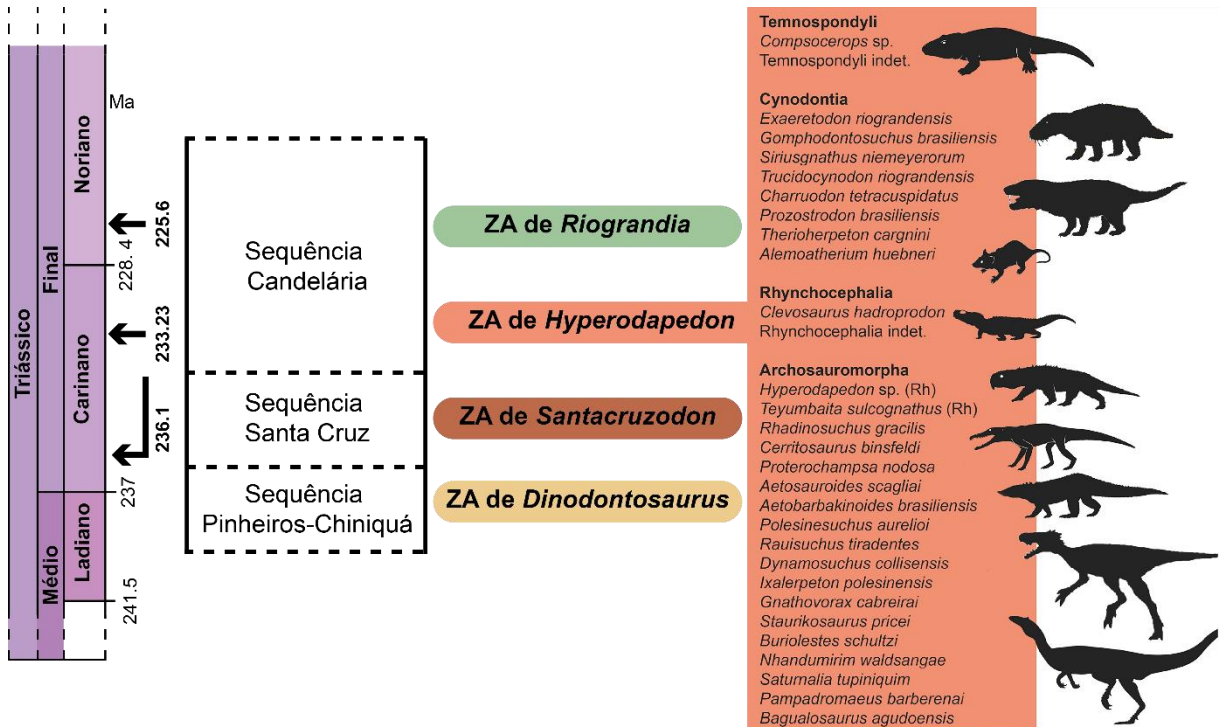


Figura 7. Crono e Bioestratigrafia do Triássico Médio-Superior brasileiro, com destaque para a fauna da ZA de *Hyperodapedon*. Abreviaturas: Ma. Milhões de anos; ZA. Zona de Associação. Os rincossauros hyperodapedontines estão indicados pela abreviatura Rh. Modificado de Schultz *et al.*, (2020).

3.2.2 Morfologia do aparato maxilo-mandibular

Maxilar

Cada maxilar é composto por duas porções: um processo ascendente lateral e uma superfície dentária palatal, comumente referida como placa maxilar dentária (Chatterjee, 1974; Cabreira 2004), e que aqui será denominada placa maxilar. Em vista lateral, o processo ascendente se projeta verticalmente encontrando, na sua margem anterior, a superfície pósterio-ventral do pré-maxilar. A sua margem posterior se apoia no jugal e, acima deste, no lacrimal (Fig. 8a). Em vista oclusal, a placa maxilar apresenta uma forma triangular, alargada na região posterior onde se localiza a lâmina dental responsável pela adição de dentes e novas fileiras ao longo da vida do indivíduo (Chatterjee, 1974; Benton, 1984; Cabreira, 2004).

A superfície oclusal da placa maxilar é atravessada longitudinalmente por um ou dois sulcos, variando de acordo com o táxon, onde se encaixam as lâminas do dentário no momento da oclusão, as quais também variam de uma a duas (Figs. 6, 8b, c). Os sulcos longitudinais maxilares correspondem a um caráter inerente ao indivíduo (Sill, 1980). Assim, a ausência de sinais de desgaste na porção posterior do sulco e a ausência de qualquer sinal de dentes centrais ao longo dele evidenciam que, apesar da sua profundidade e largura serem intensificadas pelo desgaste mastigatório, a sua presença não é causada por tal (Sill, 1980; Chatterjee, 1974). Em táxons com dois sulcos longitudinais, considera-se o sulco lateral como homólogo ao sulco único dos demais táxons, sendo este denominado como 'sulco principal', enquanto o sulco medial é referido como sulco secundário (Figs. 6, 8b) (Langer & Schultz, 2000). O sulco maxilar principal divide a superfície oclusal das placas maxilares em duas áreas portadoras de dentes, a área lateral e a área medial, e nos espécimes portadores de dois sulcos a área medial comporta a área central, localizada entre os dois sulcos (Fig. 8b) (Montefeltro *et al.*, 2010; Mukherjee & Ray, 2015).

H. tikiensis possui a distinta condição de apresentar variação no número de sulcos longitudinais entre seus espécimes, sendo caracterizada por dois morfotipos de placas maxilares, onde o morfotipo 1 possui um único sulco longitudinal, e o morfotipo 2 apresenta dois sulcos longitudinais. Mukherjee & Ray (2015) sugerem que o sulco medial observado no morfotipo 2 (espécimes IITKGPR41 e 42) seria resultado de variação ontogenética. O tamanho superior desses espécimes em comparação aos espécimes do morfotipo 1 e a ausência de dentes na porção anterior da placa maxilar, ambos indicativos de uma idade relativa mais avançada, são apontados como evidências dessa hipótese (Mukherjee & Ray, 2015).

Para facilitar a descrição das placas maxilares de rincossauros dotadas de sulcos longitudinais, Chatterjee (1974) propôs a nomeação das fileiras laterais ao sulco principal sucessivamente como L1, L2, L3, Ln..., sendo L1 a fileira mais próxima ao sulco; e nomeou M1, M2, M3, Mn..., as fileiras localizadas na área medial ao sulco principal (Fig. 8d). Dessa forma, em indivíduos com dois sulcos, a M1 se localiza na área central e a contagem continua a partir desta em direção à margem medial do maxilar, sucessivamente (Chatterjee 1974; Montefeltro *et al.*, 2010). Essa terminologia foi adota nos estudos subsequentes do clado e é empregada no presente trabalho.

As fileiras de dentes oclusais da placa maxilar inicialmente se dispõem em um padrão longitudinal sendo este lentamente alterado para um padrão longitudinal-diagonal (Fig. 8d), ao passo que o osso maxilar cresce em comprimento e espessura, através da adição de sucessivas camadas ósseas na sua região posterior. Esse modelo de crescimento gradualmente cria uma maior área óssea na margem posterior da placa maxilar, região anteriormente justaposta à lâmina dentária embrionária, disponibilizando assim mais espaço para o desenvolvimento dos germes dentários, o que resulta na produção de novas fileiras de dentes (Chatterjee, 1974; Cabreira, 2004). Estas se dispõem em um padrão diagonal conformando-se à extremidade posterior do maxilar que apresenta uma forma de V, cujo ápice posiciona-se perto do sulco longitudinal maxilar (Fig. 8d). Os dentes de cada fileira são adicionados a partir do ápice do V e em direção às margens laterais e mediais do maxilar (Chatterjee, 1974; Benton, 1984; Cabreira, 2004).

Apenas alguns rincossauros Hyperodapedontinae apresentam dentes maxilares linguais (e.g., *T. sulcognathus*, *H. huenei*, e *Su. stockleyi*) (Fig. 6, 8b), e, quando presentes, sua posição na placa maxilar (restritos à metade posterior *versus* estendendo-se à metade anterior da placa), seu padrão de disposição (dispersos *versus* organizados em fileiras) e a direção em relação à parede medial do maxilar (ventralmente direcionados *versus* perpendiculares) variam de acordo com o táxon (Chatterjee, 1974; Langer & Schultz, 2000; Montefeltro *et al.*, 2010).

Dentário

O dentário domina a metade anterior da mandíbula e estende-se um pouco até a metade posterior (Fig. 8a), o que representa uma sinapomorfia de Hyperodapedontinae [caráter 77] (Langer *et al.*, 2017). Ventralmente, o dentário é composto por duas flanges que se estendem, uma para a superfície medial e a outra para a lateral, ambas formando o teto do canal meckeliano e encontrando ventralmente o esplenial. Posteriormente, a superfície póstero-medial do dentário encontra o coronoide. Entre os dois, forma-se um canal longitudinal aberto dorsalmente e essa região aloca a lâmina dental, responsável pela adição posterior de dentes bucais e linguais ao longo do crescimento do dentário. No nível da sínfise mandibular, formada inteiramente pelos espleniais, o par de dentários apresenta uma divergência ântero-dorsal, criando espaço para a oclusão medial com o par de pré-maxilares. Posterior a esse ponto de oclusão com os pré-maxilares, a superfície dorsal

do dentário apresenta de uma a duas lâminas de corte, cada uma portando uma única fileira longitudinal de dentes, que entram em oclusão precisa com o(s) sulco(s) maxilar(es) (Fig. 8c).

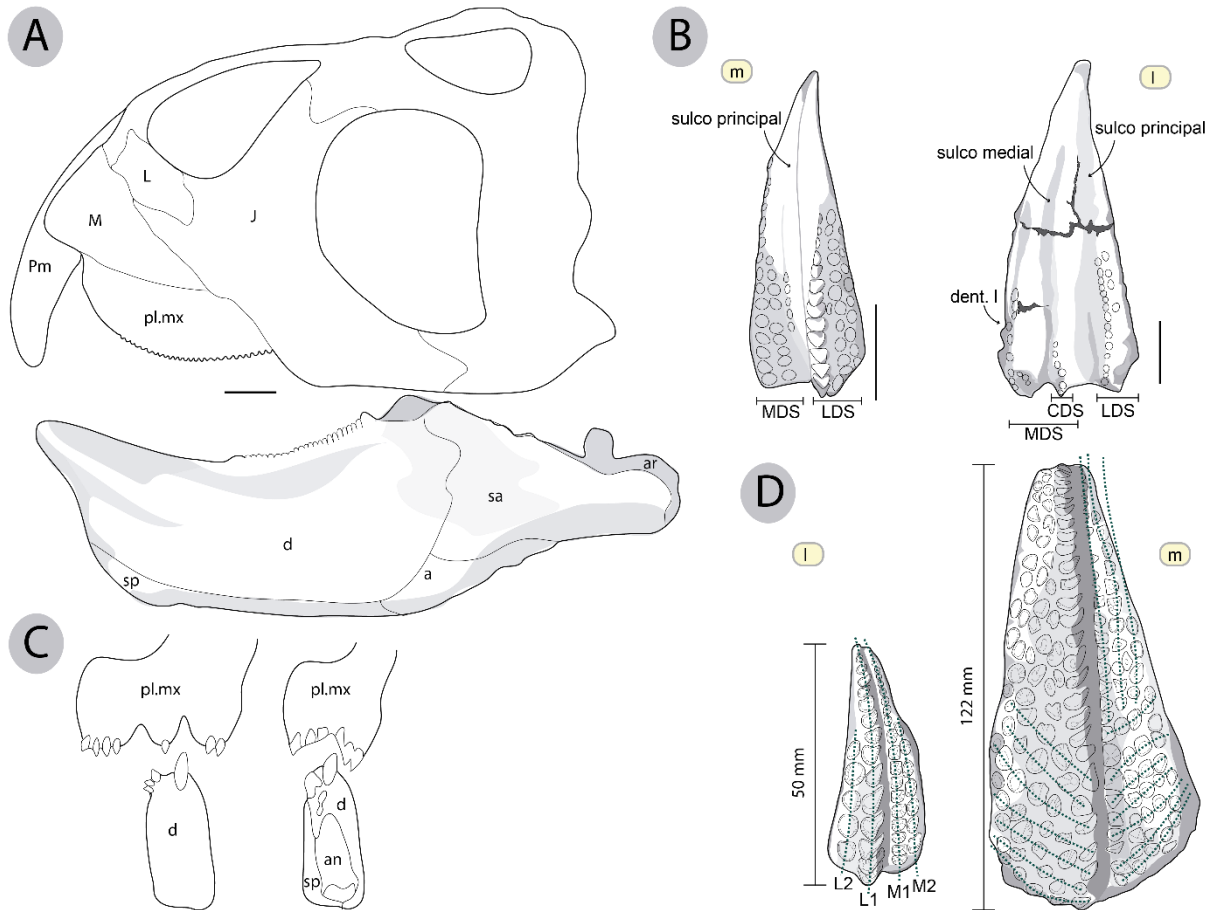


Figura 8. Aparato mastigatório. A) Crânio e mandíbula de *Hyperodapedon* em vista lateral, modificados de Chatterjee (1974) e Gentil & Ezcurra (2017); B) Placas maxilares em vista oclusal de *H. gordonii* (esquerda) e *T. sulcognathus* (direita); C) Corte transversal da placa maxilar entrando em oclusão com o dentário, de espécimes com dois sulcos e duas lâminas (esquerda) e com um sulco e uma lâmina (direita), modificado de Benton (1984); D) Duas placas maxilares de *H. huxleyi*, exemplificando a diferença no padrão de fileiras dentárias entre indivíduos mais jovens (esquerda) e de idade mais avançada (direita), modificado de Chatterjee (1974). Abreviaturas: an, angular; ar, articular; CDS, área portadora de dentes central; d, dentário; dent. l, dente lingual; J, jugal; L, lacrimal; l, lateral; L1-L2, respectivamente a primeira e segunda fileira de dentes laterais ao sulco; LDS, área portadora de dentes lateral ao sulco principal; M, maxilar; m, medial; M1-M2, respectivamente a primeira e segunda fileira de dentes mediais ao sulco longitudinal; MDS, área portadora de dentes medial ao sulco principal; sa, suprangular; sp, esplenial; Pm, pré-maxilar; pl.mx, placa maxilar. Escalas = 20 mm.

Sobre a lâmina dentária dorsal dispõem-se os dentes bucais e na superfície medial do dentário, localizam-se os dentes linguais (Fig. 9). A exceção são os táxons *O. bairdi*, *H. sanjuanensis* e o espécime de *H. sp.* proveniente de Wyoming (EUA), que não apresentam dentes linguais (Langer & Schultz, 2000; Lucas *et al.*, 2002; Langer *et al.*, 2017; Sues *et al.*, 2020). Em espécimes do gênero *Teyumbaita*, caracterizados pela presença de duas lâminas dentárias, os dentes bucais dispõem-se sobre a lâmina cortante lateral, e os dentes localizados na lâmina dentária medial são interpretados como homólogos aos dentes linguais presentes nos demais táxons de Hyperodapedontinae (Montefeltro *et al.*, 2010). *Teyumbaita* apresenta também, medialmente à lâmina cortante medial, dentes denominados como linguais primários (Fig. 9b), que são interpretados como homólogos aos dentes linguais das formas do Triássico Médio que também possuem duas lâminas cortantes no dentário, como *Rhynchosaurus*, *Fodonyx*, *Brasinorhynchus* e *Stenalorhynchus* (Langer & Schultz, 2000; Montefeltro *et al.*, 2010; Schultz *et al.*, 2016). Essa dentição de *Teyumbaita* não é observada nos demais táxons de Hyperodapedontinae, com exceção do espécime BMNH R4780 atribuído a *H. gordonii* (Benton, 1983 – figura 2d; Langer & Schultz, 2000).



Figura 8. Dentários de Hyperodapedontinae em vista medial evidenciando diferentes tipos e arranjos da dentição lingual. A) Dentário esquerdo de *H. huenei* UFRGS-PV-0132-T; B) Dentário direito de *T. sulcognathus* UFRGS-PV-0298-T. Abreviaturas: cor, coronoide; d, dentário; LC, lâmina cortante, LCL, lâmina cortante lateral; LCM, lâmina cortante medial; sp, esplenial. Escalas = 20 mm.

3.2.3 Emprego da morfologia do aparato maxilo-mandibular na taxonomia e filogenia

Como mencionado anteriormente, a morfologia do aparato mastigatório é uma ferramenta importante para a taxonomia e a filogenia de Rhynchosauria no geral. E é no clado Hyperodapedontinae, conhecido por concentrar as mudanças morfológicas mais evidentes na região oral, que essa ferramenta apresenta sua maior relevância. A diversidade de arranjos dentais apresentados pelos táxons que compõem Hyperodapedontinae é o foco, ou desempenha um papel significativo, nos correntes estudos sobre tendências macroevolutivas, taxonomia e relações filogenéticas internas (e.g., Langer *et al.*, 2000b; Montefeltro *et al.*, 2010; Mukherjee & Ray, 2015; Langer *et al.*, 2017) (Langer *et al.*, 2000b; Gentil & Ezcurra, 2020).

Taxonomia

Características da morfologia dental aparecem com frequência compondo a diagnose dos gêneros e espécies de Hyperodapedontinae, ou são consideradas taxonomicamente informativas, por serem exclusivas de cada táxon. O gênero *Isalorhynchus*, por exemplo, é reconhecido por possuir apenas uma fileira de dentes na área lateral ao sulco longitudinal maxilar, com adultos podendo apresentar dentes adicionais laterais a essa fileira; os dentes dessa fileira lateral (L1) possuem distintas flanges ântero-mediais e póstero-mediais, e serem duas vezes maiores que os dentes da área medial; a área medial ao sulco maxilar apresentar menos de três fileiras de dentes; possuir dentes linguais no dentário (Whatley, 2005). *Orhyctorhynchus*, por sua vez, é caracterizado por não apresentar mais que duas fileiras de dentes laterais ou mediais ao sulco longitudinal maxilar; as áreas lateral e medial ao sulco maxilar gradualmente (ao longo da ontogenia) adquirirem uma forma de crista; os dentes da L1 apresentarem distintas flanges ântero-linguais e serem duas vezes maiores que os dentes da M1; o dentário não possuir dentes linguais (Sues *et al.*, 2020). O gênero *Teyumbaita* não apresenta características ligadas à morfologia dental na sua diagnose, com exceção da autapomorfia proposta para a espécie *T. sulcognathus*, de um único dente lingual no maxilar. Todavia, o gênero se diferencia dos outros hyperodapedontines pela combinação das seguintes características: dois sulcos longitudinais maxilares (com o sulco medial atingindo a metade anterior do maxilar), duas lâminas cortantes e dentes linguais primários no dentário (Montefeltro *et al.*,

2010; Desojo *et al.*, 2020). *Supradapedon*, táxon recentemente revisado por Langer e colaboradores (2017), se caracteriza por apresentar uma área maxilar medial ao sulco longitudinal mais estreita que a lateral, ao mesmo tempo que porta mais fileiras de dentes. Para os autores citados é provável que essa feição não corresponda a uma autapomorfia do táxon, sendo possível que seja observado futuramente em outros espécimes ou táxons a serem descritos, mas por ora, é um caráter diagnóstico do holótipo, e único espécime, desse gênero (Langer *et al.*, 2017). Por último, rincossauros do gênero *Hyperodapedon* possuem mais de dois dentes em seções transversais da área maxilar lateral ao sulco principal (sulco lateral), e um dentário com apenas uma lâmina cortante, sem dentes linguais primários (Langer & Schultz, 2000).

Filogenia

Os primeiros estudos filogenéticos referentes a Rhynchosauria foram publicados na década de 1990 (*e.g.*, Benton 1990; Dilkes 1995, 1998; Langer 1996), contudo, publicações sem uma abordagem cladística formal, mas com contribuições significativas à área (Montefeltro, 2008), iniciaram na década de 1980 (*e.g.*, Chatterjee 1980; Benton 1983c, 1984a, 1985, 1988; Evans 1988). Os trabalhos subsequentes (*e.g.*, Nesbitt & Whatley, 2004; Hone & Benton, 2008; Langer *et al.*, 2010; Montefeltro *et al.*, 2010; Mukherjee & Ray, 2014; Butler *et al.*, 2015; Schultz *et al.*, 2016; Langer *et al.*, 2017), através da identificação e descrição de novos táxons pertencentes ao grupo, incrementaram progressivamente a matriz de dados empregada nas análises filogenéticas de Rhynchosauria, com adição de novos caracteres e redescrição de outros. Isso permitiu uma maior compreensão das relações filogenéticas dos clados de Rhynchosauria. Todavia, as relações internas de Hyperodapedontinae continuam em discussão. No trabalho de Sues e colaboradores (2020) encontra-se a proposta mais recente para as relações filogenéticas de Rhynchosauria (Fig. 10a), que difere em alguns pontos da proposta anterior de Langer e colaboradores (2017) (Fig. 10b). Por exemplo, *Fodonyx* ocupa a posição de táxon-irmão de Hyperodapedontinae na proposta de Langer *et al.* (2017), já em Sues *et al.* (2020), após a adição da espécie *O. bairdi*, esta posição passou a ser ocupada por *Langeronyx*, que, assim como maioria dos hyperodapedontines, possui apenas um sulco longitudinal na sua placa maxilar.

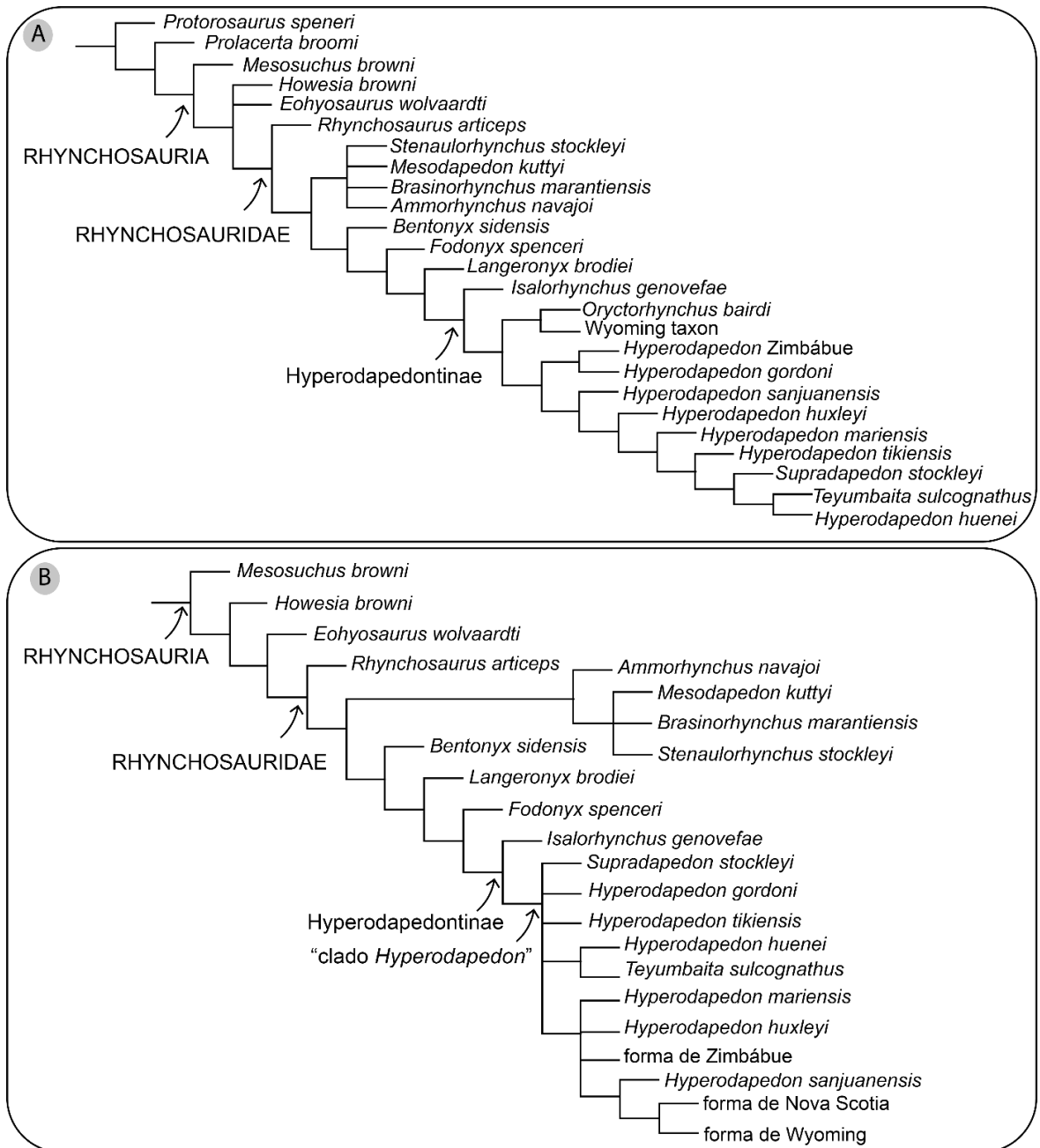


Figura 9. Propostas mais recentes encontradas para as relações filogenéticas de Hyperodapedontinae utilizando a matriz de táxons e caracteres de Langer *et al.* 2017. A) Consenso estrito de seis árvores, adicionando-se *O. bairdi*, modificado de Sues *et al.* 2020; B) Consenso estrito de onze árvores, modificado de Langer *et al.* (2017). Observação: a forma de Nova Scotia (NSM18GF009.015) é hoje considerada um espécime juvenil de *O. bairdi* (Sues *et al.*, 2020).

A respeito dos caracteres referentes à morfologia dental empregados na matriz de dados correntemente aplicada nesses estudos (Langer *et al.*, 2017), Hyperodapedontinae compartilha as seguintes características: sínfise mandibular formada apenas pelo esplenial [53], divergência dos dentários em frente à sínfise [54], comprimento do dentário ocupando mais da metade do comprimento total da mandíbula [56], ausência de dentes nos pré-maxilares, vômer, palatinos e pterigoides [57, 61, 62 e 63, respectivamente], implantação dental anquilotecodonte [58], margem oclusal ventral do maxilar convexa [59], sistema de oclusão precisa entre sulco(s) maxilar(es) e lâmina(s) cortante(s) do dentário [60] e sulco maxilar principal (lateral) se estendendo por toda superfície oclusal do maxilar [108] (Langer *et al.*, 2017). Os demais caracteres dentais são informativos (*i.e.*, variam entre os táxons internos da subfamília) ou sinapomorfias para o clado.

As figuras 11 e 12 trazem a ilustração desses caracteres dentais e seus estados, e os quadros 1 e 2 mostram a codificação apresentada na literatura para as espécies de Hyperodapedontinae (Langer *et al.*, 2017; Gentil & Ezcurra, 2020; Sues *et al.*, 2020), relativa à caracteres dentais do maxilar e dentário. No Apêndice 1 encontra-se a lista destes caracteres devidamente referenciados e com a numeração correspondente no trabalho original de Langer *et al.* (2017).

Maxilar geral

1. Proporção da placa maxilar
 (0) Largura na extremidade caudal / comprimento < 0,3
 (1) Largura na extremidade caudal / comprimento > 0,3

2. Sulco maxilar medial
 (0) Ausente
 (1) Presente

3. Extensão do sulco maxilar medial
 (0) Não alcançando a metade rostral
 (1) Alcançando a metade rostral

4. Extensão do sulco maxilar lateral
 (0) Ao longo de toda a superfície oclusal
 (1) Limitado a metade caudal da superfície oclusal

AUSENTE EM HYPERODAPEDONTINAE

Área lateral do maxilar

5. Área maxilar lateral ao sulco principal
 (0) Menor que a área medial
 (1) Maior ou igual a área medial

6. Seção transversal maxilar lateral ao sulco principal
 (0) Em forma de crista
 (1) Em forma de "almofada"

7. Fileiras de dentes laterais ao sulco maxilar principal
 (0) 1 linha clara
 (1) Mais que 1 linha clara

8. Número de fileiras de dentes laterais ao sulco maxilar principal
 (0) Menor que o nº de fileiras mediais
 (1) Maior que o nº de fileiras mediais

Área lateral do maxilar

9. Seção transversal maxilar medial ao sulco principal
 (0) Em forma de crista
 (1) Em forma de "almofada"

10. Nº de fileiras de dentes mediais ao sulco maxilar principal
 (0) 1 fileira
 (1) 2 fileiras
 (2) 3 ou mais

AUSENTE EM HYPERODAPEDONTINAE

11. Fileiras de dentes oclusais na metade rostral do maxilar
 (0) 4 fileiras ou mais
 (1) Menos que 4 fileiras

12. Fileira mais medial de dentes oclusais na região caudal do maxilar
 (0) Estritamente oclusal
 (1) Deslocada medialmente e coroas com direção não estritamente oclusal

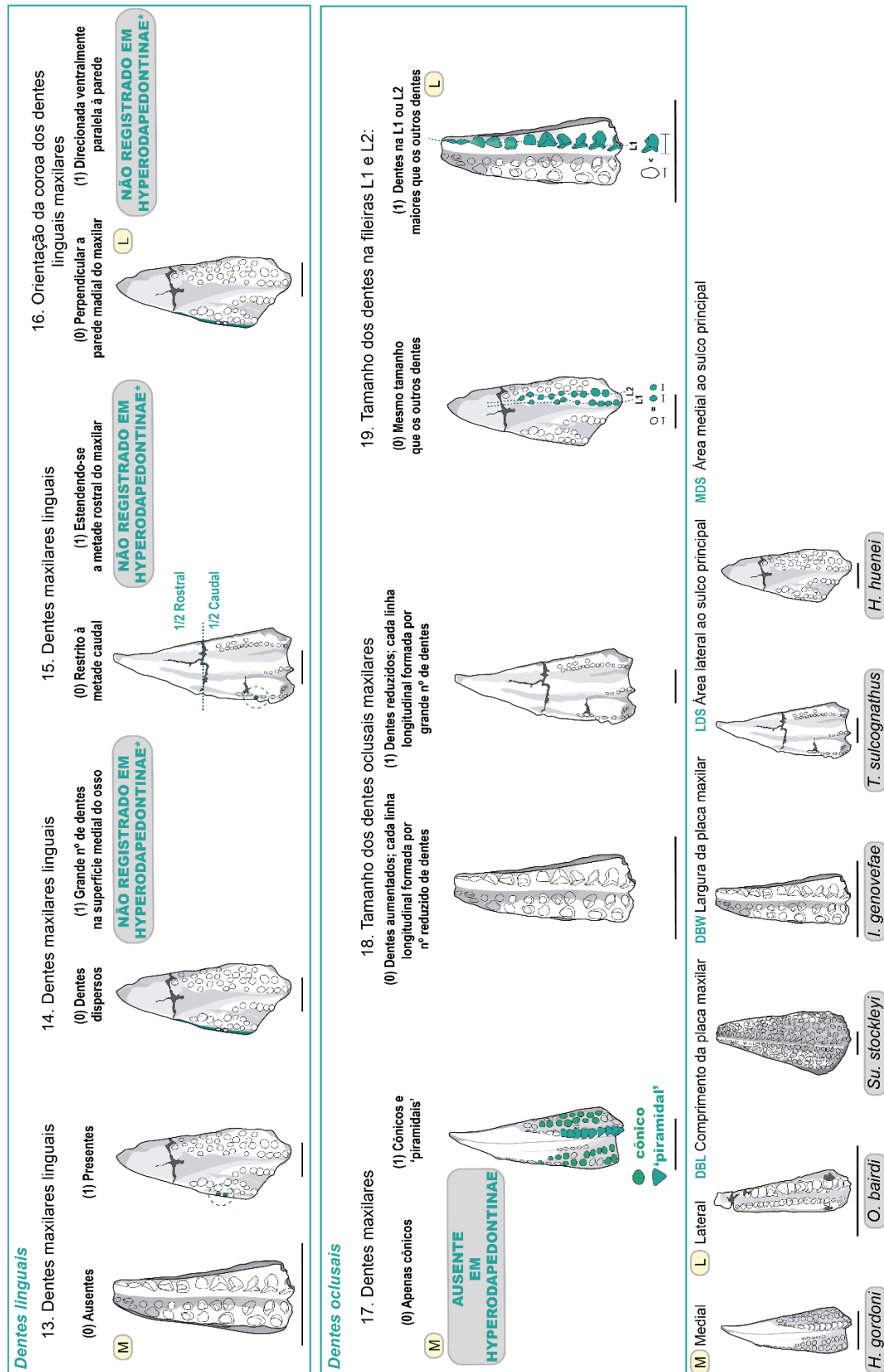


Figura 10. Ilustração dos caracteres filogenéticos relacionados à morfologia dental do maxilar. Caracteres e codificação dos táxons ilustrados baseado em Langer *et al.* (2017) e Sues *et al.* (2020). Placas maxiliares redesenhadas de: Chatterjee (1974), Benton (1983), Montefeltro *et al.* (2010), Langer & Schultz (2000), Langer *et al.* (2000a), Mukherjee & Ray (2015), Gentil & Ezcurra (2017), Sues *et al.* (2020). *H. huxleyi* e *O. bairdi* estão refletidos. Escalas = 20 mm.

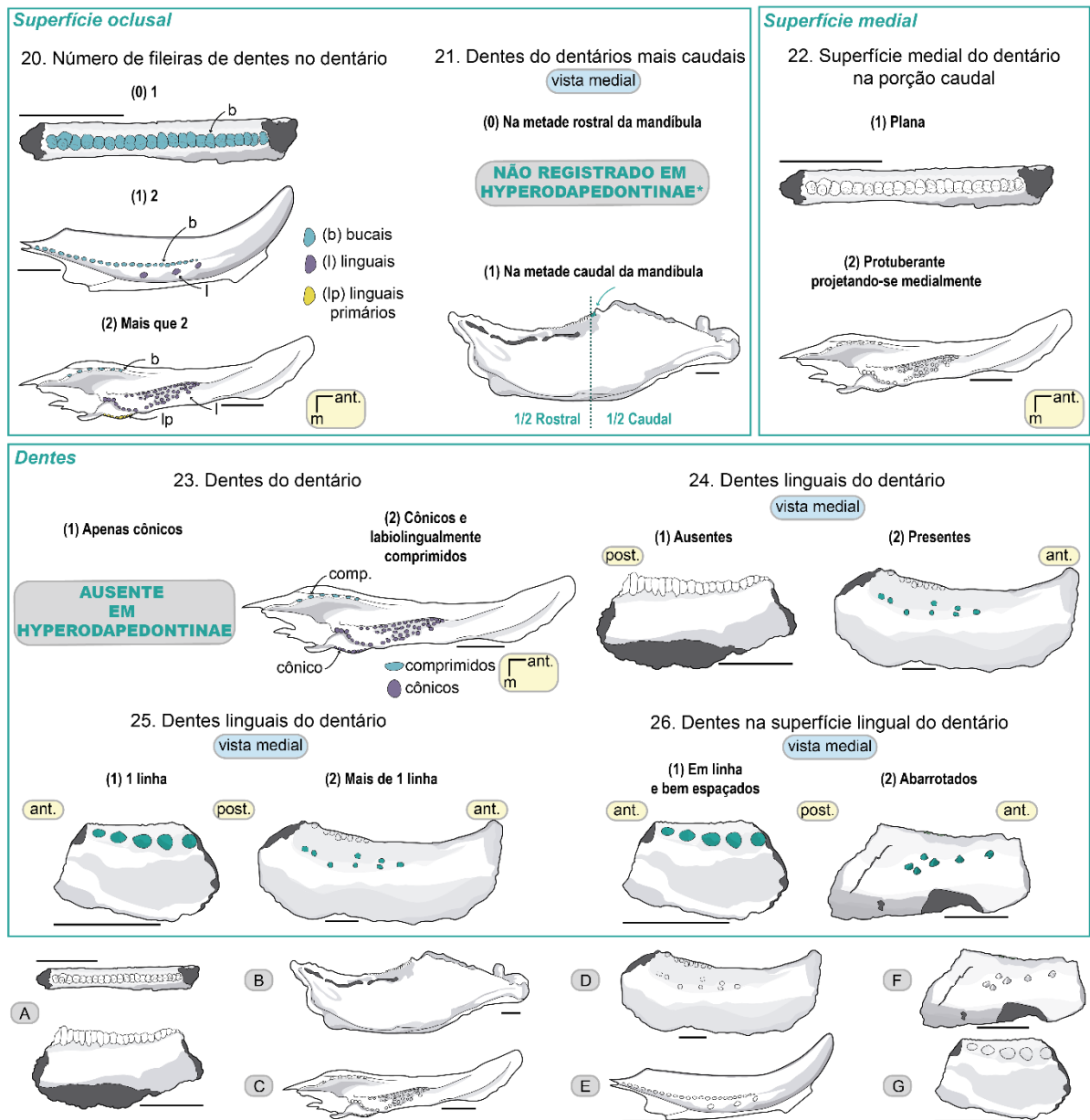


Figura 11. Ilustração dos caracteres filogenéticos relacionados à morfologia dental do dentário. Caracteres e codificação dos táxons ilustrados baseado em Langer *et al.* (2017) e Sues *et al.* (2020). Dentários redesenhados de: A) *O. bairdi*, Sues *et al.* (2020); B) *H. sanjuanensis*, Gentil & Ezcurra, 2018; C) *T. sulcognathus*, Montefeltro *et al.* (2010); D e F) *H. tikiensis*, Mukherjee & Ray (2015); E) *H. gordonii*, Benton (1983); G) *I. genovefae*, Langer *et al.* (2000a). Escalas = 20 mm.

Quadro 1. Matriz de caracteres referentes ao maxilar. Caracteres com mais de um número codificado representam a variação de estados (polimorfismo) que o táxon apresenta. Os números dos estados são os mesmos dos ilustrados na figura 11.

Táxons	Estados de caráter																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
<i>I. genovefae</i>	1	0	-	0	[1,2]	[01]	0	0	1	[1,2]	1	0	0	-	-	-	1	0	1
<i>T. sulcognathus</i>	1	1	1	0	0	0	1	1	1	2	0	1	1	0	0	0	1	1	0
<i>H. huenei</i>	1	1	0	0	0	1	1	1	1	2	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>H. gordonii</i>	1	0	-	0	0	1	1	1	1	[1,2]	0	0	0	-	-	-	1	0	0
<i>H. huxleyi</i>	1	0	-	0	2	1	1	1	0	2	0	1	0	-	-	-	1	0	1
<i>H. tikiensis</i>	1	0	-	0	2	1	1	1	?	2	0	1	0	-	-	-	1	0	0
<i>H. mariensis</i>	1	0	-	0	2	1	1	1	1	2	0	[0,1]	0	-	-	-	1	0	0
<i>H. sanjuanensis</i>	1	0	-	0	2	1	1	1	0	2	0	0	0	-	-	-	1	0	0
<i>Su. stockleyi</i>	1	0	-	0	2	1	1	0	1	2	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>H. sp.-Zimbábue</i>	1	0	-	0	1	1	1	1	1	[1,2]	0	0	0	-	-	-	1	0	0
<i>H. sp.- Wyoming</i>	0	0	-	0	?	0	1	1	?	1	1	?	0	-	-	-	1	0	1
<i>O. bairdi</i>	0	0	-	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	-	?	-	1	0	1

Quadro 2. Matriz de caracteres referentes ao dentário. Caracteres com mais de um número codificado representam a variação de estados (polimorfismo) que o táxon apresenta. Os números dos estados são os mesmos dos ilustrados na figura 12.

Táxons	Estados de caráter							
	20	21	22	23	24	25	26	
<i>I. genovefae</i>	1	1	0	1	1	0	0	
<i>T. sulcognathus</i>	2	1	1	1	1	1	1	
<i>H. huenei</i>	2	1	1	1	1	1	0	
<i>H. gordonii</i>	1	1	0	1	1	0	0	
<i>H. huxleyi</i>	1	1	0	1	1	0	0	
<i>H. tikiensis</i>	2	?	?	1	1	1	0	
<i>H. mariensis</i>	1	1	0	1	1	0	0	
<i>H. sanjuanensis</i>	0	1	0	1	0	-	-	
<i>Su. stockleyi</i>	?	?	?	?	?	?	?	
<i>H. sp.- Zimbábue</i>	[1,2]	?	?	1	1	?	0	
<i>H. sp.- Wyoming</i>	0	?	?	1	0	-	-	
<i>O. bairdi</i>	0	?	0	1	0	-	-	

3.3 Conhecimento sobre a dentição de Hyperodapedontinae

Em termos de características gerais, a dentição superior e inferior dos Hyperodapedontinae apresenta: (1) um sistema de implantação anquilotecodonte, que representa a singular combinação dos sistemas acrodonte e tecodonte, com dentes profundamente enraizados e firmemente fixados por um “osso de ligação” que preenche o espaço entre o dente e o alvéolo ancorando ele a sua “base alveolar”; (2) uma fina camada de esmalte aprismático verdadeiro e uma grossa camada de dentina; (3) ausência de substituição dentária, com a perda dos dentes anteriores por desgaste, e subsequente reabsorção das raízes, sendo suplementada pela erupção de novos dentes posteriores produzidos pela lâmina dental, ativa por praticamente toda a vida do indivíduo (Chatterjee, 1974; Benton, 1984; Cabreira, 2004).

3.3.1 Morfologia da dentição superior

Forma

No maxilar observam-se dentes pontiagudos, alargados na base, de forma cônica e piramidal. A presença de dentes do tipo piramidal representa uma sinapomorfia de Hyperodapedontinae, uma vez que os demais rincossauros apresentam uma dentição exclusivamente cônica (Chatterjee, 1974; Benton, 1983, 1984; Whatley, 2005; Langer *et al.*, 2017). O tipo cônico caracteriza-se por apresentar uma seção transversal circular (Langer & Schultz, 2000), e o piramidal inicialmente foi definido por Benton (1983, 1984) como:

"[...] dentes triangulares em corte transversal, com a face plana mais longa voltada anteriormente, e as faces curtas, levemente curvadas, voltadas medial e lateralmente [...]"

No seu trabalho descritivo dos espécimes de *H. gordonii*, Benton (1983) sugeriu que os dentes maxilares dos indivíduos desta espécie seriam todos originalmente piramidais em forma e, através do desgaste, formariam-se os dentes cônicos e os irregulares (Benton, 1983). Entretanto na publicação do seu trabalho “Dente, forma, crescimento e função em rincossauros triássicos” (Tooth form, growth, and function in Triassic rhynchosaurs) no ano seguinte - único trabalho sobre Rhynchosauria a considerar atentamente os efeitos de processos pós-erupção e anquilose sobre a

forma e o tamanho dos dentes -, ficou claro que *Hyperodapedon* produzia dois tipos/formas de dentes nos seus maxilares: cônicos e piramidais (Benton, 1984).

Em trabalhos subsequentes, a denominação 'piramidal' passou a ser utilizada também para descrever dentes comprimidos mesiodistalmente, com seção transversal aproximadamente elíptica (*T. sulcognathus*, *H. huenei*) (Fig. 13), e dentes de seção transversal triangular, com flanges mesiolinguais (*O. bairdi*, *I. genovefae*) e distolinguais (*I. genovefae*) (Fig. 13), ampliando assim a definição do termo (Langer & Schultz, 2000; Whatley, 2005; Montefeltro *et al.*, 2010; Sues *et al.*, 2020). Neste contexto, os dentes piramidais se dispõem nas fileiras adjacentes aos sulcos longitudinais, formando a fileira L1 (Fig. 12) (e.g., *I. genovefae*, *H. gordonii*, *H. huxleyi*, *H. huenei*, *H. sanjuanensis*, *Su. stockleyi*, *O. bairdi*), M1 (*H. huenei*, *T. sulcognathus*) e/ou M2 (*H. huenei*), variando de acordo com o táxon.

H. tikiensis, por sua vez, apresenta dentes maxilares de base oval com compressão mesiodistal ou labiolingual, sem restrição de distribuição sobre a placa maxilar. Mukherjee & Ray (2015) descreveram a dentição desta espécie como exclusivamente cônica, apesar da compressão mesiodistal observada nas fileiras L1, M1 e M2 de IITKGPR42 (espécime do morfotipo 2), que confere às coroas dentárias uma seção transversal elíptica (Fig. 13). Os autores sugerem que a forma das coroas dentárias observadas em *H. tikiensis* se deve à disponibilidade de espaço ósseo maxilar no momento da erupção.

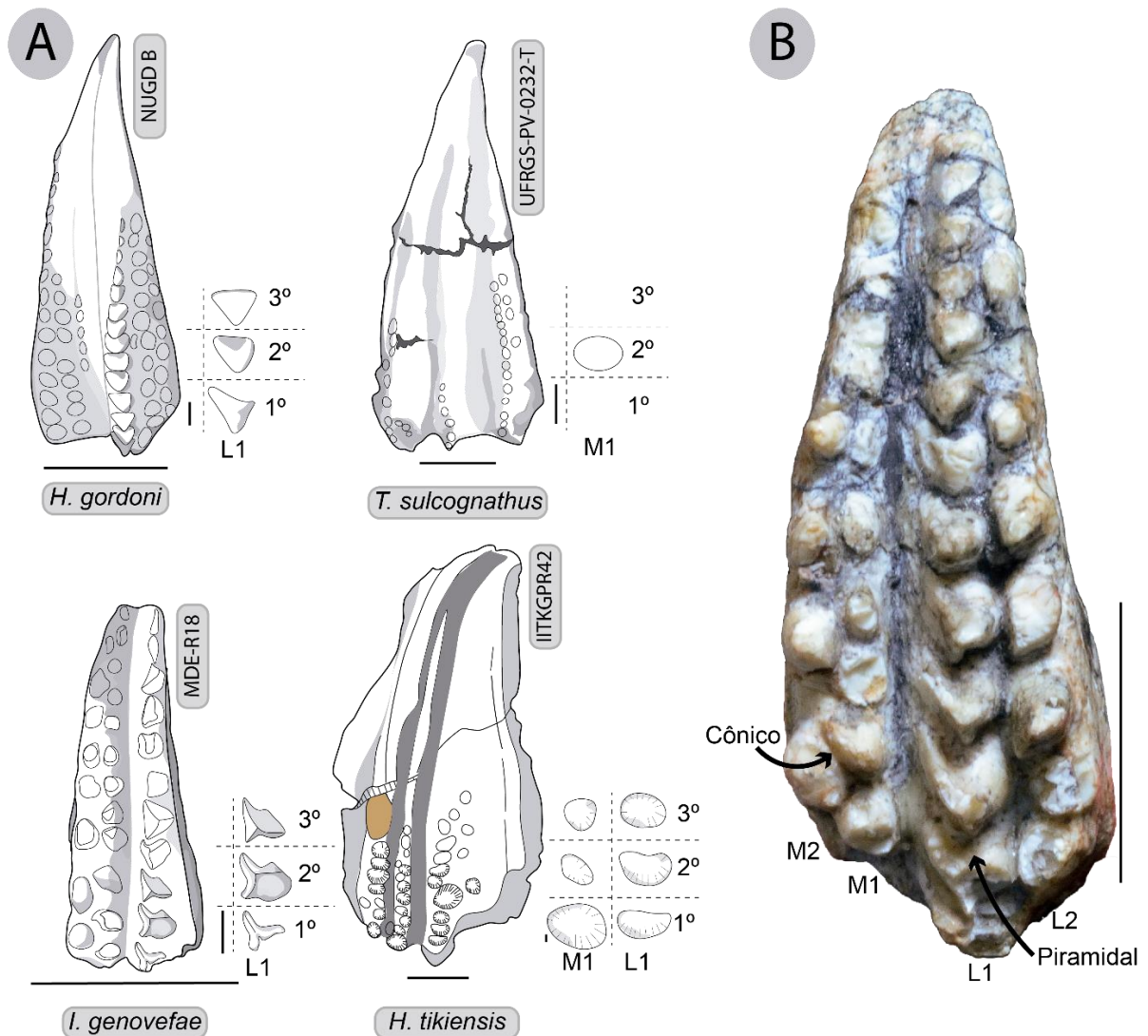


Figura 12. Placas maxilares de Hyperodapedontinae em vista oclusal, com sua dentição em evidência. A) Placas maxilares de *H. gordonii*, *T. sulcognathus* e *I. genovefae* com dentição piramidal ao lado; *H. tikiensis* e suas coroas dentárias interpretadas por Mukherjee & Ray (2015) como cônicas; espécimes redesenhados de Benton (1983), Langer *et al.* (2000a), Montefeltro *et al.* (2010), Mukherjee & Ray (2015). B) *H. sanjuanensis* UFRGS-PV-0407-T mostrando a disposição das coroas piramidas na L1. Abreviaturas: L1, primeira fileira lateral ao sulco principal; M1-M2, primeira e segunda fileira de dentes mediais ao sulco principal. Escalas = 20 mm.

Tamanho

A expansão da área posterior do osso maxilar durante o crescimento do indivíduo possibilita a produção de coroas dentárias progressivamente maiores posteriormente. Somado ao desgaste e ao processo de reabsorção de raízes dentárias na porção mais anterior do maxilar (ver Seção 3.3.3), é possível observar uma gradação clara no tamanho das coroas dentárias ao longo das fileiras, seguindo da região posterior com dentes maiores em direção à região anterior com dentes

progressivamente menores; essa gradação fica mais evidente à medida que o indivíduo cresce.

Trabalhos mais recentes (e.g., Schultz *et al.*, 2016; Langer *et al.*, 2017; Gentil & Ezcurra, 2018) vêm demonstrando o valor informativo da disparidade de tamanho das coroas dentárias entre as fileiras de dentes dos maxilares. A introdução dos caracteres 110 de Schultz *et al.* 2016 [Tamanho dos dentes oclusais superiores: dentes aumentados, com cada linha longitudinal formada por número reduzido de dentes (0); dentes reduzidos, com cada linha longitudinal formada por grande número de dentes (1)] , e 122 de Langer *et al.* 2017 [Tamanho dos dentes nas fileiras L1 e L2: mesmo tamanho que os outros dentes (0); dentes na L1 ou L2 maiores que os outros dentes (1)] demonstrou a relevância desse aspecto morfológico no estudo filogenético do grupo. E a utilização do “diâmetro máximo da coroa dentária da superfície oclusal”, por Gentil & Ezcurra (2018), como um dos parâmetros na descrição do novo morfotipo de maxilar de Hyperodapedontinae da Formação Ischigualasto, Argentina, não só se mostrou significativo para a definição dos morfoespaços dos táxons desse clado, como também foi sugerido pelos autores que seja empregado junto com “largura da área lateral ao sulco principal” e “largura da área medial ao sulco principal”, nas futuras análises filogenéticas do clado.

Ornamentações

Em termos de ornamentações na superfície da coroa dentária, a única citação encontrada na literatura referente ao clado Hyperodapedontinae se deve à descrição de *H. huxleyi* por Chatterjee (1974), onde foi identificada nos dentes maxilares a presença frequente de estrias longitudinais irregulares, ou flutes, formadas pelo desdobramento da camada de esmalte e de dentina (Fig. 14) (Chatterjee, 1974).

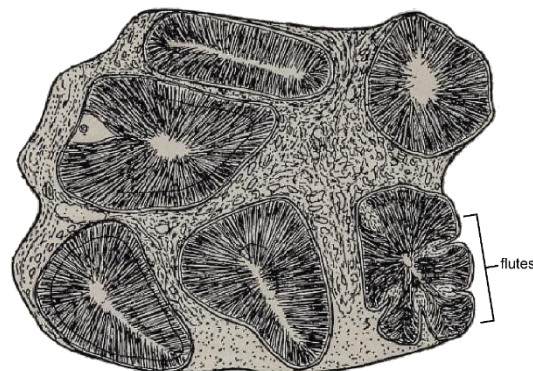


Figura 13. Seção transversal de dentes maxilares evidenciando os flutes. Amplificado x12, modificado de Chatterjee (1974).

Correntemente, os trabalhos descritivos em Hyperodapedontinae têm atentado mais para a morfologia dos dentes maxilares, para além da clássica distinção entre cônicos e piramidais, enriquecendo assim o conhecimento sobre a morfologia dessa dentição e, conseqüentemente, elucidando melhor as relações filogenéticas dentro do grupo (e.g., Langer *et al.* 2017; Gentil & Ezcurra, 2018).

3.3.2 Morfologia da dentição inferior

Dentes bucais

Dispõem-se em arranjo compacto, organizados em uma única fileira longitudinal, com a porção exposta da coroa dentária tendo sua forma ativamente modificada pelo desgaste, com exceção apenas dos dentes da extremidade posterior, posicionados fora da zona de oclusão (Chatterjee, 1974; Benton, 1983, 1984; Gentil & Ezcurra, 2020).

A presença de dentes bucais comprimidos é uma sinapomorfia de Hyperodapedontinae (Langer *et al.*, 2017), todavia existe uma divergência entre a denominação do estado derivado do caráter [45] (“dentes lateralmente comprimidos”) da matriz de Mukherjee & Ray (2015) e a do caráter [75] (“dentes rostrocaudalmente comprimidos”) em Langer *et al.*, (2017), ambas as formas sendo empregadas em trabalhos posteriores (e.g., Gentil & Ezcurra, 2020; Desojo *et al.*, 2020). Divergência essa que também é observada na descrição das espécies.

Coroas dentárias achatadas mediolateralmente com forma similar a um cinzel são descritas para *H. gordonii* e *H. huxleyi* (Fig. 15a) (Chatterjee, 1974; Benton, 1983). Sendo esse estreitamento lábio-lingual das coroas bucais também citado nas descrições de *O. bairdi* e *H. sp.* do Zimbábue (Raath *et al.*, 1992; Sues *et al.*, 2020). Benton (1983, 1984) interpretou o achatamento das coroas observado em *H. gordonii* e *H. huxleyi* como resultado do desgaste dentário, uma vez que em seção transversal os dentes bucais anteriores de *H. gordonii* são cilíndricos. Todavia, Sues *et al.* (2020) observam a ausência de sinais de desgaste nas coroas bucais mais posteriores de *O. bairdi*, indicando que as coroas dentárias bucais fora da zona de oclusão já apresentavam essa compressão. Já para os táxons da América do Sul, *T. sulcognathus*, *H. huenei* e *H. sanjuanensis*, é descrita para os dentes bucais uma compressão anteroposterior (Langer & Schultz, 2000; Montefeltro *et al.*, 2010; Desojo *et al.* 2020).

É possível que esta divergência na direção da compressão das coroas dentárias bucais reflita uma variação entre as espécies ou, então, seja resultado das distintas nomenclaturas adotadas para descrição desse caráter. Em *T. sulcognathus*, por exemplo, quando se identifica as faces da coroa de acordo com sua direção em relação a sínfise mandibular, observa-se uma compressão lábio-lingual das coroas dentárias bucais mais posteriores, ao invés da compressão anteroposterior descrita anteriormente (Fig. 15b, c).

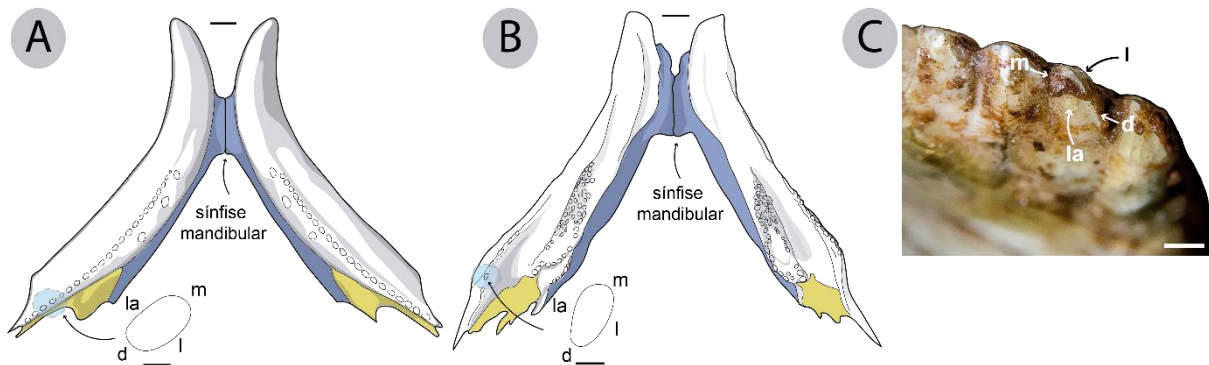


Figura 14. Dentição bucal dos dentários de Hyperodapedontinae. A-B) Mandíbulas em vista dorsal, com uma coroa de dente bucal posterior ampliada, evidenciando suas faces. Em azul o esplenial e em amarelo o coronoide. A) Reconstrução de *H. huxleyi* modificada de Chatterjee (1974). B) *T. sulcognathus* UFRGS-PV-0232-T, redesenhado de Montefeltro *et al.* (2010). C) Quatro dentes bucais mais posteriores de *T. sulcognathus* UFRGS-PV-0232-T, evidenciando as faces da coroa dentária, amplificados 32x. Abreviaturas: d, face distal; l, face lingual; la, face labial; m, face mesial. Escalas (A, B) = 10 mm para as mandíbulas e 1 mm para os dentes, (C) = 1 mm.

Em relação ao tamanho das coroas dentárias bucais, similar ao que ocorre no maxilar, o processo de desgaste e reabsorção das raízes na porção anterior do dentário gera uma gradação de tamanho, com os dentes posteriores menos gastos, sendo maiores e mais conspícuos que os dentes mais anteriores. Em espécimes de idade mais avançada, dentes bucais íntegros e/ou visíveis são observados apenas na extremidade posterior do dentário (Chatterjee, 1974; Benton, 1984; Montefeltro *et al.*, 2010).

Dentes linguais e linguais primários

São dentes cônicos, lembrando a forma de dedais com paredes grossas, com bases largas, circulares ou ovais, similares à dentição observada no maxilar; e são mesiodorsalmente direcionados (Fig. 9) (Chatterjee, 1974; Benton, 1983, 1984; Mukerjee & Ray, 2014). Tendem a ser maiores, menos numerosos e a se dispor mais

espaçadamente que os dentes bucais, com o padrão de distribuição variando entre fileiras diagonais, longitudinais (Fig. 9a) ou em aglomerados (Fig. 9b), dependendo do táxon ou do espécime (*e.g.*, *H. tikiensis*, *T. sulcognathus*) (Benton 1984; Langer & Schultz, 2000; Montefeltro *et al.*, 2010; Mukerjee & Ray, 2015).

Ornamentações

Não existem menções na literatura publicada sobre ornamentações ou atributos nas coroas de dentes dentários de rincossauros hyperodapedontines, tanto bucais como linguais.

3.3.3 Zona de oclusão e desgaste

Zona de oclusão

Rincossauros apresentavam uma mordida de precisão entre a lâmina dorsal dentária e o sulco longitudinal maxilar, sem deslizamento anteroposterior, impossibilitado pela sua articulação quadrado-articular (Benton, 1984). Com a curvatura da superfície ventral da placa maxilar sendo mais acentuada que a curvatura da superfície dorsal do dentário, em indivíduos adultos apenas a porção mediana destes elementos entrava em contato. Essa região denomina-se zona de oclusão, e não inclui nem os dentes mais anteriores, já desgastados no estágio juvenil, nem os dentes posteriores, recém-formados (Chatterjee, 1974; Benton, 1983, 1984).

Durante o desenvolvimento do indivíduo, observa-se uma leve rotação entre o maxilar e o dentário, necessária para manutenção de uma superfície de oclusão adequada, gerada pelo crescimento relativo desses elementos. O alongamento do maxilar, através da adição de sucessivas camadas ósseas posteriores, faz com que a porção anterior do osso se curve cada vez mais para cima, afastando-se do dentário, enquanto o último, conforme a orientação dos canais vasculares do osso em seção transversal, apresenta um crescimento direcionado para trás e dorsalmente (Fig. 16) (Chatterjee, 1974; Benton, 1984). Essa “rotação” entre maxilar e dentário controla dois processos importantes (Benton, 1984):

(a) a expansão posterior progressiva da zona de oclusão (Fig. 16c):

Durante o crescimento do indivíduo, ao passo que a porção anterior do osso maxilar se curvava dorsalmente, afastando-se do dentário, a zona de oclusão se movia progressivamente para a região posterior do aparato

mastigatório. Assim, em indivíduos no estágio juvenil, a zona de oclusão localizava-se em uma posição mais anterior do maxilar e do dentário, enquanto no estágio adulto encontrava-se na porção média do aparato mastigatório.

Visto que a zonas de odontogênese e a zonas formadora de tecido ósseo maxilar, localizadas na porção posterior da placa maxilar, se mantinham ativas durante grande parte da vida desses animais, a zona de oclusão continuava seu deslocamento gradual posterior durante o crescimento mesmo durante o estágio adulto. Assim, progressivamente mais dentes da região posterior das fileiras, “recém” implantados, entravam para zona de oclusão, enquanto os dentes mais anteriores, já desgastados, deixavam de ser utilizados e começavam a ter suas raízes absorvidas.

(b) movimentação aparente dos dentes:

O crescimento e o remodelamento dos ossos maxilar e dentário, junto com o deslocamento posterior progressivo da zona de oclusão, geravam uma espécie de movimento aparente dos dentes, no qual eles entravam posteriormente na zona de oclusão, sem sinais de desgaste, e saíam anteriormente com tamanho reduzido.

Os dentes adicionados posteriormente finalizavam a produção da sua pequena capa de esmalte e eram subsequentemente anquilosados, fora da área de esforço mastigatório. Após o processo de implantação concluir-se, eles gradualmente entravam para zona de oclusão, onde logo perdiam sua capa de esmalte e sofriam desgaste intenso. Simultaneamente, os dentes mais anteriores saíam da zona de oclusão com tamanho reduzido e amplo desgaste em comparação com os dentes posteriores, quando se iniciava o processo gradual de reabsorção de suas raízes.

Desgaste

O desgaste dentário gerado pelo esforço mastigatório nos rincossauros pode ser dividido em três categorias, de acordo com os elementos envolvidos e facetas geradas pelo contato: (1) osso contra osso; (2) osso com dente; e (3) dente com alimento (Chatterjee, 1974; Benton, 1983, 1984). Na porção anterior do aparato mastigatório, o encaixe das duas pré-maxilas entre os dentários resultava em facetas

de desgaste direcionadas dorso-ventralmente na superfície lateral das pré-maxilas e localizadas na superfície medial dos dentários.

Na zona de oclusão, os dentes bucais da lâmina dentária mordiam contra o osso do sulco longitudinal maxilar, e os dentes maxilares adjacentes ao sulco (L1 e M1) deslizavam dorsoventralmente contra a superfície medial e lateral da lâmina dentária. Como resultado desse movimento contínuo, a porção exposta dos dentes bucais acabava sendo achatada dorsalmente e médio-lateralmente devido ao desgaste, gradualmente diminuindo em altura e assumindo uma forma de cinzel. Enquanto isso, o sulco maxilar era alargado e aprofundado na sua metade anterior. Simultaneamente, os dentes maxilares adjacentes ao sulco longitudinal eram gastos lingualmente, resultando na exposição de seções transversais de alguns desses dentes ao friccionarem contra a superfície lateral e medial da lâmina dentária, deixando sinais de desgaste dorsoventral (Chatterjee, 1974).

O intenso desgaste e a movimentação progressiva da zona de oclusão para a região posterior resultavam na “perda” gradual dos dentes bucais e maxilares anteriores. Dessa forma, em indivíduos de idade mais avançada, a função de corte na porção anterior da zona de oclusão, passava a ser exercida pelo osso da lâmina dorsal do dentário, assim como observado em espécimes mais velhos do lagarto Agamidae *Uromastix* (ver seção 3.4) (Cooper & Poole, 1973; Benton, 1984).

Quando presentes, os dentes linguais do dentário mordiam contra o osso maxilar deixando pontuações na superfície oclusal, podendo ocasionalmente entrar em contato direto com os dentes superiores, na área medial ao sulco longitudinal maxilar (Benton, 1984). Sinais de desgaste também são observados no ápice e nas superfícies labial e lingual dos dentes maxilares, inclusive das fileiras que não mordem contra elementos do dentário, sendo resultantes do processo de mastigação de alimentos duros (Chatterjee, 1974). O grau de desgaste dental não apresenta uma relação direta com o tamanho do crânio, parâmetro utilizado para estimar a idade relativa entre espécimes coespecíficos, de maneira que Benton (1984) sugere uma provável correlação do desgaste dentário com a dieta assumida.

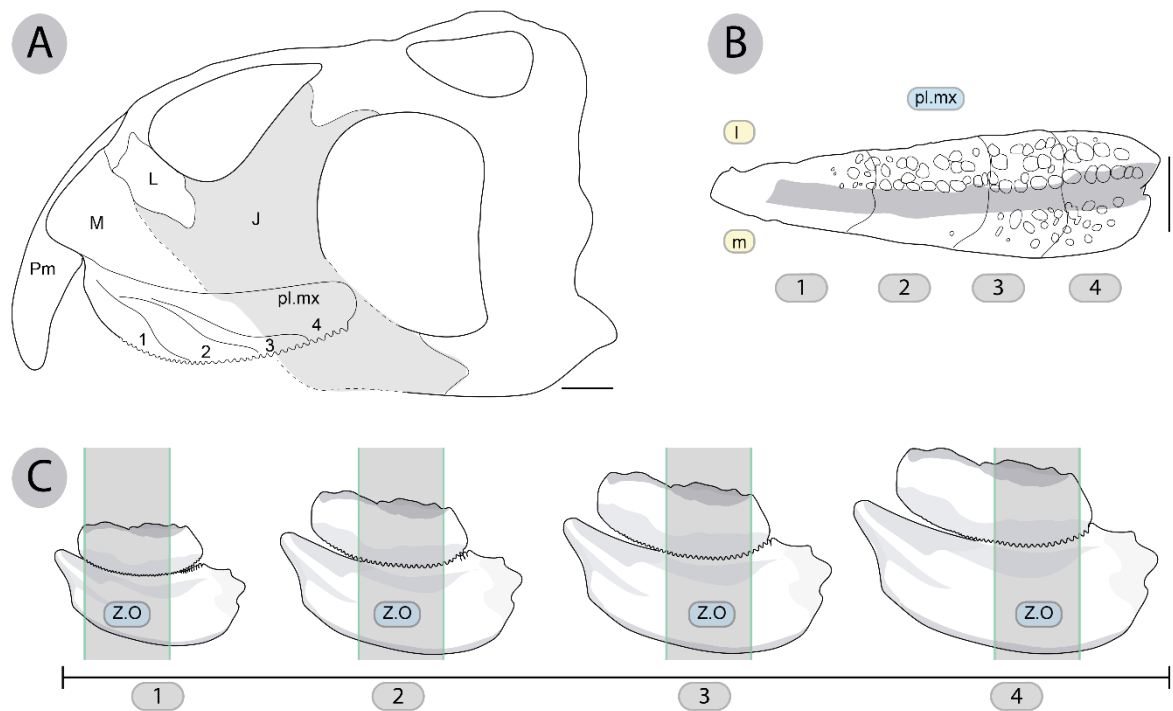


Figura 15. Modelo esquemático do crescimento da placa maxilar e concomitante deslocamento da Zona de oclusão em direção à porção posterior do aparato, exemplificando quatro fases hipotéticas entre o estágio juvenil (1) e o adulto de idade avançada (4). A) Crânio de *H. sanjuanensis* em vista lateral esquerda, evidenciando, através do jugal (em cinza), o modelo de crescimento posterior da placa maxilar proposto por Chatterjee (1974); B) Placa maxilar de *H. sanjuanensis* em vista oclusal; C) Deslocamento posterior da zona de oclusão durante o crescimento do aparato maxilo-mandibular em vista lateral esquerda. Modificados de (A-B) Gentil & Ezcurra (2017) e (A, C) Chatterjee (1974). Abreviaturas: J, jugal; L, lacrimal; I, lateral; M, maxilar; m, medial; Pm, pré-maxilar; pl.max, placa maxilar; Z.O, Zona de oclusão. Escala: 20 mm.

3.4 Dieta em Rhynchosauria

Inicialmente a discussão acerca da dieta dos Rhynchosauria envolvia duas proposições, a de uma alimentação predominantemente herbívora, defendida pela maioria dos autores (e.g., Dilkes, 1995; Sill, 1970; Huene, 1939b; Romer, 1960), e outra, baseada em mexilhões, proposta por Chatterjee (1974). Dos autores que advogavam pela herbivoria, alguns propunham uma dieta mais generalista abrangendo folhas, bulbos, raízes, frutas e sementes de plantas (e.g., Dilkes, 1995; Huene, 1939b), enquanto outros sugeriam uma dieta durófoga baseada em sementes duras, como as das cicadáceas, ginkgos e coníferas do Triássico. Chatterjee (1974), propôs uma alimentação primordialmente baseada em mexilhões para os indivíduos de *H. huxleyi*, a partir das facetas de desgaste encontradas nos dentes maxilares de fileiras não adjacentes ao sulco longitudinal e que, portanto, não faziam contato com a dentição inferior, o que sugere uma dieta de alimentos duros, e da abundância de restos de conchas em rochas da Formação Maleri (Índia) de onde o táxon provém.

Na década seguinte, Benton (1984) publicou um detalhado estudo sobre a dentição de rincossauros, utilizando espécimes de *Stenaulorhynchus stockleyi* (Triássico Médio) e *H. gordonii* (Triássico Superior). Esse trabalho, demonstrou que enquanto animais com uma dieta baseada em conchas apresentam dentes polidos, amplos (rombudos) e achatados em uma superfície de oclusão plana, os rincossauros possuíam dentes com uma fina camada de esmalte, cônicos e afiados em uma superfície de oclusão curva e irregular (sistema sulco e lâmina). Além disso, outras características sugeriam uma dieta herbívora, como um corpo em forma de barril, importante para acomodar um intestino grande, típico de herbívoros, devido à lenta digestão da matéria vegetal. Além disso, a dominância numérica de fósseis de rincossauros nas faunas em que são registrados é compatível com o papel ecológico de herbívoro atribuído a eles. Isso sugere que a proposição de uma dieta baseada em plantas seria a mais fundamentada para esses animais, uma percepção que se tornou consensual nos trabalhos seguintes do clado (e.g., Montefeltro *et al.*, 2010; Mukherjee & Ray, 2015; Gentil & Ezcurra, 2018; Ezcurra *et al.*, 2016, 2020).

Correntemente, o lagarto *Uromastyx* (Fig. 17), gênero basal da família Agamidae, é tido como o análogo funcional atual de Rhynchosauria (Benton, 1983). *Sphenodon* já foi apontado como tal, mas posteriormente concluiu-se que os mecanismos de mastigação desses lepidossauros não eram similares (Benton, 1983).

Lagartos *Uromastyx* vivem nos desertos da Índia, do Oriente Médio e norte da África; são terrestres e exclusivamente diurnos, com porte adulto de 30 a 60 cm de comprimento. Caracterizam-se por uma cauda espinhosa, garras grandes e fortes, utilizadas na construção de tocas profundas, essenciais para sua termorregulação (existem algumas espécies que vivem em rochas e outras que ocasionalmente sobem em árvores), e por uma dentição distinta dos outros lagartos Agamidae, que se modifica morfológicamente durante o desenvolvimento do animal (Cooper & Poole, 1973; Cunningham, 2000; Moazen *et al.*, 2008; Wilms *et al.*, 2009).

No estágio juvenil, a dieta é inclinada ao consumo de insetos, observando-se coroas dentárias uniformes e bem pontiagudas. No estágio adulto, a dieta é predominantemente herbívora e o aparato maxilo-mandibular tem morfologia especializada para coleta e corte de folhas, hastes/pedúnculos e frutos. Ocasionalmente pode ocorrer ingestão de invertebrados e consumo de carniça em condições de escassez dos recursos vegetais (Castilla *et al.*, 2011).

Esse aparato relembra, em termos gerais, a morfologia do aparato maxilo-mandibular especializado dos rincossauros Hyperodapedontinae, caracterizado por: um bico anterior com margem cortante, sobrepondo-se parcialmente à mandíbula inferior, formado pelo crescimento progressivo dos pré-maxilares ventralmente e pelo desgaste gradual dos dentes incisivos (Fig. 17a, b); dentição maxilar e dentária organizada em fileiras longitudinais, que, em oclusão, entram em contato oblíquo, com a superfície lateral dos dentes inferiores (Fig. 17d), deslizando contra a superfície lingual dos dentes superiores, gerando facetas de desgaste em ambas as superfícies; adição de dentes na extremidade posterior das fileiras, cada um maior que o dente anterior a si, resultando em uma clara gradação de tamanho das fileiras, simultaneamente ao desgaste dos dentes anteriores (diferindo do sistema de substituição dentária inferior dos outros lagartos Agamidae); perda dos dentes anteriores em indivíduos de idades avançadas, restando apenas margens cortantes na superfície oclusal do maxilar e do dentário que, similarmente a uma tesoura, executam a função de corte (Cooper & Poole, 1973). Porém, diferente dos rincossauros, os *Uromastyx* não apresentam sinais de reabsorção de raiz na porção anterior dos ossos mandibulares, e a produção de dentes posteriores é numericamente previsível e limitada. Até 6-7 dentes são adicionados em cada fileira, cessando quando o indivíduo atinge seu desenvolvimento somático (comprimento do crânio de ~43 mm) (Cooper & Poole, 1973; Benton, 1984; Cabreira, 2004).

A porção anterior do aparato mandibular de *Uromastyx* é utilizada na coleta e manipulação do alimento retirado da planta, através de uma combinação de movimentos dorsoventral e anteroposterior do maxilar e da mandíbula, possibilitado pelo seu quadrado estreptostílico. Na porção mais posterior da boca, onde a mordida é mais potente, com a fixação do quadrado pelos ligamentos jugo-mandibulares, realiza-se o corte do alimento. Isso se dá através de um fechamento de precisão sem mobilidade anteroposterior (Throckmorton, 1976; Moazen, 2008), similar ao sistema inferido para os Hyperodapedontinae através do estudo das suas articulações mandibulares e facetas de desgaste (Benton, 1983, 1984).

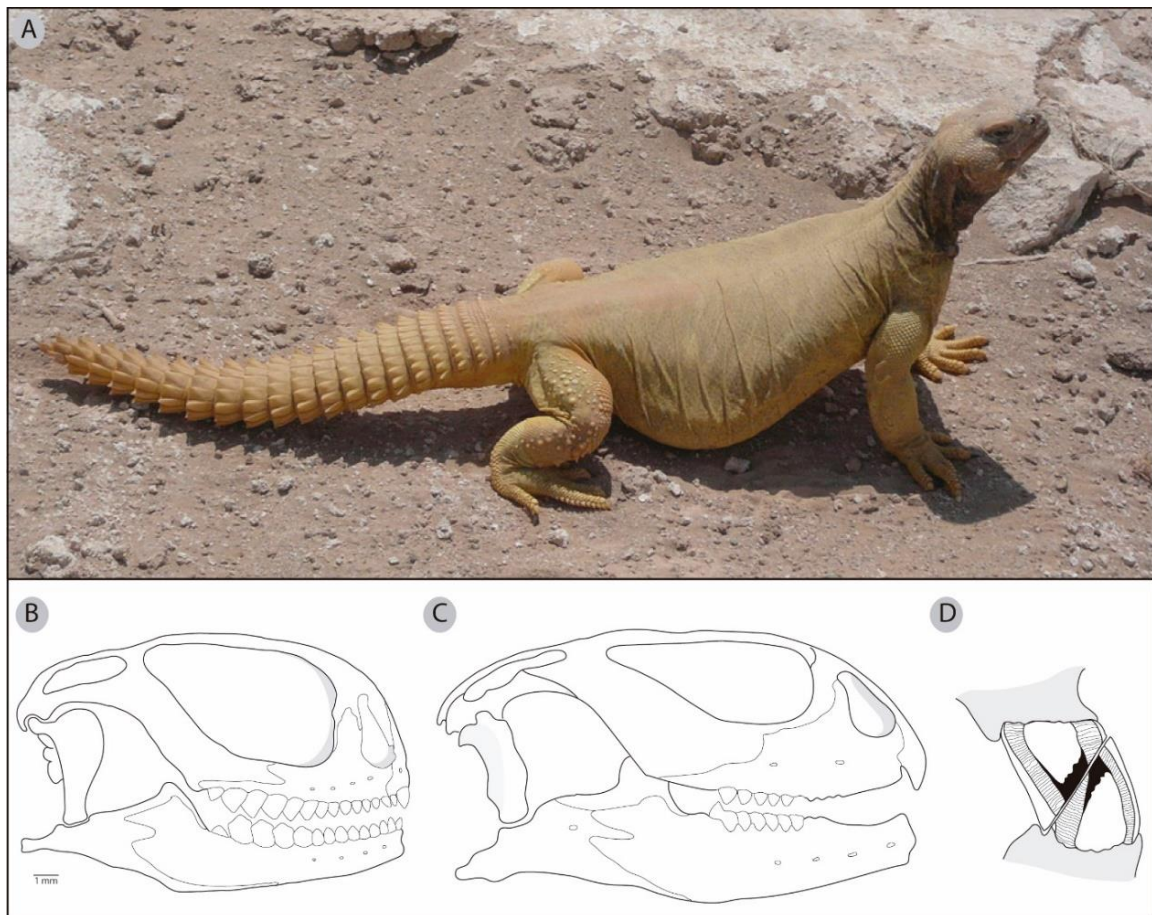


Figura 16. Lagarto Agamidae *Uromastyx*. A) *Uromastyx aegyptia microlepis*, imagem: Governo Federal dos U.S.A, domínio público; Crânio em vista lateral B) *Uromastyx hardwicki* juvenil (escala de 1 mm), C) *Uromastyx* de idade avançada (sem escala); D) Seção longitudinal dos dentes posteriores, superior e inferior, de *Uromastyx hardwicki* em oclusão; dente superior cortando o osso do dentário e formando um sulco (sem escala). Modificado de Cooper & Poole, 1973.

Partindo de suas características morfo-anatômicas, e das informações do análogo funcional atual, *Uromastyx*, Benton (1983) inferiu que rincossauros

provavelmente possuíam uma dieta baseada em folhas, hastes/pecíolos, frutos e sementes de samambaias, coníferas, ginkgos e equisetales. A coleta ocorreria por meio do “bico” formado pelos pré-maxilares, com auxílio da suposta longa língua para realizar a manipulação necessária, sendo possível o emprego dos fortes membros posteriores para escavar e arranhar o solo a procura de raízes e tubérculos comestíveis (Benton, 1983, 1984). O alimento seria então cortado pela potente mordida de precisão entre as lâminas dentárias e os sulcos maxilares, sem deslizamento anteroposterior, assim como observado no processo de corte de *Uromastyx* (Benton, 1984). Considerando que a ausência da mobilidade anteroposterior das mandíbulas impedia os rincossauros de moer seu alimento, Benton (1984) apontou para a possibilidade de um hábito de ruminação para esses animais.

3.5 Tendências macroevolutivas em Rhynchosauria

Benton e Kirkpatrick publicaram em 1989 o primeiro trabalho a respeito de Rhynchosauria com um enfoque nos processos heterocrônicos, baseando-se no estudo alométrico e de coordenadas modificadas do crânio de um espécime juvenil (idade estimada entre recém-nascido e 6 meses de vida) de *Hyperodapedon* sp. [*Scaphonyx ficheri* (Woodward, 1907) Langer & Schultz, 2000], espécime (MCZ1664) do Carniano brasileiro. Os autores identificaram a possível ação de peramorfose (espécies descendentes com juvenis que lembram os adultos dos seus ancestrais) em características tidas como típicas dos rincossauros do Triássico superior, como: o alargamento do crânio (ultrapassando seu comprimento), o encurtamento da região temporal, o alargamento do processo ventral do esquamosal (mais de 50% do seu comprimento dorsoventral) e o aprofundamento da mandíbula (passando de 25% do seu comprimento). As duas últimas são correntemente reconhecidas como sinapomorfias de Hyperodapedontinae (Benton & Kirkpatrick, 1989; Langer *et al.*, 2000b; Schultz *et al.*, 2016; Langer *et al.*, 2017). A ausência de espécimes juvenis/subadultos dos rincossauros mais basais no registro fóssil impossibilita a determinação exata do processo peramórfico envolvido nessas mudanças morfológicas cranianas. Entretanto, baseando-se no fato de que as formas do Triássico superior, em geral (com exceção de *I. genofevae* e *O. bairdi*), apresentam adultos com porte maior que o das formas mais basais, os autores apontaram hiperamorfose (maturação sexual

tardia, que resulta no desenvolvimento de adultos maiores) como o processo mais provável (Benton & Kirkpatrick, 1989; Langer *et al.*, 2000b).

Langer e colaboradores (2000) trouxeram novamente essa abordagem para o estudo de espécimes de Hyperodapedontinae, mas desta vez com um enfoque na morfologia dental dos maxilares e dentários. Neste trabalho, os autores observaram uma combinação de tendências peramórficas e pedomórficas no gênero *Hyperodapedon* em comparação às formas do Triássico médio, como *Rhynchosaurus brodiei* (*Langeronyx brodiei*), *Rhynchosaurus spenceri* (*Fodonyx spenceri*) e *Stenaulorhynchus stockleyi*, quais sejam:

- 1) Aumento no nº de fileiras de dentes laterais ao sulco maxilar principal.

Esta é uma tendência ontogenética geral para rincossauros, mas que no gênero *Hyperodapedon* vai para além do observado nas formas mais basais, com espécimes juvenis já apresentando mais fileiras (n=2) do que os juvenis de suas formas ancestrais (n=1). Isso caracterizaria um caso de peramorfose possivelmente resultante de aceleração. Os autores também apontam que os adultos de *I. genofevae* ao apresentarem apenas uma fileira lateral, diferem da tendência geral observada em Hyperodapedontinae, caracterizando um caso de pedomorfose ao reterem essa característica típica de juvenis das formas ancestrais.

- 2) Perda de estruturas mediais ao sulco maxilar principal (*i.e* sulco medial e dentes linguais).

Enquanto *Langeronyx brodiei* e *Fodonyx spenceri* aumentam a complexidade da área medial maxilar ao longo da sua ontogenia, as espécies do gênero *Hyperodapedon* (com exceção de *H. huenei*) são caracterizadas pela ausência de dentes linguais e do sulco medial secundário, mostrando assim uma natureza pedomórfica provavelmente resultante de neotonia (desaceleração), visto que as diferenças são mais marcadas quando indivíduos adultos são comparados.

- 3) Perda de estruturas mediais a lâmina dorsal principal do dentário (*i.e* lâmina dorsal medial e dentes linguais).

Langeronyx brodiei e *Fodonyx spenceri* apresentam um aumento dos elementos na área medial do dentário durante seu desenvolvimento ontogenético, já no gênero *Hyperodapedon* observa-se a redução “gradual”

dessas estruturas, com juvenis apresentando uma condição pedomórfica quando comparados com os juvenis dos seus ancestrais, o que sugere que pós-deslocamento seja o processo responsável por essa pedomorfose.

Posteriormente a esse trabalho, com a descrição formal do gênero *Teyumbaita*, e a re-identificação de *Isalorhynchus* e *Supradapedon* como táxons válidos de Hyperodapedontinae, avanços puderam ser feitos a respeito do estudo das relações filogenéticas internas do clado. A partir desse novo entendimento, Langer e colaboradores (2017) puderam reanalisar as tendências macroevolutivas da morfologia dental dos rincossauros. Seus resultados corroboraram a ideia correntemente mais difundida e sustentada pelos estudos filogenéticos (e.g., Nesbitt & Whatley, 2004; Butler *et al.*, 2015; Schultz *et al.*, 2016) de que o estado plesiomórfico para Rhynchosauridae é o de um aparato com um sulco maxilar e uma lâmina dentária, ocorrendo a aquisição independente de duas lâminas e dois sulcos na base de Stenaulorhynchinae e, também, em *Fodonyx* e no hyperodapedontine *Teyumbaita*.

A redução das estruturas dentais mediais do maxilar e dentário, como dentes linguais, lâmina dorsal medial e sulco medial, antes considerada como uma tendência geral na evolução dental de Hyperodapedontinae (Langer *et al.*, 2000b), na verdade é observada apenas em *H. sanjuanensis*, *O. bairdi* e, talvez, no *H. sp.* de Wyoming; em menor grau, ocorre em *H. huxleyi*, *H. mariensis* e *H. sp.* do Zimbábue, enquanto *H. huenei* e *T. sulcognathus* apresentam uma tendência oposta. Langer *et al.* (2017) não puderam identificar qual tendência se estabeleceria em Hyperodapedontinae a partir da condição plesiomórfica, devido à politomia recuperada no clado 'Hyperodapedon'.

Ainda no campo de tendências macroevolutivas em Rhynchosauria, Ezcurra e colaboradores (2016) analisaram o tamanho corporal desses animais, utilizando o comprimento máximo do crânio como *proxy*, uma vez que a esqueletocronologia não é ainda completamente entendida em rincossauros e poucos táxons foram amostrados histologicamente (Veiga *et al.*, 2014). Segundo os autores, o comprimento de crânio ancestral para Rhynchosauria seria de aproximadamente 90 mm, tamanho retido até a base de Rhynchosauridae, onde registra-se o aumento para 140 mm. Dois aumentos de tamanho corporal independentes foram identificados dentro da família Rhynchosauridae, em Stenaulorhynchinae (250 mm) e no clado *Teyumbaita* + *Hyperodapedon* spp. (146-182 mm), com exceção de *H. huenei* (250 mm) (Ezcurra *et al.*, 2016). *Isalorhynchus*, e aparentemente *O. bairdi* (Sues *et al.*, 2020), apresentam uma aproximação ao estado ancestral, assim como observado na sua dentição

maxilar, com a redução do comprimento do crânio para ca. 95 mm (Ezcurra *et al.*, 2016). Ao testarem o ajuste de diferentes modelos evolutivos para essas mudanças de tamanho do crânio, Ezcurra *et al.* (2016) concluíram que a evolução do tamanho corporal em Rhynchosauria é mais bem explicada pelo modelo de movimento browniano e não representa uma tendência ativa. Nesse contexto o aumento de tamanho nos Hyperodapedontinae e nos Stenaulorhynchinae poderia ser justificado pela exploração não-direcional do morfoespaço, com os casos de redução do tamanho em relação ao tamanho corporal ancestral reconstruído (*e.g.*, *I. genovefae*), apontando para um melhor ajuste ao modelo não direcional do que o de uma tendência direcional ativa (Ezcurra *et al.*, 2016).

4 MATERIAIS E MÉTODOS

Levando em consideração as informações expostas no Referencial Teórico sobre a dentição de Rhynchosauria (*e.g.*, adição posterior de dentes, deslocamento da zona de oclusão, dentição cônica é compartilhada por todos rincossauros) e o objetivo deste trabalho de estudar a diversidade morfológica da dentição de rincossauros Hyperodapedontinae, as análises deste estudo focaram-se na dentição não-cônica mais posterior do aparato mastigatório.

A investigação centrou-se na dentição maxilar, uma vez que na maioria dos espécimes descritos para Hyperodapedontinae a dentição bucal do dentário encontra-se fraturada no sentido transversal, expondo sua seção próxima ao nível do osso da lâmina dorsal, ou o desgaste das coroas mais posteriores já se aproxima da raiz, não sendo possível determinar a forma dessas coroas dentárias. Apesar da preservação de dentários e de sua dentição ser proeminente no registro de Rhynchosauria, a preservação da porção exposta das coroas dentárias bucais é uma exceção, sendo tais estruturas observadas com integridade apenas em *T. sulcognathus* (UFRGS-PV-0232-T) e *O. bairdi* (NSM018GF009.005).

O artigo submetido apresentado na Parte II desta dissertação, “Assessing the diversity of hidden dental morphology in Hyperodapedontinae rhynchosaurians (Archosauromorpha, Rhynchosauria)”, conta com a descrição anatômica de dois espécimes brasileiros de *Hyperodapedon* portadores de dentes serrilhados, e duas abordagens metodológicas, a análise qualitativa e outra quantitativa, cada uma

contando com um grupo amostral específico. Detalhes da metodologia empregada, bem como os dados utilizados, podem ser encontrados no corpo do artigo. Nesta seção, buscou-se contextualizar melhor os procedimentos envolvidos no trabalho, assim como fornecer informações complementares às constantes no artigo.

Os espécimes brasileiros descritos - UFRGS-PV-1384-T e UNIPAMPA 755 - possuem coroas dentárias com serrilhas apicais, o que levou a identificação de dois novos morfótipos de dentes não-cônicos, tanto para a dentição superior, quanto para a dentição inferior. Estes morfótipos foram nomeados Sh (do inglês spearhead, ponta de lança) e Ch (do inglês chisel, cinzel, formão), representando o primeiro registro em Rhynchosauria (Fig. 17). A descrição pormenorizada de cada espécime e as comparações morfo-anatômicas encontram-se no artigo integrante desta dissertação (Parte II). Aqui, os dois espécimes serão apenas brevemente apresentados. Ambos são provenientes de afloramentos do Rio Grande do Sul pertencentes à base da Sequência Candelária, da Supersequência Santa Maria, que portam fósseis característicos da Zona de Associação de *Hyperodapedon* (Carniano, Tuvaliano) (Horn *et al.*, 2014; Langer *et al.*, 2018).

UFRGS-PV-1384-T foi coletado no afloramento Degrau (29°35'1.30°S 52°38'1.90°W), localizado na rodovia BR-153, município de Vale do Sol, Rio Grande do Sul, Brasil. UFRGS-PV-1384-T é representado por uma placa maxilar esquerda, com 33,74 mm de comprimento e 25,9 mm de largura, fraturada na região anterior (Fig. 18a). O tamanho total da placa maxilar foi estimado em 68,6 mm. Este tamanho seria intermediário entre o de juvenis e de adultos (Benton & Kirkpatrick 1989; Langer *et al.*, 2000a; Veiga *et al.*, 2014). Assim, UFRGS-PV-1384-T foi estimado como sendo um indivíduo sub-adulto. O espécime apresenta uma morfologia mais compatível com *H. sanjuanensis* e *H. huxleyi* (Chatterjee, 1974; Gentil & Ezcurra, 2017) do que com os demais hyperodapedontines. A presença de flutes nas coroas dentárias de UFRGS-PV-1384-T é compartilhada somente com *H. huxleyi* (Chatterjee, 1974). Mas, em função de toda a discussão que se apresenta no artigo (Parte II dessa dissertação), optou-se por designar o espécime UFRGS-PV-1384-T como *H. sp.*

UNIPAMPA 755 é proveniente do afloramento Pedrebom, município São João do Polêsine, Rio Grande do Sul, Brasil. O espécime corresponde a um dentário direito com um fragmento de esplenial associado. UNIPAMPA 755 tem 153,65 mm de comprimento, o que indica um tamanho adulto ao indivíduo (Fig. 18b). A descrição do espécime e as comparações com outros hyperodapedontines mostrou uma morfologia

congruente com *H. huenei* (Langer & Schultz, 2000; Schultz *et al.*, 2016), o que foi assumido no artigo.



Figura 17. Espécimes de com dentes serrilhados. A) UFRGS-PV-1384-T, *H. sp.* em vista oclusal; B) UNIPAMPA-755, *H. huenei* em vista medial. Abreviaturas: L1-L3, respectivamente a primeira, segunda e terceira fileira de dentes laterais ao sulco; M1-M2, respectivamente a primeira e segunda fileira de dentes mediais ao sulco longitudinal. Escala = 20 mm.

A análise qualitativa foi realizada com o intuito de investigar a diversidade morfológica da subfamília Hyperodapedontinae como um todo, abrangendo na sua amostra os espécimes brasileiros de *T. sulcognathus*, *H. huenei* e *H. sanjuanensis* depositados nas coleções UFRGS e UNIPAMPA, e os táxons não brasileiros, *I. genovefae*, *O. bairdi*, *Su. stockleyi*, *H. gordonii*, *H. huxleyi* e *H. tikiensis*, cujo dados foram retirados de Chatterjee (1974), Benton (1983, 1984), Langer *et al.* (2000a), Whatley (2005) Langer *et al.* (2017), Mukherjee & Ray (2015), e Sues *et al.* (2020). A relação completa dos espécimes, com suas respectivas localidades de procedência e referências na literatura, pode ser encontrada no artigo. No total foram analisadas 23 placas maxilares.

A abordagem quantitativa consistiu em uma análise de morfometria geométrica, onde se amostrou 15 placas maxilares de Hyperodapedontinae depositadas na coleção da UFRGS. Esta análise almejou quantificar e ilustrar a diversidade morfológica das coroas dentárias da população de rincossauros do Triássico Superior brasileiro. Os espécimes brasileiros utilizados neste trabalho foram coletados em diferentes localidades da base da Sequência Candelária (Supersequência Santa Maria), em afloramentos identificados como pertencentes à Zona de Associação de *Hyperodapedon*, cuja idade é atribuída ao final do Carniano (Tuvaliano) por meio de

correlações bioestratigráficas e datação absoluta (Langer *et al.*, 2007; Langer *et al.*, 2018; Desojo *et al.*, 2020).

Seguindo Langer e colaboradores (2000), a idade relativa e o estágio ontogenético de cada espécime abordado no artigo foi inferida baseando-se na comparação do tamanho da sua placa maxilar com o tamanho da placa maxilar de outros espécimes do mesmo táxon. Utilizou-se o comprimento da placa maxilar como *proxy* do tamanho relativo dos indivíduos, uma vez que ele apresenta uma relação mais linear com o comprimento do crânio, parâmetro utilizado para inferir idade relativa em espécimes mais completos (Benton, 1984; Langer *et al.*, 2000b), do que a largura da placa.

4.1 Análise Qualitativa

Para esta análise as fotografias, figuras e ilustrações das placas maxilares amostradas foram transformadas em ilustrações vetoriais com o auxílio do software Adobe Illustrator CC 2020, uniformizando as imagens disponíveis e facilitando assim o processo de comparação durante a análise. Devido às limitações de qualidade no registro fotográfico disponível na literatura ou à preservação fragmentária das coroas dentárias (menos de 50% do plano transversal da coroa dentária), os espécimes das formas de *H. sp.* de Wyoming e do Zimbábue, assim como os espécimes argentinos da Formação Ischigualasto designados ao novo morfotipo de Hyperodapedontinae da Argentina (Gentil & Ezcurra, 2018) não puderam ser analisados. Isso também se aplicou às novas espécies argentinas, ainda não nomeadas, dos gêneros *Teyumbaita* e *Hyperodapedon* (Desojo *et al.*, 2020) e ao holótipo de *H. sanjuanensis*, cuja reconstrução através de tomografia computadorizada disponível em Gentil & Ezcurra (2017) permite apenas a visualização da base das coroas dos dentes maxilares e dentários.

4.2 Morfometria geométrica (Análise Quantitativa)

Para Bookstein (1991) morfometria define-se como “o estudo estatístico da covariância entre mudanças de forma e fatores causais”, ou seja, é o estudo que objetiva quantificar a forma e, através da comparação dos indivíduos, inferir sobre as causas por trás da variação desta forma na amostra (Fornel & Cordeiro-Estrela, 2012). A morfometria é uma linguagem que permite caracterizar e comparar a variação de

forma de uma dada população, sendo muito importante na resolução de questões biológicas, como por exemplo na taxonomia, ecologia e evolução (Lobo, 2015; Gray *et al.*, 2017).

Dentro desta área metodológica, a morfometria geométrica especifica-se em descrever a forma biológica através das coordenadas cartesianas de um conjunto de marcos anatômicos, preservando assim as informações geométricas dos pontos que constituem essa forma (Monteiro & Dos Reis, 1999; Fornel & Cordeiro-Estrela, 2012). Os marcos anatômicos precisam ser homólogos, e essa homologia pode ser, de forma não excludente, de origem biológica (mesma origem evolutiva ou ontogenética) ou matemática (mesma localização na estrutura geral = mesma topologia) (Monteiro & Dos Reis, 1999; Fornel & Cordeiro-Estrela, 2012; Lobo, 2015). Os marcos podem ser classificados de duas formas (Hammer & Harper, 2005), de acordo com o grau de confiabilidade da sua homologia e, conseqüentemente, sua capacidade de explicar o significado biológico da variação de forma (Bookstein, 1991; Monteiro & Dos Reis, 1999; Fornel & Cordeiro-Estrela, 2012):

- Bookstein (1991), classificou três tipos de marcos:
 1. Tipo I: Também denominado como “Justaposição de Tecidos”. São pontos na estrutura biológica onde três estruturas se encontram (*e.g.*, suturas ósseas e ramificações de nervuras), ou seja, sua homologia é oriunda de padrões biológicos únicos, sendo reconhecidos assim como pontos altamente confiáveis.
 2. Tipo II: São estabelecidos nos pontos de máxima curvatura de estruturas e extremidade de processos morfogenéticos (*e.g.*, invaginações). São, assim, uma combinação de homologias de natureza matemática e biológica, reconhecida como mediamente confiável, capaz de traçar as explicações biológicas da variação de forma se esta não for muito complexa.
 3. Tipo III: Descritos também como “pontos externos” ou semi-marcos anatômicos. São pontos estabelecidos de acordo com as características geométricas da forma biológica a ser descrita, como, por exemplo, a maior distância medível de uma estrutura (*e.g.*, diâmetro, comprimento), topo de uma concavidade, centro de um forame, e interseção de segmentos entre marcos anatômicos do tipo I e/ou II. Sua homologia é de origem matemática, sendo

potencialmente menos eficiente em trazer as explicações biológicas da variação de forma do que os demais tipos de marcos.

- Dryden & Mardia (1998) propuseram uma classificação em três categorias de marcos:
 1. Marcos anatômicos: são pontos bem definidos da estrutura e de fácil identificação, como por exemplo a sutura entre dois ossos ou pequenos elementos como tubérculos. São pontos considerados homólogos de um espécime para o outro.
 2. Marcos matemáticos: são pontos definidos com base em alguma propriedade geométrica, como pontos de máxima curvatura ou pontos extremos de uma estrutura, como as duas extremidades do comprimento de um osso.
 3. Pseudo-marcos: são pontos construídos a partir do estabelecimento de outros pontos, por exemplo a meia distância entre dois marcos anatômicos ou matemáticos.

No presente estudo, foram utilizados quatro marcos que podem ser classificados como do tipo II de (Bookstein, 1991) ou matemáticos (Dryden & Mardia, 1998) e quatro semi-marcos (tipo III) posicionados a meia distância entre eles.

A descrição dos marcos é que se segue: 1. Extremidade méso-lingual do eixo longo da coroa; 2. Extremidade disto-labial do eixo longo; 3. Extremidade disto-lingual do eixo curto; 4. Extremidade méso-labial do eixo curto. A descrição dos semi-marcos é a que segue: 5. Meia distância entre os marcos 4 e 1; 6. Meia distância entre os marcos 1 e 3; 7. Meia distância entre os marcos 3 e 2; 8. Entre os marcos 2 e 4.

Para a análise quantitativa da forma é necessário a remoção de fatores indesejáveis, como os efeitos gerados pelo tamanho, posição e alinhamento dos espécimes. Assim, as coordenadas cartesianas dos marcos selecionados precisam ser submetidas a um método de sobreposição que será responsável pela eliminação das variantes não-forma (Monteiro & Dos Reis, 1999; Fornel & Cordeiro-Estrela, 2012; Gray *et al.*, 2017). Foi empregado o método de superposição conhecido como “Procrustes por quadrados mínimos generalizados”, que consiste em três etapas: 1) Translação: remoção dos efeitos de posicionamento ao centralizar todas as configurações dos marcos em um ponto comum; 2) Escala: remoção dos efeitos de tamanho, colocando as coordenadas dos marcos de cada espécime em escala utilizando o tamanho de um centroide como unidade; 3) Rotação: minimização da

distância dos quadrados mínimos entre marcos homólogos, rotacionando todas as configurações a partir de uma configuração de referência. Desta forma a morfometria geométrica gera dados para execução de análises multivariadas, como a Análise de Componentes Principais (ACP) realizada aqui neste trabalho. A ACP consiste em uma técnica do tipo “variável-direcionada”, que permite observar se existem e quais componentes explicam majoritariamente a variação contida na amostra, classificando-os em ordem decrescente de contribuição (Monteiro & Dos Reis, 1999).

Uma vez sendo observada nos espécimes de Hyperodapedontinae brasileiros uma morfologia dentária ainda não descrita para nenhum táxon conhecido, envolvendo novos morfotipos de coroas dentárias do maxilar e dentário, além da presença de ornamentações inéditas (serrilhas), a principal questão de investigação do estudo, apresentado no artigo foi se tais atributos morfológicos estariam relacionados com a taxonomia/filogenia de Hyperodapedontinae, ou se sofreriam influência da ontogenia e/ou condições paleoambientais. Para isso, se buscou respostas utilizando ambas as abordagens, qualitativa e quantitativa.

A seguir (Parte II), é apresentado o artigo produto desta dissertação de mestrado, e, na sequência, a Discussão Integradora da Dissertação (Parte III).

8 REFERÊNCIAS

- Barros, R.C.R. 2009. Os Processos heterocrônicos nos vertebrados: o exemplo dos Rhynchosauria (Reptilia, Archosauromorpha) do estado do rio Grande do Sul, Brasil.
- Benton, M.J & Kirkpatrick, R. 1989. Heterochrony in a fossil reptile: juveniles of the rhynchosaur *Scaphonyx fischeri* from the Late Triassic of Brazil. *Palaeontology*. 32 (2):335–353.
- Benton, M.J. 1983. The Triassic reptile *Hyperodapedon* from Elgin: functional morphology and relationships. *Philosophical transactions of the Royal Society of London*. 302(1112):605–718.
- Benton, M.J. 1984. Tooth form, growth, and function in Triassic rhynchosaur (Reptilia, Diapsida). *Palaeontol*. 27:737–776.

- Benton, M.J. 1985. Classification and phylogeny of the diapsid reptiles. *Zoological Journal of the Linnaean Society*. 84:97-154.
- Benton, M.J. 1990. The species of *Rhynchosaurus*, a rhynchosaur (Reptilia, Diapsida) from the Middle Triassic of England. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*. 328(1247):213-306.
- Bookstein, F.L. 1997. *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*. England: Cambridge University Press.
- Brink, K.S. & Reisz, R.R. 2014. Hidden dental diversity in the oldest terrestrial apex predator *Dimetrodon*. *Nature communications*. 5(1):3269.
- Cabreira, S.F. 2004. Placas maxilo-dentárias em Rincossauros Hyperodapedon Huxley, 1859. *Histologia e morfogênese maxilo-dental: nova abordagem*. 2004.
- Carroll, R.L. 1976. *Noteosuchus*, the oldest known rhynchosaur. 1976. 72: 37–57.
- Chatterjee, S. 1974. A rhynchosaur from the upper Triassic Maleri formation of India. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*. 267(884):209–261.
- Cooper, J.S. & Poole D.F.G. 1973. The dentition and dental tissues of the agamid lizard, *Uromastyx*. *Journal of Zoology*. 169(1):85–100.
- Desojo, J.B. *et al.* 2020. The Late Triassic Ischigualasto Formation at Cerro Las Lajas (La Rioja, Argentina): fossil tetrapods, high-resolution chronostratigraphy, and faunal correlations. *Scientific reports*. 10(1):12782.
- Ezcurra, M.D., *et al.* 2020. Early archosauromorphs: The crocodile and dinosaur precursors. In: *Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences*. Elsevier.
- Ezcurra, M.D., Montefeltro, F. & Butler, R.J. 2016. The early evolution of rhynchosaur. *Frontiers in ecology and evolution*. 3.
- Gentil A.R. & Ezcurra, M.D. 2017. A new rhynchosaur maxillary tooth plate morphotype expands the disparity of the group in the Ischigualasto Formation (Late Triassic) of Northwestern Argentina. *Historical biology*. 1–8.

- Gentil, A.R. & Ezcurra, M.D. 2018. A new rhynchosaur maxillary tooth plate morphotype expands the disparity of the group in the Ischigualasto formation (Late Triassic) of Northwestern Argentina. *Historical Biology*.
- Hammer, O. & Harper, D. 2006. *Paleontological Data Analysis*. Oxford, England: Blackwell.
- Hendrickx, C., Mateus, O. & Araújo, R. 2015. A proposed terminology of theropod teeth (Dinosauria, Saurischia). *Journal of vertebrate paleontology*. 35(5):e982797.
- Huene, F.R.F. 1946. Die grossen Stämme der Tetrapoden in den geologischen Zeiten.
- Huxley, T.I. 1859. Postscriptum to Sir Rod. Murchison, "On the Sandstones of Morayshire (Elgin, etc.) containing Reptilian Remains": *Quart. Journ. Geol. Soc.* 15(435).
- Klingenberg, C.P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*. 11(2): 353-357.
- Langer, M. *et al.* 2000a. The phylogenetic position of *Isalorhynchus genovefae*, a Late Triassic rhynchosaur from Madagascar. *Annales de Paleontologie*. 86(2):101–127.
- Langer, M.C., da Rosa, Á.A.S. & Montefeltro, F.C. 2017. *Supradapedon* revisited: geological explorations in the Triassic of southern Tanzania. *PeerJ*. 5:e4038.
- Langer, M.C, Ferigolo, J. & Schultz, C.L. 2000b. Heterochrony and tooth evolution in hyperodapedontine rhynchosaurs (Reptilia, Diapsida). *Lethaia*. 33(2):119–128.
- Langer, M.C. & Schultz, C.L. 2000. A new species of the Late Triassic rhynchosaur *Hyperodapedon* from the Santa Maria Formation of south Brazil. *Palaeontology*. 43(4):633–652.
- Lucas, S.G. 2002. A new dicynodont from the Triassic of Brazil, and the tetrapod biochronology of the Brazilian Triassic: *Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science*. 21: 131-141.
- Lucas, S.G, Heckert, A.B & Hotton III, N. 2002. The rhynchosaur *Hyperodapedon* from the Upper Triassic of Wyoming and its global biochronological significance. *Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science*. 21:149-156.
- Martínez, R.N. *et al.* 2011. A basal dinosaur from the dawn of the dinosaur era in southwestern Pangaea. *Science* 331, 206–210.

- Martínez, R.N. *et al.* 2012. Vertebrate succession in the ischigualasto formation. *Journal of vertebrate paleontology*. 32(sup1):10–30.
- Montefeltro, F.C., Langer, M.C. & Schultz, C.L. 2010. Cranial anatomy of a new genus of hyperodapedontine rhynchosaur (Diapsida, Archosauromorpha) from the Upper Triassic of southern Brazil. *Earth and environmental science transactions of the Royal Society of Edinburgh*. 101(1):27–52.
- Montefeltro, F.C. 2008. Inter-relações filogenéticas dos rincossauros (Diapsida, Archosauromorpha). Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo.
- Monteiro LR, Reis SF. 1999. *Princípios de Morfometria Geométrica*. Ribeirão Preto: Holos; p. 1-189.
- Mukherjee, D. & Ray, S. 2015. A new *Hyperodapedon* (Archosauromorpha, Rhynchosauria) from the Upper Triassic of India: implications for rhynchosaur phylogeny. *Palaeontology*. 57(6):1241–1276.
- Nesbitt, S. J. *et al.* 2004. The first discovery of a rhynchosaur from the upper Moenkopi Formation (Middle Triassic) of northern Arizona. *Museum of Paleontology, University of California*.
- Osborn, H.F. 1903. The reptilian subclasses Diapsida and Synapsida and the early history of the Diaptosauria. New York: Knickerbocker Press; p. 449–519.
- Romer, A.S. 1960. Explosive evolution. *Zoologische Jahrbucher*. 88:79–90.
- Scartezini, C. Paes Neto, V.D. & Soares, M.B. 2018. Afloramentos fossilíferos do município Vale do Sol, RS (Triássico Superior, Supersequência Santa Maria), Brasil: identificação taxonômica, bioestratigrafia e análise de cluster da composição. In: Livro de Resumos PaleoRS; São Leopoldo.
- Scartezini, C. & Soares M.B. 2020. Primeiro registro de serrilhas em dentes maxilares de hyperodapedontinae (archosauromorpha, rhynchosauria). In: Boletim de Resumos PaleoRS – Reunião Anual Regional da Sociedade Brasileira de Paleontologia; Porto Alegre.
- Schultz, C.L., Langer, M.C. & Montefeltro, F.C. 2016. A new rhynchosaur from south Brazil (Santa Maria Formation) and rhynchosaur diversity patterns across the Middle-Late Triassic boundary. *Palaontologische Zeitschrift*. 90(3):593–609.

- Schultz, C.L. *et al.* 2000. Biostratigraphy of southern Brazilian Middle-Upper Triassic: *Revista Brasileira de Geociências*. 30:491-494.
- Scotese, C.R. 2001. Atlas of Earth History. University of Texas Arlington: PALEOMAP Project.
- Sill, W.D. 1970. *Scaphonyx sanjuanensis*, Nuevo Rincosaurio (Reptilia) de la Formación Ischigualasto, Triásico de San Juan Argentina [*Scaphonyx snjuanensis*, New Rincosaurus (Reptilia) from the Ischigualasto Formation, Triassic of San Juan Argentina]. *Revista de la Asociación Paleontológica Argentina*. 4:341-354.
- Sues, H-D., Fitch, A.J. & Whatley RL. 2020. A new rhynchosaur (Reptilia, Archosauromorpha) from the upper Triassic of eastern north America. *Journal of vertebrate paleontology*. 40(2):e1771568.
- Veiga, F. & Soares, M.B. & Sayão, J. 2014. Osteohistology of hyperodapedontine rhynchosaur (Diapsida, Archosauromorpha) from the Upper Triassic of Southern Brazil. *Acta palaeontologica Polonica*. 60(4): 829-836.
- Whatley, R.L. 2005. Phylogenetic relationships of *Isalorhynchus genovefae*, the rhynchosaur (Reptilia, Archosauromorpha) from Madagascar. Santa Barbara: University of California.

APÊNDICE 1

1 Lista de caracteres – morfologia dental:

A lista compreende caracteres introduzidos por: Benton (1983a, 1985, 1984 e 1990), Langer e colaboradores (2000), Langer e Schultz (2000), Whatley (2005), Mukherjee e Ray (2014), Schultz e colaboradores (2016), Langer e colaboradores (2017).

Maxilar

1. [115] Proporção da placa maxilo-dentária: largura na extremidade caudal/comprimento $<0,3$ (0), $>0,3$ (1). (modificado de Mukherjee & Ray, 2014 caracter 33, por Langer *et al.* 2017)

Sulcos longitudinais

2. [65] Sulco medial na maxila: ausente (0), presente (1). (Benton, 1984)
3. [66] Sulco medial na maxila: não alcançando a metade rostral da maxila (0), se alcançando a metade rostral da maxila (2). (Benton, 1984)
4. [108] Extensão do sulco lateral, ou único, do maxilar: ao longo de toda a superfície oclusal do maxilar (0), limitado a metade caudal da superfície oclusal do maxilar (1). (Schultz *et al.* 2016)

Área lateral ao sulco principal

5. [67] Área maxilar lateral ao sulco principal: menor que a área medial (0), maior ou igual a área medial (1). (Benton, 1990)
6. [68] Seção transversal lateral ao sulco principal da maxila: em forma de crista (0), em forma de “almofada” (1). (Langer, Ferigolo & Schultz, 2000)
7. [69] Fileiras de dentes maxilares laterais ao sulco principal: formando uma linha clara (0), mais que uma linha clara (1). (Langer & Schultz, 2000)
8. [121] Número de fileiras de dentes laterais ao sulco principal: menor que número de fileiras mediais (0), igual ou maior que o número de fileiras mediais (1). (Langer *et al.* 2017)

Área medial ao sulco principal

9. [109] Seção transversal maxilar medial ao sulco principal: em forma de crista (0), em forma de almofada (1). (Schultz *et al.* 2016)
10. [70] Números de fileiras de dentes mediais ao sulco principal do maxilar (na metade caudal do maxilar): uma fileira (0), duas fileiras (1), três ou mais (2).

(Langer Ferigolo & Schultz, 2000, modificado de Schultz *et al.* 2016 por Langer *et al.* 2017)

11. [71] Fileiras de dentes oclusionais na metade rostral do maxilar: quatro fileiras ou mais (0), menos que quatro fileiras (1). (Whatley, 2005)
12. [123] Fileira mais medial de dentes oclusal na região caudal do maxilar: estritamente oclusal (0), deslocada medialmente e coroas com direção não estritamente oclusal (1). (Langer *et al.* 2017)

Dentes

13. [72] Dentes maxilares linguais: ausentes (0), presentes (1). (Benton, 1984)
14. [73] Dentes maxilares linguais: dentes dispersos (0), grande número de dentes na superfície medial do osso (1). (Benton, 1984)
15. [111] Dentes linguais maxilares: restritos a metade caudal do maxilar (0), estendendo-se para a metade rostral do maxilar (1). (Schultz *et al.* 2016)
16. [112] Orientação da coroa dos dentes linguais maxilares: orientada medialmente, perpendicular à parede medial maxilar (0), direcionada ventralmente paralela à parede medial maxilar (1). (Schultz *et al.* 2016)
17. [74] Dentes maxilares: apenas cônicos (0), cônicos e 'piramidais' (1). (Whatley, 2005)
18. [110] Tamanho dos dentes oclusais maxilares: dentes aumentados/alargados(?) com cada linha longitudinal formada por número reduzido de dentes (0), dentes reduzidos com cada linha longitudinal formada por grande número de dentes (1). (Schultz *et al.* 2016)
19. [122] Tamanho dos dentes nas fileiras L1 e L2: mesmo tamanho que os outros dentes (0), dentes na L1 ou L2 maiores que os outros dentes (1). (Langer *et al.* 2017).

Dentário

Superfície oclusal

20. [76] Número de fileiras de dentes no dentário: uma (0), duas (1), mais que duas fileiras completas (2). (Benton, 1983a)
21. [77] Dentes dentário mais caudais: na metade rostral da mandíbula inferior (0), na metade caudal da mandíbula inferior (1). (Langer & Schultz, 2000)

Superfície medial

22. [106] Superfície medial do dentário na porção caudal: plano (0); formando uma área protuberante projetando-se medialmente da área restante do dentário (1). (Schultz *et al.* 2016)

Dentes

23. [75] Dentes do dentário: apenas cônicos (0); cônicos e rostrocaudalmente comprimidos (1). (Whatley, 2005)

24. [78] Dentes linguais no dentário: ausentes (0), presentes (1). (Benton, 1984)

25. [79] Dentes linguais no dentário: formando uma única linha (1), formando mais de uma linha (2). (Benton, 1984)

26. [80] Dentes da superfície lingual do dentário: formando linha de dentes bem espaçados (0), abarrotados (1). (Benton, 1985, reescrito de Schultz *et al.* 2016 por Langer *et al.* 2017)

PARTE II
ARTIGO CIENTÍFICO

Comprovante de submissão do artigo no periódico *Historical Biology*, estrato Qualis-CAPES A3.

Submission Confirmation

 Print

Thank you for your submission

Submitted to
Historical Biology

Manuscript ID
GHBI-2021-0129

Title
Assessing the diversity of hidden dental morphology in Hyperodapedontinae rhynchosaur
(Archosauromorpha, Rhynchosauria)

Authors
Scartezini, Caio
Soares, Marina

Date Submitted
28-Jun-2021

© Clarivate Analytics | © ScholarOne, Inc., 2021. All Rights Reserved.

ScholarOne Manuscripts and ScholarOne are registered trademarks of ScholarOne, Inc.

ScholarOne Manuscripts Patents #7,257,767 and #7,263,655.

[@ScholarOneNews](#) | [System Requirements](#) | [Privacy Statement](#) | [Terms of Use](#)

Assessing the diversity of hidden dental morphology in Hyperodapedontinae rhynchosaurs (Archosauromorpha, Rhynchosauria)

Camila A. Scartezini^{a*} and Marina Bento Soares^b

^a*Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil;* ^b*Departamento de Geologia e Paleontologia, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brazil*

* c.a.scartezini@outlook.com

Abstract

The Hyperodapedontinae taxa are mainly diagnosed by characters from the maxillomandibular apparatus and dental morphology. Here we report two *Hyperodapedon* specimens from Brazil with apically serrated teeth crowns, which led to the identification of two new non-conical morphotypes for the maxillary and dentary dentition, Sh and Ch, respectively, representing the first record of serrated teeth in Rhynchosauria. As a result, the known types of maxillary crowns are expanded to four morphotypes (P¹⁻³, Sh). Flutes, only known in maxillary teeth of *Hyperodapedon huxleyi* from India, were identified for the first time in *Hyperodapedon* sp. and *Teyumbaita sulcognathus* from Brazil. Using qualitative and morphometric geometric approaches, we investigated whether the maxillary crown morphology is taxonomically informative or reflects ontogeny and paleoenvironmental influence. The qualitative analysis demonstrated that crown morphology is not taxonomically constrained. The geometric morphometric analysis revealed that the maxillary crown shape varies according to the relative size and form of the tooth plate, parameters directly related to ontogeny. Flutes and serrations occur in a restrained paleolatitudinal range of Gondwana, suggesting adaptation for processing plant food typical of the Onslow floristic province. Our results open the possibility for further studies focusing on hidden details of Rhynchosauria dental morphology.

Keywords: dentition, serrations, flutes, ontogeny, Late Triassic, Gondwana.

Introduction

The morphology of the robust maxillomandibular apparatus is essential to taxonomic and phylogenetic studies on Rhynchosauria, representing up to 30% of the character matrix currently applied (Langer et al. 2000b; Gentil and Ezcurra 2017, 2018). Rhynchosaurs are an early divergent group of Archosauromorpha that lived only during the Triassic period (Benton

1983; Ezcurra et al. 2016). Their feeding habits, featured by a herbivorous diet, are reflected in their unique and highly specialised jaws and dentition, characterised by edentulous and ventrally projected premaxilla, multiple tooth rows, and a precise occlusion system between longitudinal maxillary grooves and dental cutting blades (Chatterjee 1974; Benton 1983). During the Late Triassic, rhynchosaurs were represented exclusively by the members of the Hyperodapedontinae clade, which reached a wide geographical distribution and numerical abundance in the paleofaunas in which they occurred (Chatterjee 1974; Benton 1983; Langer and Schultz 2000b). The Hyperodapedontinae taxa are mainly diagnosed by characters from the maxillomandibular apparatus, and nearly all synapomorphies of its intern clades are related to this structure (Langer et al. 2000b; Langer et al. 2017).

Traditionally, anatomic descriptions and systematic studies dealing with upper and lower jaw elements plus dentition in rhynchosaurs usually treat them as one unit. The main focus is on features like the number of maxillary longitudinal grooves and dentary blades, the ratio between the width of the lateral and medial area of the maxillary tooth plate, the number of tooth rows, and the array and position of the lingual teeth (Benton 1990, 1983, 1984, 1985; Langer et al. 2000a; Schultz et al. 2016; Langer et al. 2017). About tooth morphology, the knowledge concentrates on the shape and, more recently, the relative size of the crown (Chatterjee 1974; Benton 1983, 1984; Whatley 2005; Schultz et al. 2016; Langer et al. 2017). Besides the typical rhynchosaur conical dentition, maxillary tooth plates with pyramidal teeth and dentaries with compressed buccal teeth represent synapomorphies of Hyperodapedontinae (Whatley 2005; Langer et al. 2017). Currently, the term pyramidal gathered distinct tooth morphotypes: tooth crowns presenting a triangular to sub-triangular cross-section with lingual flanges or without lingual flanges; and crowns having an elliptical cross-section (Langer and Schultz 2000b; Whatley 2005; Montefeltro et al. 2010; Langer et al. 2017; Sues et al. 2020). Regarding the dentary dentition, different authors described the derived state for the buccal teeth shape character as rostrocaudally compressed or labiolingually compressed (e.g. Mukherjee and Ray 2015; Schultz et al. 2016).

Here we describe two Hyperodapedontinae specimens of the genus *Hyperodapedon* from Brazil with unprecedented teeth morphology. The materials are a maxillary tooth plate (UFRGS-PV-1384-T) and a dentary (UNIPAMPA 755) from the Upper Triassic Santa Maria Supersequence, southern Brazil. The maxillary tooth plate bears, apart from the conical and pyramidal dentition, labiolingually compressed teeth crowns, with a lenticular cross-section and a serrated mesial margin. Besides the conical lingual teeth, the dentary presents labiolingually compressed teeth with serrated mesial and distal margins. Identifying these labiolingually

compressed maxillaries and dentary serrated teeth evidenced the presence of new morphotypes distinct from those traditionally described for the rhynchosaurs dentition. Also, this is the first report of serrations in the dentition not only for Brazilian hyperodapedontines but for the whole Rhynchosauria. These new morphotypes expand the previously known dental morphology of rhynchosaurs and raise the question of whether such morphological variations within Hyperodapedontinae are related to the taxonomy or the ontogeny and paleoenvironmental conditions.

To answer this question, besides the anatomical description of UFRGS-PV-1384-T and UNIPAMPA 75 with proper taxonomic identification, we performed a study on the unworn non-conical maxillary dentition using a qualitative approach, encompassing specimens formally attributed to Hyperodapedontinae, and a geometric morphometric analysis (quantitative approach) focusing on the southern Brazilian specimens.

Institutional abbreviations

BMNH, British Museum (Natural History), London, UK; EM, Elgin Museum, Scotland, UK; NUGD, Newcastle University, Geology Department, England, UK; IITKGPR, Department of Geology and Geophysics, Indian Institute of Technology, Kharagpur, India; ISIR, Geological Studies Unit, Indian Statistical Institute, Kolkata, India; MAL, Antananarivo University, Antananarivo, Madagascar; MCZ, Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, UK; MDE, Musée des Dinosauriens, Esperaza, France; NSM, Nova Scotia Museum of Natural History, Halifax, Nova Scotia, Canada; SAM-PK, Iziko-South African Museum, Cape Town, South Africa; UFRGS-PV-T, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (Paleovertebrate, Triassic Collection), Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil; UNIPAMPA, Universidade Federal do Pampa, São Gabriel, Rio Grande do Sul, Brazil;

Materials and methods

Materials

The present study encompasses qualitative and quantitative approaches, each with a distinct sample group. For the qualitative analysis, specimens of *Teyumbaita sulcognathus* (UFRGS-PV-0232-T, UFRGS-PV-0290-T, UFRGS-PV-0298T), *Hyperodapedon huenei* (UFRGS-PV-0132, UFRGS-PV-0413-T), *H. sanjuanensis* (UFRGS-PV-0407-T, UFRGS-PV-1383-T), and the new specimens here described (UFRGS-PV-1384-T and UNIPAMPA 755) were studied. In addition, information concerning the maxillary bone and teeth morphology of specimens formally attributed to *Isalorhynchus genovefae*, *Oryctorhynchus bairdi*, *Supradapedon stockleyi*, *H. gordonii*, *H. huxleyi*, and *H. tikiensis* were drawn from Chatterjee (1974), Benton (1983, 1984), Langer et al. (2000a), Whatley (2005) Langer et al. (2017), Mukherjee and Ray (2015), and Sues et al. (2020) (Appendix 1). The sample used in the geometric morphometric analysis consists of 15 maxillary tooth plates from Hyperodapedontinae specimens housed in the UFRGS-PV collection. They came from different localities in the central region of the state of Rio Grande do Sul, Brazil, and their sizes range from what is considered juveniles to adults in advanced age individuals (Langer et al. 2000b).

Table 1. Maxillary tooth plates sampled for the geometric morphometric analyse. Linear measurements in millimetres.

Taxon	Specimen	DBL	DBW	LDS	MDS	Locality
	UFRGS-PV-0232-T	100.00	32.00	10.00	22.00	Linha Facão
<i>T. sulcognathus</i>	UFRGS-PV-0298-T	79.00	32.90	13.50	22.80	Linha Facão
	UFRGS-PV-0290-T	136.00	58.70	16.90	41.80	Faixa Nova
<i>H. huenei</i>	UFRGS-PV-0132-T	100.00	51.14	20.00	22.24	Inhamandá
<i>H. sanjuanensis</i>	UFRGS-PV-0407-T	25.31	8.99	5.00	3.10	Faixa Nova
	UFRGS-PV-1383-T	108.05	35.31	19.43	9.20	Vale do Sol
	UFRGS-PV-0072-T	47.80	18.92	11.86	6.06	Santa Maria
	UFRGS-PV-0313-T	124.62	29.90	15.00	10.35	Boca do Monte
	UFRGS-PV-0324-T	88.61	38.24	16.32	14.90	Faixa Nova
	UFRGS-PV-0408-T	115.07	52.14	27.30	20.40	-
<i>H. sp.</i>	UFRGS-PV-0416-T	82.55	40.91	20.00	17.90	Faixa Nova
	UFRGS-PV-1384-T	55.00	25.39	14.46	7.62	Vale do Sol
	UFRGS-PV-1550-T	96.55	46.23	22.52	19.50	-
	UFRGS-PV- 1551-T	100.21	31.88	17.20	9.72	-
	UFRGS-PV- 1552-T	111.49	40.33	17.09	16.40	-

DBL, length of maxillary dental battery; DBW, the width of maxillary dental battery; LDS, the width of lateral dentigerous space; MDS, the width of medial dentigerous space.

Methodology

The anatomic description of the specimens bearing the new morphotypes of serrated teeth, UFRGS-PV-1384-T and UNIPAMPA 755, is focused on the taxonomic and phylogenetic informative traits of the occlusal surface and tooth crown morphology. Nomenclature of maxillary teeth rows arrangement follows the Chatterjee (1974) proposition. Thus, the rows lateral to the main groove are successively named L1, L2, ..., Ln, with L1 being the row closest to the groove; the rows medial to the groove are called M1, M2, ..., Mn.

The maxillary tooth plates are robust, being the most commonly remain found in the rhynchosaur record (Gentil and Ezcurra 2018), and different from the dentary, they tend to retain the non-conical dentition. During individual growth, the region of the maxillomandibular apparatus where the teeth participate in chewing and suffered intensive wear (i.e. occlusion zone) progressively moves from the anterior to the posterior portion (Chatterjee 1974; Benton 1984). Therefore, both the qualitative and quantitative approaches aiming to study the morphological diversity of non-conical teeth crowns were here applied to the most posterior dentition of the maxillary tooth plate (Fig. 1 (a)). Because of this, we used the last three teeth

of each row to focus on crowns without signs of wear or, in the case of adults in advanced age individuals who have ceased tooth eruption, those teeth least affected by this process.

Linear measurements were made from the maxillary tooth plates with a calliper or taken from the published literature, following the parameters proposed by Mukherjee and Ray (2015): the length of maxillary dental battery (DBL), the width of maxillary dental battery (DBW), the width of lateral dentigerous space (LDS), and the width of medial dentigerous space (MDS) (Figure 1 (b)). These measurements were later used to estimate the missing values (i.e. DBL, DBW, LD and MD) for fractured specimens (e.g. UFRGS-PV-1384-T). Through the function 'best.reg' of the package 'Lost' (Arbour and Brown 2013) on the software R, the missing values were estimated using the 'correlated variable regression' method, which consists of the regression of each variable against its highest correlated variable (Brown et al. 2012).

Qualitative analysis

As previously described in studies on Hyperodapedontinae, the cross-section near the base of the crown was used to access tooth shape. The crown cross-section length, width, and compression ratio were measured following the methodology of Smith et al. (2005) but with some modification. Conceptually as a Cartesian plane with XY axes, the measurements start in point A, to which all other points will relate, positioning A in the extreme mesiolingual end of the crown cross-section (Figure 1 (c)). Point B is the furthest point in the cross-section from A. These two form the AB segment, representing the long crown axis, also called the Length of the Base of the Crown (LBC) (Smith et al. 2005). Perpendicular to LBC, at the height of the maximum extension of the crown, point C is established at the distolingual end and point D at the mesiolabial surface. The CD segment describes the short crown axis, also referred to as Crown Base Width (CBW) (Figure 1 (c)). The coefficient between the CBW/LBC indicates the compression ratio of the crown cross-section, also known as the crown base ratio (CBR) (Smith et al. 2005). Other examined morphological characters from the teeth crowns include the size disparity between rows (measured by the mean LBC), presence of lingual flanges (i.e. projection that protrudes from the crown body to the edge of the main longitudinal groove) and ornamentations (e.g. flutes, serrations). Possible patterns in the taxonomic, phylogenetic, geographic and ontogenetic distribution of these features were analysed using the maxillary tooth plate size, measured here by the DBL, as the index for relative size between individuals following Langer et al. (2000b).

Geometric morphometrics

For further landmark digitalisation, the maxillary tooth plates were photographed in occlusal view using a Nikon D3200 lens 18-55 mm. Mirror images of the right maxillary tooth plates were used to orient all specimens in the same direction. For specimens with pairs of maxillary tooth plates, the one with the highest degree of preservation was selected for analysis.

Using the TpsDig2 software (Rohlf 2013), four mathematical landmarks (i.e. landmarks defined by a local geometric property) and four semi-landmarks (Bookstein 1997; Hammer and Harper 2006) were digitalised on the base of the better preserved non-conical tooth crown for each specimen photo (Figure 1 (d)). In individuals with two kinds of non-conical morphotypes, the most abundant was used in the analysis.

In the software MorphoJ version 1.07a (Klingenberg 2011), a Generalised Procrustes Analysis (GPA) was applied to the coordinates of the landmarks, removing the variations not related to shape (i.e. size, rotation, and location) (Monteiro and Dos Reis 1999; Hammer and Harper 2006). Additionally, the remaining allometric component was removed through multivariate regression of shape on size (Klingenberg 2016). Afterwards, using a covariance matrix of the size-corrected data, a Principal Components Analysis (PCA) was performed to identify the components containing the maximal shape variation (Hammer and Harper 2006).

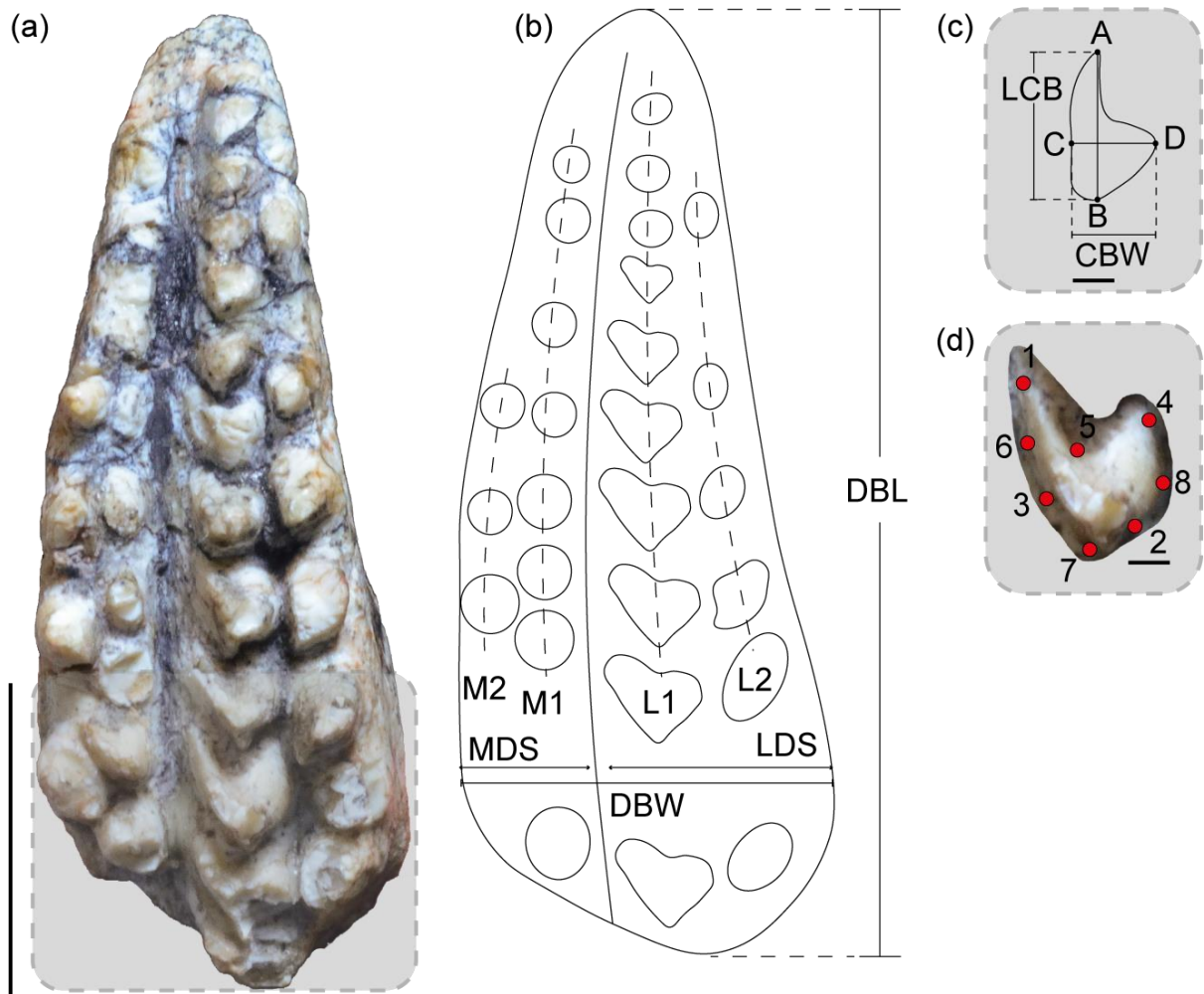


Figure 1. Parameters used in the qualitative and quantitative analyses. (a) UFRGS-PV-04070-T in occlusal view; grey rectangle highlighting the dentition studied. (b) Measured parameters taken on maxillary tooth plates, modified from Mukherjee and Ray (2015). (c) Parameters used to measure and describe tooth crown shape. (d) Location of landmarks and semi-landmarks for geometric morphometric analysis, following the description: 1) Mesiolingual end of the long axis of the crown; 2) Distolabial end of the long axis; 3) Distolingual end of the short axis; 4) Mesiolabial end of the short axis; 5) Half distance between landmark 4 and 1; 6) Half distance between landmark 1 and 3; 7) Half distance between landmark 3 and 2; 8) Half distance between landmark 2 and 4. Abbreviations: A-B, crown long-axis; C-D, crown short-axis; CBW, crown base width; DBL, length of maxillary dental battery; DBW, width of maxillary dental battery; L1 – L2, respectively the first and second rows of teeth lateral to main longitudinal groove; LBC, length of the base of the crown; LDS, width of lateral dentigerous space; M1 – M2, respectively the first and second rows of teeth medial to main longitudinal groove; MDS, width of medial dentigerous space. Scale bars, (a-b) = 20 mm, (c-d) = 2 mm.

Results

Systematic Palaeontology

ARCHOSAUMORPHA Huene, 1946

RHYNCHOSAURIA Osborn, 1903

RHYNCHOSAURIDAE Huxley, 1859

HYPERODAPEDONTINAE Chatterjee, 1974

Hyperodapedon Huxley, 1859 indet.

Figure 2 (a-d)

Material

UFRGS-PV-1384-T, a left maxillary tooth plate fractured in the anterior region.

Locality and horizon

Degrau site (29°35'1.30"S 52°38'1.90"W), located between the km 309 and 310 of BR-153, Vale do Sol municipality, state of Rio Grande do Sul, Brazil. *Hyperodapedon* Assemblage Zone, Candelária Sequence, Santa Maria Supersequence, Paraná Basin, Late Triassic in age (Carnian, Tuvallian) (Horn et al. 2014; Langer et al. 2018).

General morphology

The fractured maxillary tooth plate length is 33.74 mm, with the estimation method predicting 68.6 mm (DBL), and the width measure of 25.39 mm. For *Hyperodapedon*, these measurements are intermediate between the dimensions of the two juveniles described UFRGS-PV-0407-T (DBL = 25,31 mm) and MCZ1664 (DBL ca. 30 mm), and the osteological confirmed adult UFRGS-PV-0408-T (DBL = 115 mm) (Benton and Kirkpatrick 1989; Langer et al. 2000a; Veiga et al. 2014). Also, Mukherjee and Ray (2015) attributed a DBL \geq 90 mm as an adult *Hyperodapedon* size. Thus, once *Hyperodapedon* grew more slowly from the sub-adult stage experiencing periodic interruptions (Veiga et al. 2014), we assumed that UFRGS-PV-1384-T represents a sub-adult individual.

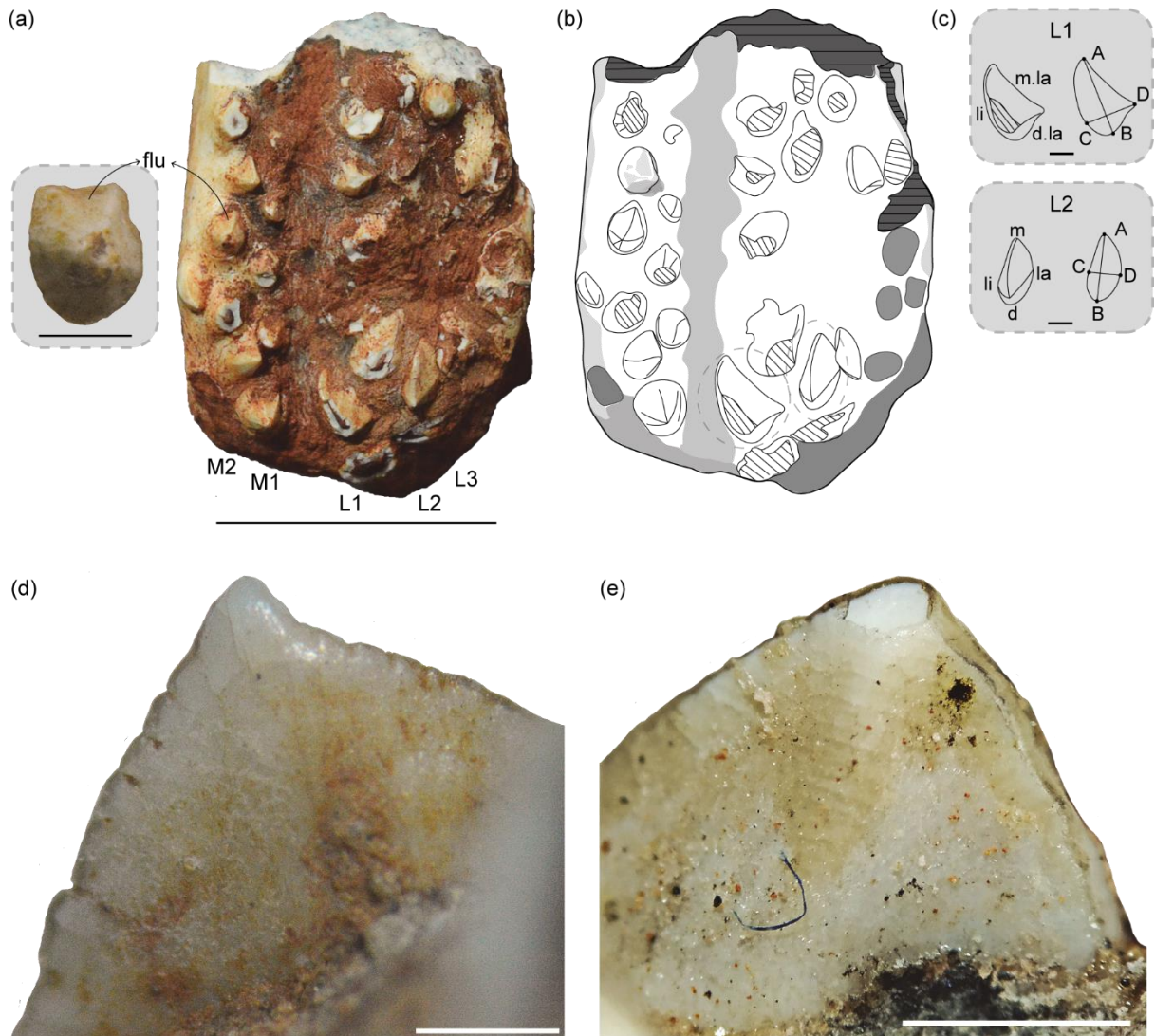


Figure 2. *Hyperodapedon* maxillary tooth plate and crowns. (a-d) *Hyperodapedon* sp. UFRGS-PV-1384-T, (a) Maxillary tooth plate in occlusal view; grey rectangle highlighting conical crown bearing flutes amplified 32x; (b) drawing; (c) Morphology of the posteriormost teeth crowns from L1 and L2; (d) Complete apically serrated Sh morphotype tooth crown in lingual view, 64x amplified. (e) Serrated non-conical tooth crown, possibly Sh morphotype, of UFRGS-PV-1383-T in lingual view, 64x amplified. Abbreviations: A-B, crown long-axis; C-D, crown short-axis; d, distal face; d.la, distolabial face; la, labial face; li, lingual face; m, mesial face; m.la, mesiolabial face; flu, flutes; L1 – L3, respectively the first, second and third rows of teeth lateral to main longitudinal groove; M1 – M2, respectively the first and second rows of teeth medial to main longitudinal groove. Scale bars, (a,b) = 20 mm on the maxillary tooth plate and 2 mm for the enlarged tooth, (c) = 2 mm, (d-e) = 1 mm.

The occlusal surface exhibits a single longitudinal groove extending from the posterior end of the maxillary plate to the anterior fracture (Figure 2 (a,b)). The lateral area (LDS = 14.46 mm) to the groove is approximately twice the width of the medial area (MDS = 7.62 mm). *Hyperodapedontines* with a single longitudinal groove generally have an LDS/MDS ratio higher than 1 (e.g. *I. genovefae*, *H. huxleyi*, *H. tikiensis*, *H. mariensis*, *H. sanjuanensis*, *Su. stockleyi*, *O. bairdi* and the specimen Z 53/3 (5) of *Hyperodapedon* sp. from Zimbabwe) or equal to 1 (e.g. specimen NUGD B of *H. gordonii*, *Hyperodapedontinae* indet. PVL-2728 from

Argentina, and the specimen Z53/3 (1) from Zimbabwe assigned to *H. sp.*), except for specimen EM 1926.6 of *H. gordonii*, which present a ratio lower than 1 (Benton 1983; Langer et al. 2000b; Mukherjee and Ray 2015; Sues et al. 2020). However, UFRGS-PV-1384-T and two argentine specimens of *Hyperodapedon sp.* (MCZ 3620 and MCZ 3618) feature the condition of accentuated asymmetry (LDS/MDS = ca. 2) (Mukherjee and Ray 2015; Gentil and Ezcurra 2017). In these three specimens, the LDS presents a cushion shape in occlusal view, and the MDS resembles a crest, as in *H. huxleyi* and *H. sanjuanensis* (Langer et al. 2017; Gentil and Ezcurra 2017). This combination differs from other Hyperodapedontinae taxa, which present both areas cushion-shaped (e.g. *Su. stockleyi*, *H. huenei*, *H. gordonii*, *H. mariensis* and *H. sp.* from Zimbabwe) or a crest-shaped LDS (e.g. *O. bairdi*, *T. sulcognathus*, *I. genovefae*, *H. tikiensis* and the *H. sp.* of Wyoming) (Langer et al. 2017; Sues et al. 2020).

The MDS of UFRGS-PV-1384-T bears two longitudinal rows of conical teeth, with a circular to ovoid cross-section, with nine of these crowns presenting flutes on their surfaces (Figure 2 (a,b); Table. 2). Also called longitudinal striations or ridges, flutes are apicobasally orientated grooves (i.e. longitudinal recesses) on the surface of the tooth crowns, delimited by two parallel longitudinal ridges (Figure 2 (a)) (Hendrickx 2015). Medial to M2 is a single tooth inserted at the limit between the occlusal and lingual surfaces, with the crown ventrally oriented (Figure 2 (a,b)). A lingual dentition is absent in the specimen UFRGS-PV-1384-T, given that this single element medial to M2 is not a lingual tooth per se based on the position (Montefeltro et al. 2010).

The LDS has at least three longitudinal teeth rows, with the crowns of L1 and L2 being larger than the other teeth of the maxillary plate (Figure 2 (a,b)). This condition is also observed in specimens of *H. huxleyi* (I.S.R.I 13/1 and 11) and *H. sanjuanensis* (UFRGS-PV-0407-T). The L1 is composed of pyramidal teeth with a triangular cross-section, formed by three flat faces, two wider (the lingual and mesiolabial faces) and one narrower (the distolabial face) (Figure 2 (c)). In L2 and L3, there is a new tooth crown morphotype, designated here Sh, with a spearhead-like shape and a lenticular labiolingually compressed cross-section (Figure 2 (c)). The second posteriormost tooth in the L2 row presents the best-preserved Sh crown from the maxillary tooth plate. This Sh crown has serrations at the apex of the mesial margin. These serrations are characterised by three denticles per millimetres apically inclined, so that the main axis of each denticle is oriented diagonally from the crown margin (Hendrickx et al. 2015); the distal margin possesses discreet undulations on the enamel accompanied by little invaginations on the dentine, representing worn serrations (Figure 2 (d)).

Sh crowns are also present in the *H. sanjuanensis* specimen UFRGS-PV-1383-T, an individual compatible with adult size (DBL = 108.05 mm) collected in the Vale do Sol area, but from another outcrop, the Placa site (Scartezini 2018). Pyramidal teeth crowns form the L1, and the Sh crowns form the L2, L3 and L4 rows that start more anteriorly, with their first posteriormost crowns at the level of the fourth posteriormost crown from L1. Their three posteriormost teeth crowns were already participating in the occlusion zone, noticeable by the wear facets in the L1 crowns at the same level. Consequently, it is difficult to categorically confirm that the lenticular cross-section was the original tooth shape and not a result of wear. On the mesial margin of the second crown from L3, we observe worn serrations characterised by undulations on the enamel (Figure 2 (e)).

Comments

UFRGS-PV-1384-T is identified as a Hyperodapedontinae rhynchosaur by the presence of the following synapomorphies of the clade: LDS cushion-shaped and the presence of conical and pyramidal teeth crowns (Langer et al. 2017). The specimen is assigned to the *Hyperodapedon* genus based on the single longitudinal maxillary groove, an LDS wider than the MDS, and both areas carrying at least two rows (Langer et al. 2000a; Mukherjee and Ray 2015; Sues et al. 2020). UFRGS-PV-13984-T differs from Hyperodapedontinae taxa that have: two longitudinal grooves (*T. sulcognathus*, *H. huenei*, *H. tikiensis* morphotype 2); an LDS/MDS ratio > 1 with more rows in the MDS than in the LDS (*Su. stockleyi*); less than two rows of teeth in the LDS (*O. bairdi*, *I. genovefae*); an LDS/MDS ratio ≤ 1 (*H. huenei*, *T. sulcognathus*, *H. gordonii*, *H. sp.* from Zimbabwe); a crest-shaped LDS (*O. bairdi*, *I. genovefae*, *T. sulcognathus*, *H. tikiensis* morphotype 1 and *H. sp.* from Wyoming) or LDS and MDS cushion-shaped (*Su. stockleyi*, *H. huenei*, *H. gordonii*, *H. mariensis* and *H. sp.* from Zimbabwe) (Langer et al. 2017; Sues et al. 2020).

UFRGS-PV-1384-T presents a morphology compatible with *H. sanjuanensis* and *H. huxleyi* specimens (Chatterjee 1974; Gentil and Ezcurra 2017). The presence of flutes is shared only with *H. huxleyi* (Chatterjee 1974), but as the present study shows (see Discussion), the absence of this dental ornamentation in all other Hyperodapedontinae should be because of the lack of more detailed studies focused on the morphology of dental crowns. For now, we prefer to designate this specimen as *H. sp.*

Systematic Palaeontology

ARCHOSAUIROMORPHA Huene, 1946

RHYNCHOSAURIA Osborn, 1903

RHYNCHOSAURIDAE Huxley, 1859

HYPERODAPEDONTINAE Chatterjee, 1974

Hyperodapedon huenei Langer and Schultz, 2000b

Figure 3 (a-d)

Material

UNIPAMPA 755, right dentary with a fragment of the splenial articulated.

Locality and horizon

Pedrebom site, São João do Polêsine municipality, state of Rio Grande do Sul, Brazil. *Hyperodapedon* Assemblage Zone, Candelária Sequence, Santa Maria Supersequence, Paraná Basin, Late Triassic in age (Carnian, Tuvalian) (Horn et al. 2014; Langer et al. 2018).

General morphology

The specimen is 153.65 mm long, indicating an adult stage for the individual because the dentary length of a full adult Hyperodapedontinae varies from 129 mm (e.g. UFRGS-PV-0232-T) to 170 mm (e.g. IITKGPR51) (Montefeltro et al. 2010; Veiga et al. 2014; Mukherjee and Ray 2015). In the medial view, a fracture is observed on the posteroventral portion of the dentary. An articulated fragment of the splenial is present in the ventromedial surface.

UNIPAMPA 755 has one dorsal cutting blade extending from the anterior tip to the posterior end of the dentary (Figure 3 (a,c)), as most hyperodapedontines, differing only from *T. sulcognathus* that possess two dorsal cutting blades (Montefeltro et al. 2010). A piece is missing on the posterior half of the blade, and sediment matrix covers the lateral and part of the dorsal blade surface, not removed to avoid damage to the dentition under it (Figure 3 (a,c)). There are nine tightly packed buccal teeth exposed on the posteriormost portion of the dorsal surface of the cutting blade, forming one longitudinal row, of which six crowns are complete (Figure 3 (a,c)). These crowns are labiolingually compressed, with a chisel-like shape and a round apex (Figure 3 (d)), similar to the buccal dentition of *T. sulcognathus* UFRGS-PV-0232-T (Figure 3 (e)). Serrations are observed in the mesial and distal margins of the last four crowns, characterising a new buccal tooth morphotype, designated here Ch. The denticles (five denticles per millimetres) are near the crown apex, perpendicularly projected from the crown margin, and presenting a subquadrangular shape with round external margins (Figure 3 (d)).

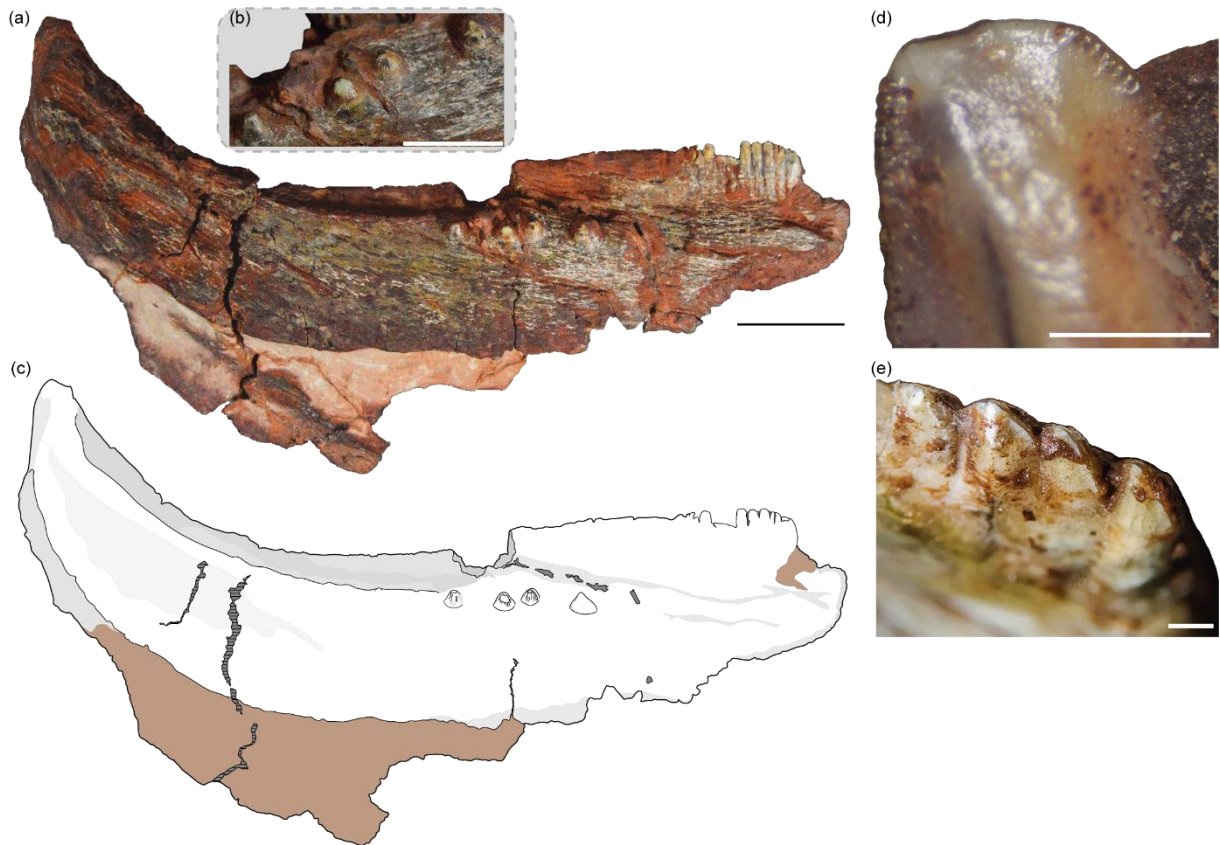


Figure 3. Hyperrodapedontinae dentary and details of the crowns. (a-d) *H. huenei* UNIPAMPA 755, (a) in medial view; (b) grey rectangle highlighting four lingual teeth, the second bearing flutes (c) drawing of UNIPAMPA 755 in medial view; (d) the fourth posteriormost buccal tooth, a Ch apically serrated crown, in lingual view, amplified 64x. (e) *T. sulcognathus* UFRGS-PV-0232-T, four posteriormost buccal teeth crowns amplified 32x. Scale bars, (a,c) = 20 mm, (b) = 10 mm, (d-e) = 1 mm.

A medial projected border is present on the lingual surface, extending along most of the dentary length (Figure 3 (a,c)). This medial projection, reaching the dentary posterior portion, is also present in *T. sulcognathus* and *H. huenei* but is absent in the other Hyperrodapedontinae taxa with partially complete dentaries described (i.e. *H. gordonii*, *H. huxleyi*, *H. mariensis*, *H. sanjuanensis*, *I. genovefae*, *O. bairdi*) (Benton 1983; Chatterjee 1974; Montefeltro et al. 2010; Langer and Schultz 2000b; Langer et al. 2000a; Gentil and Ezcurra 2017; Sues et al. 2020). Located on the posteriormost portion of the medial border is one longitudinal row of five well-spaced conical lingual teeth. Hyperrodapedontines in majority bear lingual dentition, excepted *H. sanjuanensis*, *O. bairdi* and the *H. sp.* USNM 494329 from Wyoming (Lucas et al. 2002; Gentil and Ezcurra 2017; Sues et al. 2020).

Wear facets are visible on the lingual dentition occlusal and lingual face, and the second posteriormost tooth shows flutes in the mesiolingual surface (Figure 3 (b)). Except for the apex of the fourth posteriormost crown (Figure 3 (d)), the buccal dentition has no sign of wear facets, at least on the exposed lingual surface, the same as observed in *T. sulcognathus* (UFRGS-PV-

0232-T) (Figure 3 (e)). This absence of wearing indicates that, differently from previously suggested by Benton (1984), the labiolingual compression of Hyperodapedontinae buccal teeth is not caused only by tooth wear. Although the cross-section near the root is circular in the anterior portion of the dentary (Benton 1984), the exposed portion of the posteriormost buccal teeth crowns can present a distinctive labiolingual compression even before tooth wear (Figure 3 (d,e)).

Comments

We can identify UNIPAMPA 755 as an Hyperodapedontinae based on the labiolingually compressed teeth, which is a synapomorphy from the clade (Wathley 2005; Langer et al. 2017). Furthermore, the presence of one single cutting blade allows the attribution to the genus *Hyperodapedon* (Langer and Schultz 2000b; Mukherjee and Ray 2015). UNIPAMPA 755 differs from Hyperodapedontinae taxa that have two cutting blades (*T. sulcognathus*), a flat medial surface on the posterior portion of the dentary (*H. gordonii*, *H. huxleyi*, *H. mariensis*, *H. sanjuanensis*, *I. genovefae*, *O. bairdi*), and lack lingual teeth (*O. bairdi*, *H. sanjuanensis* and the *H.* sp from Wyoming) (Benton 1983; Chatterjee 1974; Montefeltro et al. 2010; Langer and Schultz 2000b; Langer et al. 2000a; Gentil and Ezcurra 2017; Sues et al. 2020). Therefore, this specimen presents a morphology congruent with *H. huenei* (Langer and Schultz 2000b; Schultz et al. 2016), assumed here in this contribution.

Qualitative analysis

Tooth morphology

Shape. Under the 'pyramidal' term, three shape morphotypes were identified, named here as P¹-³ according to the chronological order of the works in which they are reported (Figure 4 (a-c)).

The P¹ morphotype has a triangular to sub-triangular cross-section and an external shape that resembles a pyramid (Benton 1983), bearing three flat faces (Figure 4 (a)). The largest face corresponds to the anterior region of the maxillary tooth plate (mesial face), and the other two are smaller, being directed posterolingually (distolingual face) and posterolaterally (distolabial face) (Figure 4 (a)). In some specimens, the mesial face can present a gentle concavity anteriorly turned (ISR I 13/1, ISR I 17 and NUGD A), together with the greater development of the distolabial face than the distolingual, or vice versa (ISR I 13/1) (Figure 4 (a)). This morphotype is restricted to the L1 row (Table 2), along which their triangular shape gradually assumes an elliptical shape, because of the wearing process, upon reaching the rostral half of the maxillary tooth plate. The direction of compression varies from mesiodistal to labiolingual (Figure 4 (a)).

The P² morphotype has a subtriangular cross-section. The mesial or mesiolabial and lingual or distolingual faces are greater than the distolabial one, and there are from one to two flanges on the lingual surface (Figure 4 (b)). P² crowns of *I. genovefae* have two flanges and accentuated concavities on the mesiolabial and lingual surfaces, making the mesiolingual flange more prominent than the distolingual (Figure 4 (b)). In *O. bairdi* and the ISR11 *H. huxleyi* specimen, P² crowns possess only a mesiolingual flange and present a concavity on the mesial or mesiolabial face. P² crowns from *O. bairdi* also present a concavity on the distolabial face, resulting in a crown shape that resembles a three-arm vane (Figure 4 (b)). P² crowns are located in the L1 row (Table 2). In the middle third of the maxillary tooth plate, they assume a triangular shape as the flanges worn out. Their larger planar faces are mesiolingually or mesiolabially turned, differing from the P¹ morphotype, in which the broader planar face is primarily directed in the mesial direction (Figure 4 (b)). Because of the intensive wear, the P² assumes a conical shape, with sub-circular and elliptical cross-sections or even an irregular shape in the anterior third of the maxillary tooth plate.

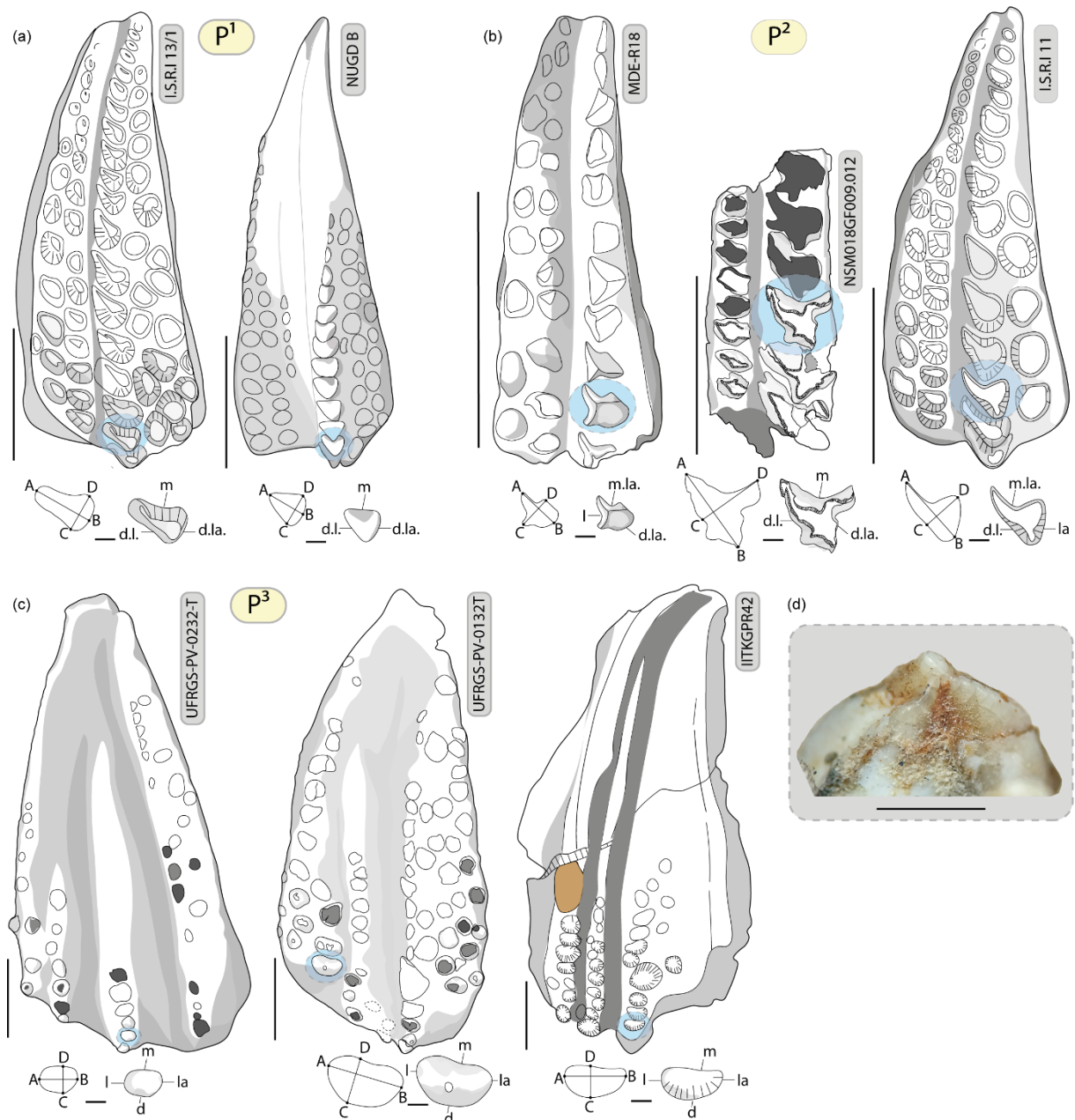


Figure 4. Pyramidal maxillary tooth crowns morphotypes. (a) P¹ morphotype exemplified by *H. huxleyi* I.S.R.I 13/1, redrawn from Chatterjee (1974), and *H. gordonii* NUGD B, redrawn from Benton (1983). (b) P² morphotype exemplified by *I. genovefae* MDE-R18, redrawn from Langer et al. (2000a), *O. bairdi* NSM018GF009.012, redrawn from Sues et al. (2020) and *H. huxleyi* I.S.R.I 11, redrawn from Chatterjee (1974). (c) P³ morphotype exemplified by *T. sulcognathus* UFRGS-PV-0232-T, *H. huenei* UFRGS-PV-0132-T, and *H. tikiensis* morphotype 2 IITKGR42, redrawn from Mukherjee and Ray (2015). (d) P³ tooth crown from UFRGS-PV-1383-T in mesial view, 64x amplified. Blue circle highlighting the tooth illustrated in detail below each maxillary tooth plate. Abbreviations: A-B, crown long axis; C-D, crown short-axis; d, distal face; d.la, distolabial face; d.l, distolingual face; l, lingual face; la, labial face; m, mesial face. Scale bars, maxillary tooth plate = 20 mm, tooth crowns = 2 mm.

The P³ morphotype has an elliptical cross-section, with a mesiodistal compression ranging from weak to moderate (CBR = 0.7 – 0.5, respectively) (Langer and Schultz 2000b; Montefeltro et al. 2010; Mukherjee and Ray 2015; Hendrickx et al. 2015). The morphotype

displays wide mesial and distal faces and narrow lingual and labial faces (Figure 4 (c)). P³ crowns are observed in Hyperodapedontinae specimens with two longitudinal maxillary grooves, forming the adjacent rows (i.e. L1, M1 and M2), and in the L1 from the *H. sanjuanensis* UFRGS-PV-1383-T (Table 2). In *H. huenei* and the IITKGPR42 specimen of *H. tikiensis* (maxillary tooth plate from the morphotype 2; Mukherjee and Ray 2015), P³ crowns compose the L1, M1 and M2 rows, whereas, in *T. sulcognathus*, they are restricted to the M1 (Table 2). This morphotype is similar to the conical dentition, traditionally considered to have a circular cross-section (Benton 1983, 1984). However, the dentition described under the term conical consists of teeth crowns with cross-sections ranging from circular to ovoid. The ovoid crowns are compressed in the mesiodistal or labiolingual direction, and the CBR values of these P³ crowns vary from 0.7-0.5 mm. Given this similarity between P³ crowns and conical teeth, Mukherjee and Ray (2015) described the IITKGPR42 dentition on the L1, M1 and M2 rows as exclusively conic, despite the mesiodistal compression, formerly interpreted by other authors also as P³ (e.g. Langer and Schultz, 2000b; Montefeltro et al. 2010). *H. tikiensis* specimens with only one longitudinal groove, morphotype 1 of Mukherjee and Ray (2015) (e.g. IITKGPR36 and IITKGPR38), have only conical teeth crowns with an oval base, mesiodistally or labiolingually compressed, in the LDS and MDS, without apparent restriction to specific rows (Mukherjee and Ray 2015). Mukherjee and Ray (2015) interpreted this condition as an indication that in these individuals, the shape and size of the dental crown is the result of the bone space available at the time of tooth eruption. The specimens with P³ have an advanced size (DBL = 90 – 136 mm) in comparison to the others, resulting in more prominent proximity between the occlusion zone and the posterior margin of the maxillary plate. Thus, we observed strong signs of wear at the occlusion, lingual and mesial face of the posterior crowns, except for the posteriormost two or three teeth in some cases (e.g. UFRGS-PV-0132-T, IITKGPR36, IITKGPR38). The morphotype P³ takes on a conical to irregular shape, passing the limit of the fourth tooth of the rows (Figure 4 (c)). Therefore, in *T. sulcognathus* specimens, they are the last crowns from M1 not worn to the height of the root. *H. sanjuanensis* UFRGS-PV-1383-T does not present wear facets on the posteriormost crowns, allowing to confirm that the P³ morphotype differs from the other pyramidal morphotypes and conical teeth, not being a worn version of them (Figure 4 (d)).

Size. Based on the mean LBC of the last three teeth crowns, the disparity of the tooth crown size between the rows was analysed, a phylogenetic informative trait for the Hyperodapedontinae clade (Langer et al. 2017). Three degrees of disparity between the lateral

rows adjacent to the main longitudinal groove (L1, L2) and the medial rows (Mn) (Table. 2) were discriminated as follow:

- a) Subtle – the ratio of LBC from L1/Mn < 1.5 .
- b) Marked – the ratio of LBC from L1/Mn < 1.5 , and the L2 average LBC is also larger than the Mn but lower than the L1 (used here as a reference to quantify the degree of disparity).
- c) Accentuated – the ratio of LBC from L1/Mn is ca. 1.9.

Ornamentations. Two categories of ornamentation are commented on here: flutes and serrations.

Through a transversal histological section of the maxillary tooth of *H. huxleyi*, Chatterjee (1974) determined that the irregular striations observed in the crown resulted from the unfolding of the enamel and dentin layers. There is no further mention in the literature of this kind of ornamentation for any other Hyperodapedontinae taxa. However, we observed flutes in Brazilian specimens in the dentition of *H. huenei* (UNIPAMPA 755) (Figure 3 (b)) and in the maxillary crowns of *T. sulcognathus* (UFRGS-PV-0298-T) and *Hyperodapedon* sp. (UFRGS-PV-1384-T) (Figure 2 (a)). Regarding the distribution of these striations throughout the maxillary tooth plate in *H. huxleyi*, there is no information besides the statement that "maxillary teeth often present a few flutes" (Chatterjee 1974, p. 229). As for the Brazilian specimens, we observed a low relative abundance (number of teeth with flutes/ total number of occlusal teeth) on the maxillary tooth plates, ranging from 0.022-0.18 (Table. 2).

Concerning the serrations, i.e. projections along the crown cutting edges composed of enamel or by enamel and dentine (Brink and Reisz 2014; Hendrickx et al. 2015), as far as we could infer, they are present in specimens from different *Hyperodapedon* species as *H. sanjuanensis* UFRGS-PV-1383-T, *H. huenei* UNIPAMPA 755, and *H. sp.* UFRGS-PV-1384-T (resembling more *H. sanjuanensis* and *H. huxleyi*) (Figures 2, 3). Moreover, the denticles that form the maxillary and dentary teeth serrations exhibit different morphologies: the maxillary Sh morphotype presents three denticles per mm apically inclined (Figure 2 (d)), and the dentary Ch morphotype possesses five denticles per millimetres perpendicularly, with round external margins (Figure 3 (d)).

Table 2. Maxillary tooth morphology traits distribution in Hyperodapedontinae taxa.

Taxon	Specimen	Tooth row	Morphotype	Disparity	Flu	Serration
<i>H. gordonii</i>	NUGD B	L1	P ¹	Subtle, L1>	-	-
	NUGD A	L1	P ¹	Subtle, L1>	-	-
	EM 1926.6	L1	P ¹	Subtle, L1>	-	-
<i>H. huenei</i>	UFRGS-PV-0132-T	L1, M1, M2	P ³	-	-	-
<i>H. huxleyi</i>	I.S.R.I 13/1	L1, M1	P ¹	Marked, L1 and L2>	often	-
	I.S.R.I 11	L1	P ²	-	often	-
	I.S.R.I 17	L1, L2	P ¹	Marked, L1 and L2>	often	-
<i>H. tikiensis</i>	ITKGPR36	L1-4, M2, M3	P ³	-	-	-
	ITKGPRR38	M2, M3	P ³	-	-	-
	ITKGPRR42	L1, M1, M2	P ³	-	-	-
<i>H. sanjuanensis</i>	UFRGS-PV-0407-T	L1	P ²	Marked, L1 and L2>	-	-
	UFRGS-PV-1383-T	L1-4	P ³ , Sh	-	-	Present
<i>H. sp</i>	UFRGS-PV-1384-T	L1-L3	P ¹ , Sh	Marked, L1 and L2>	0.18	Present
<i>I. genovefae</i>	MDE-R18	L1	P ²	Accentuated, L1>	-	-
	MAL-1196 1	L1	P ²	Accentuated, L1>	-	-
	MAL-1996 2	L1	P ²	Accentuated, L1>	-	-
<i>O. bairdi</i>	NSM018GF09.015	L1	P ²	Accentuated, L1>	-	-
	NSM018GF09.011	L1	P ²	Accentuated, L1>	-	-
	NSM018GF09.012	L1	P ²	Accentuated, L1>	-	-
<i>Su. stockleyi</i>	SAM-PK-11704	L1, M1	P ¹	-	-	-
<i>T. sulcognathus</i>	UFRGS-PV-0232-T	M1	P ³	-	0.02	-
	UFRGS-PV-0290-T	M1	P ³	-	-	-
	UFRGS-PV-0298-T	M1	P ³	-	-	-

Disparity, degree of tooth crown size disparity between the teeth rows followed by the rows involved; Flu, flutes; L1>, first lateral row present tooth crowns with LBC larger than the other rows; L1 and L2>, first and second lateral rows present tooth crowns with LBC larger than the other rows; P¹⁻³, pyramidal tooth crown morphotypes; Sh, spearhead tooth crown morphotype; Tooth row, location of non-conical teeth crowns.

Variation of tooth morphology patterns

Regarding the taxonomic distribution of tooth morphologic traits in Hyperodapedontinae, we found that each analysed specimen (Table. 2) is characterised by a

specific pyramidal morphotype, besides the conical dentition. The species tend to follow this same trend, except when they encompass individuals of very different sizes. For example, specimen ISRI 11 of *H. huxleyi* with 67 mm of DBL, size inferred here as belonging to sub-adult individuals, and UFRGS-PV-0407-T, a juvenile specimen of *H. sanjuanensis* (Langer et al. 2000b), present P² crowns; in turn, the largest individuals of both species bear P³ teeth (*H. huxleyi* ISRI 13/1 and 17, *H. sanjuanensis* UFRGS-PV-1383-T) (Figure 5). Furthermore, the *H. sanjuanensis* UFRGS-PV-1383-T and the *H. sp.* UFRGS-PV-1384-T present one additional non-conical morphotype on the L2-L4, the Sh, besides the pyramidal crowns on the L1 (Table. 2).

The ornamentations, flutes and serrations, besides being distributed in specimens from different *Hyperodapedon* species, also are present in individuals from different ontogenetic stages based on size (*H. sp.* UFRGS-PV-1384-T is a sub-adult, and *H. huenei* UNIPAMPA 755 is a full adult in advanced age).

About the relative size of individuals, a pattern in the morphologic distribution (i.e. shape and size disparity) of pyramidal crowns is observed. Each pyramidal morphotype occurs in a specific DBL range: P¹ occurs in maxillary tooth plates with 65-80 mm, P² in specimens with 25-60 mm, and P³ in the larger individuals with DBL \geq 90 mm (Figure 5). The trait of disparity in crown size between tooth rows (L1, L2 vs others) occurs in maxillary tooth plates with DBL ranging from 25 to 80 mm, where the accentuated and marked degrees are present in specimens between 25-67 mm, and the subtle degree is characteristic of maxillary tooth plates with 68-80 mm of DBL (Figure 5).

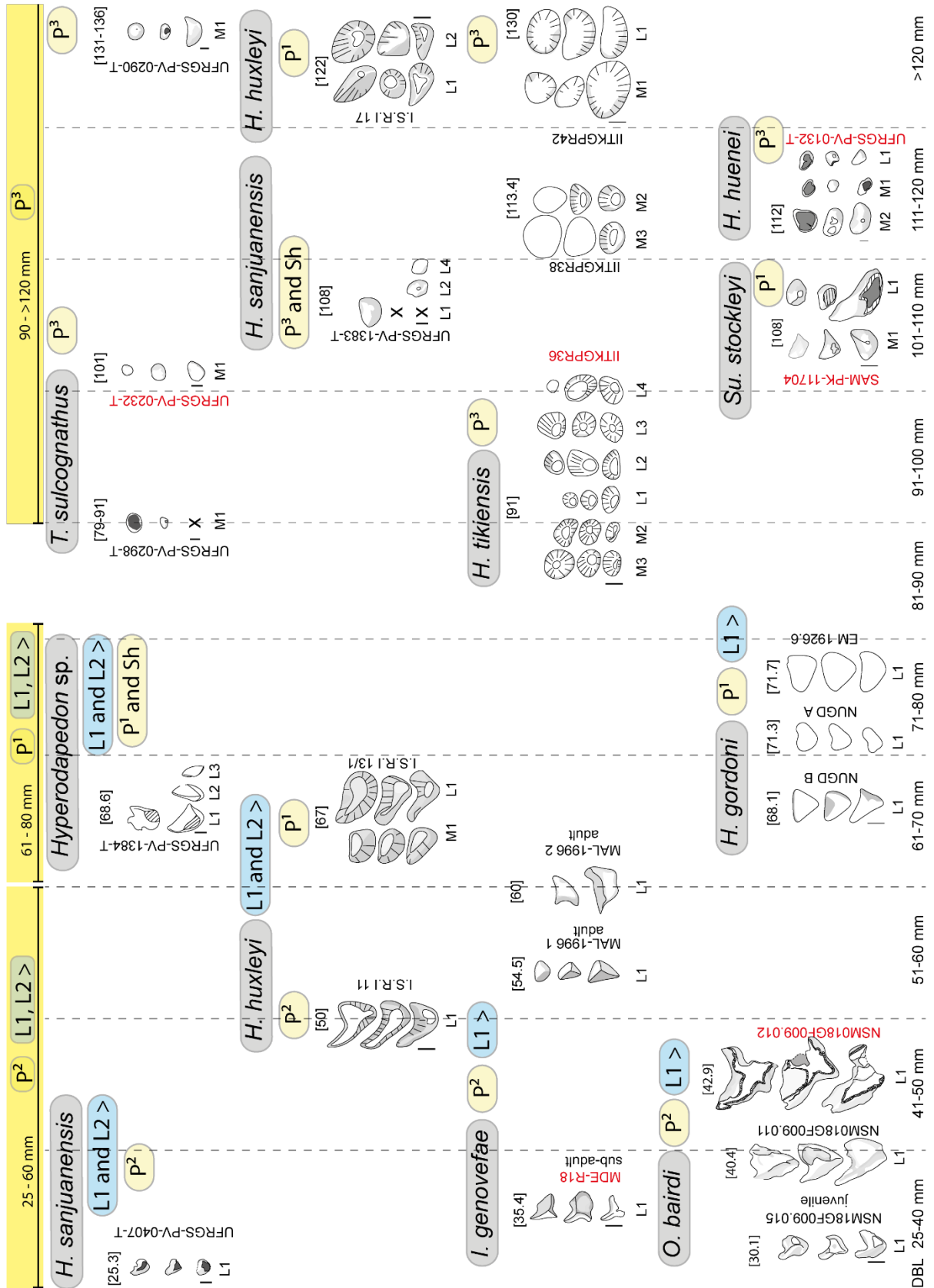


Figure 5. Maxillary tooth crown shape and size disparity within Hyperodapedontinae, according to individual maxillary DBL (length of maxillary dental battery). Above the teeth of each specimen, inside the [] is the specimen's corresponding DBL in millimetres. The numbers in red correspond to the holotypes. The ontogenetic stages inferred for *I. genovefae* and *O. bairdi* specimens were taken, respectively, from Langer et al. (2000a) and Suest et al. (2020). Teeth crowns redrawn from Chatterjee (1974), Benton (1983), Langer et al. (2000a), Mukherjee

and Ray (2015), Langer et al. (2017), Suest et al. (2020). Abbreviations: L1 – L4, respectively the first, second, third and fourth rows of teeth lateral to main longitudinal groove; L1 >, tooth crowns on the first lateral row to the main longitudinal groove larger than tooth crowns from others rows; L1 and L2 >, tooth crowns from the first and second lateral rows to the main longitudinal groove larger than tooth crowns from others rows; M1 – M3, respectively the first, second and third rows of teeth medial to main longitudinal groove; P¹⁻³, pyramidal tooth crown morphotypes; Sh, spearhead, non-conical tooth crown morphotype. Scale bars = 2 mm.

Geometric morphometric analysis

Except for the *T. sulcognathus* specimens, all tooth plates sampled in this analysis are identifiable as belonging to *Hyperodapedon*, given the presence of at least two lateral rows, a single longitudinal groove, and the LDS > MDS width, with the LDS bearing more rows than the MDS (Benton 1990; Langer and Schultz 2000b; Mukherjee and Ray 2015; Langer et al. 2017; Sues et al. 2020). Almost 85% of the shape variation within the non-conical crowns accumulates in the three first components (Table. 3). The PC1 accounts for 38%, and the shape distribution in this axis is congruent with the LDS/MDS ratio of the specimens (Figure 6 (a)). Maxillary tooth plates with MDS wider than the LDS (e.g. specimens with two longitudinal grooves) and those with accentuated asymmetry, where the LDS width is near twice the MDS, have tooth crowns similar in shape. This shape differs from the tooth crowns found in the maxillary tooth plates with the ratio LDS/MDS between 1-1.77 mm (Figure 6 (a)). The PC2 accumulates 25% of the shape variation, and the distribution resembles the stratification of the specimens maxillary DBL, as found on the qualitative analysis (Figures 5, 6 (b)). Maxillary tooth plates with DBL between 25-70 mm have a tooth crown shape different from the larger specimens with DBL \geq 90 mm. Individuals of DBL from 70 to 80 mm have an intermediate crown shape (Figure 6 (b)). The PC3 represents 22%; the shape variation in this axis coincides with the width/length ratio of the maxillary tooth plate. Specimens with wider maxillary tooth plates (DBW/DBL > 0.4) have tooth crowns that differ in shape from those with a narrow plate (DBW/DBL < 0.4), and the only specimen with the ratio DBW/DBL equal to 0.4 has an intermediate crown shape (Figure 6 (c)).

In each of these principal components, the shape varies from elliptical and sub-circular, resembling the P³ morphotype, to a more complex one, similar to the P morphotype (Figure 6). Furthermore, the main change in shape is on the mesial or mesiolingual face, where the semi-landmark five changes position within the different shapes, representing the existence or inexistence of a concavity (Figure 6).

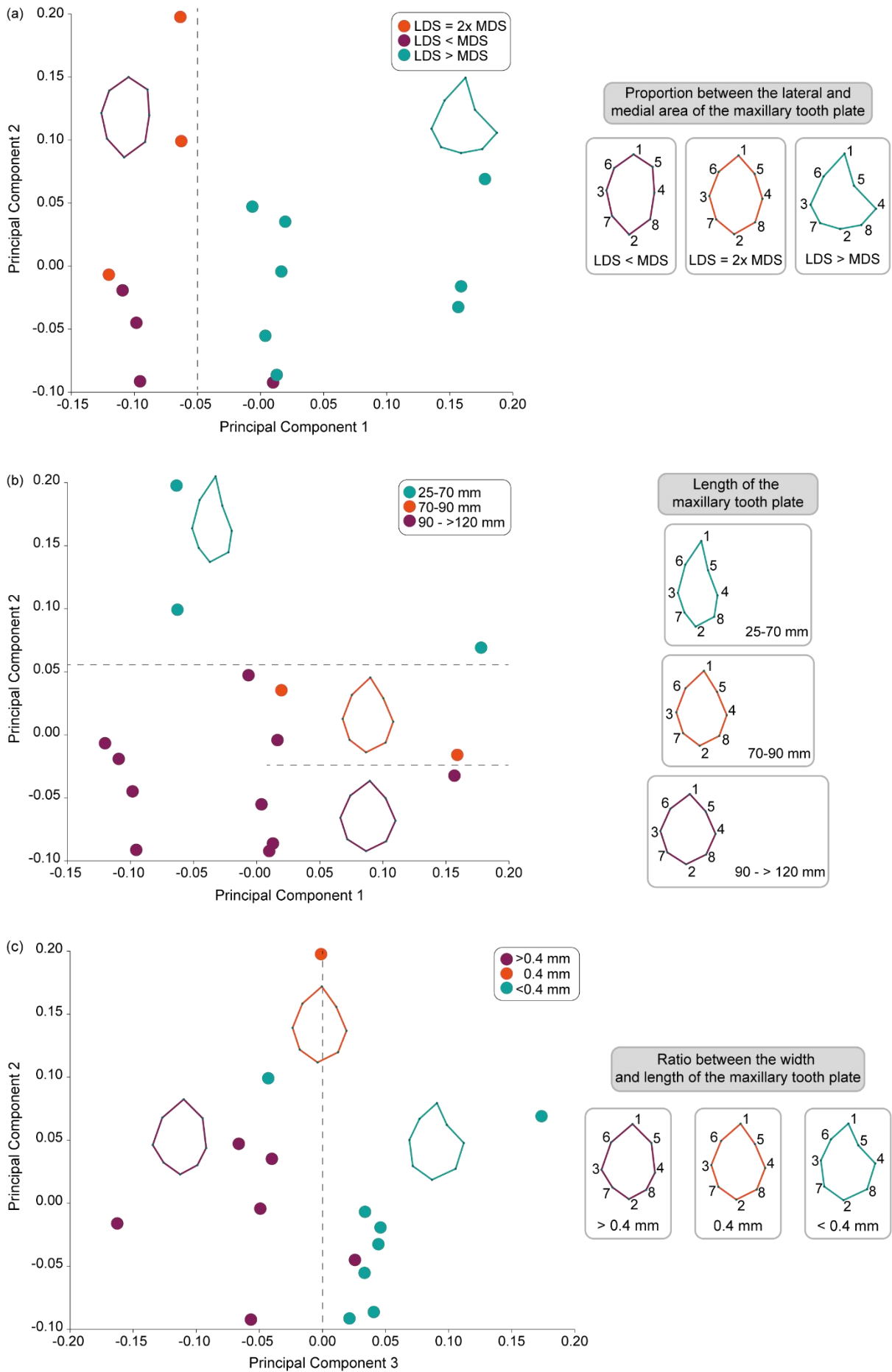


Figure 6. PCA results for teeth crown shape distribution. (a) PC1 distribution is congruent with the maxillary ratio

between the width of the lateral dentigerous space and the medial dentigerous space width; wireframe purple and blue generated with PC1 scale factor -0.13 and 0.17, respectively. (b) PC2 distribution resembling the maxillary DBL stratification; wireframe blue, orange and purple generated with PC2 scale factor 0.20, 0.025 and -0.05, respectively (c) PC3 distribution coincides with the maxillary width/length proportion, wireframe purple, orange and blue generated with PC3 scale factor -0.14, 0.0, and 0.1, respectively.

Table 3. Principal components analysis from non-conical teeth crown shape.

PC	Eigenvalues	% Variance	Cumulative %
1	0.00969013	37.795	37.795
2	0.00630347	24.586	62.381
3	0.00565943	22.074	84.455
4	0.00219046	8.544	92.998
5	0.00094777	3.697	96.695
6	0.00042028	1.639	98.334
7	0.00034855	1.359	99.694
8	0.00003849	0.150	99.844
9	0.00002321	0.091	99.934
10	0.00001205	0.047	99.981
11	0.00000435	0.017	99.998
12	0.00000043	0.002	100.000

Discussion

A directed relation between tetrapod tooth morphology (e.g. shape, size, structure, wear) and diet is a common conception (Melstrom 2017; Ungar and Sues 2019) since the principal function of teeth is to overcome challenges associated with holding and processing the food (Ungar and Sues 2019). Furthermore, the coexistence of crowns with different shapes in the same dentition, as seen in Hyperodapedontinae, increases the possibility of acquiring and processing food efficiently (Berkovitz and Shellis 2016).

The study showed that Hyperodapedontinae tooth crown morphology is not taxonomically restrained. Different taxa share the same shape morphotypes, crown size disparity, and ornamentations. The phylogenetic relationships between Hyperodapedontinae intern taxa are still discussed (e.g. Langer et al. 2017, Sues et al. 2020). Nevertheless, using the most recent Sues et al. (2020) proposition, we observe that the crown morphotypes and ornamentations are distributed without any apparent restriction related to the intern clades (Figure 7).

In the qualitative analysis, we see that the pyramidal crown morphotypes (P^{1-3}) vary according to the animal size, the largest being the ones with DBL bigger than 120 mm (*T. sulcognathus* UFRGS-PV-0290-T and *Hyperodapedon* sp. UFRGS-PV-0313-T) (Table 1). The

geometric morphometric analysis confirmed that 25% of the non-conical crowns shape variation follows this trend, especially among specimens having sizes considered as juveniles or sub-adults (DBL 25 – 70 mm) and adults (DBL \geq 90 mm) (Figure 6 (b)). Furthermore, this analysis also shows that 60% of the crown shape variation matches the variation of the maxillary tooth plate form proportions, i.e. the LDS/MDS and DBW/DBL ratios (Figure 6 (c,d)). These ratios are both informative phylogenetic traits for Hyperodapedontinae, and a DBW/DBL $<$ 0.3 is a synapomorphy for the intern clade *O. bairdi* + *H. sp.* Wyoming (Mukherjee and Ray 2015; Langer et al. 2017; Sues et al. 2020). Even though the specimens sampled are from the genus *Teyumbaita* and *Hyperodapedon*, the PCA identified that tooth plates with DBW/DBL ratio $<$ 0.4, closer to the condition of the *O. bairdi* intern clade, bear crowns similar in shape to the P² crowns of *O. bairdi* (Figures 4 (b), 6 (c)).

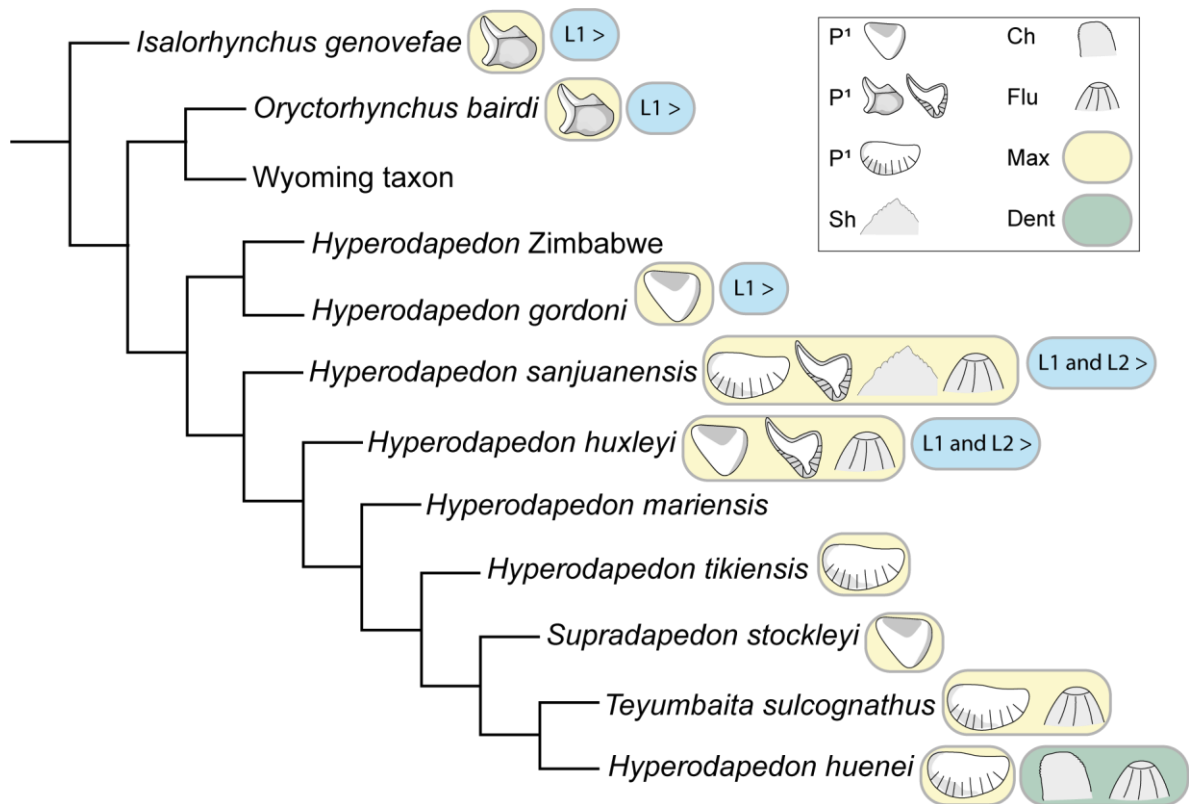


Figure 7. Tooth crown morphology distribution within the Hyperodapedontinae intern clades. Strict consensus tree modified from Sues et al. 2020. Abbreviations: Ch, serrated chisel, non-conical tooth crown morphotype; Dent, dentary dentition. Flu, flutes; L1 >, tooth crowns on the first lateral row to the main longitudinal groove larger than tooth crowns from other rows; L1 and L2 >, tooth crowns from the first and second lateral rows to the main longitudinal groove larger than tooth crowns from other rows; Max, maxillary dentition; P¹⁻³, pyramidal tooth crown morphotypes; Sh, spearhead, non-conical tooth crown morphotype.

Furthermore, besides the crown shape variation between relative smaller specimens and the larger ones shown here, the occlusal morphology of the rhynchosaur maxillomandibular apparatus also changes significantly during ontogenetic development (e.g. add of maxillary

teeth rows, loss of teeth in the anterior-most portion, and lateromedial enlargement of the maxillary groove). A similar condition is seen in the functional analogue of rhynchosaur, the Agamidae lizard *Uromastyx* (Benton 1983). These changes in tooth crown shape and apparatus occlusal morphology between the juveniles and adults of *Uromastyx* and a variety of lizards are directly related to dietary shifts (Cooper and Poole 1973; Meslrom 2017). Teeth crowns tend to vary in shape due to the different food requirements (Berkovitz and Shellis 2016), and rhynchosaur used their teeth in food fracture along with the blade-groove system, as evidenced by the extensive wear they suffered. Therefore, it is possible that the crown shape variation seen here in Hyperodapedontinae, matching the animal size and variations of maxillary proportions, is related to some modifications on the diet composition along ontogeny, as in *Uromastyx*. However, further studies on the shape–function relationship of these non-conical crowns in integration with more detailed information about the Hyperodapedontinae paleodiet are needed to explore this hypothesis.

Regarding the crown ornamentations and anatomical subunits, the presence of flutes is often perceived as related to a diet based on hard-shelled organisms, given their recurrent presence in durophagous animals (Melstrom 2017). Chatterjee (1974) proposed a diet based mainly on mussels for *H. huxleyi*, the first rhynchosaur species described as bearing flutes on the maxillary dentition. However, the rhynchosaur are consensually considered herbivores (e.g. Langer and Schultz 2000a; Tiffney 2004; Gentil and Ezcurra 2018; Sues et al. 2020; Ezcurra et al. 2020), grounded on several indicators (e.g. barrel-shaped body, large laterally flattened claws, dental morphology) (Benton 1983, 1984). The presence of flutes may indicate a diet that counted with hard-shelled seeds (e.g. Ginkgoales, cycad, and conifers) for the Hyperodapedontinae specimens bearing them, as formerly suggested by Romer (1960) and Sill (1970) for rhynchosaur in general. Flutes are also present in *T. sulcognathus* (UFRGS-PV-0298-T) and in the two Brazilian *Hyperodapedon* specimens that bear serrations (UFRGS-PV-1384-T and UNIPAMPA 755). This unprecedented dental trait is here reported for the first time in rhynchosaur. The series of crown sub-units (denticles) of the serrated teeth tend to provide greater efficiency in gripping and piercing than teeth without them (Abler 1992; Brink and Reisz 2014). Therefore, the maxillary tooth plates and dentary with flutes and serrated dentition, as presented by UFRGS-PV-1384-T and UNIPAMPA 755, are potentially more capable of processing food with hard teguments.

We demonstrate that neither flutes nor serrations are taxonomically or ontogenetically constrained in Hyperodapedontinae, but they are registered only in specimens from a narrow paleolatitudinal range (Figure 8). Teeth crowns presenting flutes occur only in India (*H.*

huxleyi) and Brazil (*Hyperodapedon* sp. and *T. sulcognathus*), which occupied similar paleolatitudes during the Late Triassic in Gondwana (van Hinsbergen et al. 2015). From 230 Ma (Carnian) to 220 Ma (Norian), India was placed between 40.5°S to 35.13°S paleolatitude, and the southern Brazilian deposits were between 46.79°S to 44.06°S (van Hinsbergen et al. 2015). During the Late Triassic, tetrapod faunal exchanges between India and other areas of Gondwana occurred without physical barriers because they were in connection (Chatterjee et al. 2017). The Indian paleoclimate during the Triassic was a tropical monsoon-type (Chatterjee et al. 2017). Meanwhile, the lower Candelária sequence (Late Carnian), which yields all the Brazilian hyperodapedontines, was under a semi-arid paleoclimate with marked wet seasons (Holz and Scherer 2000; Horn et al. 2018a, 2018b; Mancuso et al. 2021). Regarding the plant assemblages from the Late Triassic, Gondwana encompasses two subprovinces constrained by paleolatitudinal aspects (Kustatscher et al. 2018). The Ipswich Subprovince, spread out between 90°S – 40°S paleolatitude, and the Onslow, represented by warm temperate Carnian floras, from 45°S to 20°S, including Indian and the Brazilian territories (Kustatscher et al. 2018). Even Brazil and India presenting different paleoclimates (tropical *versus* semi-arid), they were covered by the same floral subprovince. Thus, the shared presence of teeth traits related to advantages in feeding (i.e. flutes and serrations) in Indian and Brazilian hyperodapedontines can be related to paleoenvironments with common floral elements as a source of food.

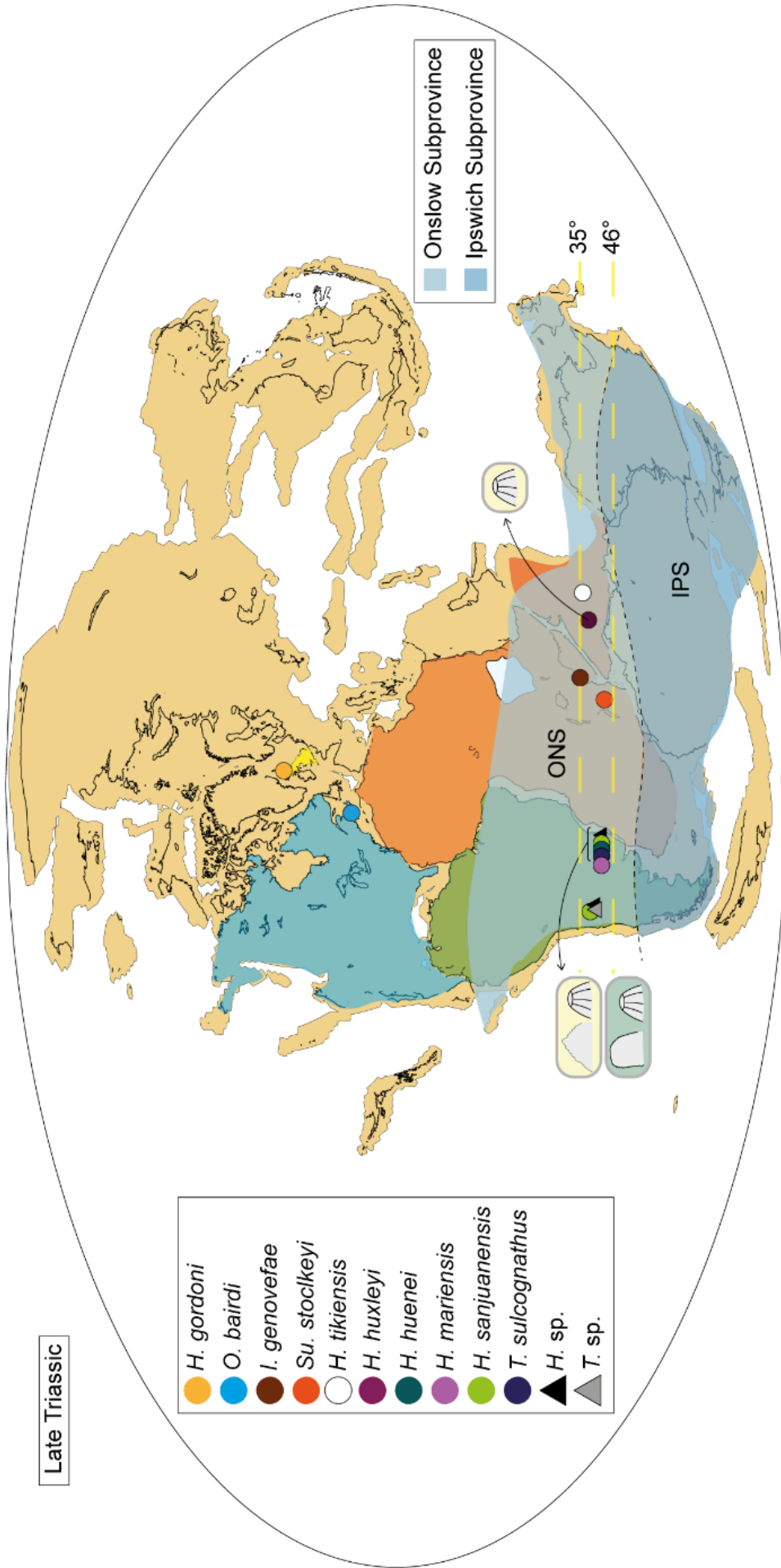


Figure 8. Geographic distribution of Hyperodapedontinae taxa and types of crown ornamentation records during the Late Triassic (Carnian). Map generated and modified from the Fossil works tools created by Alroy (2013), using maps from Scotese (2001) and data from the Paleobiology Database (www.paleobiodb.org); Late Triassic floral subprovinces modified from Kustatscher et al. (2018). Paleolatitudinal range encompassing Hyperodapedontinae records from India and Brazil (between yellow dashed lines) taken from van Hinsbergen et al. (2015). Tooth morphotypes and ornamentation types (flutes and serrations) according to Figure 7. Abbreviations: IPS, Ipswich subprovince; ONS, Onslow subprovince.

The lower levels of the Ischigualasto Formation (Late Carnian-lower Norian), from the Argentine Ischigualasto-Vila Unión basin (deposition from 230.2 ± 1.9 and 221.4 ± 1.2 Ma; Desojo et al. 2020), are close in age to the lower Candelária Sequence (date of 233.23 ± 0.73 Ma from a typical *Hyperodapedon* AZ site; Langer et al. 2018), and the two units bear similar faunal assemblages (Martínez et al. 2013; Langer et al. 2018; Desojo et al. 2020; Mancuso et al. 2021). Also as the lower Candelária Sequence, the Ischigualasto Formation has records of the two Hyperodapedontinae genus *Hyperodapedon* and *Teyumbaita* (Gentil and Ezcurra 2017; Desojo et al. 2020). However, the only rhynchosaur identified at a specific level in this unit is *H. sanjuanensis* (Gentil and Ezcurra 2017; Desojo et al. 2020), a common link with the Candelária Sequence that also records this species. But, apart from *H. sanjuanensis*, the Carnian Brazilian deposits yield *T. sulcognathus*, *H. huenei* and *H. mariensis* (Langer and Schultz 2000b; Montefeltro et al. 2010). The Ischigualasto Formation had a seasonal subhumid to semi-arid paleoclimate (Mansuco et al. 2021), and new palynofloral results confirm the presence of typical Tethyan taxa from the Onslow palynoflora on this unit (Césari and Colombi 2016; Kustatscher et al. 2018).

Despite local climatic differences (e.g. greater or lesser humidity), India, Brazil and Argentina were covered by the Onslow province that flourished under a warm temperate climate (Mancuso et al. 2021), allowing high plant diversity (Kustatscher et al. 2018). If the teeth crown ornamentations (flutes and serrations) were adaptations related to the optimisation of processing vegetal food, these traits would also present in the Argentine hyperodapedontines from the Ischigualasto Formation. Nevertheless, it is important to highlight that the lack of occurrences of teeth ornamented with flutes and serrations in Carnian hyperodapedontines from Argentina, or even beyond the southern paleolatitudinal range, may be reflecting a bias because the focus of the studies is traditionally centred on general aspects of the dental morphology of rhynchosaurs, not dealing with specific details relating to millimetric ornamentations.

Conclusions

Assuming that the variety of maxillomandibular apparatus arrangements (e.g. the number of maxillary grooves, dentary blades and teeth rows) is taxonomically informative for Hyperodapedontinae species (Langer et al. 2000b; Gentil and Ezcurra 2018), the goal of this study was to investigate whether the morphology of the non-conical teeth crowns also has potential for taxonomic identification or reflects the ontogenetic variation and potentially paleoenvironmental influences.

We found a wide morphological diversity within the Hyperodapedontinae taxa dentition, with two new non-conical morphotypes for the maxillary and dentary dentition, Sh and Ch, respectively, representing the first records of serrated teeth in Rhynchosauia. The Sh morphotype is here defined as maxillary tooth crown spearhead-shaped, with a lenticular labiolingually compressed cross-section, apically serrated on the mesial and distal margins; and the buccal Ch morphotype is a dentary tooth crown labiolingually compressed, chisel-shaped and apically serrated on the mesial and distal margins. Thus, the known types of maxillary crowns are expanded to four morphotypes (P^{1-3} , Sh), being P^3 considered as a valid pyramidal teeth crown morphotype and not a result from tooth wearing.

The qualitative analysis demonstrated that crown morphology is not taxonomically or phylogenetic constrained and that ornamentations (i.e. flutes and serrations) occur in a restrained paleolatitude range of Gondwana. Furthermore, associated with a geometric morphometric analysis of Hyperodapedontinae Southern Brazilian specimens, the study revealed that the crown shape varies according to the relative size and form of the maxillary tooth plate (i.e. the maxillary width/length ratio and the lateral/medial area width ratio), both parameters directed related to the ontogenetic stage from the individuals.

Flutes and serrations are present in sub-adults and advanced adults. However, the relation between ornamentations and ontogeny can not be thoroughly evaluated at the present moment due to the scarcity of juveniles specimens for the taxa in which they occur. For a while, ornamentations occur only in Brazilian and Indian specimens that lived in a restrained paleolatitude range of the Gondwana, covered by the palynofloral subprovince Onslow, suggesting that flutes and serrations are shared dental traits related to optimisation in processing plant food items.

More detailed studies focusing on millimetric aspects of the dentition of hyperodapedontines from other parts of the Gondwana (e.g., Argentina), and even from other

latitudinal ranges, carry the potential to reveal still hidden ornamentations as the serrations here identified for the first time.

Acknowledgements

We thank Cesar L. Schultz and Felipe L. Pinheiro for access to collections of UFRGS and UNIPAMPA, respectively. This study was financed, in part, by the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), granting the scholarship for C.S. (process nº 131528/2019-0). MBS was supported by Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro - FAPERJ (process nº E-26/010/002540/2019). We thank Léo A. Hartmann for suggestions of improvements on the text.

Disclosure statement

No potential conflict of interest was reported by the authors.

References

- Abler WL. 1992. The serrated teeth of tyrannosaurid dinosaurs, and biting structures in other animals. *Paleobiology*, 161–183.
- Arbour J, Brown C. 2013. LOST: missing morphometric data simulation and estimation. Version 1.0. R statistical software package. Available: <http://cran.r-project.org/web/packages/LOST/index.html>.
- Benton MJ. 1983. The Triassic reptile *Hyperodapedon* from Elgin: functional morphology and relationships. *Philosophical transactions of the Royal Society of London*. 302(1112):605–718.
- Benton MJ. 1984. Tooth form, growth, and function in Triassic rhynchosaurs (Reptilia, Diapsida). *Palaeontol*. 27:737–776.
- Benton MJ. 1985. Classification and phylogeny of the diapsid reptiles. *Zoological Journal of the Linnaean Society*. 84:97-154.
- Benton MJ. 1990. The species of *Rhyncosaurus*, a rhynchosaur (Reptilia, Diapsida) from the Middle Triassic of England. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*. 328(1247):213-306.
- Benton MJ, Kirkpatrick R. 1989. Heterochrony in a fossil reptile: juveniles of the rhynchosaur *Scaphonyx fischeri* from the Late Triassic of Brazil. *Palaeontology*. 32 (2):335–353.
- Berkovitz BKB, Shellis RP. 2016. *The teeth of non-mammalian vertebrates*. Academic Press.

- Bookstein FL. 1997. *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*. England: Cambridge University Press.
- Brink KS, Reisz RR. 2014. Hidden dental diversity in the oldest terrestrial apex predator *Dimetrodon*. *Nature communications*. 5(1):3269.
- Brown CM, Arbour JH, Jackson DA. 2012. Testing of the effect of missing data estimation and distribution in morphometric multivariate data analyses. *Systematic biology*. 61(6):941–954.
- Césari SN, Colombi C. 2016. Palynology of the Late Triassic Ischigualasto Formation, Argentina: Paleocological and paleogeographic implications. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*. 449:365–384.
- Chatterjee S. 1974. A rhynchosaur from the upper Triassic Maleri formation of India. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*. 267(884):209–261.
- Chatterjee S, Goswami A, Scotese CR. 2013. The longest voyage: Tectonic, magmatic, and paleoclimatic evolution of the Indian plate during its northward flight from Gondwana to Asia. *Gondwana research: international geoscience journal*. 23(1):238–267.
- Cooper JS, Poole DFG. 1973. The dentition and dental tissues of the agamid lizard, *Uromastyx*. *Journal of Zoology*. 169(1):85–100.
- Desojo JB, Fiorelli LE, Ezcurra MD, Martinelli AG, Ramezani J, Da Rosa ÁAS, von Baczko MB, Trotteyn MJ, Montefeltro FC, Ezpeleta M, et al. 2020. The Late Triassic Ischigualasto Formation at Cerro Las Lajas (La Rioja, Argentina): fossil tetrapods, high-resolution chronostratigraphy, and faunal correlations. *Scientific reports*. 10(1):12782.
- Ezcurra MD, Jones AS, Gentil AR, Butler RJ. 2020. Early archosauromorphs: The crocodile and dinosaur precursors. In: *Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences*. Elsevier.
- Ezcurra MD, Montefeltro F, Butler RJ. 2016. The early evolution of rhynchosaurs. *Frontiers in ecology and evolution*. 3.
- Gentil AR, Ezcurra MD. 2017. A new rhynchosaur maxillary tooth plate morphotype expands the disparity of the group in the Ischigualasto Formation (Late Triassic) of Northwestern Argentina. *Historical biology*. 1–8.

- Gentil AR, Ezcurra MD. A new rhynchosaur maxillary tooth plate morphotype expands the disparity of the group in the Ischigualasto formation (Late Triassic) of Northwestern Argentina. *Historical Biology*, 2018.
- Hammer O, Harper D. 2006. *Paleontological Data Analysis*. Oxford, England: Blackwell.
- Hendrickx C, Mateus O, Araújo R. 2015. A proposed terminology of theropod teeth (Dinosauria, Saurischia). *Journal of vertebrate paleontology*. 35(5):e982797.
- Horn BLD, Melo TM, Schultz CL, Philipp RP, Kloss HP, Goldberg K. 2014. A new third-order sequence stratigraphic framework applied to the Triassic of the Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil, based on structural, stratigraphic and paleontological data. *Journal of South American earth sciences*. 55:123–132.
- Huene FRF. 1946. Die grossen Stämme der Tetrapoden in den geologischen Zeiten.
- Huxley TI. 1859. Postscriptum to Sir Rod. Murchison, "On the Sandstones of Morayshire (Elgin, etc.) containing Reptilian Remains": *Quart. Journ. Geol. Soc.* 15(435).
- Klingenberg CP. 2011. MorphoJ: na integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*. 11(2): 353-357.
- Kustatscher E, Ash SR, Karasev E, Pott C, Vajda V, Yu J, McLoughlin S. 2018. Flora of the late Triassic. In: *Topics in Geobiology*. Cham: Springer International Publishing; p. 545–622.
- Langer M, Bonifacio M, Cuny G, Barbieri L. 2000a. The phylogenetic position of *Isalorhynchus genovefae*, a Late Triassic rhynchosaur from Madagascar. *Annales de Paleontologie*. 86(2):101–127.
- Langer MC, da Rosa ÁAS, Montefeltro FC. 2017. *Supradapedon* revisited: geological explorations in the Triassic of southern Tanzania. *PeerJ*. 5:e4038.
- Langer MC, Ferigolo J, Schultz CL. 2000b. Heterochrony and tooth evolution in hyperodapedontine rhynchosaurs (Reptilia, Diapsida). *Lethaia*. 33(2):119–128.
- Langer MC, Schultz CL. 2000a. Rincossauros- herbívoros cosmopolitas do Triássico [Cosmopolitan rhynchosaurs-herbivores from the Triassic]. *Paleontologia do Rio Grande do Sul*. 246–272.
- Langer MC, Schultz CL. 2000b. A new species of the Late Triassic rhynchosaur *Hyperodapedon* from the Santa Maria Formation of south Brazil. *Palaeontology*. 43(4):633–652.

- Lucas SG, Heckert AB, Hotton III N. 2002. The rhynchosaur *Hyperodapedon* from the Upper Triassic of Wyoming and its global biochronological significance. *Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science*. 21:149-156,
- Mancuso AC, Horn BLD, Benavente CA, Schultz CL, Irmis RB. 2021. The paleoclimatic context for South American Triassic vertebrate evolution. *Journal of South American earth sciences*. 110(103321): 1-26.
- Martínez RN, Apaldetti C, Alcober OA, Colombi CE, Sereno PC, Fernandez E, Malnis PS, Correa GA, Abelin D. 2012. Vertebrate succession in the ischigualasto formation. *Journal of vertebrate paleontology*. 32(sup1):10–30.
- Melstrom KM. The relationship between diet and tooth complexity in living dentigerous saurian. 2017. *Journal of morphology*. 278(4):500–522.
- Montefeltro FC, Langer MC, Schultz CL. 2010. Cranial anatomy of a new genus of hyperodapedontine rhynchosaur (Diapsida, Archosauromorpha) from the Upper Triassic of southern Brazil. *Earth and environmental science transactions of the Royal Society of Edinburgh*. 101(1):27–52.
- Monteiro LR, Reis SF. 1999. *Princípios de Morfometria Geométrica*. Ribeirão Preto: Holos; p. 1-189.
- Mukherjee D, Ray S. 2015. A new *Hyperodapedon* (Archosauromorpha, Rhynchosauria) from the Upper Triassic of India: implications for rhynchosaur phylogeny. *Palaeontology*. 57(6):1241–1276.
- Osborn HF. 1903. The reptilian subclasses Diapsida and Synapsida and the early history of the Diaptosauria. New York: Knickerbocker Press; p. 449–519.
- Rohlf FJ. 2013. TpsDig. Version 2.17. Stony Brook, N.Y: Published by the Author. Available: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>.
- Romer AS. 1960. Explosive evolution. *Zoologische Jahrbucher*. 88:79–90.
- Scartezini C, Paes Neto VD, Soares MB. 2018. Afloramentos fossilíferos do município Vale do Sol, RS (Triássico Superior, Supersequência Santa Maria), Brasil: identificação taxonômica, bioestratigrafia e análise de cluster da composição [Fossiliferous outcrops of Vale do Sol county, RS (Late Triassic, Santa Maria Supersequence), Brazil: taxonomic identification, biostratigraphy and cluster analysis of the composition]. In: *Livro de Resumos PaleoRS*; São Leopoldo.

- Schultz CL, Langer MC, Montefeltro FC. 2016. A new rhynchosaur from south Brazil (Santa Maria Formation) and rhynchosaur diversity patterns across the Middle-Late Triassic boundary. *Palaontologische zeitschrift*. 90(3):593–609.
- Scotese, CR. 2001. Atlas of Earth History. University of Texas Arlington: PALEOMAP Project.
- Sill, WD. 1970. *Scaphonyx Sanjuanensis*, Nuevo Rincosaurio (Reptilia) de la Formación Ischigualasto, Triásico de San Juan Argentina [*Scaphonyx Sanjuanensis*, New Rincosaurus (Reptilia) from the Ischigualasto Formation, Triassic of San Juan Argentina]. *Revista de la Asociación Paleontológica Argentina*. 4:341-354.
- Smith JB, Vann DR, Dodson P. 2005. Dental morphology and variation in theropod dinosaurs: implications for the taxonomic identification of isolated teeth. *The anatomical record*. Part A, Discoveries in molecular, cellular, and evolutionary biology. 285(2):699–736..
- Sues H-D, Fitch AJ, Whatley RL. 2020. A new rhynchosaur (reptilia, archosauromorpha) from the upper Triassic of eastern north America. *Journal of vertebrate paleontology*. 40(2):e1771568.
- Tiffney BH. 2004. Vertebrate dispersal of seed plants through time. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*. 35(1):1–29.
- Ungar PS, Sues HD. 2019. Tetrapod teeth: diversity, evolution, and function. In: Bels V, Whishaw IQ. *Feeding in vertebrates: evolution, morphology, behavior, biomechanics*. Cham: Springer; p. 385-429.
- Van Hinsbergen DJJ, De Groot LV, van Schaik SJ, Spakman W, Bijl PK, Sluijs A, Langereis CG, Brinkhuis H. 2015. A Paleolatitude Calculator for Paleoclimate Studies (model version 2.1), *PLOS ONE*. 10(6).
- Veiga F, Soares M, Sayão J. 2014. Osteohistology of hyperodapedontine rhynchosaurs (Diapsida, Archosauromorpha) from the Upper Triassic of Southern Brazil. *Acta palaeontologica Polonica*. 60(4): 829-836.
- Whatley RL. 2005. Phylogenetic relationships of *Isalorhynchus genovefae*, the rhynchosaur (Reptilia, Archosauromorpha) from Madagascar. Santa Barbara: University of California.

Appendices

Appendix 1. List of non-Brazilian Hyperodapedontinae specimens used in the qualitative analysis, followed by their respective locality and reference.

Taxon	Specimen	Locality	Reference
<i>H. gordonii</i>	NUGD B	Spynie Quarry, north-east Scotland, UK	Benton (1983-84)
	NUGD A		
	EM 1926.6	Lossiemoth, north-east Scotland, UK	
<i>H. huxleyi</i>	I.S.R.I 13/1	Telegana, India	Chatterjee (1974)
	I.S.R.I 1		
	I.S.R.I 17		
<i>H. tikiensis</i>	ITKGPR36	Shahdol district, Madhya Pradesh, India	Mukherjee & Ray (2015)
	ITKGPRR38		
	ITKGPRR42		
<i>I. genovefae</i>	MDE-R18	Malio river area, Madagascar	Langer et al. (2000 ^a)
	MAL-1196 1	Bereketa, Atsimo-Andrefana, Madagascar	
	MAL-1996 2		
<i>O. bairdi</i>	NSM018GF09.015	Evangeline Beach, Nova Scotia, Canada	Sues et al. (2020)
	NSM018GF09.011		
	NSM018GF09.012		
<i>Su. stockleyi</i>	SAM-PK-11704	Tunduru district, Tanzania	Langer et al. (2017)

PARTE III

DISCUSSÃO INTEGRADORA DA DISSERTAÇÃO

A partir das informações levantadas no Referencial Teórico (Parte I) desta dissertação e dos resultados obtidos e apresentados no artigo científico (Parte II), intitulado “*Assessing the diversity of hidden dental morphology in Hyperodapedontinae rhynchosaur (Archosauromorpha, Rhynchosauria)*”, foi possível chegar às seguintes conclusões:

1. A progressiva inclusão de características morfológicas das coroas dentárias em estudos de rincossauros Hyperodapedontinae tem se mostrado informativa, como, por exemplo, a adição dos caracteres relacionados ao tamanho relativo das coroas nas matrizes de dados filogenéticos.
2. A forma com que é descrita a direção de compressão dos dentes bucais do dentário, uma sinapomorfia da subfamília Hyperodapedontinae, difere nas matrizes de caracteres correntemente empregadas (compressão lateral *versus* anteroposterior). Contudo, ao identificar as faces da coroa dentária de acordo com sua orientação em relação à sínfise da mandíbula, descreve-se no presente trabalho uma compressão lábio-lingual (equivalente à compressão lateral) para dentição bucal do *H. huenei* UNIPAMPA 755 e para o holótipo de *T. sulcognathus* UFRGS-PV-0232-T. Estas duas espécies foram outrora descritas como apresentando uma compressão anteroposterior dos dentes bucais do dentário. Uma revisão da dentição bucal é necessária para avaliar se o sentido de compressão de fato varia entre os espécimes dos distintos táxons de Hyperodapedontinae ou se os diferentes tipos de compressão reportados (lateral e anteroposterior) refletem divergências de nomenclatura aplicada às faces das coroas bucais dentárias.
3. Hyperodapedontinae apresenta uma diversidade de morfológica na sua dentição maior do que a previamente descrita. Foram identificados três morfotipos distintos de coroas maxilares descritos sob o termo “piramidal”, nomeados neste trabalho de P¹⁻³ de acordo com a ordem cronológica em que aparecem na literatura publicada. O morfotipo P³, caracterizado por apresentar

uma seção transversal elíptica, semelhante a dentição cônica, é observado apenas em espécimes com DBL > 90 mm onde a zona de oclusão já inclui praticamente toda dentição mais posterior da placa maxilar. Todavia, ao observar-se coroas P³ sem sinais de desgaste no espécime UFRGS-PV-1383-T de *H. sanjuanensis*, foi possível verificar que este não se trata de uma versão desgastada dos demais morfotipos piramidais (P¹ e P²) ou de coroas cônicas. Confirmou-se, assim, que coroas P³, originalmente descritas para *H. huenei* e reconhecidas também em *T. sulcognathus* e *H. tikiensis*, são um morfotipo de coroa dentária maxilar piramidal válido.

4. A identificação dos morfotipos maxilar Sh (spearhead), com forma de ponta de lança, e do morfotipo de dente bucal do dentário Ch (chisel), com forma de cinzel, ambos comprimidos lábio-lingualmente e apicalmente serrilhados nas margens distal e mesial, ampliam a variedade de dentes não-cônicos conhecidos para Hyperodapedontinae.
5. A ausência de facetas de desgaste na dentição bucal mais posterior do espécime *H. huenei* UNIPAMPA 755 evidencia que a compressão labiolingual do morfotipo Ch, não é um resultado do desgaste gerado pela mastigação, mas sim a forma de coroa originalmente produzida pelo animal.
6. Ornamentações na forma de serrilhas, presentes nos dentes Sh e Ch, são reportadas aqui pela primeira vez para a dentição não somente de hyperodapedontines, mas para todo o clado Rhynchosauria.
7. A morfologia das coroas dos dentes não tem implicações taxonômicas e sua distribuição não apresenta nenhum padrão que possa ser reconhecido como filogeneticamente informativo com base nas propostas filogenética correntes para os clados internos do grupo.
8. A variação da forma das coroas de dentes maxilares dos Hyperodapedontinae coincide com a variação do tamanho e da forma da placa maxilar (*i.e.*, proporções entre as áreas lateral e medial ao sulco, e entre o comprimento e largura da placa), parâmetros que em Rhynchosauria estão diretamente relacionados à ontogenia. Isso pode ser um indicativo de que, como seu

análogo funcional *Uromastyx*, as mudanças na forma das coroas maxilares e da morfologia oclusal do aparato mastigatório estejam relacionadas a alguma alteração na composição da dieta durante desenvolvimento ontogenético dos indivíduos.

9. Flutes e serrilhas são ornamentações das coroas dentárias que supostamente fornecem uma maior capacidade de processamento de alimentos com tegumentos duros. Estas ornamentações são registradas em espécimes Hyperodapedontinae brasileiros e indianos. Brasil e Índia correspondem a áreas geográficas que durante o Triássico tardio (Carniano) localizavam-se em paleolatitudes muito próximas. Estas localidades, apesar de apresentarem climas distintos, eram cobertas pela mesma subprovincia florística do Gondwana, Onslow. Desta maneira, sugere-se, neste trabalho, a possibilidade da ocorrência destas ornamentações em espécimes brasileiros e indianos estar relacionada a aspectos paleoambientais compartilhados, por exemplo, elementos florais comuns como fonte de alimento.

10. Não há na literatura nenhuma menção sobre ornamentações para táxons argentinos. Todavia, se essas ornamentações de fato estão relacionadas a uma adaptação ao processamento de alimentos vegetais típicos da subprovincia Onslow, seria esperado que também estivessem presentes nos Hyperodapedontinae argentinos da Formação Ischigualasto, território também coberto pela subprovincia Onslow.

11. A ausência de registros destas ornamentações para os espécimes argentinos, e para outros Hyperodapedontinae não-brasileiros, pode ser reflexo de um viés (*bias*), uma vez que o foco dos estudos é tradicionalmente centrado em aspectos gerais das placas maxilares e dos dentários, tratando o elemento ósseo e sua dentição como um conjunto único. Isso abre perspectivas para revisões e análises mais acuradas da morfologia dentária dos Hyperodapedontinae.

ANEXO I

Título da Dissertação/Tese:

**NOVAS INFORMAÇÕES SOBRE A MORFOLOGIA DENTÁRIA DE
HYPERODAPEDONTINAE (ARCHOSAUROMORPHA, RHYNCHOSAURIA)**

Área de Concentração: Paleontologia

Autor: **CAMILA SCARTEZINI DE ARAÚO**

Orientador: Profa. Dra. Marina Bento Soares

Examinador: Prof. Dr. **FELIPE LIMA PINHEIRO**

Data: 31/7/2021

Conceito: A

PARECER:

O candidato apresenta, em concordância com as normas do programa de pós-graduação, um artigo científico original acompanhado por um texto integrador detalhando o estado da arte sobre a temática abordada. Dessa forma, o presente parecer será dividido em duas seções.

Parte I. Texto integrador.

Trata-se de uma seção completa e bem referenciada, onde o complexo objeto de pesquisa é adequadamente apresentado. O candidato aborda todas as principais nuances do tema seguindo uma ordem lógica adequada. O texto é iniciado por uma apresentação geral do grupo de estudo, afinando sua análise até uma acurada descrição do complexo aparato mastigatório de Rhynchosauria, onde a problemática abordada pelo artigo científico que compõe o corpo principal da dissertação é delineada.

Em sua apresentação, o texto é exemplarmente bem escrito, e detectei poucos problemas na linguagem, quer sejam eles em aspectos estilísticos ou gramaticais. No que tange este segundo ponto, a maior parte dos erros são triviais (emprego de vírgulas, crase, pequenos erros de digitação), e todos os que consegui detectar estão destacados na minha versão comentada da dissertação, que envio anexa a este.

Chama atenção a qualidade das imagens que acompanham o texto. O autor dá preferência à utilização de figuras inteiramente originais, em detrimento à reprodução referenciada de imagens previamente publicadas. As figuras, além de seu elogiável apelo estético, são *excepcionalmente informativas*, conseguindo sintetizar uma quantidade substancial de conceitos complexos de forma completa e visualmente agradável.

A metodologia apresentada no texto integrador (e que será empregada no trabalho

científico original) é adequada na resolução da questão levantada pelo estudo (porém, ver comentários sobre alguns aspectos do emprego da morfometria geométrica na segunda parte deste parecer). Senti falta de um maior detalhamento das ferramentas computacionais empregadas, mas esta lacuna é suprida na seção metodológica do artigo científico original.

Observação: Ao fim do texto integrador, todo um parágrafo (que destaquei no documento anexo) me parece completamente deslocado. A posição do parágrafo no texto reflete certa dificuldade do candidato em seguir uma ordem lógica da redação científica. Tal problema se repete no manuscrito (ver adiante).

Parte II. Manuscrito científico.

O manuscrito apresentado é fruto de pesquisa original, está apresentado de forma autossuficiente e representa uma louvável contribuição ao conhecimento do aparato mastigatório de Rhynchosauria.

Embora no geral bem escrito, o texto apresenta alguns erros persistentes no emprego da língua inglesa. Vários deles foram destacados por mim no documento anexo, porém recomendo certo cuidado neste respeito antes da publicação final.

As imagens e tabelas são pertinentes e de elevada qualidade. Repetem o já demonstrado no texto integrador, sendo capazes de sintetizar uma quantidade elevada de conceitos complexos sem compromisso à apresentação e estética.

Embora eu ratifique a qualidade da pesquisa realizada pelo candidato e sua apresentação como texto científico, acredito ser necessário chamar atenção a alguns aspectos pontuais, que listo abaixo:

- O *abstract* é especialmente problemático. Embora completo em termos de conteúdo, o texto não segue uma ordem lógica coerente. Antecipa resultados antes de apresentar a pergunta a ser acessada e a metodologia empregada, além de falhar em introduzir adequadamente o tema do estudo.

- Problemas semelhantes foram detectados na Introdução. Me parece que o autor antecipa demasiadamente os resultados, ao passo em que a inversão de algumas sentenças apresentadas (ver documento anexo) melhoraria substancialmente uma apresentação lógica do tema em estudo.

- A meu ver, o aspecto mais preocupante diz respeito à metodologia empregada nas análises morfométricas e, conseqüentemente, nos resultados gerados a partir do emprego da ferramenta. É destacado nos métodos que um possível componente alométrico na variação da forma foi silenciado a partir do emprego prévio de uma regressão entre a forma e o tamanho dos espécimes (não apresentada). Entendi, a partir disto, que o autor escolheu por utilizar a regressão alométrica apenas como passo intermediário na mensuração da variação “pura” da forma, isto é, desconsiderando completamente a alometria. Embora, a princípio, não haja nada de errado no emprego desta metodologia (claro, condicionada ao tipo de dados que o autor deseja trabalhar), me causou surpresa o fato de que a maior parte das discussões resultantes das análises morfométricas gira em torno de variações da forma condicionadas ao tamanho (ou proporções de tamanho). Se as variações

alométricas foram desconsideradas (e o algoritmo do MorphoJ permite isso), como o autor relata, o sinal morfológico ao aumento de tamanho pode ser muito maior do que aquele apresentado, o que validaria substancialmente as conclusões. Ao mesmo tempo, a apresentação de uma regressão alométrica poderia demonstrar de forma muito mais precisa (inclusive, quantitativa) o quanto da forma depende exclusivamente do crescimento alométrico, dado este faltante no texto final. Essa escolha metodológica me pareceu, de certa forma, contraintuitiva, mas creio na possibilidade de que o autor seguiu uma lógica que, no momento, me escapa. Se for este o caso, me agradaria conversar sobre esse tema diretamente com o Caio!

- A possível correlação entre a ocorrência dos novos morfótipos dentários e a biogeografia da província Onslow é extremamente atraente. Ainda assim, creio que o autor deva deixar claro que tal correlação é, neste momento, ainda especulativa, sendo ainda necessária uma quantidade muito mais substancial de evidências corroborativas. Sugiro que a hipótese seja, sim, apresentada, mas com uma leve moderação em seu tom, abrindo espaço para corroborações futuras sem que seja perdida a originalidade da ideia.

Sendo estes os principais pontos que julgo pertinente detalhar neste parecer, reforço aqui minha satisfação em compor a banca avaliadora deste trabalho excepcional. Favor referir ao documento anexo (dissertação comentada) para demais observações.

Parabéns, Caio!

Atenciosamente,

Felipe Pinheiro

Assinatura:



Data: 31/7/2021

Ciente do Orientador:

Ciente do Aluno:

ANEXO I

Título da Dissertação/Tese:

**NOVAS INFORMAÇÕES SOBRE A MORFOLOGIA DENTÁRIA DE
HYPERODAPEDONTINAE (ARCHOSAUMORPHA, RHYNCHOSAURIA)**

Área de Concentração: Paleontologia

Autor: **CAMILA SCARTEZINI DE ARAÚO**

Orientador: Profa. Dra. Marina Bento Soares

Examinador: Prof. Dr. **FELIPE CHINAGLIA MONTEFELTRO**

Data: 19/07/2021

Conceito: Excelente

PARECER:

A dissertação apresentada “Novas informações sobre a morfologia dentária de Hyperodapedontinae (Archosauromorpha, Rhynchosauria)”, e seu artigo associado “Assessing the diversity of hidden dental morphology in Hyperodapedontinae rhynchosaurians (Archosauromorpha, Rhynchosauria)” apresentam um grande avanço acerca do conhecimento sobre a morfologia e anatomia dos rincossauros Hyperodapedontinae. Gostaria de manifestar também, que fui um dos revisores escolhidos pelo periódico “Historical Biology”, tendo submetido a revisão do artigo. Apresentarei nesse parecer algumas possíveis questões que podem ser melhoradas, e que também foram adicionadas ao parecer do artigo. No entanto, de maneira nenhuma, estas questões levantadas são um demérito ao trabalho. Este é um caminho normal da prática científica.

Acredito que minha maior crítica ao trabalho é ligação tentativa entre as novas variações dentárias e a província florística Onslow. Na minha opinião, não existe evidência forte para esta proposição. Eu entendo que esta é uma tentativa de explicar essa diversidade recém-descoberta, mas isso seria mais o resultado da falta de conhecimento sobre uma potencial diversidade morfológica ainda não investigada em outros táxons de Hyperodapedontinae, do que um sinal biológico real.

Uma outra crítica é a associação do espécime UNIPAMPA 0750 à Hyperodapedon huenei. Esta associação foi feita pela presença de uma “crista” na parede lingual do dentário. No entanto, eu sugiro alterar essa associação à Hyperodapedon sp., do mesmo modo que o espécime UFRGS-PV-1384-T. O número de fileiras linguais dentárias do espécime UNIPAMPA 0750, de acordo com as informações fornecidas, são incompatíveis com o holótipo de H. huenei (UFRGS PV 0132T) e o material juvenil associado ao táxon (UFRGS PV 0413T).

Essa dissertação, e seu artigo derivado, também apresenta novos termos para descrever a variação dentária reconhecida. E eu concordo com estes novos termos. Porém, eu detectei que o trabalho não inclui um termo referido aos dentes dentários introduzido por Whatley (2005) como dentes “pencilates” para os dentes comprimidos

anteroposteriormente presentes na lâmina dentária. Seria interessante incluir suas opiniões sobre esta classificação.

Reitero a grande importância desta dissertação e seu artigo oriundo. Fico especialmente intrigado pelo reconhecimento de serrilhas nos dentes dentários dos espécimes analisados. Tenho certeza que o artigo será aceito para publicação e que será uma grande adição ao conhecimento de Rhynchosauria.

Parabéns ao aluno e orientadora.

Assinatura:

Selipe C. Montalvo

Data: 19/07/2021

Ciente do Orientador:

Ciente do Aluno:

ANEXO I

Título da Dissertação/Tese:

**NOVAS INFORMAÇÕES SOBRE A MORFOLOGIA DENTÁRIA DE
HYPERODAPEDONTINAE (ARCHOSAUROMORPHA, RHYNCHOSAURIA)**

Área de Concentração: Paleontologia

Autor: **CAMILA SCARTEZINI DE ARAÚJO**

Orientador: Profa. Dra. Marina Bento Soares

Examinador: Prof. Dr. **CESAR LEANDRO SCHULTZ**

Data: 03/08/2021

Conceito: **"B"**

PARECER:

De modo geral, o trabalho está bem escrito, bem ilustrado e demonstra que a autora possui domínio sobre as técnicas utilizadas. Os resultados obtidos são coerentes com a metodologia empregada. Entretanto, as interpretações e conclusões obtidas a partir destes dados são questionáveis, por uma questão de representatividade estatística. Nesse sentido, serão apresentados a seguir comentários referentes às várias partes do texto onde estas contradições foram constatadas. Adicionalmente, foram adicionados comentários ao longo do texto da Dissertação (anexo 1) e é recomendada a leitura de um artigo diretamente relacionado às discussões aqui apresentadas (Anexo 2). Solicito que tais anexos sejam enviados à autora juntamente com este Parecer.

Parte I:

RESUMO: Ok!

1. INTRODUÇÃO: Ok!

2. OBJETIVOS:

- **Descrever os diferentes morfotipos de dentes, suas ornamentações e atributos, e disparidade de tamanho das coroas entre fileiras observados na dentição de espécimes de Hyperodapedontinae.** Parcialmente Ok. Problema: o quanto realmente se conhece a respeito desta variabilidade, em função do número de espécimes de cada táxon (em diferentes estágios ontogenéticos) nos quais essa informação já foi tabulada?

- **Diagnosticar os padrões de distribuição das características morfológicas de coroas dentárias entre os táxons, áreas geográficas, e estágios ontogenéticos.** Idem comentário anterior.

- **Investigar os fatores condicionantes para a presença de ornamentações (flutes e serrilhas) e dentes maxilares com distintas seções transversais em espécimes brasileiros de Hyperodapedontinae.** Parcialmente Ok. Problema: Não dá pra usar os mesmos condicionantes para a dentição maxilar e mandibular, uma vez que as funções (e os esforços ao quais cada um é submetido) são bem diferentes.

Além disso, a amostragem referente a estes novos padrões não é ainda suficientemente robusta em termos estatísticos. Ver mais comentários adiante.

- Entender as implicações da variação morfológica da dentição de Hyperodapedontinae em termos taxonômicos/filogenéticos, ontogenéticos e paleoecológicos. **Parcialmente Ok. Problema: Em função do que foi exposto nos itens anteriores, algumas das conclusões obtidas não tem suporte estatístico.**

3. REFERENCIAL TEÓRICO

Neste item, foram muito bem apresentadas e ilustradas as VARIAÇÕES MORFOLÓGICAS existentes entre os diversos táxons. Entretanto, uma questão que considero fundamental para a análise proposta não foi suficientemente abordada: qual é a significância estatística dos dados apresentados? Quantos espécimes existem de cada táxon? Em quantos deles já foi observada e relatada (ou pessoalmente pela autora ou em publicações) a morfologia dentária? Existe uma série ontogenética completa disponível (contendo estas informações dentárias) para cada táxon? Vamos imaginar o que aconteceria se considerássemos cada espécime da coleção da UFRGS como uma OTU (unidade taxonômica operacional) distinta e fizessemos uma comparação entre eles: quantos táxons sairiam dali?

Importante: Estas críticas não são específicas ao trabalho DA AUTORA, mas se estendem a vários trabalhos que foram utilizados como base teórica. Por exemplo: as figuras 10 e 11 estão belissimamente ilustradas, mas cada figura corresponde a UM espécime de cada táxon, obtido da bibliografia. Mas quão representativo (em termos estatísticos) aquele espécime é? Não se discute isso nos artigos. Observar também o Quadro 1 (pág. 35), referente aos caracteres da dentição maxilar. Em DOZE táxons analisados, QUATRO deles (=1/3!) apresentam POLIMORFISMO de um ou mais caracteres! Qual é a origem dessa variação? Por que há mais polimorfos no maxilar que no dentário? Ver mais discussões adiante e comentários adicionais afixados ao longo do texto.

O subitem **3.3.3 Zona de oclusão e desgaste** é o que apresenta mais problemas referentes ao arcabouço teórico utilizado. Me parece que alguns dos conceitos ali apresentados não foram corretamente entendidos pela autora (ver comentários adicionais ao longo do texto) o que resultou em falhas nas interpretações feitas pela mesma.

No item **3.4 Dieta em Rhynchosauria**: alguns aspectos morfofuncionais referentes ao aparato mastigatório dos rincossauros (e sua comparação com *Uromastyx*) estão apresentados de um modo um tanto vago, gerando, em consequência, interpretações duvidosas (ver comentários anexos ao texto).

3.5 Tendências macroevolutivas em Rhynchosauria

Todos os dados apresentados pela autora refletem perfeitamente o que que está registrado na bibliografia. Entretanto, repetem-se aqui as dúvidas apontadas no início da discussão deste item: Qual é a significância estatística dos dados apresentados? Quantos espécimes foram analisados de cada táxon para observar estas tendências ontogenéticas?

4. MATERIAIS E MÉTODOS

Além da questão da representatividade estatística (apenas três exemplares baseiam todas as interpretações e conclusões subsequentes), esta seção apresenta problemas em relação à visualização das estruturas descritas no texto. As figuras não mostram claramente a posição dos dentes portadores de serrilhas, tanto no maxilar quanto no dentário. As análises qualitativas e quantitativas foram bem conduzidas e os resultados obtidos são coerentes. Entretanto, as interpretações obtidas a partir deles são bastante discutíveis (ver comentários no item **Discussão Integradora da Dissertação Parte III**).

8. REFERÊNCIAS (Por que este item recebeu o número 8?)

Existem vários erros de digitação na lista de bibliografias (e os mesmos erros estão repetidos nas referências do artigo).

Parte 2 - Artigo Submetido

Os trechos em itálico são da autora e foram copiados e colados do texto do artigo, seguidos pelos meus comentários em fonte regular.

Abstract

Using qualitative and morphometric geometric approaches, we investigated whether the maxillary crown morphology is taxonomically informative or reflects ontogeny and paleoenvironmental influence.

Ok, mas não me parece que sejam as duas únicas alternativas. Encontrar TRÊS dentes serrilhados em TRÊS indivíduos diferentes (sendo um no dentário e dois em locais diferentes das placas maxilares) pode ser algo puramente aleatório (ver comentários no texto).

Introduction: Ok

Materials: Ok (apenas correções de digitação)

Methodology: Ok (apenas correções de digitação)

Results:

A **Figura 2** está confusa, porque dá inicialmente a ideia de que existem dois dentes maxilares serrilhados (ilustrados em “**d**” e “**e**”) que pertenceriam ao espécime ilustrado em “**b**”. Entretanto, a legenda esclarece que o dente serrilhado ilustrado em “**e**” é atribuído a outro espécime (UFRGS-PV-1383-T), enquanto a legenda do outro dente (em “**d**”) não informa nada quanto à sua procedência. A confusão aumenta porque existem dois dentes marcados dentro de círculos cinzas no desenho “**b**”, mas a legenda não informa o porquê desta marcação (imagino que marquem a localização dos dois morfótipos destacados nos retângulos). A qual espécime pertence o dente “**d**”?

Esta dúvida prossegue mais adiante, onde está escrito: *“The second posteriormost tooth in the L2 row presents the best-preserved Sh crown from the maxillary tooth plate. This Sh crown has serrations at the apex of the mesial margin”* e no final do parágrafo é informado que esta informação se refere ao dente serrilhado ilustrado na figura “**2d**”. Entretanto, novamente não existe menção a qual espécime pertence este dente.

Mais adiante, referindo-se ao espécime **UFRGS-PV-1383-T**, é dito que: *“On the mesial margin of the second crown from L3, we observe worn serrations characterised by undulations on the enamel (Figure 2 (e)).* Desse modo, temos DOIS espécimes (**UFRGS-PV-1383-T** e outro não informado) que apresentam UM dente serrilhado cada um, sendo um deles *“The second posteriormost tooth in the L2 row “* e outro *“the second crown from L3”*. Com estas informações, imagino (mas não tenho certeza) que em ambos os casos os dentes serrilhados ocorrem na segunda fileira transversal, contando a partir da margem posterior, mas em linhas longitudinais diferentes (L2 e L3). Isto poderia (ou não) indicar um padrão (presença de dentes serrilhados na segunda linha a partir da margem posterior), mas não me parece que isso faça qualquer sentido, porque os dentes destas linhas longitudinais (L2 e L3) não entram em contato com a crista do dentário e, portanto, as serrilhas teriam contato apenas com o alimento. E por que haveria dentes serrilhados apenas NAQUELA linha? Além disso, a presença de apenas UM dente serrilhado numa placa com dezenas de dentes não sugere nenhuma aplicação FUNCIONAL para estas. Finalmente, o dente que apresenta serrilhas desgastadas (por atrito com o alimento?) é o que está mais

LONGE da área efetiva de corte (figura 2e). Nesse contexto, a ocorrência destas serrilhas me parece mais uma feição aleatória do que com algum sentido funcional (a respeito disso, sugiro aqui a leitura do artigo de Salazar-Ciudad, 2010 – Anexo 2).

De qualquer modo, concordo totalmente com a afirmação da autora quando diz que: *“the absence of this dental ornamentation in all other Hyperodapedontinae should be because of the lack of more detailed studies focused on the morphology of dental crowns”*, reforçando a minha opinião de que os dados sobre os quais o artigo foi construído têm pouca representatividade estatística.

Systematic Palaeontology

Tal como comentado em relação à fig 2, também a fig. 3 também apresenta problemas. O dente ilustrado na imagem “d” é um dos dentes posteriores da crista do dentário ilustrado em “a”. Porém, a legenda informa que “d” é *“the fourth posteriormost buccal tooth”*. Se for usado aqui o mesmo critério de orientação espacial usado na descrição dos dentes maxilares, isto significaria que “d” seria o quarto dente da fileira, contado a partir da margem posterior, portanto, corresponderia ao dente que está bem à esquerda na imagem “e”, onde aparecem QUATRO dentes. Entretanto, a imagem “a” mostra que existem CINCO dentes completos e alinhados na região posterior da crista do dentário. Para dirimir esta dúvida, bastaria indicar com uma seta em “a” e em “e” qual é a posição do dente “d”. De qualquer forma, do ponto de vista funcional, não me parece fazer sentido a presença de UM único dente com serrilha dentro de uma fileira, especialmente na crista do dentário, onde os dentes efetivamente entram em contato tanto com o alimento quanto com as margens do sulco maxilar.

Ornamentations

Em relação ao comentário feito pela autora: *“Moreover, the denticles that form the maxillary and dentary teeth serrations exhibit different morphologies: the maxillary Sh morphotype presents three denticles per mm apically inclined (Figure 2 (d)), and the dentary Ch morphotype possesses five denticles per millimetres perpendicularly, with round external margins (Figure 3 (d))”*, estou perfeitamente de acordo, mas acho que faltou discutir um pouco mais este aspecto, especialmente porque um dos objetivos do trabalho era investigar se este aspecto (a presença de serrilhas) teria ou não significado taxonômico. Como já foi comentado, a FUNCIONALIDADE dos dentes maxilares e os da crista do dentário dos hiperodapedontine são completamente diferentes, de modo que não faria sentido esperar que as serrilhas fossem iguais (ao contrário). Além disso, o fato de terem sido encontradas serrilhas apenas em DOIS dentes maxilares (em DOIS maxilares diferentes) e UM dente da crista de UM dentário (entre uma fileira com vários dentes), não me parece caracterizar uma feição FUNCIONAL, mas sim uma anomalia morfológica aleatória.

As análises (morfológica e geométrica) foram muito bem elaboradas e estão bem ilustradas. Entretanto, como já mencionado, sua fragilidade está na representatividade estatística da amostragem.

Discussion

Furthermore, the coexistence of crowns with different shapes in the same dentition, as seen in “Hyperodapedontinae, increases the possibility of acquiring and processing food efficiently.” Sim e não. Esta afirmação é indiscutível para animais que possuam uma OCLUSÃO (no sentido odontológico) entre as coroas dentárias, mas este NÃO É o caso dos hiperodapedontines. Nestes rincossauros, a maior diferença está justamente entre a morfologia dos dentes da crista do dentário (achatados lábiolingualmente) e os demais. A única variação na morfologia dentária dos dentes maxilares que PODE ter algum reflexo funcional (embora eu não saiba qual) é a dos dentes da fileira L1, com seus dentes piramidais. De resto, variações funcionais no aparato maxilo-mandibular estariam relacionadas

mais à quantidade de dentes na placa dentária (para aumento da área) e a presença de dentes linguais (com ou sem alinhamento) no dentário e também no maxilar.

"The study showed that Hyperodapedontinae tooth crown morphology is not taxonomically restrained. Different taxa share the same shape morphotypes, crown size disparity, and ornamentations." Portanto, sugerindo ser uma variação aleatória, tanto entre espécies quanto entre espécimes do mesmo táxon.

"...the occlusal morphology of the rhynchosaur maxillomandibular apparatus also changes significantly during ontogenetic development (e.g. add of maxillary teeth rows, loss of teeth in the anterior-most portion, and lateromedial enlargement of the maxillary groove)." Perfeito! A mudança na morfologia DO APARATO como um todo me parece ser muito mais importante que a da forma dos dentes. Isto remete a uma questão fundamental: seja qual for a espécie, será que um indivíduo juvenil (pequeno) poderia comer A MESMA COISA que um adulto (grande)? Ver comentário abaixo.

"Therefore, it is possible that the crown shape variation seen here in Hyperodapedontinae, matching the animal size and variations of maxillary proportions, is related to some modifications on the diet composition along ontogeny." Mais ou menos. Acho que as variações de tamanho e forma DO APARATO MAXILO-MANDIBULAR como um todo teriam influência numa eventual variação de dieta ao longo da ontogenia, mas não a variação morfológica dos dentes TAL COMO FOI OBSERVADA. Isso só seria válido se houvesse vários dentes com a mesma forma numa parte do maxilar e outros com outra forma em outra área (variando ao longo da ontogenia), para efetuar DIFERENTES FUNÇÕES.

"...the presence of flutes is often perceived as related to a diet based on hard-shelled organisms, given their recurrent presence in durophagous animals." Teoricamente, sim, mas isso só faria sentido se houvesse flutes em TODOS OS DENTES. De que adianta ter alguns dentes com flutes espalhados dentro da placa (e sem nenhuma correspondência de posicionamento entre as espécies - ou mesmo entre espécimes da mesma espécie)?

"The presence of flutes may indicate a diet that counted with hard-shelled seeds (e.g. Ginkgoales, cycad, and conifers) for the Hyperodapedontinae specimens bearing them, as formerly suggested by Romer (1960) and Sill (1970) for rhynchosaurus in general..." Idem comentário anterior.

"The series of crown sub-units (denticles) of the serrated teeth tend to provide greater efficiency in gripping and piercing than teeth without them...". Novamente: como regra geral, sim, mas no caso dos rincos isto só faria sentido (funcional) se TODOS OS DENTES (ou vários deles localizados em alguma área específica) tivessem esta feição.

"Therefore, the maxillary tooth plates and dentary with flutes and serrated dentition, as presented by UFRGS-PV-1384-T and UNIPAMPA 755, are potentially more capable of processing food with hard teguments". Não (para os rincossauros), pelos motivos já expostos! Além disso, não se pode colocar no mesmo pacote a presença de serrilhas nos dentes da crista do dentário (que efetivamente são submetidos a esforços durante a oclusão) com as dos maxilares (exceto, talvez, os da L1) que, dependendo da posição que ocupam na placa, podem nunca ter contato NEM COM O ALIMENTO que é colocado na boca para ser cortado.

"We demonstrate that neither flutes nor serrations are taxonomically or ontogenetically constrained in Hyperodapedontinae..." Ok, portanto, ocorrem aleatoriamente dentro do grupo. *"...but they are registered only in specimens from a narrow paleolatitudinal range..."* Correto, mas (novamente): quão válida estatisticamente é esta constatação? Será que os outros realmente NÃO TÊM?

"Even Brazil and India presenting different paleoclimates (tropical versus semi-arid), they were covered by the same floral subprovince." Para mim, isto não faz o menor sentido!

“Thus, the shared presence of teeth traits related to advantages in feeding (i.e. flutes and serrations) in Indian and Brazilian hyperodapedontines can be related to paleoenvironments with common floral elements as a source of food.” Tem lógica, mas não tem mais robustez do que ser uma simples coincidência. Para isso funcionar, seria necessário explicar porque o mesmo não ocorre na Argentina (como será visto adiante) em Madagascar, na Tanzânia...

“Nevertheless, it is important to highlight that the lack of occurrences of teeth ornamented with flutes and serrations in Carnian hyperodapedontines from Argentina, or even beyond the southern paleolatitudinal range, may be reflecting a bias because the focus of the studies is traditionally centred on general aspects of the dental morphology of rhynchosaurs, not dealing with specific details relating to millimetric ornamentations.” Agora sim! Perfeito!

References (Há vários erros de digitação para corrigir – ver marcações no texto)

PARTE III - DISCUSSÃO INTEGRADORA DA DISSERTAÇÃO

Conclusão 1: Ok!

Conclusão 2: A questão *compressão lateral versus anteroposterior* NÃO EXISTE! Quem usou *anteroposterior* está ERRADO! Não precisa uma *revisão da dentição bucal* para constatar isso, basta ver as fotos e/ou desenhos disponíveis.

Conclusão 3: Antes de qualquer coisa, existe uma divisão entre CÔNICOS x PIRAMIDAIIS (agora com 3 subtipos). Mas será que, olhando bem de perto, os CÔNICOS são todos iguais? Os do maxilar são iguais aos linguais do dentário (e linguais do maxilar)?

Conclusão 4: Ok!

Conclusão 5: Ok!

Conclusão 6: Ok!

Conclusão 7: Ok!

Conclusão 8: Não exatamente (pelos motivos já expostos).

Conclusão 9: Ok como regra geral, mas não dá pra aplicar no caso dos rincossauros.

Conclusão 10: Ok!

Conclusão 11: Ok!

Assinatura:



Data: 03/08/2021

Ciente do Orientador:

Ciente do Aluno: