

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

**Reconstituições digitais do encéfalo e da orelha interna  
de *Brasilitherium riograndensis* Bonaparte *et al.*, 2003, e  
considerações sobre a evolução neurológica e sensorial na  
transição entre cinodontes não-mamalianos e mamíferos**

Pablo Gusmão Rodrigues

ORIENTADOR: Dr. Cesar Leandro Schultz

Porto Alegre - 2011.

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

**Reconstituições digitais do encéfalo e da orelha interna  
de *Brasilitherium riograndensis* Bonaparte *et al.*, 2003, e  
considerações sobre a evolução neurológica e sensorial na  
transição entre cinodontes não-mamalianos e mamíferos**

Pablo Gusmão Rodrigues

ORIENTADOR: Dr. Cesar Leandro Schultz

BANCA EXAMINADORA:

Dr. Aldo Mellander Araújo (Departamento de Genética - UFRGS, Brasil).

Dr.<sup>a</sup> Ana Maria Ribeiro (FZB-RS/ PPG-GEO – UFRGS, Brasil).

Dr. Fernando Abdala (University of the Witwatersrand, África do Sul).

Tese de Doutorado apresentada  
como requisito para obtenção do  
Título de Doutor em Ciências.

Porto Alegre - 2011.

Rodrigues, Pablo Gusmão

Reconstituições digitais do encéfalo e da orelha interna de *Brasilitherium riograndensis* Bonaparte *et al.*, 2003, e considerações sobre a evolução neurológica e sensorial na transição entre cinodontes não-mamalianos e mamíferos./ Pablo Gusmão Rodrigues. – Porto Alegre : IGEO/UFRGS, 2011.  
[217 f.]. il.

Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Instituto de Geociências. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre, RS - BR, 2011.

Orientação: Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz

1. Paleoneurologia. 2. Evolução da orelha interna. 3. *Brasilitherium*. 4. Cinodontes. 5. Tomografias computadorizadas.  
I. Título.

---

Catálogo na Publicação  
Biblioteca do Instituto de Geociências - UFRGS  
Miriam Alves CRB 10/1947

## **AGRADECIMENTOS**

- Ao professor Cesar Leandro Schultz pela confiança, incentivo e boa orientação durante a realização deste trabalho.
  
- Ao colega Téo Veiga de Oliveira pelas discussões sobre cinodontes e aspectos relacionados às nossas pesquisas, indicação de bibliografias e amizade.
  
- À professora Marina Bento Soares pela indicação de bibliografias a respeito de cinodontes e colaboração sempre que foi preciso.
  
- Ao colega Daniel Fortier pelo auxílio quanto aos programas computacionais utilizados.
  
- Ao professor José Fernando Bonaparte pela disponibilização dos arquivos das tomografias realizadas na Alemanha.
  
- À Virgínia pelo apoio de sempre.

## RESUMO

Reconstruções tridimensionais do crânio e moldes digitais do encéfalo e orelha interna (preenchimento da caixa craniana e as região ótica) de *Brasilitherium riograndensis* Bonaparte, Martinelli, Schultz & Rubert, 2003 (UFRGS-PV-1043-T), foram obtidas a partir de imagens de tomografias computadorizadas. São descritos os aspectos gerais da parede lateral, basicrânio e parte interna da caixa craniana, bem como a trajetória de alguns vasos cranianos. O promontório de *Brasilitherium*, embora menos inflado que em *Morganucodon*, mostra uma forma arredondada, diferente da faceta medial plana de *Sinoconodon*, sugerida como o padrão primitivo desta estrutura. Uma parede óssea formada pelo petrosal separa o canal coclear e o vestibulo da cavidade cerebral, com um meato acústico interno apresentando forames distintos para o nervo facial (VII) e os ramos vestibular e coclear do nervo vestibulo-coclear (VIII). O molde endocraniano de *Brasilitherium* apresenta bulbos olfatórios relativamente maiores do que os de outros cinodontes não-mammaliaformes, bem como hemisférios cerebrais alongados, claramente divididos por um sulco mediano, e provavelmente encoberto o mesencéfalo. Os moldes dos paraflóculos, da hipófise e uma ampla abertura para o *cavum epiptericum* são proeminentes. O Quociente de Encefalização (EQ) calculado para *Brasilitherium* está acima dos EQs da maioria dos cinodontes não-mammaliaformes, embora possa ser similar aos de alguns destes, dependendo da equação utilizada para estimar sua massa. Na orelha interna, os canais semicirculares têm forma irregular, sendo o canal lateral, o menor, e o anterior, o maior, envolvendo o molde paraflocular. Na comparação com outros cinodontes mais intimamente relacionados aos mamíferos, *Brasilitherium* situa-se em uma seqüência de aumento gradual do canal coclear, o que pode representar um aumento na capacidade de ouvir altas freqüências. Comparando-se a relação alométrica entre o canal coclear e a massa corpórea estimada com os valores desta razão reportados para outros amniotas, *Brasilitherium* é agrupado a *Yunnanodon* e *Morganucodon* em uma linha de regressão que, como as aves atuais, situa-se abaixo da linha de mamíferos e acima da linha de répteis não-avianos. O aumento do canal coclear e do encéfalo (especialmente dos bulbos olfatórios) de *Brasilitherium*, em comparação a outros cinodontes não-mammaliaformes, suporta a proposição da evolução do cérebro dos mamíferos inicialmente associada a pressões seletivas para melhor acuidade sensorial, em pequenos e, possivelmente, noturnos, cinodontes do Mesozóico.

## ABSTRACT

Digital 3D reconstructions of the skull, as well as endocasts of the brain and inner ear (infilling of the braincase and otic region) of *Brasilitherium riograndensis* Bonaparte, Martinelli, Schultz & Rubert, 2003 (specimen UFRGS-PV-1043-T), were obtained from CT scan images. Here are described general aspects of the lateral wall, basicranium and internal side of the braincase, as well as the path of some cranial vessels. The promontorium of *Brasilitherium*, although less inflated than that of *Morganucodon*, shows a rounded shape, so differing from that of *Sinoconodon*, which presents a flat medial faced, suggested as the primitive pattern for this structure. A bony wall formed by the petrosal separates the cochlear canal and the vestibule from the brain cavity, with an internal acoustic meatus bearing distinct foramina for the facial nerve (VII) and the rami vestibular and cochlear of the vestibulocochlear nerve (VIII). The brain endocast of *Brasilitherium* shows olfactory bulbs relatively larger than other non-mammaliaform cynodonts, and cerebral hemispheres elongated, clearly divided by a median sulcus, and probably concealing the midbrain. The casts of the paraflocculi, a big hypophysis and a wide opening for the *cavum epiptericum* are prominent. The encephalization quotient (EQ) calculated for *Brasilitherium* is above the range of EQs reported for most non-mammaliaform cynodonts, although it may be similar to those of some of these taxa, according to the equation used to estimate their body mass. In the inner ear, the semicircular canals are irregular in shape, with the lateral canal being the smallest and the anterior one the largest, involving the parafloccular cast. Compared to other cynodonts more closely related to mammals, *Brasilitherium* fits in a sequence of gradual increase of the cochlear canal, which can represent an increase in the capacity to hear higher frequencies. Considering the allometric relationship of the cochlear canal and the estimated body mass with the values of this ratio reported for other amniote taxa, *Brasilitherium* can be grouped with *Yunnanodon* and *Morganucodon* in a regression line that, like the line for extant birds, is placed below the line of mammals and above the line of non-avian reptiles. The increase of the cochlear canal and the slighter increase of the brain of *Brasilitherium* (especially regarding to olfactory bulbs), in comparison to other non-mammaliaform cynodonts, support the proposition of an early evolution of the mammalian brain associated to selective pressures for better sensorial acuity in small, and possibly nocturnal, mesozoic cynodont taxa.

## SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	vi
LISTA DE TABELAS.....	xi
1. INTRODUÇÃO.....	12
1.1. Definições taxonômicas e anatômicas usadas no texto.....	16
1.2. Contexto estratigráfico.....	18
2. OBJETIVOS.....	22
3. CONTEXTUALIZAÇÃO DO CAMPO DE ESTUDO.....	23
3.1. A evolução da “biologia mamaliana” na transição entre cinodontes não-mamalianos e mamíferos.....	23
3.2. Paleoneurologia de cinodontes.....	40
3.2.1. Breve histórico de trabalhos de paleoneurologia com cinodontes.....	43
3.2.2. O significado do tamanho do encéfalo e os Quocientes de Encefalização.....	48
3.2.3. Principais modificações neuroanatômicas ao longo da evolução dos cinodontes não-mamalianos e primeiros mamíferos.....	54
3.3. Evolução da orelha interna em cinodontes.....	69
3.3.1. Principais modificações na orelha interna ao longo da evolução dos cinodontes não-mamalianos e primeiros mamíferos.....	69
4. MATERIAL E MÉTODOS.....	79
4.1. Espécime estudado.....	79
4.2. Tomografia computadorizada e processamento digital das imagens.....	81
4.3. Análises quantitativas.....	84
5. <i>Brasilitherium riograndensis</i> - DESCRIÇÃO E COMPARAÇÕES.....	85
5.1. Caixa craniana.....	85
5.2. Região ótica do crânio (invólucro ósseo da orelha interna).....	113

5.3. Molde digital do encéfalo.....	123
5.3.1. Região do prosencéfalo.....	132
5.3.2. Região do mesencéfalo.....	141
5.3.3. Região do rombencéfalo.....	142
5.3.4. Tamanho relativo do molde do encéfalo.....	145
5.4. Molde digital da orelha interna.....	150
5.4.1. Cóclea.....	150
5.4.2. Vestíbulo.....	155
5.4.3. Canais semicirculares.....	157
6. DISCUSSÃO.....	162
6.1. Encéfalo.....	162
6.2. Orelha interna.....	171
7. CONCLUSÕES.....	179
8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	186



## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** - *Brasilitherium riograndensis* UFRGS-PV-0929-T em vistas lateral, dorsal e ventral..... 15
- Figura 2** - Arcabouço crono e bioestratigráfico para o Triássico do sul do Brasil, baseado em estratigrafia de seqüências..... 21
- Figura 3** - Diversificação de diferentes grupos de Synapsida desde o Carbonífero..... 26
- Figura 4** - Cladograma mostrando relações filogenéticas entre táxons de Therapsida e o grupo-irmão, Sphenacodontidae..... 26
- Figura 5** - Exemplos de cladogramas de cinodontes retratando diferentes hipóteses filogenéticas, com destaque para os diferentes táxons propostos como grupo-irmão de Mammaliaformes..... 27
- Figura 6** - Ilustrações de crânios (em vista lateral do lado esquerdo) de cinodontes dispostos conforme suas relações filogenéticas (A), evidenciando as alterações na morfologia do dentário, arco zigomático, fenestra temporal e os ossos pós-dentários que passaram a formar a orelha média nos mamíferos..... 31
- Figura 7** - Ilustrações de crânios, em vista dorsal, de diferentes terápsidos, dispostos em ordem (da esquerda para direita) de proximidade filogenética com os mamíferos atuais, ilustrando as alterações no arco zigomático e fenestra temporal associadas à musculatura da mandíbula e a mudança na orientação das órbitas..... 32
- Figura 8** - Ilustrações de crânios, em vista ventral, de seis diferentes cinodontes, dispostos conforme as relações filogenéticas entre os táxons, mostrando o fechamento e o crescimento em extensão do palato secundário ósseo..... 34
- Figura 9** - Ilustrações de esqueletos, em vista lateral, de diferentes sinápsidos não-mamalianos dispostos conforme as relações filogenéticas entre os táxons, representando diferentes posturas dos membros, desde a postura tipicamente abduzida (“*sprawling*”) do sinápsido não-terápsido *Dimetrodon*, até posturas mais aduzidas, observadas no gorgonópsio *Lycaenops* e nos dois cinodontes, nos quais é também mais nítida a redução de costelas lombares..... 36
- Figura 10** - Ilustração do crânio de *Didelphis* seccionado em plano sagital (modificada de Hillenius, 1994), com indicações dos turbinas respiratórios (maxiloturbinas) e olfatórios (naso e etmoturbinas) na cavidade nasal, delimitada posteriormente pela placa cribiforme (A); e ilustrações (modificadas de Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004) de crânios de *Didelphis*

- e *Thrinaxodon*, também seccionados em plano sagital, mostrando as cristas maxiloturbinais na superfície do maxilar, mais salientes no mamífero (B)..... 39
- Figura 11** - Representação geral das áreas corticais do telencéfalo de diferentes tetrápodes..... 41
- Figura 12** - Gráfico (log/log) mostrando os valores da razão entre o volume do encéfalo (em ml) e massa corpórea (em kg). Os dois polígonos abrangem, respectivamente, a distribuição dos valores de répteis não-avianos e de mamíferos e aves atuais..... 50
- Figura 13** - Representação de moldes endocranianos de diversos cinodontes (incluindo mamíferos atuais) mostrando estágios da evolução do encéfalo dos mamíferos..... 56
- Figura 14** - Representação esquemática das diferentes partes do córtex cerebelar de um mamífero..... 58
- Figura 15** - Molde endocraniano de *Probainognathus* publicado por Quiroga (1980c), à esquerda, e a reconstituição apresentada no mesmo trabalho, à direita, com as indicações das estruturas do encéfalo observadas..... 61
- Figura 16** - Comparação de ilustrações de secções em plano coronal da região órbito-temporal do crânio de diferentes cinodontes, dispostos conforme as relações filogenéticas entre os mesmos, evidenciando a progressiva expansão lateral e ventral desta parte do crânio (nas direções indicadas pelas flechas) em associação com o crescimento do encéfalo..... 64
- Figura 17** - Comparação de ilustrações de secções em plano coronal da região parietal do crânio de diferentes cinodontes, dispostos conforme as relações filogenéticas entre os mesmos, evidenciando uma progressiva expansão nesta parte do crânio a partir de *Morganucodon*..... 65
- Figura 18** - Ilustração do lado esquerdo do basicrânio de três diferentes cinodontes, dispostos conforme as relações filogenéticas entre os táxons, mostrando os ossos da região ótica..... 72
- Figura 19** - Ilustração comparando a região ótica do lado esquerdo do crânio em vista ventral (A-D) e secção transversal, em plano coronal, do canal coclear (E e F), de *Sinoconodon* (à esquerda) e *Morganucodon* (à direita), mostrando as diferenças entre os táxons quanto ao comprimento relativo do canal coclear em relação ao promontório (A e B) e a morfologia desta estrutura (C e D), mais plana em *Sinoconodon*, e arredondada em *Morganucodon*..... 73
- Figura 20** - Comparação de ilustrações da orelha interna de diferentes cinodontes, dispostos conforme a relação filogenética entre os táxons., mostrando o alongamento da cóclea (inicialmente indiferenciada da cavidade sacular)

- entre cinodontes não-mamalianos, tornando-se mais comprida e estreita em multituberculados (representados por *Nemegtbaatar*), e espiral em térios (representados por *Homo*)..... 74
- Figura 21** - Reconstrução tridimensional, a partir das tomografias computadorizadas realizadas, do *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T, em vistas lateral e dorsal..... 80
- Figura 22** - Foto de um equipamento similar ao que foi utilizado para as tomografias de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T..... 81
- Figura 23** - Tratamento manual das imagens. À esquerda, imagens bidimensionais de tomografias computadorizadas de uma mesma secção (*slice* 692), em plano coronal, do exemplar UFRGS-PV-1043-T. À direita, reconstituições tridimensionais do crânio, com base na segmentação definida nas respectivas secções..... 83
- Figura 24** - Ilustrações da caixa craniana do exemplar de *Brasilitherium* UFRGS-PV-0929-T constantes no trabalho de Bonaparte *et alii* (2005)..... 88
- Figura 25** - Crânio de *Brasilitherium* (UFRGS-PV-1043-T), reconstruído digitalmente (acima), com as linhas pretas indicando os locais das secções transversais em plano coronal (A, B e C) e sagital (D), os quais são mostrados, respectivamente, nas imagens abaixo..... 89
- Figura 26** - Reconstruções tridimensionais de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T em vista lateral (acima), dorsal (no centro, à esquerda), ventral (abaixo, à esquerda) e occipital (abaixo, à direita). O quadro em destaque (no centro, à direita) mostra a parte posterior do crânio em vista lateral, seccionado sagitalmente até o local do canal pós-temporal..... 91
- Figura 27** - Reconstruções tridimensionais de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T, seccionadas para mostrar vistas da parte interna da caixa craniana..... 93
- Figura 28** - Ilustrações de táxons citados nas comparações com *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T quanto a aspectos da caixa craniana..... 95
- Figura 29** - Reconstrução tridimensional da caixa craniana de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T em vista dorsal (à esquerda) e lateral (à direita), com a parte óssea semi-transparente nas imagens de baixo, para mostrar os moldes obtidos dos vasos cranianos..... 107
- Figura 30** - Reconstrução tridimensional do crânio de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T em vista ventral (A), com destaque para a porção posterior do crânio (B, D e E), representada de forma esquemática em C..... 116
- Figura 31** - Região ótica do crânio de *Brasilitherium* (UFRGS-PV-1043-T), reconstruído digitalmente. Acima, as linhas pretas indicam os locais (A e

- B) das secções transversais em plano coronal, os quais são mostrados, respectivamente, nas imagens abaixo..... 117
- Figura 32** - Reconstruções tridimensionais da região posterior do crânio, atrás dos pterigóides, de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T, em vista ventral (à esquerda, acima), e vista interna (à esquerda, abaixo)..... 121
- Figura 33** - Imagens do molde endocraniano digital do encéfalo de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T (em azul) em vista dorsal..... 126
- Figura 34** - Imagens do molde endocraniano digital do encéfalo de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T (em azul) em vista lateral (lado esquerdo)..... 127
- Figura 35** - Imagens do molde endocraniano digital do encéfalo de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T (em azul) em vista ventral..... 129
- Figura 36** - Imagem do molde endocraniano digital do encéfalo de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T em vista lateral, mostrando o contorno ventral que foi estimado para os bulbos olfatórios, através da remoção digital de parte do preenchimento da vacuidade orbital, e com o molde da metade posterior do *cavum epiptericum* digitalmente removido (A). Em B, é mostrada uma representação esquemática da interpretação do molde digital na vista mostrada em A..... 135
- Figura 37** - Imagem do molde endocraniano digital do encéfalo de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T em vista dorsal (A), com destaque para a parte do lado direito do molde que foi espelhada para o lado esquerdo em B. Em B, a imagem tridimensional do molde endocraniano está modificada para que o lado esquerdo da região dos hemisférios cerebrais, que está lateralmente comprimido no molde endocraniano original (A), fique igual ao lado direito. Uma representação esquemática da interpretação da vista dorsal do molde endocraniano, sem a deformação existente no lado esquerdo, é mostrada em C..... 139
- Figura 38** - Gráfico comparando os Quocientes de Encefalização (EQ) calculados para diferentes cinodontes não-mamalianos e mamíferos..... 148
- Figura 39** - Espaço ocupado pelo encéfalo em crânios de diferentes táxons de cinodontes. Em A, são mostrados, em vista dorsal, crânios de *Massetognathus* (UFRGS-PV-0968-T) e *Brasilitherium* (UFRGS-PV-0929-T), acima, e reconstituições tridimensionais realizadas a partir de tomografias computadorizadas do mesmo espécime de *Massetognathus* e do *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T, com a parte óssea semi-transparente para destacar o molde interno das cavidades cranianas, abaixo. Em B, são mostrados cinco mamaliaformes dispostos de acordo com suas relações filogenéticas e alinhados no local da articulação crânio-mandibular, com o tamanho relativo do encéfalo..... 149

- Figura 40** - Gráfico da relação alométrica entre o comprimento da membrana basilar (ou canal coclear) e a massa corpórea, para 19 amniotas atuais (11 mamíferos, 3 aves e 5 répteis não-avianos), e 3 cinodontes não-mamalianos: *Morganucodon* (M), *Brasilitherium* (B) e *Yunnanodon* (Y). Modificado de Rosowski e Graybeal (1991) com a separação dos amniotas não-mamalianos atuais em dois grupos distintos e criação de uma linha de regressão para cinodontes não-mamalianos, a partir da inclusão de *Brasilitherium* (UFRGS-PV-1043-T) e *Yunnanodon*..... 154
- Figura 41** - Molde digital da orelha interna esquerda de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T em vista ântero-medial (à esquerda) e posterior (à direita)..... 158
- Figura 42** - Reconstituições tridimensionais, a partir de imagens de tomografias, dos crânios de *Monodelphis domestica* (A e B) e do *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T (C e D). Em B e D, os crânios estão sagitalmente seccionados, com indicação dos turbinais olfatórios (etmoturbinais) e respiratórios (maxiloturbinais), em *Monodelphis*, e possíveis maxiloturbinais preservados, em *Brasilitherium*..... 169

**LISTA DE TABELAS**

- Tabela 1** - Medidas do crânio e das estruturas da orelha interna (lado esquerdo) do espécime de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T..... 114
- Tabela 2** - Proporções da orelha interna, relativas ao comprimento do crânio, para *Brasilitherium* (UFRGS-PV-1043-T) e outros cinodontes (dispostos, de cima para baixo, os táxons sucessivamente mais intimamente relacionados aos mamíferos atuais)..... 118
- Tabela 3** - Medidas do molde endocraniano do *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T..... 131
- Tabela 4** - Volume do molde endocraniano, massa corpórea estimada e valores de Quocientes de Encefalização calculados para *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T..... 146

## 1. INTRODUÇÃO

A origem dos mamíferos e as transformações ocorridas ao longo da evolução da linhagem Synapsida (ver definição dos grupos taxonômicos a seguir) tem sido, historicamente, um tema de grande interesse. Nesse contexto, diversos trabalhos têm sido publicados, enfocando as transformações na anatomia óssea e as relações filogenéticas entre os táxons em função destas mudanças, bem como inferindo aspectos relacionados à biologia e ao modo de vida destes animais, abordando, assim, a evolução de muitas características típicas dos mamíferos atuais (*e.g.* Olson, 1944; Brink, 1956; Hotton *et alii*, 1986; Luo e Crompton, 1994; Rubidge e Sidor, 2001; Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004). Essas características incluem aspectos fisiológicos (*e.g.* Ricqlès, 1974a,b; McNab, 1978; Bennett e Ruben, 1986; Hillenius, 1992, 1994), postura dos membros e biomecânica da locomoção (*e.g.* Romer, 1922; Jenkins, 1970, 1971; Crompton e Jenkins, 1979; Blob, 2001), mandíbula e orelha média (Kermack *et alii*, 1973; Allin, 1975, 1986; Allin e Hopson, 1992); orelha interna (Olson, 1944; Luo *et alii*, 1995; Luo, 2001), neuroanatomia (*e.g.* Jerison, 1973; Quiroga, 1979b, 1980a,b,c), entre outras, sendo que a evolução das mesmas, até os estágios observados nos mamíferos atuais, pode ser estudada especialmente entre os sinápsidos do grupo Cynodontia.

Nesse sentido, os pequenos cinodontes recentemente encontrados em rochas da formação Caturrita (*sensu* Andreis *et alii*, 1980), Neotriássico do Rio Grande do Sul, como *Riograndia guaibensis* Bonaparte, Ferigolo e Ribeiro, 2001, *Brasilodon quadrangularis* Bonaparte, Martinelli, Schultz e Rubert, 2003, *Brasilitherium riograndensis* Bonaparte, Martinelli, Schultz e Rubert, 2003, *Irajatherium hernadezi* Martinelli, Bonaparte, Schultz e Rubert, 2005, e *Minicynodon maieri* Bonaparte, Schultz, Soares e Martinelli, 2010, tornam-se táxons importantes no estudo da evolução de

características mamalianas e seus estágios intermediários, tendo em vista o fato de estarem entre os cinodontes do Triássico mais intimamente relacionados ao grupo Mammaliaformes.

Dentre as transformações ocorridas na transição entre cinodontes não-mamalianos e mamíferos, destaca-se a evolução do encéfalo (comentada mais detalhadamente na seção 3.2), uma vez que os mamíferos atuais possuem encéfalos relativamente maiores e mais complexos que os demais vertebrados (Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004; Kemp, 2009). Além de estar associada a muitas modificações que ocorreram na caixa craniana, a evolução do encéfalo está direta ou indiretamente relacionada a muitos aspectos da fisiologia e comportamento (Kemp, 2009), envolvendo o controle motor para adaptações locomotoras e o aumento da acuidade sensorial, de modo que o estudo da neurologia dos cinodontes não-mamalianos reveste-se de fundamental importância no entendimento da origem dos mamíferos (Jerison, 1973; Ulinski, 1986).

Além de constituir-se numa adaptação para o processamento das informações no encéfalo, a evolução da acuidade sensorial mamaliana também abrange transformações em estruturas de função sensorial na cavidade nasal e na região ótica do crânio, envolvendo os ossos que formam a orelha média dos mamíferos e o invólucro ósseo da orelha interna. Também enfocado neste trabalho, o estudo da orelha interna de cinodontes não-mamalianos indica transformações ocorridas nas regiões coclear e vestibular, de função auditiva, bem como dos canais semicirculares, associados ao equilíbrio, conforme abordado na seção 3.3.

O táxon objeto de estudo desta tese, *Brasilitherium riograndensis* (FIG. 1), é um cinodonte não-mamaliano do Neotriássico que se destaca por possuir muitas características derivadas na dentição e morfologia craniana, sendo que, pela proposta



filogenética inicial, apresentada quando de sua descrição (Bonaparte *et alii*, 2003), aparecia como grupo-irmão de morganucodontídeos (representando Mammaliaformes). Posteriormente, Bonaparte *et alii* (2005) agruparam *Brasilitherium* e *Brasilodon quadrangularis* no clado Brasilodontidae, o qual seria o grupo-irmão de Mammaliaformes. Porém, este clado não tem sido confirmado nas análises filogenéticas subseqüentes que incluem os dois táxons (*e.g.* Abdala, 2007).

Contudo, *Brasilitherium* continuou aparecendo como grupo-irmão de Mammaliaformes, o que o torna um táxon importante na transição entre cinodontes não-mamalianos e mamíferos, sendo interessante para o estudo da evolução de características mamalianas ao longo desta transição. Em relação ao enfoque deste trabalho, as descrições prévias de *Brasilitherium* já indicaram, por exemplo, a presença de um promontório (Bonaparte *et alii*, 2005) na porção do petrosal associada à cóclea (ver seção 3.3), sendo este cinodonte, então, o mais antigo táxon conhecido apresentando esta característica.

A partir destas primeiras evidências, de cunho osteológico, que já colocavam *Brasilitherium* numa posição estratégica no que se refere à evolução das características neurológicas mamalianas, buscou-se, no presente trabalho, a partir de imagens obtidas por tomografia computadorizada, obter reconstituições das estruturas que preenchem a caixa craniana e a região ótica do crânio. Com base nos moldes digitais do encéfalo e da orelha interna assim obtidos, foram efetuadas comparações, qualitativas e quantitativas, entre as morfologias observadas em *Brasilitherium* e outros táxons (incluindo cinodontes não-mamalianos e mamíferos), discutindo, a partir destas comparações, a evolução da neuroanatomia mamaliana.



**Figura 1** – *Brasilitierium riograndensis* UFRGS-PV-0929-T em vistas lateral, dorsal e ventral.

### 1.1. Definições taxonômicas e anatômicas usadas no texto

As referências aos grupos Synapsida, Cynodontia e Mammaliaformes, acima mencionados, bem como a outros grandes grupos taxonômicos que são citados posteriormente, seguem, neste trabalho, as seguintes definições:

- Synapsida: definido por base estemática (*i.e* pela ancestralidade comum de um grupo não compartilhada por outro táxon [de Queiroz e Gauthier, 1990]) como grupo mais inclusivo envolvendo os amniotas que não são Sauropsida, sendo este, o grupo coronal envolvendo todos os amniotas atuais não-mamíferos (Hopson e Barghusen, 1986).

- Therapsida: definido por base estemática como o clado mais inclusivo envolvendo todos os sinápsidos e excluindo o táxon Sphenacodontidae (Laurin e Reisz, 1996).

- Cynodontia: definido por base estemática como o clado mais inclusivo abrangendo os mamíferos e excluindo o terocefálio *Bauria* (Hopson e Kitching, 2001).

Outros cladogramas, mencionados por representarem estágios da evolução dos caracteres mamalianos discutidos neste trabalho, são:

- Eucynodontia (ver FIG. 3): Táxon inicialmente parafilético (Kemp, 1982), tornando-se monofilético pela inclusão de Mammalia (Kemp, 1988). Definido por Hopson e Kitching (2001) como o clado menos inclusivo abrangendo Mammalia e *Exaeretodon*. Também definido por base estemática como o clado mais inclusivo (dentro de Cynodontia) excluindo *Thrinaxodon* (Rubidge e Sidor, 2001).

- Mammaliamorpha: Inicialmente proposto por Rowe (1988) como o clado envolvendo o ancestral comum mais recente de tritilodontídeos e Mammalia, mais todos os seus descendentes. Posteriormente, foi modificado para incluir triteledontídeos (*e.g.* Wible, 1991; Wible e Hopson, 1993; Luo, 1994; Luo e Crompton, 1994; Luo *et alii*, 2002). Apesar de terem sido publicadas hipóteses filogenéticas nas quais os tritilodontídeos aparecem mais relacionados aos traversodontídeos e outros cinodontes incluídos no clado Cynognathia (ver FIG. 3) do que a triteledontídeos e mamaliaformes (*e.g.* Hopson e Kitching, 2001; Rubidge e Sidor, 2001; Bonaparte *et alii*, 2005), optamos por considerar o clado Mammaliamorpha abrangendo tritilodontídeos, triteledontídeos e mamaliaformes, conforme as relações filogenéticas entre esses grupos indicadas em diferentes trabalhos (*e.g.* Wible, 1991; Wible e Hopson, 1993; Luo, 1994; Luo e Crompton, 1994; Luo *et alii*, 2002; Luo e Crompton, 1994; Abdala, 2007).

- Mammaliaformes: Definido por Rowe (1988) como clado envolvendo o ancestral comum mais recente de morganucodontídeos e Mammalia, mais todos os seus descendentes, e posteriormente modificado por Luo (2001) para incluir *Adelobasileus* e *Sinoconodon*.

- Mammalia: Definido como grupo coronal envolvendo o ancestral comum mais recente de monotremados e térios, mais todos os seus descendentes (Rowe, 1988, 1993). No presente trabalho, todas as menções a “mamíferos”, referem-se a táxons incluídos no grupo coronal Mammalia.

- Theriiformes (*sensu* Rowe, 1988, 1993): foi definido como clado envolvendo o ancestral comum mais recente de multituberculados e térios (Theria), mais todos os seus descendentes, sendo Theria entendido como grupo coronal envolvendo os representantes atuais de Metatheria (marsupiais) e Eutheria (placentários). O grupo

Theriiformes exclui outros táxons extintos como *Gobiconodon* e *Triconodon* (os quais, junto com Theriiformes, formam o clado Theriimorpha) e os monotremados.

Não são aqui definidos outros grandes grupos taxonômicos citados ou referidos dos cladogramas apresentados no trabalho, mas que não incluem cinodontes (*e.g.* Dicynodontia, Dinosauria), ou que são muito inclusivos (*e.g.* Amniota, Tetrapoda) para que possam caracterizar algum estágio da evolução dos caracteres mamalianos discutidos nesse trabalho.

No que se refere à terminologia anatômica, foi seguida a *Nomina Anatômica Veterinária* (International Committee on Veterinary Gross Anatomical Nomenclature - ICVGAN, 4ª. Edição, 2004), com a tradução dos termos conforme o uso corrente na literatura especializada em português (*e.g.* Romer e Parsons, 1985; Hildebrand, 1999; Pough *et alii*, 1999; König e Liebich, 2002). Para estruturas observadas em cinodontes não-mamalianos que não são citadas na nomenclatura anatômica veterinária, seguiu-se os termos comumente publicados, sempre com a indicação da respectiva bibliografia.

## **1.2. Contexto estratigráfico**

A área de ocorrência dos fósseis de cinodontes no Rio Grande do Sul está localizada na região central do Estado, conhecida como Depressão Periférica, onde afloram as rochas do Triássico da Bacia do Paraná, local de extensiva sedimentação cratônica durante o Paleozóico e grande parte do Mesozóico (Schultz *et alii*, 2000). Dentre as unidades litoestratigráficas definidas para as camadas de rochas do Triássico do Rio Grande do Sul, os fósseis de *Brasilitherium* provém da Formação Caturrita (Andreis *et alii*, 1980), correspondente ao conjunto de camadas predominantemente arenosas que ocorrem acima dos depósitos de pelitos vermelhos de planícies de inundação do Membro

Alemoa da Formação Santa Maria. O contato entre as Formações Santa Maria e Caturrita é gradacional, registrando-se apenas um aumento na proporção de arenitos em detrimento dos depósitos finos (Scherer *et alii*, 2000; Rubert, 2003; Faccini, 2000; FIG. 2).

Devido à ausência de hiatos deposicionais significativos entre a Formação Santa Maria e a Formação Caturrita, Faccini (1989) agrupou essas unidades litoestratigráficas em uma mesma seqüência deposicional, inicialmente mencionada como Seqüência II e posteriormente denominada Seqüência Santa Maria/Caturrita (Faccini, 2000). Posteriormente, Zeffass *et alii* (2003) estabeleceram um arcabouço estratigráfico mais detalhado para o pacote Triássico do RS (FIG. 2), no qual a Seqüência Santa Maria/Caturrita é denominada Seqüência Santa Maria 2.

Em termos de sistemas deposicionais, esta seqüência inicia-se como um pacote areno-conglomerático que representa a incisão de canais fluviais de baixa sinuosidade e multilaterais (o chamado “Membro Passo das Tropas” da Formação Santa Maria), passando superiormente para estratos pelíticos maciços ou laminados, depositados em planície de inundação, e canais isolados (o “Membro Alemoa” da Formação Santa Maria e a base da Formação Caturrita), e culminando com os arenitos fluviais de canais meandantes que constituem o topo da Formação Caturrita (Faccini, 2000; Rubert, 2003). Toda a Seqüência Santa Maria 2 foi depositada durante o intervalo Ladiniano-Eonoriano e compreende diferentes unidades bioestratigráficas, definidas com base em afinidades faunísticas com as paleofaunas e paleofloras das formações Los Chañares, Los Rastros, Ischigualasto e Los Colorados da Argentina (Schultz *et alii*, 2000).

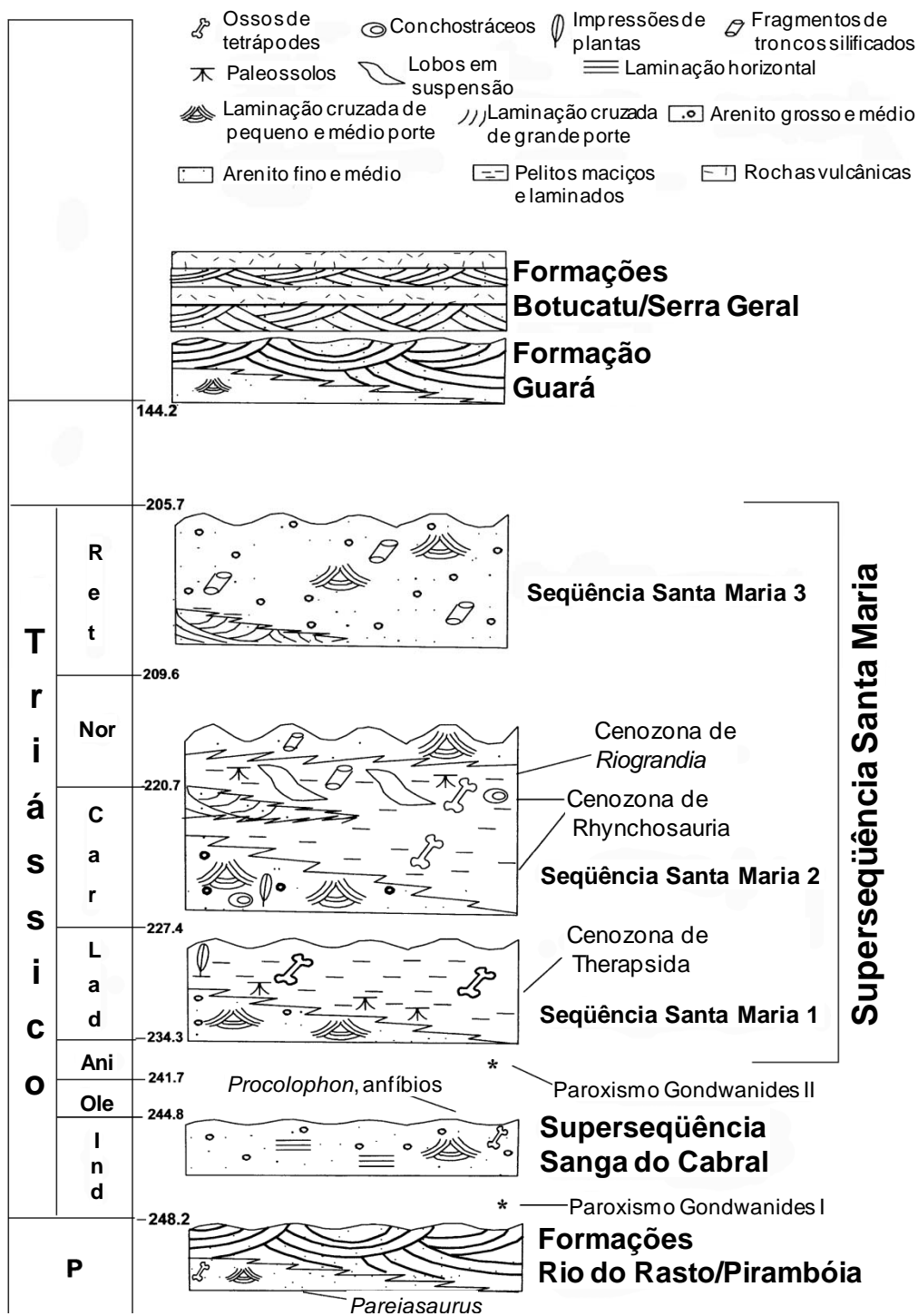
*Brasilitherium riograndensis* ocorre na unidade bioestratigráfica mais jovem dentro da Seqüência Santa Maria 2, denominada Zona de Assembléia (ou Cenozona) de *Riograndia* (Abdala e Ribeiro, 2010), equivalente às anteriormente propostas Cenozona

de Ictidosauria (Rubert e Schultz, 2004) e Cenozona de Mammaliamorpha (Schultz e Soares, 2006), a qual inclui também os seguintes táxons:

- Cinodontes não-mamalianos
  - *Riograndia guaibensis* Bonaparte, Ferigolo e Ribeiro, 2001;
  - *Brasilodon quadrangularis* Bonaparte, Martinelli, Schultz e Rubert, 2003
  - *Irajatherium hernandezii* Martinelli, Bonaparte, Schultz e Rubert, 2005;
  - *Minicynodon maieri* Bonaparte, Schultz, Soares e Martinelli, 2010;
- Dicinodonte:
  - *Jachaleria candelariensis* Araújo e Gonzaga, 1980
- Procolofonídeo:
  - *Soturnia caliodon* Cisneros e Schultz, 2003
- Lepidossauro:
  - *Cargninia enigmatica* Bonaparte, Schultz, Soares e Martinelli, 2010;
- Esfenodontídeo:
  - *Clevosaurus brasiliensis* Bonaparte e Sues, 2006;
- Arcossauros:
  - Fitossauro indet. (Kischlat e Lucas, 2003);
  - *Guaibasaurus candelariensis* Bonaparte, Ferigolo e Ribeiro, 1999;
  - *Unaysaurus tolentinoi* Leal, Azevedo, Kellner e Da Rosa, 2003;
  - *Sacisaurus agudoensis* Ferigolo e Langer, 2006;
  - Dentes isolados de arcossauros (Dornelles, 1990)
    - Anfíbio temneospôndilo indet. (Dias-da-Silva *et alii*, 2009)

De todos estes, apenas o dicinodonte *Jachaleria* ocorre também na Argentina, nos níveis basais da Formação Los Colorados (bacia de Ischigualasto-Villa Unión),

representado pela espécie *J. colorata*. Esta associação faunística sugere uma idade Eocarniano para os níveis onde ocorre a Cenozona de *Riograndia*.



**Figura 2** – Arcabouço crono e bioestratigráfico para o Triássico do sul do Brasil, baseado em estratigrafia de seqüências (modificado de Zerfass *et alii*, 2003).



## 2. OBJETIVOS

O presente trabalho tem seu enfoque central no estudo da evolução do encéfalo e da orelha interna, ao longo da transição entre cinodontes não-mamalianos e mamíferos.

Inicialmente, buscou-se construir uma contextualização geral do campo de estudo, mencionando trabalhos anteriores e resumindo o que existe de informações a respeito da evolução do encéfalo e da orelha interna em cinodontes.

A seguir, foram produzidas reconstituições tridimensionais digitais do crânio e obtidos moldes do encéfalo e da orelha interna do espécime UFRGS-PV-1043-T do cinodonte não-mamaliano *Brasilitherium riograndensis*. Uma vez concluída a etapa de tratamento das imagens de tomografia, que serviram de base para a elaboração da reconstituição tanto da parte óssea do crânio quanto do molde encefálico e da orelha interna, buscou-se os seguintes objetivos específicos:

- Descrever as características da caixa craniana e região ótica do crânio, bem como os moldes endocranianos digitalmente obtidos do encéfalo e da orelha interna;
- Comparar as características descritas para *Brasilitherium* com o que já fora descrito para outros cinodontes não-mamalianos, no que tange aos aspectos morfológicos observados e também em termos quantitativos, com relação à encefalização e tamanho relativo da cóclea;
- Com base nas descrições e comparações, discutir o reflexo das características neurológicas observadas no modo de vida de *Brasilitherium*, posicionando o mesmo com relação aos possíveis estágios de evolução do encéfalo e da orelha interna ao longo da evolução entre cinodontes não-mamalianos e mamíferos.

### 3. CONTEXTUALIZAÇÃO DO CAMPO DE ESTUDO

O conhecimento a respeito da anatomia do encéfalo e da orelha interna, em cinodontes não-mamalianos, tem especial importância não só pelas modificações anatômicas envolvidas - inclusive em estruturas cranianas - mas também pelo significado biológico dessas características, as quais podem propiciar inferências quanto ao modo de vida destes táxons extintos. Além disso, esses aspectos têm grande importância evolutiva, uma vez que os mamíferos distinguem-se dos demais vertebrados vivos, tanto por algumas de suas características anatômicas, quanto por aspectos de sua biologia (fisiologia, biomecânica, comportamento etc.), que compõem, em conjunto, o que poderíamos chamar de “*modus operandi* mamaliano”, cuja evolução e pressões seletivas relacionadas podem ser apreendidas a partir do estudo de fósseis de cinodontes não-mamalianos.

#### 3.1. Evolução da biologia mamaliana na transição entre cinodontes não-mamalianos e mamíferos

De um modo geral, mamíferos são comumente reconhecidos como animais de “sangue quente”, cobertos por pêlos e que nutrem seus filhotes com leite secretado por glândulas mamárias. Características relacionadas à fisiologia, como endotermia, lactação e viviparidade (antes dos monotremos serem conhecidos) também estão presentes na definição original da classe Mammalia (Linnaeus, 1758) e mesmo antes do nome do táxon ser proposto, já eram utilizadas para caracterizar os animais que hoje são chamados de mamíferos (*e.g.* John Ray, 1693, *apud* Gregory, 1910).

Com o passar do tempo, foram propostas diferentes definições para Mammalia – seja este táxon tratado com o status de Classe, seguindo-se o sistema taxonômico

linneano, ou simplesmente como um grupo monofilético - com base em características morfológicas que podem ser verificadas em fósseis. Nesse sentido, mamíferos já foram definidos pela presença de uma articulação crânio-mandibular formada pelos ossos esquamosal e dentário, pelos três ossículos da orelha média, pela presença do promontório no petrosal e pelas raízes divididas nos dentes pós-caninos (Simpson, 1959; Hopson e Crompton, 1969; Crompton e Jenkins, 1979; Kermack e Kermack, 1984; Gow, 1985).

Todavia, conforme os preceitos filogenéticos, os caracteres não são *definidores* de um grupo, e sim *diagnósticos* deste, o qual deve ser definido com base em sua ancestralidade comum (Rowe, 1988, 1993). Foram, então, propostas definições para Mammalia baseadas na ancestralidade comum entre os grupos reconhecidos como mamíferos e, nesse sentido, Rowe (1988) propôs a definição de Mammalia como grupo coronal, considerando apenas espécies atuais: “grupo formado pelo ancestral comum mais recente entre Monotremata e Theria e todos os seus descendentes”.

Ademais, levando-se em conta táxons extintos já tradicionalmente classificados como mamíferos em função de sinapomorfias, mas que, em análises filogenéticas, não aparecem dentro do grupo coronal Mammalia, também foram propostas definições abrangendo os descendentes do mais recente ancestral comum de *Sinoconodon* (Eojurássico), *Haldanodon* (Jurássico Médio-Tardio), *Morganucodon* (Neotriássico-Jurássico Médio) e mamíferos atuais (Lillegraven e Krusat, 1991; Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004).

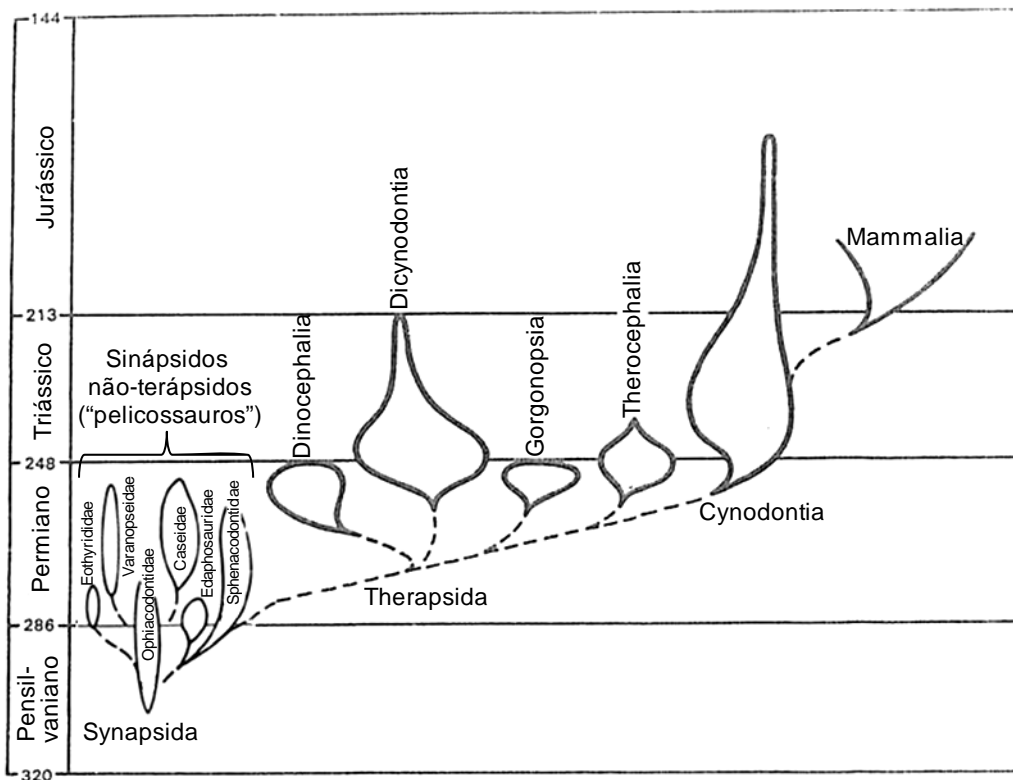
De qualquer modo, além dos caracteres morfológicos supracitados, os quais podem então compor a diagnose do clado Mammalia, muitas outras características diferenciam os mamíferos dos demais vertebrados vivos, ou, quando não são

exclusivas, representam notórias convergências evolutivas (*e.g.* endotermia e coração com quatro cavidades em aves, ou palato secundário ósseo e uma estrutura diafragmática em crocodilianos). No que tange a caracteres osteológicos e dentários, os mamíferos destacam-se, em linhas gerais, pela presença de um único osso na mandíbula (dentário), três ossículos da orelha média, palato secundário ossificado, alargamento e fechamento ósseo da caixa craniana, duas dentições, sendo cada dente substituído uma única vez (*i.e.* difiodontia), dentição mais complexa e elaborada, com oclusão precisa dos molares, postura parassagital dos membros, ausência de costelas lombares, etc. (Brink, 1956; Kermack e Kermack, 1984, Gow, 1985, Sidor e Hopson, 1998; Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004).

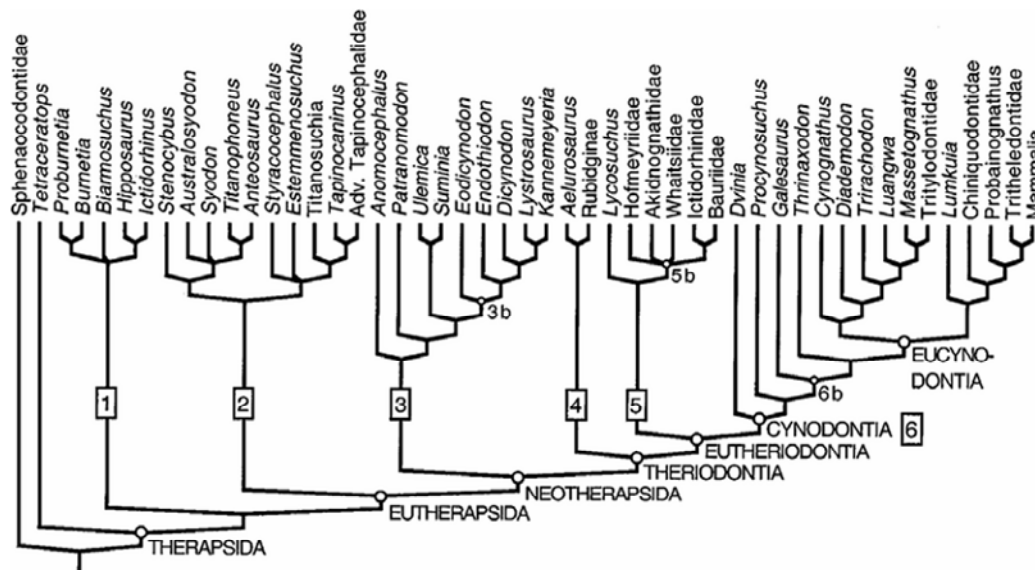
Entretanto, *todas* essas características já aparecem, ao menos de forma incipiente, em formas fósseis filogeneticamente mais relacionadas aos mamíferos, mas ainda consideradas como táxons não-mamalianos. De fato, a ampliação do conhecimento a respeito de outros sinápsidos, principalmente os Therapsida e, mais especificamente, o clado Cynodontia (FIG. 3-5), tem revelado muitas formas transicionais, mostrando uma gradual aquisição de caracteres mamalianos ao longo da evolução dos cinodontes (Kemp, 1982; Hopson e Barghusen, 1986; Luo, 1994; Sidor e Hopson, 1998).

Apesar de gradual, sem muitos “*gaps* morfológicos” (Sidor e Hopson, 1998), a evolução desses caracteres nos cinodontes não-mamalianos nem sempre se mostra linear, havendo várias homoplasias, bem como distribuição de caracteres em “mosaico”, com diferentes táxons apresentando distintas combinações de aspectos primitivos e derivados. Ademais, a identificação e a interpretação desses padrões também podem variar em função de algumas incongruências existentes entre hipóteses para as relações filogenéticas dentro do clado Cynodontia em trabalhos de diferentes autores (*e.g.* Rowe,

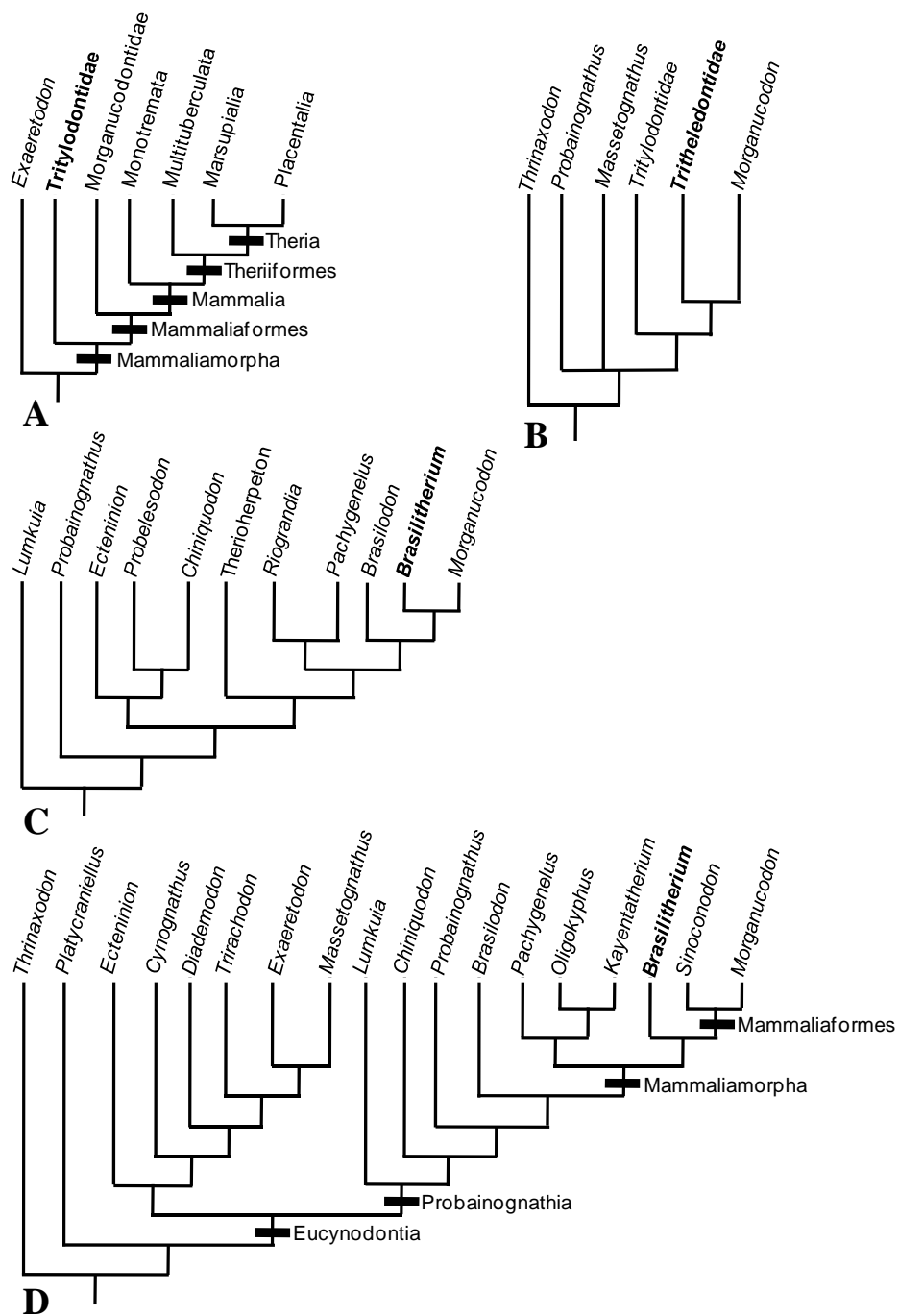
1988; Luo e Crompton, 1994; Bonaparte *et alii*, 2003, 2005; Luo e Wible, 2005; FIG. 5), inclusive quanto ao grupo-irmão daqueles táxons extintos que tradicionalmente eram considerados como primeiros mamíferos (*i.e.* mamaliaformes não-mamalianos).



**Figura 3** – Diversificação de diferentes grupos de Synapsida desde o Carbonífero. Modificado de Carroll (1987) e Hillenius (1994).



**Figura 4** – Cladograma mostrando relações filogenéticas entre táxons de Therapsida e o grupo-irmão, Sphenacodontidae (retirado de Rubidge e Sidor, 2001). Legenda: 1, Birmosuchia; 2, Dingocephalia; 3, Anomodontia; 3b, Dicyonodontia; 4, Gorgonopsia; 5, Therocephalia; 6, Cynodontia; 6b, Epicyodontia.



**Figura 5** – Exemplos de cladogramas de cinodontes retrando diferentes hipóteses filogenéticas, com destaque para os diferentes táxons propostos como grupo-irmão de Mammaliaformes (representados por *Morganucodon* em B e C). As relações filogenéticas representadas foram retiradas de Rowe (1988), A; Luo e Crompton (1994), B; Bonaparte *et alii* (2003), C; e Abdala (2007), D.

Juntamente com as modificações observadas na anatomia óssea, muitos aspectos da biologia mamaliana também evoluíram entre os cinodontes não-mamalianos, de modo que, mesmo que estejam fora do grupo coronal Mammalia e do clado Mammaliaformes, muitos cinodontes já “funcionavam”, em muitos aspectos, como um mamífero. Talvez, inclusive, alguns destes já apresentassem todas aquelas características biológicas que embasaram as primeiras definições de Mammalia (inclusive antes da adoção deste termo) e que ainda compõem o entendimento do que seja um mamífero no senso comum. Aliás, como observado por de Queiroz (1994), as próprias definições de Mammalia baseadas em características osteológicas foram propostas a partir da identificação destas em animais que já eram, *a priori*, reconhecidos como mamíferos em função das definições prévias. Dentre essas características típicas da biologia dos mamíferos, podemos destacar:

- Aspectos reprodutivos, como ovos com pouco ou nenhum vitelo, incubação (ou gestação), filhotes ainda imaturos ao nascer (“*altricials*”), lactação e cuidado parental (*e.g.* Guillette e Hotton, 1986);
- Altas taxas metabólicas de repouso, que possibilitam a homeotermia endotérmica, a qual implica também em maiores taxas de ventilação e pulmões mais complexos, em função da maior demanda energética (Bennett e Ruben, 1979; Ruben, 1995);
- Coração com quatro cavidades e um sistema circulatório com a separação completa dos circuitos pulmonar e sistêmico, este funcionando com pressão mais alta (Ruben, 1995; Seymour *et alii*, 2004);
- Maior resistência para atividade aeróbica prolongada (Bennett e Ruben, 1979; Bennett, 1991; Ruben, 1995);

- Capacidade locomotora mais eficiente, propiciada pela postura parassagital dos membros e outras características estruturais associadas (Carrier, 1987);
- Adaptações sensoriais e aspectos comportamentais relacionados a encéfalos maiores e mais complexos (Jerison, 1973).

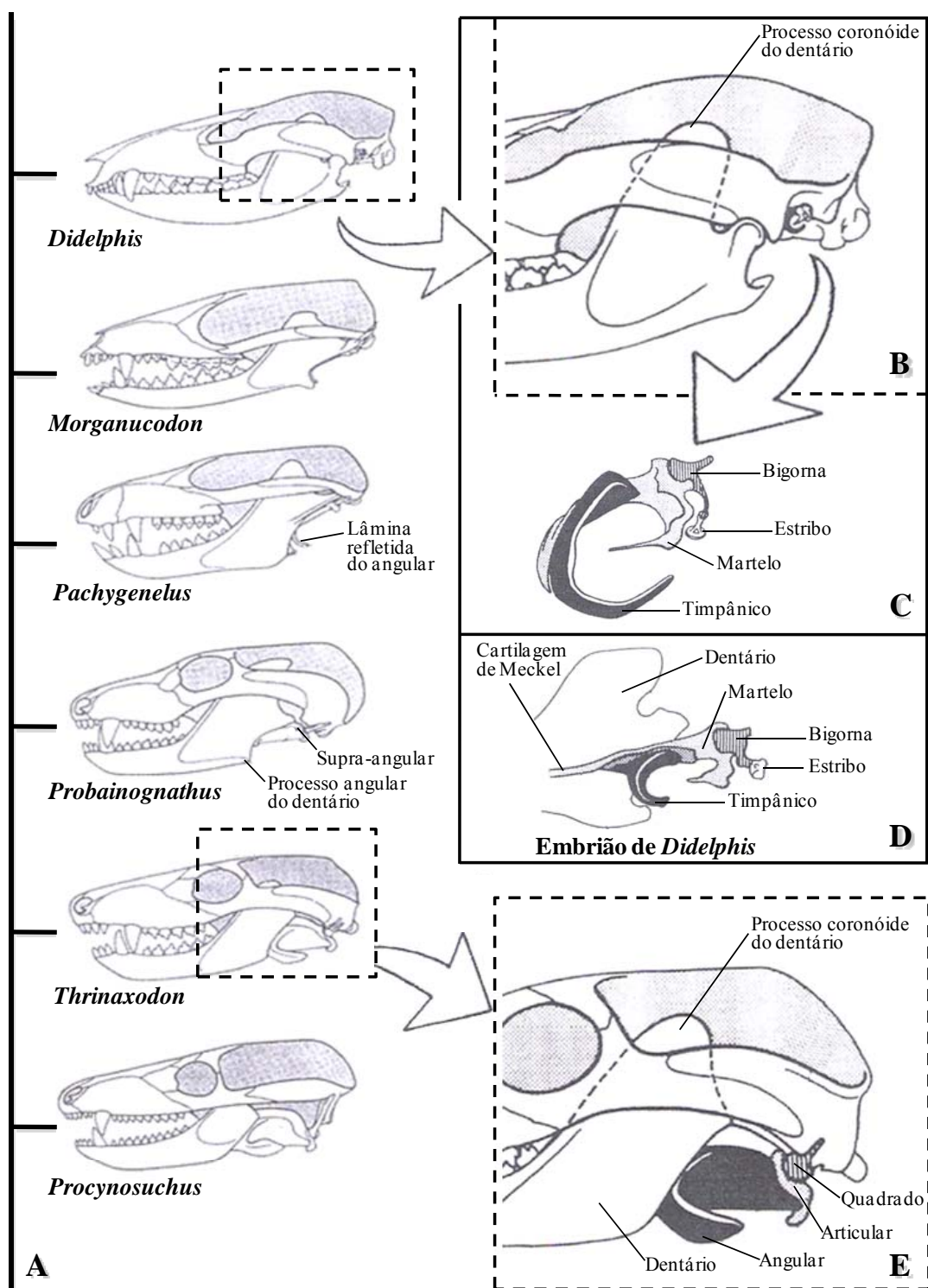
Todavia, diferentemente de caracteres osteológicos e dentários, o conhecimento de muitos aspectos biológicos é mais difícil de ser obtido a partir de dados paleontológicos, devido à dificuldade de preservação de estruturas não mineralizadas, como músculos esqueléticos e órgãos viscerais. Assim sendo, estudos paleobiológicos com sinápsidos não-mamalianos (e o mesmo vale para dinossauros não-avianos ou qualquer outro animal que não seja totalmente comparável a alguma espécie vivente) dependem geralmente de inferências a partir de aspectos da anatomia óssea, que são direta ou indiretamente relacionados a outras características.

Historicamente, inúmeros trabalhos sobre cinodontes não-mamalianos, descrevendo novos táxons, por exemplo, trazem alguma inferência de cunho paleobiológico. Nesse sentido, características dentárias, por exemplo, possibilitam associações mais diretas com o hábito alimentar do animal, especialmente em função das adaptações morfológicas vinculadas à herbivoria. Também relacionados a adaptações para mastigação (o que também é uma peculiaridade dos mamíferos entre os vertebrados atuais) e mordida, a evolução de aspectos morfológicos dos ossos da mandíbula, arco zigomático e articulação crânio-mandibular de cinodontes e outros sinápsidos têm sido alvo de muitas pesquisas abordando, entre outros aspectos, a biomecânica da mandíbula durante a mastigação e sua relação com o padrão de oclusão dentária (Bramble, 1978; Crompton, 1972, 1981; Crompton e Jenkins, 1978; Crompton e Parker, 1978), as modificações na musculatura adutora da mandíbula para o padrão observado em



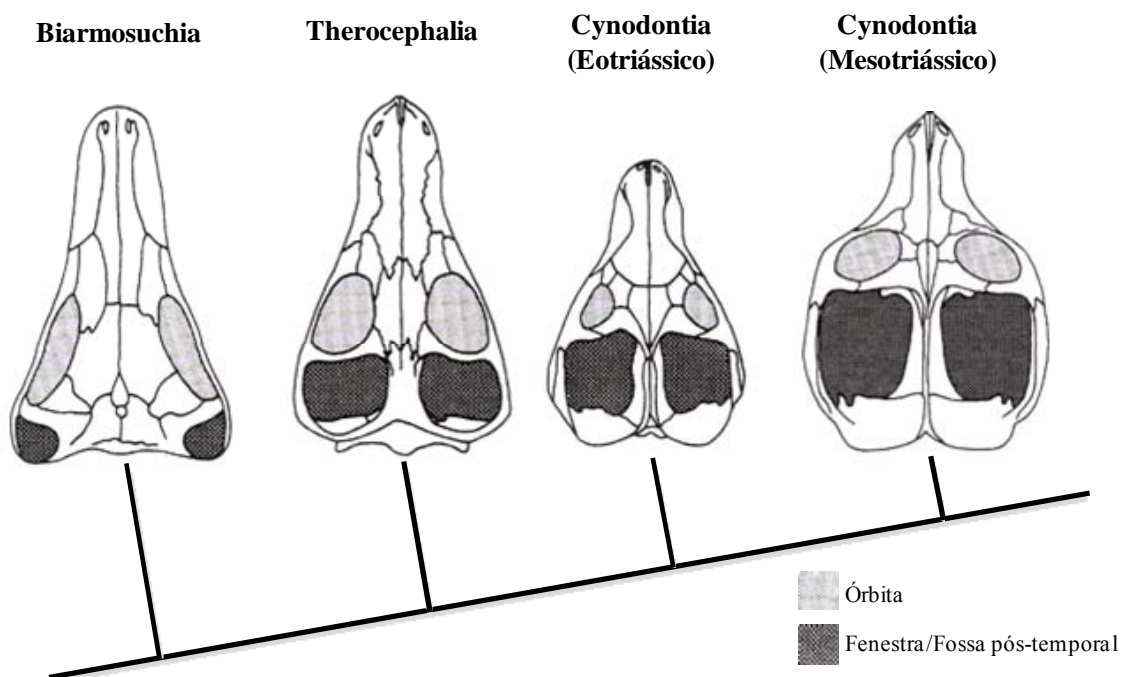
mamíferos atuais (Barghusen, 1968, 1973, 1976; Abdala e Damiani, 2004), e o desenvolvimento da articulação dentário-esquamosal (Romer, 1969; Crompton e Jenkins, 1973; Crompton e Hylander, 1986; FIG. 6A-E).

Em estreita relação com essas adaptações associadas à alimentação, ocorreram modificações em estruturas auditivas, com a incorporação de ossos pós-dentários ao crânio, transformando-se nos ossículos da orelha média (FIG. 6B-E), que distinguem os mamíferos atuais dos demais Tetrapoda. Nesse aspecto, muitos trabalhos têm focado a evolução de estruturas relacionadas à audição em cinodontes não-mamalianos (Olson, 1944; Fourie, 1974; Allin, 1975, 1986; Rowe, 1996). Além das modificações na orelha média, a orelha interna, como será discutido mais adiante, também apresenta várias diferenças em mamíferos, na comparação com outros amniotas, as quais estão relacionadas especialmente com adaptações para audição de altas frequências (principalmente pelo desenvolvimento da cóclea), podendo também, no caso dos canais semicirculares, estar relacionadas à velocidade e modo de locomoção (Spoor *et alii*, 2007; Cox e Jeffery, 2010).



**Figura 6** – Ilustrações de crânios (em vista lateral do lado esquerdo) de cinodontes dispostos conforme suas relações filogenéticas (A), evidenciando as alterações na morfologia do dentário, arco zigomático, fenestra temporal e os ossos pós-dentários que passaram a formar a orelha média nos mamíferos, com destaque para *Didelphis* (B) e *Thrinaxodon* (E). Também são representados em maior detalhe os ossículos da orelha média de *Didelphis* (C) e a condição dos mesmos, ainda aderidos ao dentário, no embrião do mesmo táxon (D). Ilustrações modificadas de Soares (2004) e Hopson (1987). Os crânios ilustrados não estão numa mesma escala.

Além da audição, outro importante sentido que pode ter adaptações associadas às modificações morfológicas que envolveram a musculatura da mandíbula é a visão, uma vez que o alargamento da fenestra temporal pode ser correlacionado com um posicionamento mais frontal das órbitas (Butler e Hodos, 1996). Órbitas com localização frontal ocorrem em diversos mamíferos atuais que dependem bastante da visão (*e.g.* Scandentia, Primata e Carnivora), propiciando a estes uma visão estereoscópica (tridimensional), que poderia ter evoluído ainda entre os cinodontes não-mamaliaformes (FIG. 7). Conforme Butler e Hodos (1996), as órbitas lateralizadas em alguns térios atuais (*e.g.* Lagomorpha), seriam apomorfias, propiciando uma visão mais panorâmica, enquanto as órbitas frontais seriam o padrão primitivo para os mamíferos.

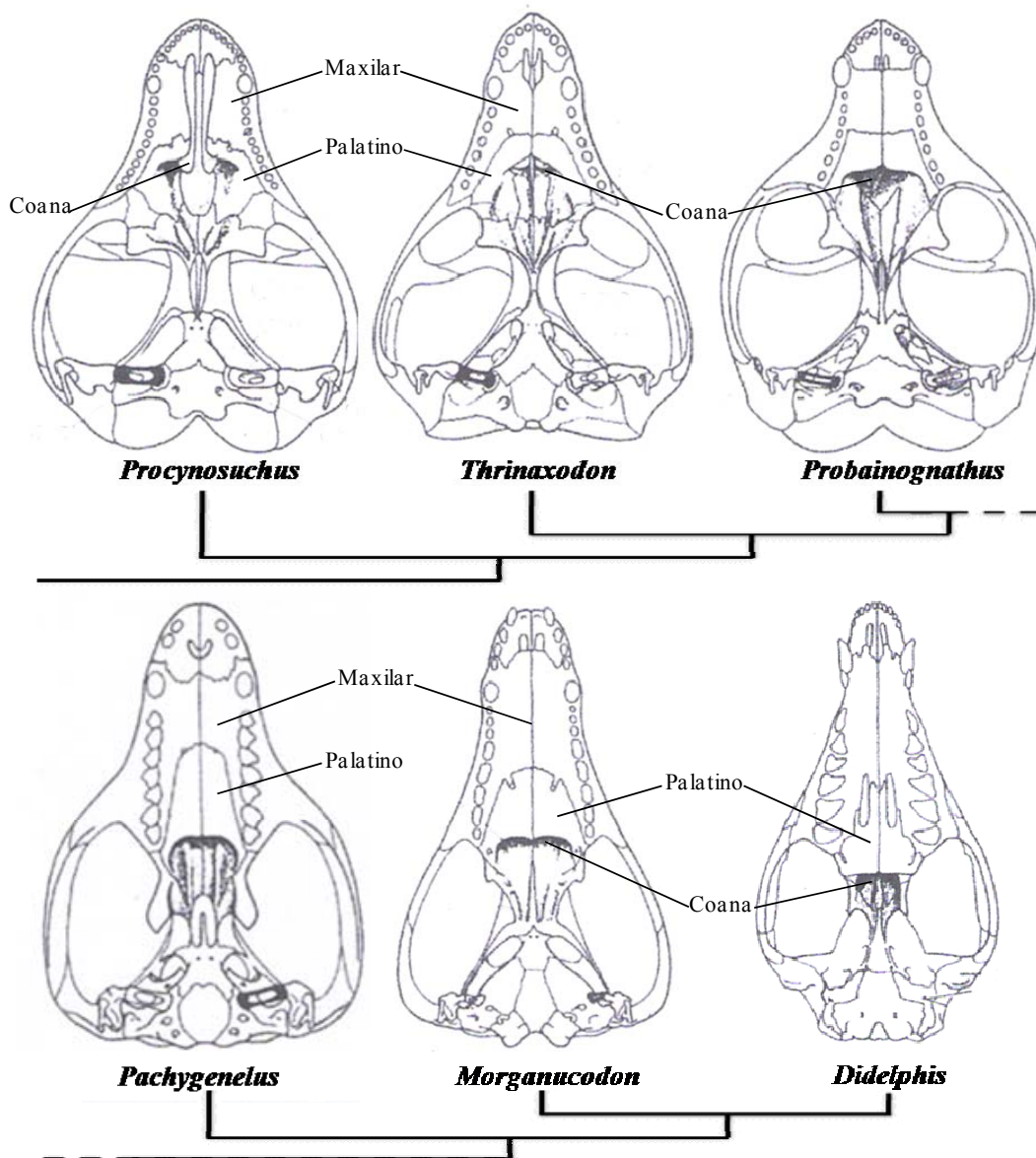


**Figura 7** – Ilustrações de crânios, em vista dorsal, de diferentes terápsidos, dispostos em ordem (da esquerda para direita) de proximidade filogenética com os mamíferos atuais, ilustrando as alterações no arco zigomático e fenestra temporal associadas à musculatura da mandíbula e a mudança na orientação das órbitas, de uma localização inicialmente lateralizada para outra mais frontal. Modificado de Butler e Hodos (1996). Os crânios ilustrados não estão na mesma escala.

No que tange à evolução de características relacionadas à fisiologia dos mamíferos entre cinodontes não-mamalianos, um dos primeiros trabalhos foi produzido

por Brink (1956). Nesse artigo, o autor indicou o palato secundário ossificado (FIG. 8) de muitos cinodontes não-mamalianos (sabidamente todos os Epicynodontia [clado “6b” no cladograma da FIG. 4]) como evidência de altas taxas respiratórias relacionadas à endotermia, inferiu a presença de um diafragma, em função da redução no tamanho das costelas lombares (ver FIG. 9), manifestada já em *Thrinaxodon* (do Eotriássico), e sugeriu que os forâmens encontrados na porção facial do crânio daquele táxon estariam associados a vibrissas (servindo para passagem de nervos e vasos). Além disso, por considerar as vibrissas como pêlos especializados, o autor especulou ainda que a presença desses pêlos sensoriais indicaria que o animal também teria possuído pelagem de cobertura (contra esta sugestão, Ruben e Jones, 2000, propuseram que é mais provável que pêlos sensoriais reflitam uma condição primitiva em relação à pelagem de cobertura e mencionaram também que forâmens similares são encontrados em répteis atuais, como o lagarto *Tupinambis*, sem qualquer associação com vibrissas ou algum tipo de pêlo). A presença inferida de pelagem de cobertura, por sua vez, poderia indicar também a presença de glândulas mamárias, como especializações de glândulas sebáceas associadas a pêlos (Brink, 1956).

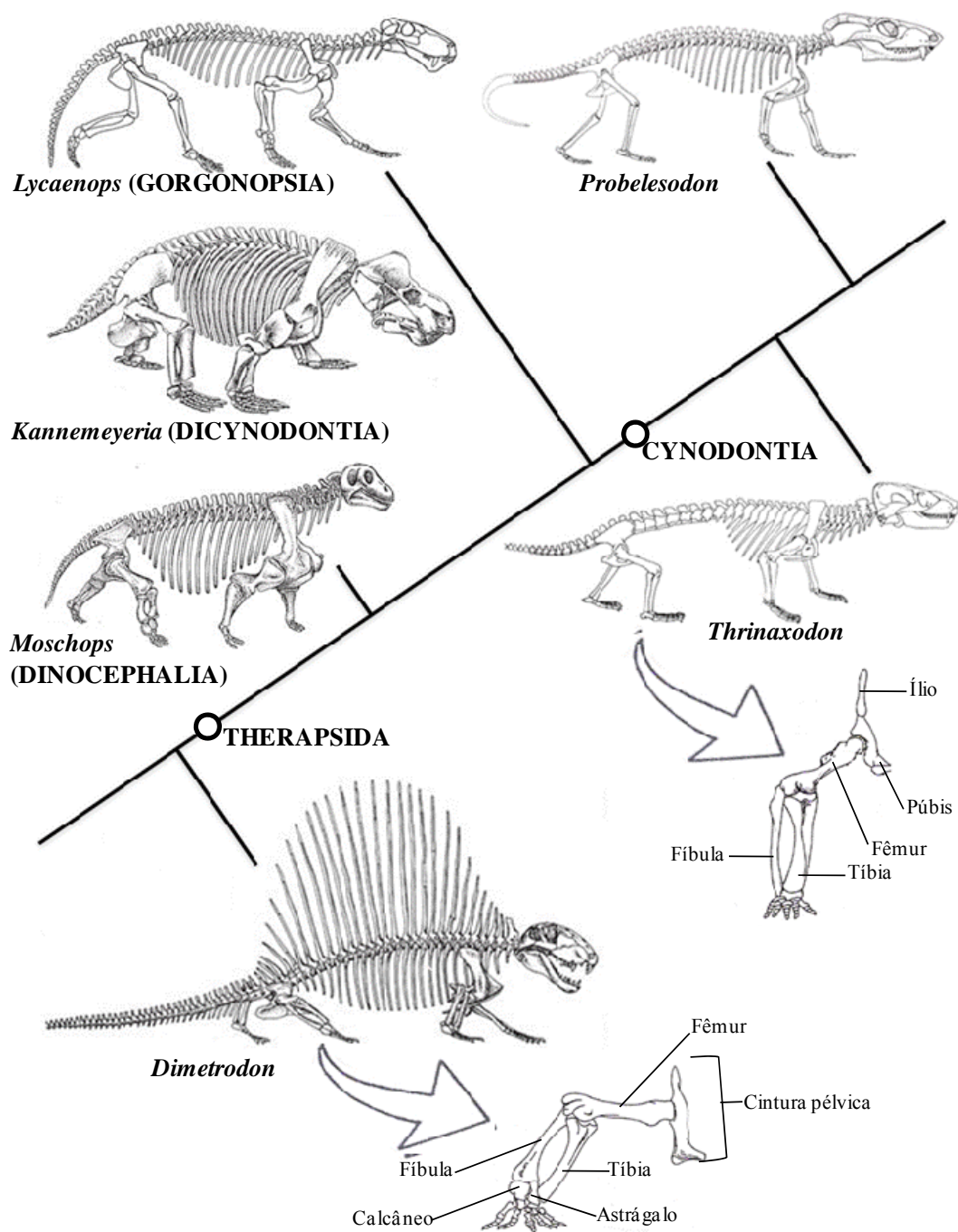
Maier *et alii* (1996) também relacionaram a lactação com a presença de pêlos (vinculados a glândulas apócrinas da pele, as quais teriam precedido as glândulas mamárias). Para Maier (1999), a lactação poderia ser inferida em função do fechamento do palato secundário ósseo e o seu alongamento posterior (crescimento posterior do palatino), verificado em cinodontes não-mamalianos filogeneticamente mais relacionados aos mamíferos, dentro do clado Mammaliamorpha. A evolução dessa característica estaria causalmente relacionada à adaptação para a sucção (Maier *et alii*, 1996; Maier, 1999).



**Figura 8** – Ilustrações de crânios, em vista ventral, de seis diferentes cinodonte, dispostos conforme as relações filogenéticas entre os táxons, mostrando o fechamento e o crescimento em extensão do palato secundário ósseo. São indicados os ossos que formam o palato secundário, o qual não é completamente fechado em *Procynosuchus*, e a coana, que, com o aumento da participação do palatino no palato secundário, passa a ser posterior ao limite anterior da órbita nos mamíferos *Pachygenelus*, *Morganucodon* e *Didelphis*. Ilustrações modificadas de Soares (2004) e Allin e Hopson (1987). Os crânios ilustrados não estão na mesma escala.

No cerne das modificações fisiológicas ocorridas na história evolutiva dos mamíferos, a evolução da endotermia e o possível status metabólico de sinápsidos não-mamalianos têm sido tema de diferentes trabalhos baseados em aspectos paleontológicos que são sugeridas como evidências de altas taxas metabólicas. A endotermia para sinápsidos extintos já foi inferida com base em proporções predador/presa verificadas em assembléias fósseis (Bakker, 1972, 1975), no fechamento do forâmen parietal (Benton, 1978; Roth e Roth, 1980), no palato secundário ossificado (Brink, 1956; McNab, 1978; FIG. 8), na postura parassagital dos membros (Heath, 1968 *apud* Bennet e Ruben, 1986; Bakker, 1971; FIG. 9) e na histologia óssea do tipo fibro-lamelar (Ricqlés, 1969a,b, 1972, 1974a,b, 1975, 1976). No entanto, as inferências de status endotérmico em função de cada uma dessas características, se tratadas isoladamente, foram questionadas, principalmente em função da presença de algumas delas entre ectotermos atuais e pela ausência de uma relação direta das mesmas com o metabolismo basal (Bennett e Ruben, 1986, Ruben, 1995).

Para Ruben (1981) e Bennett e Ruben (1986), apenas a presença de turbinas respiratórias (maxiloturbinas) na cavidade nasal seria uma clara evidência de endotermia, dada sua função diretamente relacionada às altas taxas respiratórias dos animais endotermos. Hillenius (1994) sugeriu então a evolução paralela da endotermia em Theriocephalia e Cynodontia, no final do Permiano, devido à presença de cristas ósseas na superfície medial das maxilas (onde deveriam estar inseridos os turbinas) no terocefálio do Neopermiano *Glanosuchus* e em alguns cinodontes não-mamalianos do Triássico, enquanto outros Therapsida, como gorgonópsios e dicinodontes, não apresentavam tais marcas.



**Figura 9** – Ilustrações de esqueletos, em vista lateral, de diferentes sinápsidos não-mamalianos dispostos conforme as relações filogenéticas entre os táxons, representando diferentes posturas dos membros, desde a postura tipicamente abduzida (“*sprawling*”) do sinápsido não-terápsido *Dimetrodon*, até posturas mais aduzidas, observadas no gorgonópsio *Lycaenops* e nos dois cinodontes, nos quais é também mais nítida a redução de costelas lombares. Em maior detalhe, são ilustrados a cintura pélvica e membro posterior, em vista anterior, de *Dimetrodon*, com o fêmur paralelo ao solo, e do cinodonte *Thrinaxodon*, com uma postura mais aduzida, embora o membro fique ainda bastante lateralizado em relação à cintura. Ilustrações modificadas de Carrol (1987) e Jenkins (1971). As ilustrações não estão na mesma escala.

A despeito da difícil preservação dessas frágeis estruturas, as quais, inclusive, podem não deixar impressões quando cartilaginosas (como em aves atuais), Ruben *et alii* (1996) encontraram duas diferentes retas de regressão, representando a razão entre a área da secção transversal da cavidade nasal (plano de corte coronal em relação ao crânio) e a massa corpórea, para tetrápodes atuais ecto e endotermos, e assim inferiram um status metabólico ectotermo para dinossauros não-avianos. Já entre os cinodontes não-mamalianos, *Thrinaxodon* (Hillenius e Ruben, 2004) e outros táxons do Triássico (Rodrigues, 2005) mostram valores similares a endotermos atuais para essa proporção.

A endotermia seria, então, uma característica plesiomórfica para eucinodontes, embora as taxas metabólicas possam ter se tornado gradualmente mais altas até os níveis verificados em mamíferos atuais. Nesse sentido, o fato das cristas de sustentação dos turbinais respiratórios (“*turbinate ridges*”) serem pobremente desenvolvidas em *Thrinaxodon* e outros cinodontes não-mamalianos, em comparação com o padrão do grupo coronal Mammalia (Kielan-Jaworowska, *et alii*, 2004; FIG. 10), poderia indicar que os próprios turbinais teriam se tornado mais desenvolvidos e ossificados ao longo da evolução dos cinodontes, talvez em associação com o aumento das taxas metabólicas.

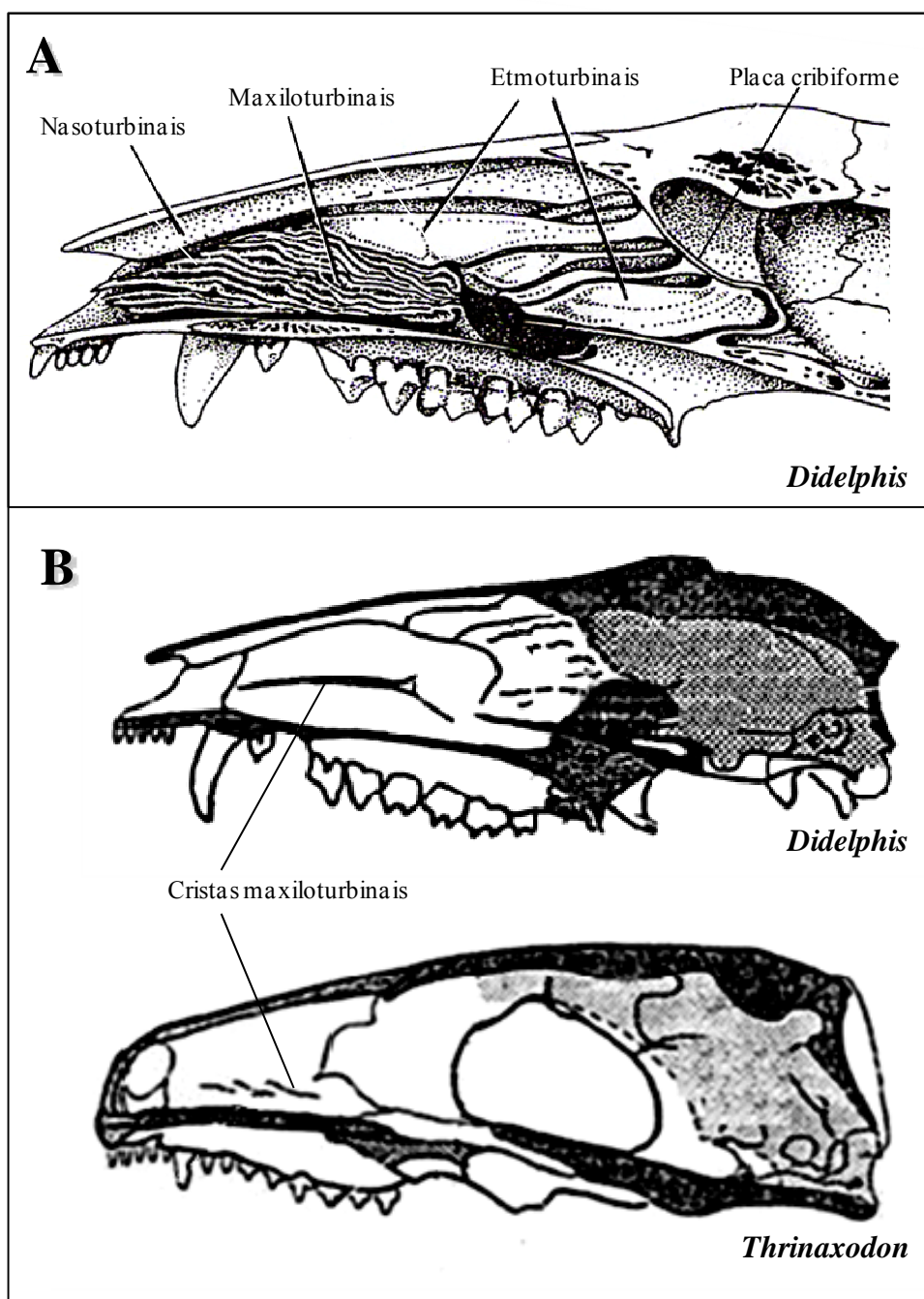
A evolução da endotermia entre os cinodontes também está relacionada a adaptações locomotoras, tendo em vista a integração da locomoção com a flexão dorso-ventral da coluna vertebral e o padrão respiratório dos mamíferos (Carrier, 1987, 2006). Os mecanismos de locomoção e respiração mamalianos estão, assim, associados à capacidade de sustentar maiores níveis de atividade aeróbica e, conforme o modelo de Bennett e Ruben (1979), a pressão seletiva para o gradual incremento desta característica seria o principal fator que levou à evolução da endotermia. Nesse cenário, as taxas



metabólicas basais, mantidas pelas vísceras, teriam aumentado junto com o metabolismo aeróbico da musculatura esquelética envolvido no exercício prolongado.

Feições anatômicas relacionadas à locomoção também podem ter relação com o desenvolvimento cerebral dos mamíferos, devido ao aumento da precisão de controle do sistema muscular esquelético para mastigação e locomoção (Ulinski, 1986). A evolução da maior capacidade cerebral dos mamíferos é também vinculada ao incremento da capacidade sensorial, especialmente da olfação e da audição, em virtude do hábito noturno inferido para os pequenos cinodontes do Neotriássico e primeiros mamíferos (Jerison, 1973).

A fisiologia endotérmica, o desenvolvimento cerebral e sensorial, além dos aspectos biomecânicos característicos dos mamíferos atuais, representam as principais características que definem o que seria a “biologia mamaliana”, cuja história evolutiva e as pressões seletivas relacionadas podem ser investigadas e compreendidas a partir do estudo de fósseis de cinodontes não-mamalianos.

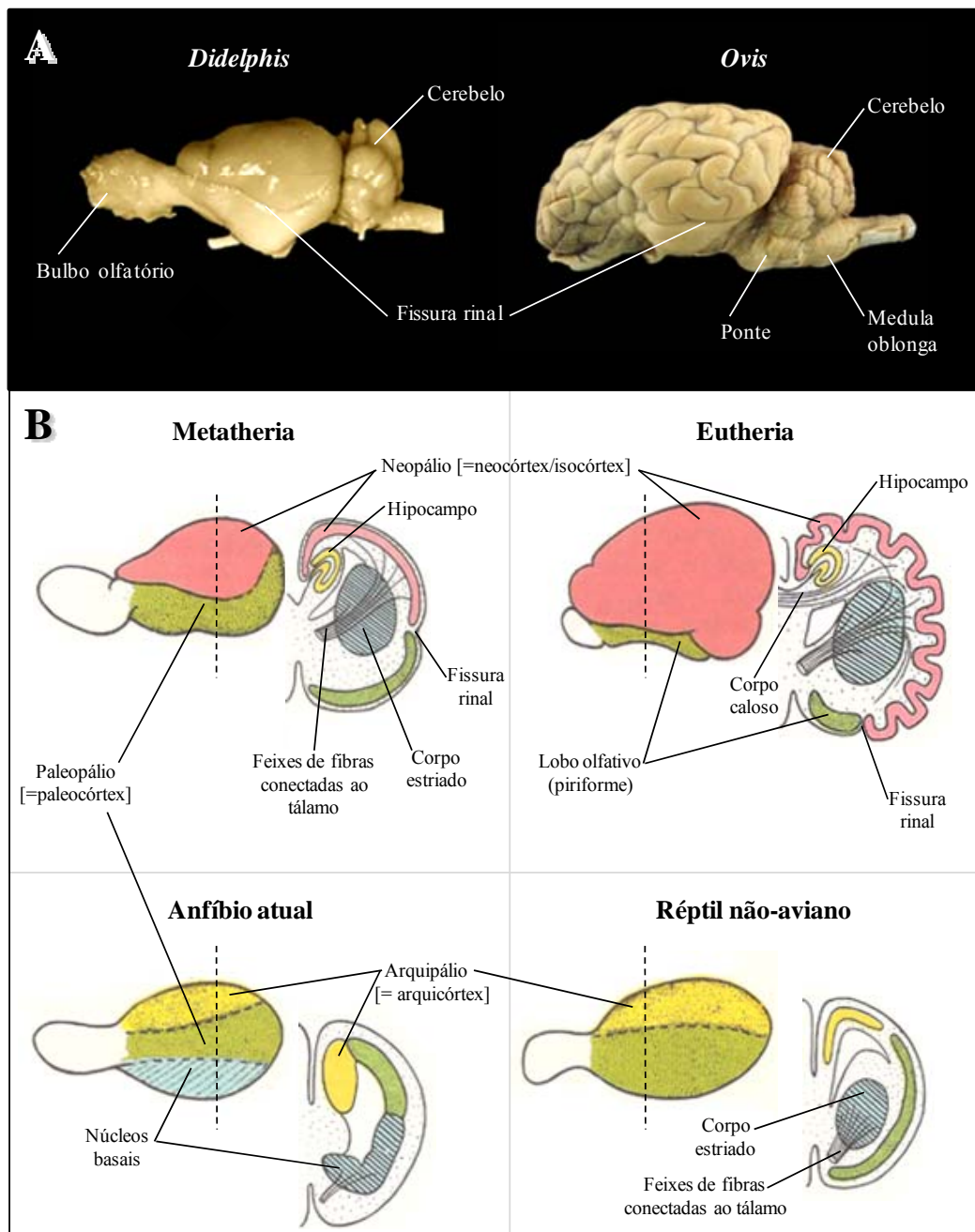


**Figura 10** – Ilustração do crânio de *Didelphis* seccionado em plano sagital (modificada de Hillenius, 1994), com indicações dos turbinas respiratórios (maxiloturbinais) e olfatórios (naso e etmoturbinais) na cavidade nasal, delimitada posteriormente pela placa cribiforme (A); e ilustrações (modificadas de Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004) de crânios de *Didelphis* e *Thrinaxodon*, também seccionados em plano sagital, mostrando as cristas maxiloturbinais na superfície do maxilar, mais salientes no mamífero (B). As ilustrações não estão na mesma escala.

### 3.2. Paleoneurologia de cinodontes

Mamíferos atuais destacam-se por possuir encéfalos relativamente maiores e mais complexos que os demais vertebrados (Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004; Kemp, 2009), o que está direta ou indiretamente associado a muitos aspectos de sua fisiologia e comportamento (Kemp, 2009). A evolução do encéfalo, envolvendo o controle motor para adaptações locomotoras e o aumento da acuidade sensorial, é então de fundamental importância no entendimento da origem dos mamíferos (Jerison, 1973; Ulinski, 1986).

A maior capacidade cerebral dos mamíferos em relação aos demais vertebrados é geralmente atribuída ao desenvolvimento do neocórtex (Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004), ou isocórtex; uma porção de seis camadas do pálio (*pallium*) dorsal (ou neopálio) que recebe projeções sensoriais de outras porções do encéfalo (Butler e Hodos, 1996; Nieuwenhuys *et alii*, 1998; FIG. 11). Em termos evolutivos, Jerison (1973) vincula o crescimento cerebral a pressões seletivas para melhor processar e integrar as informações advindas dos órgãos dos sentidos. Como a integração das informações sensoriais e a coordenação das respostas motoras ocorre no encéfalo, estudos paleoneurológicos ajudam a entender o comportamento de animais extintos, bem como a evolução de seus sistemas sensoriais e sua relação com outras modificações anatômicas e biomecânicas. Ulinski (1986) menciona também o corpo estriado (*striatum*), envolvido na coordenação motora, como uma região preponderante na evolução do telencéfalo dos mamíferos.



**Figura 11** – Representação geral das áreas corticais do telencéfalo de diferentes tetrápodes. Em A, é mostrada vista do lado esquerdo de encéfalos dissecados de dois mamíferos atuais, um Metatheria (*Didelphis*; modificação de imagem disponível em <http://www.brainmuseum.org/Specimens/didelphimorphia/gamba/index.html>) e um Eutheria (*Ovis*; modificação de imagem disponível em <http://starklab.slu.edu/neuro/Dissection.htm>). Em B, ilustrações (modificadas de Romer e Parsons, 1986) representando, de forma esquemática, o telencéfalo padrão para quatro diferentes grupos de tetrápodes, em vista lateral e em uma secção em plano coronal do hemisfério cerebral esquerdo. Cada parte cortical é mostrada com a mesma cor em todos os táxons. O paleopálio equivale ao lobo olfativo e é primitivamente predominante. Em anfíbios, embora haja divisão de áreas corticais, a substância cinzenta (áreas corticais) é profunda em relação à superfície. Os núcleos basais formam o corpo estriado que, nos répteis não-avianos atuais, têm localização interna e é primitivamente o último centro associativo recebendo feixes do tálamo. Em mamíferos, o arquipálio é deslocado medialmente como hipocampo e o neopálio (=neocórtex ou isocórtex), separado das outras áreas na superfície do cérebro pela fissura rinal, torna-se convoluto e ainda mais expandido em eutérios. O corpo caloso desenvolveu-se em uma comissura ligando o neopálio de ambos os lados do encéfalo. As ilustrações não estão na mesma escala.

O conhecimento acerca da evolução do cérebro mamaliano passa pelo estudo do encéfalo de cinodontes não-mamalianos. Entretanto, em função da rara preservação de tecidos moles em fósseis, paleontólogos dependem fortemente de moldes endocranianos para o estudo do encéfalo e estruturas do sistema nervoso central. Os moldes endocranianos podem ser naturais (constituídos pela matriz rochosa que preencheu a cavidade craniana) ou artificiais (utilizando-se algum material para preencher a cavidade).

O grau de semelhança do molde com o encéfalo real é variável entre diferentes táxons, pelo fato da cavidade craniana ser também preenchida por outros tecidos, como meninges e vasos sanguíneos. Entre os vertebrados viventes, o encéfalo não ocupa todo o volume da cavidade endocraniana nos tetrápodos não-mamalianos e não-avianos (Starck, 1979), enquanto aves e mamíferos distinguem-se por ter quase todo o volume endocraniano ocupado pelo encéfalo (Jerison, 1973), podendo haver impressões de vasos e da superfície do encéfalo na face interna dos ossos que compõem a caixa craniana. Mesmo assim, moldes endocranianos não fornecem informações diretas da estrutura interna do encéfalo, como morfologia dos neurônios, densidade e conectividade neuronal (Deacon, 1990).

De modo geral, em trabalhos paleoneurológicos, assume-se que a massa de tecido neural de uma parte do encéfalo é proporcional à quantidade de informação que pode ser processada (*“principle of proper mass”* [Jerison, 1973]). Sendo assim, certas estruturas cerebrais de função conhecida em espécies atuais, e que são discerníveis em moldes endocranianos de fósseis, propiciam inferências quanto ao grau de evolução e à importância que um sistema sensorial particular deveria ter para o animal extinto em comparação a espécies viventes (Jerison, 1973; Radinsky, 1968a, b, 1973a, b, 1977;

Butler e Hodos, 1996). Nesse sentido, o tamanho relativo do molde correspondente aos bulbos olfatórios, por exemplo, sugere a importância do olfato no comportamento do animal, assim como os colículos (*colliculus*) superiores (ou anteriores) podem ser associados à acuidade visual, o cerebelo à coordenação motora, etc.

Recentemente, informações provenientes do estudo de moldes endocranianos também têm sido incorporadas a matrizes de caracteres, as quais são geralmente baseadas em aspectos externos de crânio e dentes, para análises filogenéticas envolvendo mamíferos atuais e extintos (Macrini *et alii*, 2007b). As principais modificações na anatomia do encéfalo envolvidas na evolução dos cinodontes serão abordadas na seção 3.2.3 deste capítulo.

Além de características neuroanatômicas, o volume total do molde endocraniano em relação à massa corpórea, em diferentes táxons, também pode ser levado em consideração para estudos comparativos, conforme abordado na seção 3.2.3.

### **3.2.1. Breve histórico de trabalhos de paleoneurologia com cinodontes**

Um importante trabalho envolvendo paleoneurologia e a evolução cerebral de mamíferos foi produzido por Marsh (1884 *apud* Jerison, 1973) no qual o autor propôs algumas “leis” da evolução do encéfalo, baseadas no estudo de moldes endocranianos:

- 1 - todos os mamíferos terciários [paleógenos] tinham encéfalos pequenos;
- 2 - houve então, nesse período, um aumento gradual do encéfalo;
- 3 - este aumento foi confinado aos hemisférios e porções superiores do encéfalo;
- 4 - em alguns grupos, as convoluções do cérebro tornaram-se gradualmente mais complexas;

5 - em alguns grupos, o cerebelo e os lobos olfatórios diminuíram de tamanho;

6 - há evidências de que as mesmas leis de crescimento do encéfalo aplicam-se a aves e “répteis”, do Cretáceo até o presente.

Estas “leis” vieram a ser rejeitadas somente na segunda metade do século XX por Edinger (1951, 1962) e Jerison (1973). A primeira autora citada manifestara oposição à própria metodologia de comparar encéfalos de animais de diferentes linhagens, além de ter mostrado que a tendência de crescimento cerebral não se confirmava na evolução de eqüídeos no Paleógeno. Jerison (1973), por sua vez, indicou um significativo aumento do encéfalo de mamíferos ainda no Mesozóico e demonstrou que somente aves e mamíferos, entre todos os Amniota, apresentam um incremento no tamanho do encéfalo ao longo de suas linhagens. E, ainda assim, segundo o autor, esse fato seria uma constatação estatística, não uma “lei” determinística.

Ao longo do século XX, passaram a ser realizados inúmeros trabalhos paleoneurológicos sobre diversos táxons de vertebrados (ver revisão de Hopson, 1979) e as primeiras descrições de moldes endocranianos de cinodontes não-mamalianos publicadas foram dos táxons do Eotriássico *Nyctosaurus larvatus* (= *Thrinaxodon liorhinus*) e *Diademodon* (Watson, 1913). Ambos apresentavam moldes com uma forma tubular, contrastando com as descrições de encéfalos lateralmente expandidos do mamífero jurássico *Triconodon* (Simpson, 1927, 1928), e do multituberculado do Paleoceno *Ptilodus* (Simpson, 1937).

Posteriormente, Edinger (1941, 1948, 1955) realizou estudos comparativos de paleoneuroanatomia entre diferentes linhagens de mamíferos e variações quanto a aspectos neuroanatômicos específicos, como a expansão do isocórtex (neocórtex), e os padrões de sulcos também foram abordados em estudos comparativos abrangendo grupos

de mamíferos (Radinsky, 1968a, b, 1973a, b, 1975, 1977, 1978, 1981; Jerison, 1973, 1991). Quanto aos cinodontes não-mamalianos, um molde endocraniano pertencente ao traversodontídeo *Exaeretodon* (Neotriássico), foi descrito por Bonaparte (1966), não diferindo muito do *design* geral de descrições prévias de outros cinodontes não-mamalianos.

Abordagens quantitativas para comparação de diferentes animais foram propostas relacionando o volume do encéfalo com a massa corpórea (Quociente de Encefalização [Jerison, 1955, 1973]) e com a área do forâmen magno (Radinsky, 1967), sendo a primeira amplamente utilizada em trabalhos ulteriores. Uma extensa revisão do conhecimento dos moldes endocranianos de vertebrados fósseis foi apresentada por Hopson (1979), no mesmo trabalho em que descreveu um molde endocraniano do cinodonte do Eotriássico *Trirachodon*.

Especificamente com relação a cinodontes não-mamaliaformes, Kemp (1979) publicou reconstituição do encéfalo do táxon Neopermiano *Procynosuchus*, baseado em um crânio cuja cavidade craniana com a matriz rochosa fora removida. Posteriormente, foram objeto de pesquisas paleoneurológicas os táxons do Mesotriássico *Massetognathus*, *Probelesodon* (Quiroga, 1979b, 1980c), *Probainognathus* (Quiroga, 1980a, b) e *Therioherpeton* (Quiroga, 1984).

Além de descrições neuroanatômicas, Quiroga também apresentou cálculos de EQs em todos os trabalhos supracitados, indicando, para todos os táxons que estudou, um grau de encefalização intermediário entre o que seria esperado para um mamífero e os valores de répteis não-avianos (FIG. 12). Ainda com relação a cinodontes não-mamalianos, diversos trabalhos também têm sido realizados enfocando o encéfalo de mamaliaformes do Mesozóico (Kielan-Jaworowska, 1983, 1984, 1986; Kielan-



Jaworowska *et alii*, 1986; Krause e Kielan-Jaworowska, 1993; Kielan-Jaworowska e Lancaster, 2004, Rowe *et alii*, 2011; ver seção 3.2.3).

Análises filogenéticas utilizando caracteres cerebrais foram inicialmente realizadas com mais de cem espécies de mamíferos atuais e outros tetrápodes viventes, baseadas em características que não aparecem em moldes endocranianos ou mesmo na superfície externa de encéfalos reais (Johnson *et alii*, 1982a,b; Kirsch, 1983; Kirsch e Johnson, 1983; Kirsch *et alii*, 1983). Johnson *et alii*, (1994) realizaram novas análises, adicionando mais 9 caracteres aos 15 utilizados nos trabalhos anteriores, porém apenas 1 destes (relativo aos bulbos olfatórios acessórios, associados ao órgão vomeronasal) poderia ser observado em moldes endocranianos e, mesmo assim, não seria aplicável a cinodontes não-mamalianos. Recentemente, Macrini *et alii* (2007b) utilizaram 21 caracteres de moldes endocranianos em uma análise incluindo 19 táxons de diferentes grupos de mamíferos atuais, além de exemplares de Multituberculata e Triconodonta.

Enfocando o crescimento cerebral na evolução dos mamíferos, Rowe (1996a,b) apresentou uma correlação entre a expansão do encéfalo a separação dos elementos pós-dentários da mandíbula, seguindo uma linha evolutiva de *Thrinaxodon* a mamíferos atuais. O autor sugeriu então uma heterocronia (no caso, peramorfose) do crescimento do encéfalo em relação aos ossos pós-dentários, os quais atingem seu tamanho final relativamente cedo na ontogenia de *Monodelphis domestica*, utilizada como exemplo. Em outro trabalho, Luo *et alii* (2001), comparando crânios de diversos mamíferos, encontraram uma reta de regressão para a razão entre a largura máxima da caixa craniana e a largura do crânio (medida na articulação crânio-mandibular). Os valores medidos em cinodontes não-mamalianos para a mesma razão, quando plotados em um gráfico (log/log) aparecem distribuídos abaixo da reta. Os autores mostraram ainda a tendência

de mudança da articulação crânio-mandibular para uma posição mais anterior em relação ao limite posterior da caixa craniana como uma sinapomorfia unindo *Hadrocodium* (nova espécie descrita no mesmo artigo) e o grupo coronal Mammalia.

Mais recentemente, muitos trabalhos têm utilizando tomografias computadorizadas para a visualização de características internas do crânio de diversos táxons de vertebrados (Rowe, 1996; Rowe *et alii*, 1995, 1999, 2005, 2011; Rogers, 1998; Brochu, 2000; Larsson *et alii*, 2000; Tykoski *et alii*, 2002; Witmer *et alii*, 2003; Maisey, 2004; Van Valkenburgh *et alii*, 2004; Colbert *et alii*, 2005; Franzosa e Rowe, 2005; Rodrigues, 2005; Macrini *et alii*, 2006; Macrini *et alii*, 2007a,b). As seqüências de imagens de cortes (*slices*) bidimensionais obtidas com tomografias podem ser digitalmente processadas, para remoção das regiões correspondentes ao material rochoso que preencheu as cavidades cranianas ou das partes que equivalem aos ossos, e reconstituições tridimensionais podem ser realizadas, possibilitando a aquisição de moldes endocranianos “virtuais” (*e.g.* Rodrigues, 2005; Macrini *et alii*, 2006; Macrini *et alii*, 2007a,b; Rowe *et alii*, 2011).

Além de propiciar o estudo da morfologia interna de espécimes através de um método não destrutivo, o uso de tomografias possibilita, conforme a qualidade do tomógrafo, a visualização de estruturas muito pequenas em alta resolução (Ketcham e Carlson, 2001), bem como a realização de medidas superficiais e volumétricas precisas das regiões de interesse através de *softwares* específicos (*e.g.* Rodrigues, 2005). Esta tecnologia foi utilizada por Macrini *et alii* (2007b) para a descrição do molde endocraniano digital do mamífero do Cretáceo *Vincelestes* e por Rowe *et alii* (2011) no estudo dos moldes encefálicos dos mamaliaformes *Hadrocodium* e *Morganucodon*.

### 3.2.2. O significado do tamanho do encéfalo e os Quocientes de Encefalização

Entre diferentes grupos de vertebrados há uma grande variação no tamanho relativo do encéfalo, sendo a massa corpórea o principal parâmetro de comparação para este fator. O Quociente de Encefalização (EQ) é a medida mais utilizada para comparação de diferentes táxons quanto ao tamanho relativo do encéfalo, inclusive cinodontes não-mamalianos e mamíferos extintos (*e.g.* Quiroga, 1979b, 1980a,b; Kielan-Jaworowska, 1983, 1984; Kielan-Jaworowska e Lancaster, 2004; Macrini *et alii*, 2007b; Rowe *et alii*, 2011; FIG. 12). O EQ consiste na razão entre o volume real do encéfalo (ou volume do molde endocraniano) observado e o volume esperado para um animal de mesma massa (Jerison, 1973), sendo este definido com base na equação alométrica que representa a reta de regressão da razão *volume do encéfalo/massa corpórea*, verificada empiricamente para diferentes táxons do grupo definido como parâmetro.

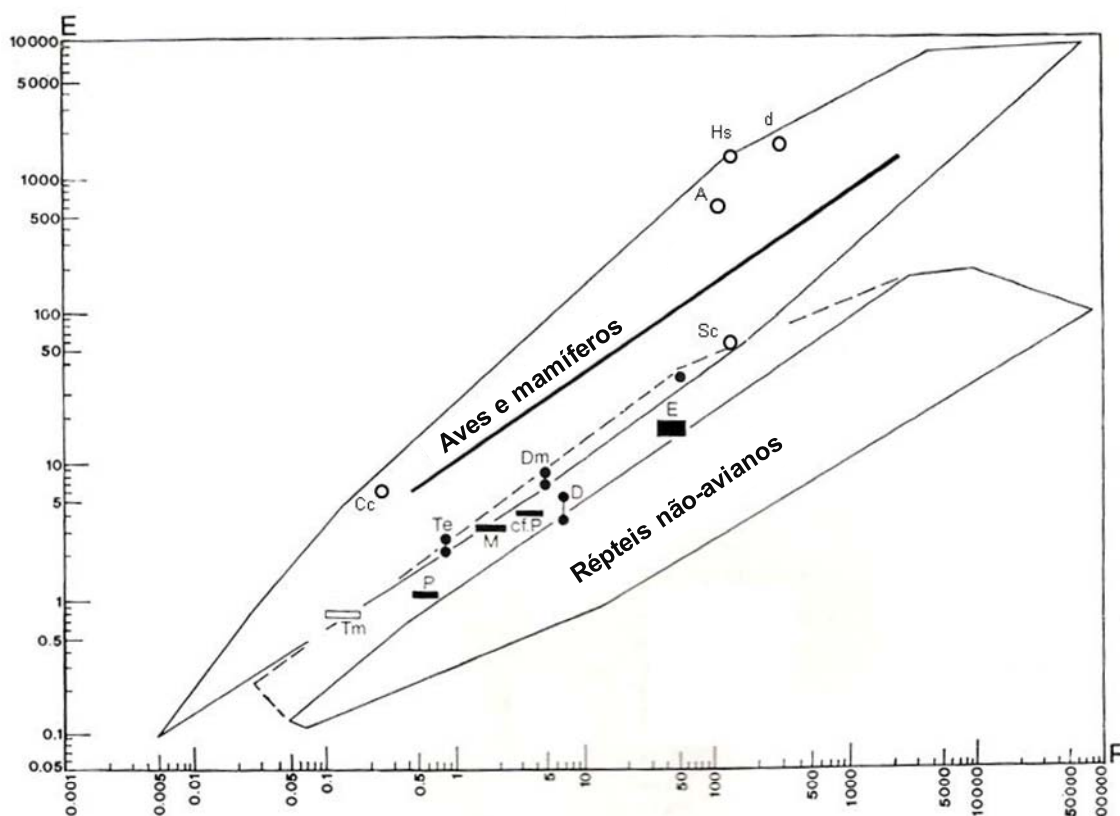
Todavia, existem dificuldades metodológicas nos cálculos de Quocientes de Encefalização, as quais são associadas, principalmente: (i) a imprecisões nas estimativas de massa para animais extintos, realizadas a partir do comprimento do crânio, medidas dentárias, comprimento e circunferência de ossos longos, etc. (*e.g.* Damuth e MacFadden, 1990); (ii) a possíveis diferenças entre o volume do molde endocraniano e do encéfalo real; (iii) à possibilidade de valores similares entre táxons comparados serem reflexo da proximidade filogenética dos mesmos (ou seja, os dados não estatisticamente independentes [Felsenstein, 1985]); (iv) e a diferenças nas próprias equações de escalonamento que definem o tamanho do encéfalo esperado em função da massa do animal (Striedter, 2005). Quanto a esta questão, o expoente 0,67 foi usado inicialmente por Jerison (1973), baseando-se no fato das interações entre neurônios ocorrerem na

superfície das células, podendo ser, então, dependentes da área total das mesmas<sup>1</sup>. Contudo, dados estatísticos posteriormente indicaram que, para mamíferos de modo geral, o expoente gira em torno de 0.75 (Eisenberg e Wilson, 1978, 1981), além de haver expoentes diferentes para grupos distintos (0,46 para cetáceos e 0,92 para primatas, por exemplo) e para clados mais ou menos inclusivos (Jerison, 1973; Eisenberg e Wilson, 1981; Harvey e Krebs, 1990; Pagel e Harvey, 1988, Harvey *et alii*, 1991).

Além disso, diferentes trabalhos podem divergir com relação à própria definição da unidade a ser considerada para cálculo dos EQs, incluindo ou não a parte do molde endocraniano correspondente aos bulbos olfatórios. Jerison (1973) não considerou essa região, alegando que a mesma abriga estruturas de recepção e transmissão e não de processamento e integração de informações sensoriais, enquanto outros autores optam por incluir o volume dos bulbos nos cálculos (*e.g.* Quiroga, 1980a,b; Eisenberg e Wilson, 1981; Kielan-Jaworowska, 1983, 1984; Kielan-Jaworowska e Lancaster, 2004), levando em conta que, nos bulbos, já pode ocorrer algum grau de análise dos estímulos (Rowe *et alii*, 2005)

---

<sup>1</sup> Muitas funções biológicas dependem da área de superfície, principalmente envolvendo trocas de gases, umidade e calor entre células ou entre tecidos e o meio, como é o caso do epitélio do trato respiratório, por exemplo. No caso dos tecidos nervosos, a dependência da superfície está vinculada à passagem de neurotransmissores entre neurônios. O aumento de tamanho reflete-se diferentemente ao considerarmos o volume (ou massa corpórea) e a área da superfície, já que esta aumenta ao quadrado ( $L^2$ ) da dimensão linear ( $L$ ), enquanto a primeira medida aumenta ao cubo ( $L^3$ ). Assim, a relação alométrica entre superfície e volume equivale a  $L^2/L^3$  ( $=L^{-0,67}$ ) e pode ser assumida como uma aproximação, para que, na ausência de dados empíricos de correlação, seja estipulado o expoente de uma equação alométrica que reflita a variação de alguma função biológica em função da massa corpórea, quando esta função é bastante dependente da superfície.



**Figura 12** – Gráfico (log/log) mostrando os valores da razão entre o volume do encéfalo (em ml) e massa corpórea (em kg). Os dois polígonos abrangem, respectivamente, a distribuição dos valores de répteis não-avianos e de mamíferos e aves atuais conforme Jerison (1973). A linha tracejada abrange os valores de cinodontes não-mamalianos, os quais distribuem-se entre os dois polígonos (modificado de Quiroga, 1980c). Estão plotados no gráfico os valores dos táxons *Corvus corone* (Cc), *Struthio camelus* (Sc), *Homo sapiens* (Hs), *Australopithecus* (A) e delfínidos (d), segundo Jerison (1973), bem como o insetívoro *Tenrec ecaudatus* (Te), marsupiais didelfídeos (Dm), o mamífero jurássico *Triconodon mordax* (Tm) e os cinodontes não-mamalianos *Probainognathus* (P), *Probelesodon* (cf.P), *Massetognathus* (M), *Diademodon* (D) e *Exaeretodon* (E), apresentados por Quiroga (1980c).

Também tem sido questionado o significado biológico dos Quocientes de Encefalização. Nesse sentido, Deacon (1990) mencionou a ausência de dados empíricos indicando que variações no tamanho geral do encéfalo *per se* reflitam diferenças de inteligência. Outro questionamento baseia-se em uma possibilidade de redução da eficiência na integração dos dados em função da diminuição de conectividade neuronal com o aumento do encéfalo, tendo em vista que se torna menor o número de neurônios por unidade de volume (em função dos axônios e dendritos serem proporcionalmente maiores), bem como do aumento relativo do número células da neuroglia (Jerison, 1973;

Deacon, 1990). Conforme Striedter (2005), o número de conexões possíveis parece ser inversamente proporcional ao quadrado do número de neurônios, de modo que encéfalos maiores tendem a ser mais compartimentados. Além disso, as pressões seletivas podem ser muitas vezes distintas para o aumento do tamanho corporal e para o crescimento do encéfalo, podendo, por exemplo, um animal aquático ter um EQ baixo em função do favorecimento a massas maiores em meio líquido. Ademais, as pressões seletivas podem ser diferentes para as diferentes funções do sistema nervoso (Butler e Hodos, 1996).

Portanto, a vinculação entre tamanho do encéfalo e inteligência não é bem clara, e a própria definição de “inteligência” também pode suscitar divergências. Nesse sentido, Jerison, (1973) baseou-se na capacidade de integrar informações do ambiente obtidas pelos diferentes sistemas sensoriais, enquanto Striedter (2005) enfatizou a habilidade cognitiva, por exemplo. Além disso, existe a idéia de que a inteligência não seria uma propriedade biológica, e sim um valor que o observador atribui, conforme seu juízo do mérito do comportamento observado (Butler e Hodos, 1996).

De qualquer modo, dados empíricos confirmam a existência de uma relação alométrica entre tamanho do encéfalo e o tamanho do corpo em mamíferos e outros vertebrados (Jerison, 1973), mesmo quando o método de contrastes independentes (*Phylogenetically Independent Contrasts* [Felsenstein, 1985]) é utilizado para remover, estatisticamente, possíveis influências filogenéticas (neste caso, mamíferos apresentam equações alométricas com expoente 0.69 ao invés de 0.75 [Harvey e Krebs, 1990; Harvey *et alii*, 1991]). Com base no tamanho total do encéfalo, pode-se também estimar o grau de desenvolvimento de algumas de suas partes, o volume cortical e a densidade de neurônios (Jerison, 1973).

As variações na relação alométrica do encéfalo em função do corpo, existentes entre diferentes grupos mamíferos atuais, podem ser associadas às especializações desenvolvidas com a grande diversificação ocorrida no grupo coronal Mammalia. Mesmo assim, os valores de EQs de diferentes grupos taxonômicos corroboram a idéia de que encéfalos relativamente grandes, em mamíferos, parecem estar correlacionados com variáveis ecológicas como capacidade de forrageio e interações sociais (Eisenberg e Wilson, 1978, 1981; Dunbar, 1995; Striedter, 2005). Numa escala evolutiva maior, evidencia-se um claro aumento no tamanho relativo do encéfalo, comparando-se cinodontes não-mamalianos (incluindo Mammaliaformes) e mamíferos atuais, a despeito da possibilidade de erros na delimitação do volume do molde correspondente ao encéfalo e nas estimativas de massa de animais extintos (o que certamente pode influenciar o valor de EQ obtido, assim os resultados de outras abordagens - biomecânicas, por exemplo). Além disso, o aumento do volume total do encéfalo é acompanhado pela evolução de outras feições neuroanatômicas (discutidas na seção 3.2.3) associadas à evolução das capacidades sensoriais e características comportamentais mais complexas que distinguem os mamíferos atuais de outros vertebrados.

As interpretações dos valores de EQs em estudos comparativos dependem da escolha da equação alométrica mais adequada para servir de referência em relação ao nível taxonômico que abrange a comparação. Além disso, os valores de EQs podem ser discutidos em conjunto com as feições anatômicas observadas nos moldes endocranianos, tanto para melhor embasar inferências paleobiológicas e evolutivas, quanto para que possam ser identificadas e discutidas as regiões específicas que eventualmente estejam causando significativas diferenças no tamanho total dos moldes endocranianos comparados.

Em linhas gerais, a encefalização observada ao longo da história evolutiva dos mamíferos parte de valores de EQs não superiores a 0,22 para cinodontes não-mamalianos; tendo sido publicados primeiramente os valores de 0,1 para *Thrinaxodon* e 0,21 para *Diademodon*, por Jerison (1973). Para o cálculo destes EQs, Jerison (1973) excluiu do volume considerado para o encéfalo, a porção correspondente aos moldes dos bulbos olfatórios, os quais, em geral, passaram a ser incluídos nos trabalhos subseqüentes com cálculo de EQs. Posteriormente, foram indicados os valores de 0,14 para *Diademodon* (Quiroga, 1980b) e, conforme as equações utilizadas para estimar a massa corpórea e calcular o EQ, valores de 0,14 e 0,22 para *Massetognathus* (Quiroga, 1979b, 1980b), 0,08 e 0,15 para *Exaeretodon* (Quiroga, 1980b), 0,12 e 0,18 para *Probelesodon* (Quiroga, 1979b, 1980b), 0,11 e 0,17 para *Probainognathus* (Quiroga, 1980a,b).

Todos esses valores estão abaixo dos EQs calculados para moldes endocranianos de mamaliaformes. Em trabalho recentemente publicado, Rowe *et alii* (2011) reportaram EQs de 0,32 e 0,49 para os mamaliaformes *Morganucodon* e *Hadrocodium*, respectivamente. No grupo coronal Mammalia, os monotremos, que possuem um sistema sensorial de mecano e eletrorreceptores que é exclusivo do grupo, apresentam EQs que variam de 0,73 a 0,89, entre táxons atuais, enquanto para extinto *Obdurodon* foi calculado um EQ=1,00 (Macrini *et alii*, 2006). Todos esses valores são mais altos que os reportados para *Triconodon* (0,49 [Kielan-Jaworowska, 1983]) e os multituberculados *Chulsanbaatar* (0,55 [Kielan-Jaworowska, 1983]), *Kryptobaatar* (0,71 [Kielan-Jaworowska e Lancaster, 2004]) e *Ptilodus* (0,49 [Kielan-Jaworowska, 1983]). Ainda entre Theriiformes, são reportados EQs relativamente baixos para *Vincelestes* (0,27 e 0,37 [Macrini *et alii*, 2007b]) e *Kennalestes* (0,36 [Kielan-Jaworowska, 1984]), os quais



são inferiores aos valores para os outros táxons do Cretáceo estudados por Kielan-Jaworowska (1984): *Asioryctes* (0,56) e *Zambdalestes* (0,7).

Dentro de Metatheria, há uma grande variação nos valores de EQ, chegando a 1,54 em *Dromiciops australis* e variando, somente em didelfídeos, entre 0,5 e 1,09 (Eisenberg e Wilson, 1981). Em Eutheria também há grande variação, a qual pode ser associada às diversas especializações ecológicas no grupo, com os EQs aumentando independentemente em algumas linhagens como elefantes, primatas e odontocetos (dados sumarizados por Jerison, 1973; Striedter, 2005).

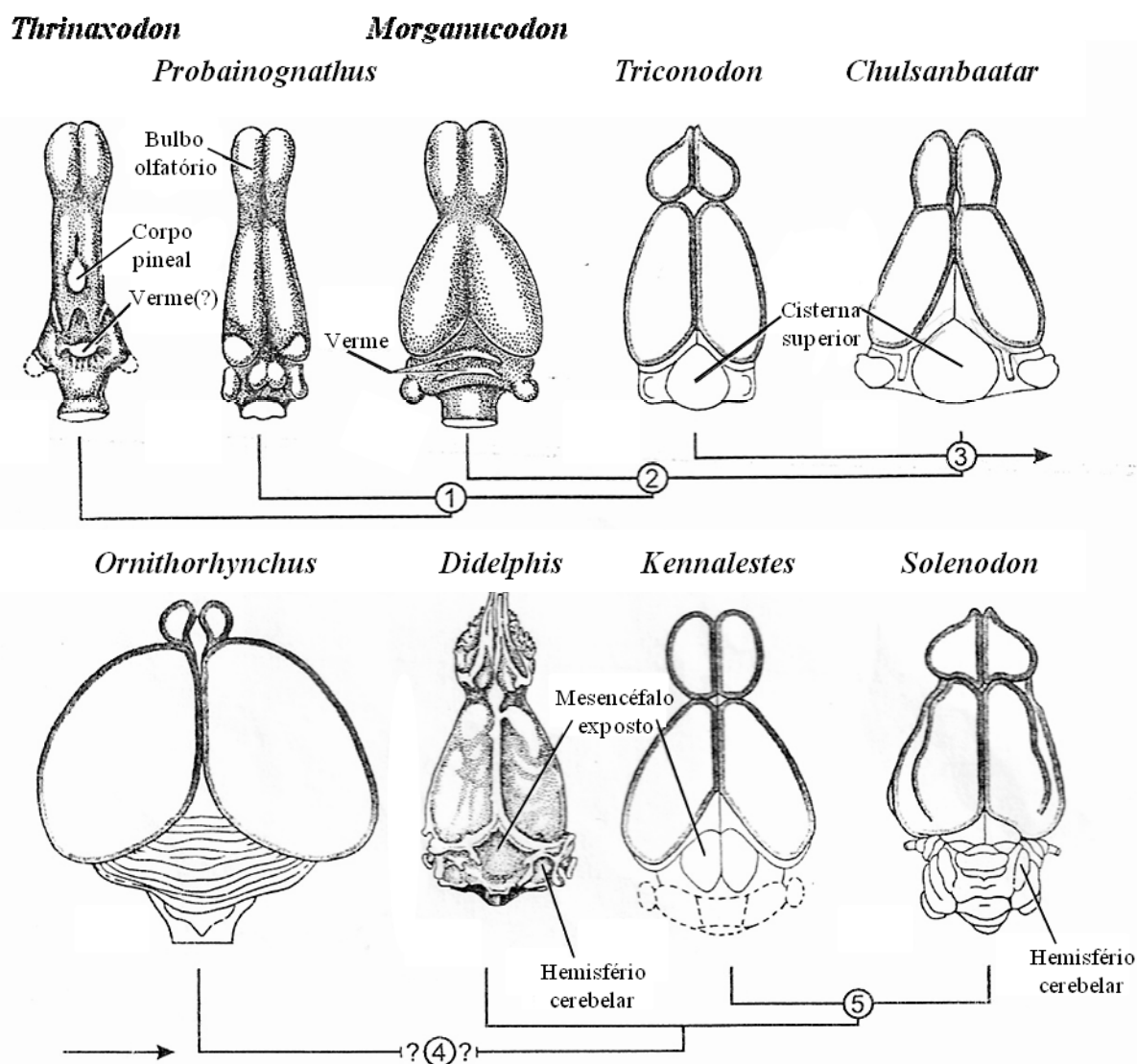
### **3.2.3. Principais modificações neuroanatômicas ao longo da evolução dos cinodontes não-mamalianos e primeiros mamíferos**

As descrições de cinodontes não-mamaliaformes, em geral, à exceção de Kemp (1979), indicam o mesmo padrão básico, com encéfalos estreitos e hemisférios cerebrais tubulares (*e.g.* Bonaparte, 1966; Quiroga, 1979b, 1980a,b,c, 1984; Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004). Por outro lado, Kemp (1979, 2009) sugere a possibilidade da região dos hemisférios cerebrais ser significativamente mais profunda do que larga, levando em consideração que cinodontes não-mamaliaformes, de modo geral, não possuem um assoalho ósseo para esta região da cavidade craniana. Todavia, embora apenas em tritilodontídeos seja observado um maior fechamento ósseo desta região do crânio, Kielan-Jaworowska *et alii* (2004) citam a presença de um órbito-esfenóide ossificado, formando um assoalho para a parte anterior do encéfalo de alguns cinodontes não-mamaliomorfos, como *Trirachodon*, *Massetognathus* e *Probelesodon*, os quais ainda apresentam o estado primitivo de uma grande vacuidade orbital nesta região do crânio. Nesses táxons, então, a parte anterior do encéfalo fica confinada dentro do invólucro

ósseo acima da vacuidade orbital, o que reforça a reconstituição de um prosencéfalo tubular para todos os cinodontes não-mamalianos.

Seguindo a sumarização realizada por Kielan-Jaworowska *et alii* (2004), as principais modificações envolvidas na evolução do encéfalo dos mamíferos, e que são identificáveis nos moldes endocranianos de cinodontes não-mamalianos, podem ser traçadas a partir do clado Eucynodontia, com *Thrinaxodon* apresentando o estado plesiomórfico dos caracteres (FIG. 13).

Os moldes endocranianos de *Thrinaxodon* são alongados, de forma tubular e lateralmente estreitos, sem uma nítida divisão de hemisférios, assim como entre estes e os bulbos olfatórios (Jerison, 1973; Fourie, 1974; Hopson, 1979; Rowe, 1996). O limite ventral do telencéfalo não pode ser precisamente identificado, em função da ausência do órbito-esfenóide ossificado (Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004). Os bulbos olfatórios são bem desenvolvidos e têm forma oval, alongados ântero-posteriormente. Na superfície dorsal do molde endocraniano de *Thrinaxodon*, destaca-se uma protuberância na região parietal, correspondente ao preenchimento do forâmen parietal (espaço que seria ocupado pelo complexo parietal-pineal, o qual será discutido mais adiante).



**Figura 13** – Representação de moldes endocranianos de diversos cinodontes (incluindo mamíferos atuais) mostrando estágios da evolução do encéfalo dos mamíferos. Modificado de Kielan-Jaworowska *et alii* (2004). As sinapomorfias indicadas no cladograma são: 1 (Eucynodontia), perda do olho parietal (ou de todo o complexo parietal-pineal); 2 (Mammaliaformes), expansão inicial do encéfalo; 3 (grupo coronal Mammalia, multituberculados e eutriconodontes), bulbos olfatórios aproximadamente esféricos e hemisférios cerebrais alargados com distinta divisão pela fissura longitudinal; 4 (Monotremata + Theria), maior expansão lateral do encéfalo; 5 (Theria), cerebelo com hemisférios, verme e paraflóculos bem distintos, bem como exposição dorsal do mesencéfalo (caráter que deixa de existir em diferentes grupos de placentários). As ilustrações não estão na mesma escala.

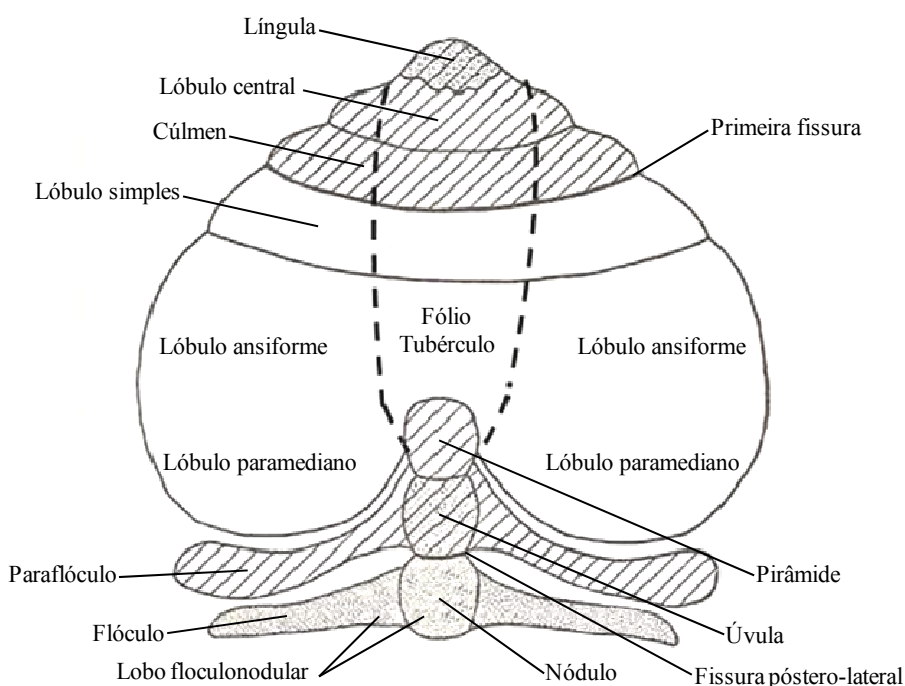
A região cerebelar pode ser diferenciada em *Thrinaxodon*, havendo um bem desenvolvido molde do paraflóculo (*paraflóculus*) em cada lado do molde endocraniano. O paraflóculo é identificado, nos moldes endocranianos, pela região que preenche a fossa subarcuata, a qual, em *Thrinaxodon*, é formada pelos ossos periótico e supraoccipital

(Fourie, 1974). Essa mesma região dos moldes endocranianos já foi identificada, em diferentes trabalhos (*e.g.* Quiroga, 1979b; 1980a,b,c), como correspondente ao flóculo (*flocculus*). Todavia, em cerebelos verdadeiros, os flóculos unem-se medialmente ao nóculo (*nodulus vermis*), estando em posição ventral aos paraflóculos, cujas partes ventral (*paraflocculus ventralis*) e dorsal (*paraflocculus dorsalis*) unem-se à úvula (*uvula vermis*) e à pirâmide (*pyramis vermis*), respectivamente (Butler e Hodos, 1996; FIG. 14), e preenchem a maior parte da fossa subarcuata (Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004). Como, em moldes endocranianos, o flóculo não pode ser distinguido do paraflóculo, o que se pode considerar é que boa parte do preenchimento da fossa subarcuata certamente corresponde ao molde do paraflóculo. Envolvido pelo canal semicircular anterior, o qual circunda a fossa subarcuata, o paraflóculo cerebelar é associado à coordenação motora, equilíbrio e aquisição sensorial do sistema vestibular (Butler e Hodos, 1996).

A presença de um proeminente molde do paraflóculo é sugerida por Kielan-Jaworowska *et alii* (2004) como uma sinapomorfia do grupo Cynodontia, em relação a terápsidos não-cinodontes, como dicinodontes (Olson, 1944; Cox, 1962; Cluver, 1971) e gorgonópsios (Olson, 1944; Sigogneau, 1974), embora a ausência de um molde paraflocular nos moldes endocranianos desses táxons possa se dever à pouca ossificação da fossa subarcuata e não à ausência de um lobo paraflocular bem desenvolvido nos cerebelos verdadeiros.

Apesar de não ter sido identificado um verme cerebelar em muitas descrições de moldes endocranianos de cinodontes não-mamaliaformes, (Watson, 1913; Hopson, 1979; Quiroga, 1979b, 1980a,b,c, 1984), Kielan-Jaworowska *et alii* (2004) indicam a presença do mesmo no molde endocraniano de *Thrinaxodon*, sendo representado por uma protuberância na parte posterior da superfície dorsal, a qual preenche uma zona não

ossificada coberta pelo parietal e, em parte, pelo interparietal. Outros autores (*e.g.* Olson, 1944; Quiroga, 1979b) haviam interpretado esta proeminência como um artefato, pelo preenchimento de um espaço que poderia ter sido ocupado por tecido cartilaginoso (talvez um supraoccipital não ossificado). Posteriormente, Rowe *et alii* (1995) sugeriram que a concavidade interna entre o parietal e o interparietal poderia ter sido ocupada pelo seio sagital superior.



**Figura 14** – Representação esquemática das diferentes partes do córtex cerebelar de um mamífero. As áreas pontilhadas e hachuradas estão respectivamente associadas ao equilíbrio (vestibular) e sensações musculares (fibras proprioceptoras da espinha), sendo ambas filogeneticamente mais antigas que a área representada em branco, a qual possui conexões com os hemisférios cerebrais. As linhas tracejadas que atravessam os lobos delimitam o verme, no centro, e os hemisférios cerebelares em cada lado. Modificado de Romer e Parsons (1985).

No entanto, Kielan-Jaworowska *et alii* (2004) justificaram sua interpretação pelo fato desta protuberância, em *Thrinaxodon*, ter superfície contínua com as demais estruturas identificadas no molde endocraniano, além da mesma ser envolvida por ossos dérmicos (parietal e interparietal) com superfícies internas lisas, e estar presente em moldes endocranianos de muitos outros cinodontes filogeneticamente distantes (*e.g.*

*Thrinaxodon*, *Trirachodon*, *Massetognathus* e *Probelesodon*). Ademais, à exceção de multituberculados e *Triconodon*, táxons em que o verme aparece obscurecido nos moldes endocranianos pela cisterna superior (Kielan-Jaworowska e Lancaster, 2004), a mesma feição é identificada como verme em muitos eutérios do Cretáceo (Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004). O verme, bem como os hemisférios cerebelares laterais a este (não discerníveis em *Thrinaxodon*), são cortados transversalmente pelos distintos lobos do cerebelo (Dechaseaux, 1962) e não se caracterizam como estruturas especializadas, funcionalmente distintas do restante do cerebelo (Butler e Hodos, 1996).

Em relação ao padrão de *Thrinaxodon*, a primeira alteração observada em Eucynodontia destacada por Kielan-Jaworowska *et alii* (2004) é a perda do olho parietal, verificada pelo fechamento do forâmen parietal, embora alguns eucinodontes, como *Diademodon*, *Trirachodon* e *Massetognathus*, apresentem o estado primitivo, com forâmen parietal (*e.g.* Hopson e Kitching, 2001). Já a inferência de perda do corpo pineal, juntamente com o olho parietal (*e.g.* Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004; FIG. 13), é controversa, já que a maior parte dos vertebrados viventes, inclusive mamíferos, não apresenta o olho parietal (não possui o forâmen parietal), mas mantém o corpo pineal (Roth *et alii*, 1986).

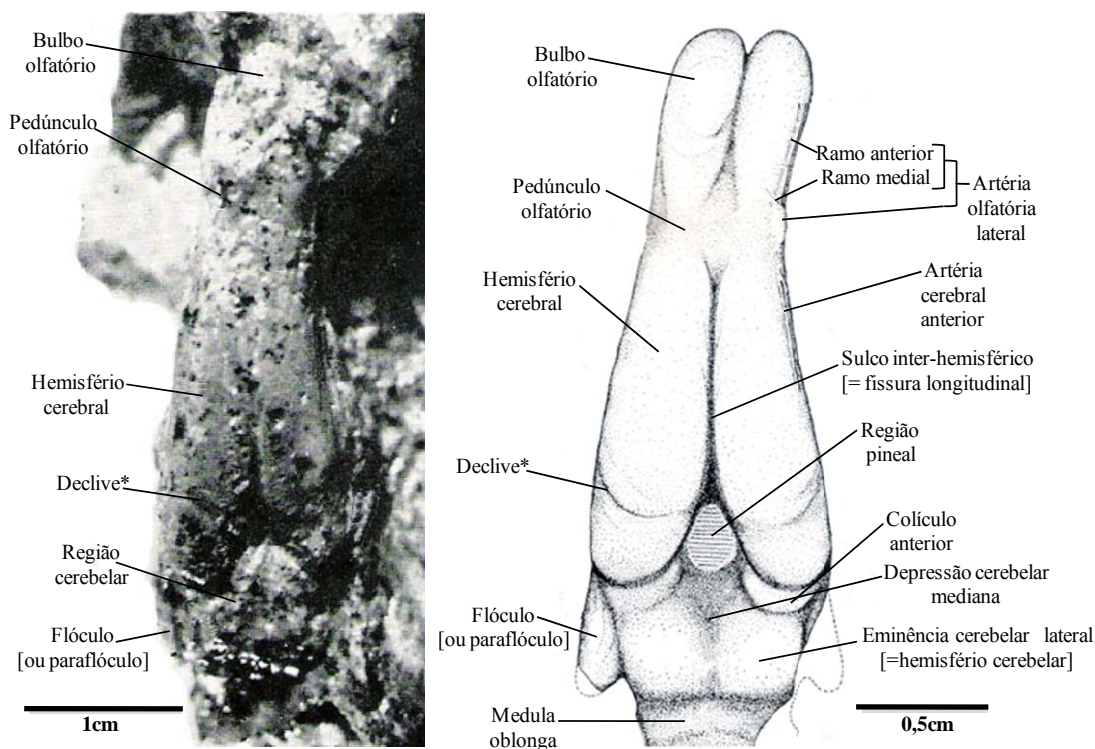
O olho parietal é uma estrutura fotorreceptora, provida de retina e lentes transparentes (Quay, 1979; Roth *et alii*, 1986) que está ligada ao corpo pineal (glandular), formando o complexo parietal-pineal (ou epifisial). Esta estrutura atua de forma ainda não totalmente explicada na termorregulação e em outras funções fisiológicas controladas por ritmos circadianos (Bennett e Ruben, 1986). O complexo parietal-pineal situa-se na linha média da região dorsal do crânio e tem como único indício de sua presença, em animais extintos, o forâmen parietal localizado entre os ossos parietais.

Segundo Roth *et alii* (1986), além de estar relacionado à termorregulação, o olho parietal também teria fundamental importância na reprodução, devido à influência da sazonalidade, percebida pela monitoração de fotoperíodo e incidência de radiação. O forâmen parietal está presente em todos os tetrápodos primitivos (Bennett e Ruben, 1986) e o seu desaparecimento, ao longo da evolução das linhagens de aves e mamíferos, foi relacionado com a independência do meio externo, propiciada pela endotermia, em substituição ao controle termorregulatório comportamental (Benton, 1978; Bennett e Ruben, 1986). Entretanto, observa-se a ausência desta característica em muitas outras linhagens, de modo que, entre os animais atuais, somente lampreias (Petromyzontia), *Sphenodon* e alguns grupos de lagartos, apresentam todo o complexo epifisial. Já dentre os animais vivos que não apresentam nenhum elemento do complexo parietal-pineal, existem tanto ectotermos, como crocodilianos, quanto endotermos, como sirênios e edentados (Roth *et alii*, 1986).

Em relação a *Thrinaxodon*, os eucinodontes do Eotriássico, como *Probelesodon* e *Massetognathus* (Quiroga, 1979b) distinguem-se por apresentarem bulbos olfatórios mais desenvolvidos e com uma separação mais nítida, porém, entre eucinodontes não-mamaliomorfos com moldes endocranianos descritos, *Probainognathus* é único a apresentar outras características derivadas em relação ao *design* primitivo dos moldes endocranianos de cinodontes.

A divisão entre os hemisférios cerebrais parece ser mais definida em *Probainognathus* Quiroga (1980a,b) do que em *Thrinaxodon* (Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004), *Exaeretodon* (Bonaparte, 1966), *Massetognathus* e *Probelesodon* (Quiroga, 1979b, 1980c). Além disso, há um incipiente alargamento na região dos hemisférios cerebrais, os quais passam a ter sua separação, pela fissura longitudinal, bem visível no

molde endocraniano (Quiroga, 1980a,b; Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004; FIG. 13 e FIG. 15) e a parte posterior dos hemisférios cerebrais constitui o ponto de maior largura do molde endocraniano em *Probainognathus*, excluindo-se os moldes dos paraflóculos, com os pólos posteriores dos hemisférios divergindo lateralmente e tendo um limite bem marcado com a região cerebelar. Ademais, Quiroga (1980a,b) mencionou também a diferenciação dos hemisférios cerebelares para *Probainognathus* (FIG. 15), o que também representaria uma característica derivada em relação a outros eucinodontes não-mamaliomorfos.



**Figura 15** – Molde endocraniano de *Probainognathus* publicado por Quiroga (1980c), à esquerda, e a reconstrução apresentada no mesmo trabalho, à direita, com as indicações das estruturas do encéfalo observadas pelo autor.

\*O declive (indicado como “*slope*” no trabalho original) na superfície dorsal dos hemisférios cerebrais, foi sugerido pelo autor como marca do limite posterior do neocórtex (= isocórtex).

Quiroga (1980a,b) também sugeriu que, entre os hemisférios cerebrais de *Probainognathus*, no ponto em que divergem lateralmente, estaria o corpo pineal (FIG. 15), mas esta interpretação foi questionada por Kielan-Jaworowska (1986), que



considerou tratar-se esta região de parte do mesencéfalo ou do cerebelo. Kielan-Jaworowska (1986) também considerou incerta a menção de Quiroga (1980a,b) a uma parcial exposição dorsal do mesencéfalo, correspondendo ao colículo anterior (=superior), logo atrás do limite posterior dos hemisférios cerebrais em *Probainognathus*.

A exposição parcial do mesencéfalo na superfície dorsal dos moldes endocranianos é um dos caracteres da análise filogenética de Macrini *et alii* (2007b), a qual inclui mamíferos atuais e extintos, embora a inexistência de marcas do mesencéfalo em moldes endocranianos não necessariamente reflita o fato dos colículos estarem realmente encobertos por um prosencéfalo posteriormente expandido e/ou seios venosos e meninges associadas (Edinger, 1964; Nieuwenhuys *et alii*, 1998). Em alguns táxons de mamíferos atuais, como *Didelphis virginiana* (Dom *et alii*, 1970), *Monodelphis domestica* (Macrini *et alii*, 2007a) e *Tenrec ecaudatus* (Bauchot e Stephan, 1967), os colículos estão expostos dorsalmente no encéfalo mas não deixam marcas nos moldes endocranianos. De qualquer modo, a exposição parcial do mesencéfalo na superfície dorsal do molde endocraniano de *Probainognathus* não indicaria uma sinapomorfia para o clado envolvendo este táxon e Mammalia, já que aparece nos moldes endocranianos de poucos eutérios atuais (Bauchot e Stephan, 1967), além dos fósseis *Kennalestes*, *Asioryctes*, *Zalambdalestes* e *Barunlestes* (Kielan-Jaworowska, 1984, 1986; Kielan-Jaworowska e Trofimov, 1986), mas é ausente em outros cinodontes não-mamalianos, inclusive mais intimamente relacionados aos mamíferos, na comparação com *Probainognathus*.

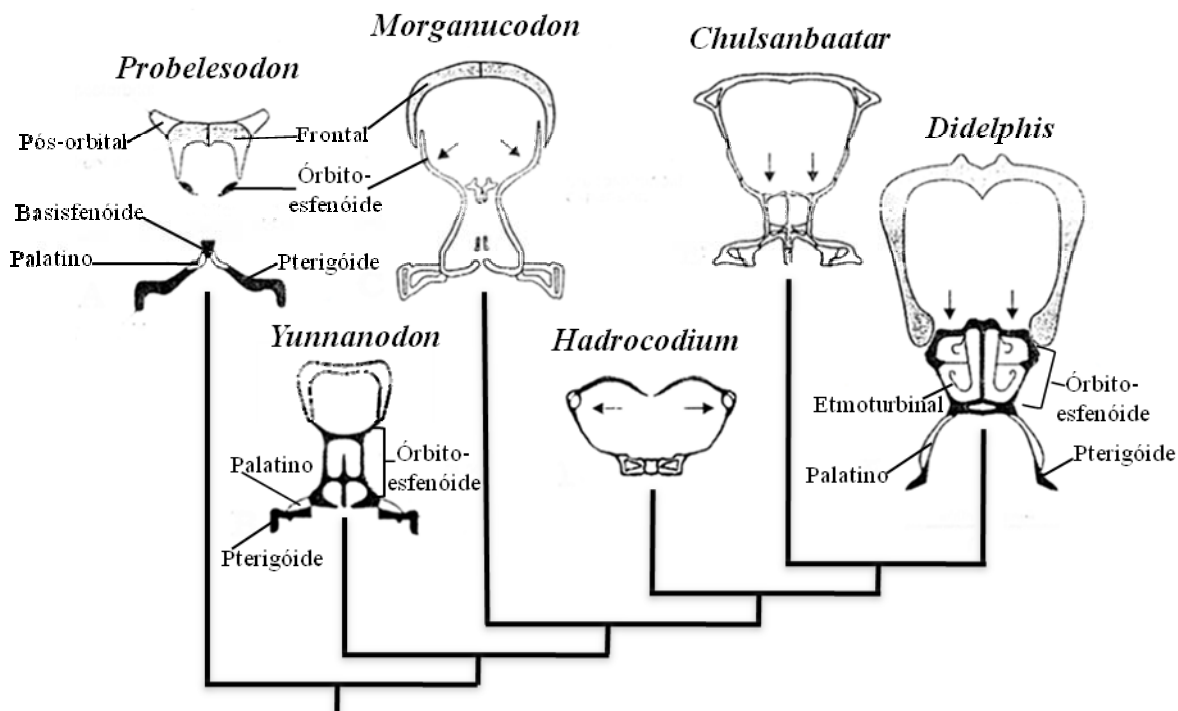
Outra característica reportada por Quiroga (1980a,b) para *Probainognathus*, mas questionada por outros autores é a presença do neocórtex (isocórtex), indicada por um sulco que refletiria o limite posterior desta região, mas que foi interpretado como a marca

de um vaso da superfície externa do encéfalo por Kielan-Jaworowska (1986). Com relação à indicação do isocórtex, a maioria dos autores continua seguindo Jerison (1991), considerando a fissura rinal como marca da extensão do isocórtex verificável em moldes endocranianos, por corresponder ao limite ventral desta região, acima do córtex piriforme do telencéfalo de mamíferos (ver FIG. 11), embora a ausência da marca da fissura rinal no molde endocraniano não signifique a ausência da característica no encéfalo real de um táxon, a exemplo do observado em *Monodelphis domestica* (Macrini *et alii*, 2007a)

Em tritilodontídeos e mamaliaformes, observa-se uma completa ossificação do órbito-esfenóide, o qual passa a formar um assoalho ósseo para porção mais anterior do encéfalo. Esse caráter pode ser interpretado como sinapomorfia, (*e.g.* Rowe, 1988) ou convergência (*e.g.* Hopson e Kitching, 2001; Rubidge e Sidor, 2001, Bonaparte *et alii*, 2003), conforme as diferentes hipóteses filogenéticas. Nessa mesma região do crânio, mamaliaformes também apresentam uma maior extensão ventral dos bulbos olfatórios, se comparados a outros cinodontes não-mamalianos (FIG. 16).

Dentre os mamaliaformes, a região dos hemisférios cerebrais é alargada em *Morganucodon* e torna-se ainda mais larga em *Hadrocodium* (Luo *et alii* 2001; Rowe *et alii*, 2011). Concomitantemente a essas alterações, observa-se também um alargamento na região occipital, evidenciando um maior desenvolvimento do cerebelo (FIG. 13 e FIG. 17). *Morganucodon* distingue-se de outros cinodontes não-mamalianos por apresentar uma maior divergência lateral, posteriormente, entre os hemisférios cerebrais e pela presença de giros (*gyri*) transversais na superfície dorsal do cerebelo (ver FIG. 13). Além disso, *Morganucodon* tem a superfície dos parietais mais convexa que em triteledontídeos, tritilodontídeos e o mamaliaforme *Sinoconodon*, havendo, então, mais

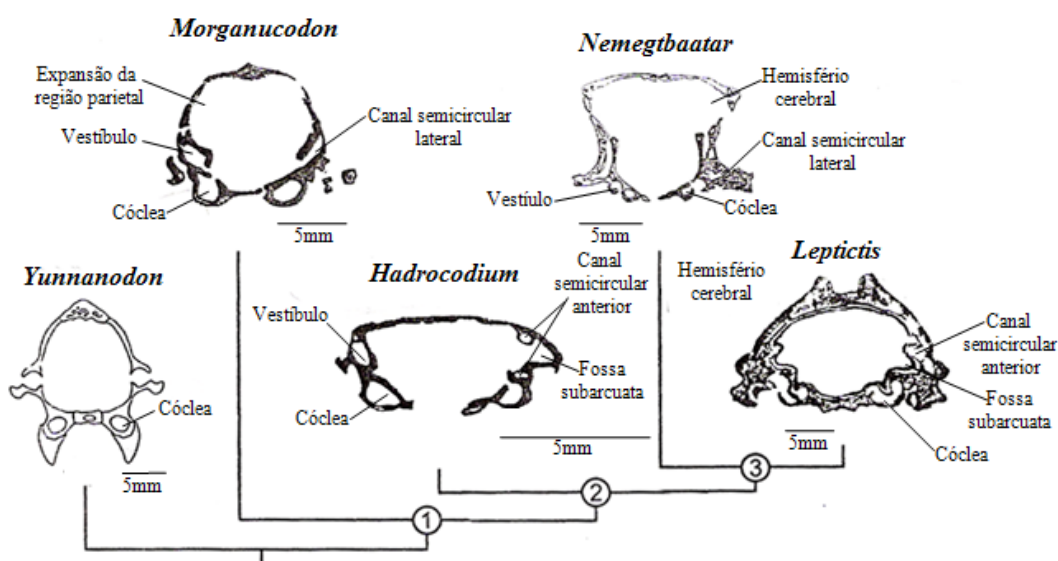
espaço endocranial nesta parte do crânio, como pode ser observado em secções em plano coronal da região parietal (Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004; FIG. 17).



**Figura 16** – Comparação de ilustrações de secções em plano coronal da região órbito-temporal do crânio de diferentes cinodontes, dispostos conforme as relações filogenéticas entre os mesmos, evidenciando a progressiva expansão lateral e ventral desta parte do crânio (nas direções indicadas pelas flechas) em associação com o crescimento do encéfalo. É representada também a ossificação do órbito-esfenóide, formando o assoalho para a porção mais anterior do encéfalo, e das estruturas etmoidais (etmoturbinais e placa cribiforme), relacionadas à acuidade olfativa. Modificado de Kielan-Jaworowska *et alii* (2004). Ilustrações não estão na mesma escala.

Contudo, a secção, em plano coronal, na região do cerebelo, mostra que *Morganucodon* apresenta menos espaço endocranial acima do nível da fossa subarcuata (preenchida pelo paraflóculo), o que constitui uma característica primitiva para mamaliaformes. *Hadrocodium*, apesar de ter o teto da parte posterior da caixa craniana mais largo que *Morganucodon*, também não apresenta a expansão cerebelar acima do *paraflocculus*, a qual caracteriza, então, o grupo coronal Mammalia (Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004; FIG. 17). Outra característica derivada já sugerida para

*Morganucodon* (Kermack *et alii*, 1981) é a divisão das cavidades cerebrais e cerebelares pelo septo ossificado, *i.e.* tentório (*tentorium osseum*), o qual pode ser contínuo ao septo meningeal tentório do cerebelo (*tentorium cerebellum*), mas esta sugestão é controversa (*e.g.* Kielan-Jaworowska, 1997).



**Figura 17** – Comparação de ilustrações de secções em plano coronal da região parietal do crânio de diferentes cinodontes, dispostos conforme as relações filogenéticas entre os mesmos, evidenciando uma progressiva expansão nesta parte do crânio a partir de *Morganucodon*. Em *Hadrocodium*, a região parietal é ainda mais larga que em *Morganucodon*, mas somente o multituberculado *Nemegtbaatar* e o eutério *Leptictis* (Oligoceno) apresentam uma expansão da caixa craniana acima da fossa subarcuata. São indicadas também as cavidades da orelha interna. Modificado de Kielan-Jaworowska *et alii* (2004).

Tendo em vista o significativo aumento relativo do encéfalo observado em *Morganucodon* (em relação aos cinodontes não-mamaliaformes) e em *Hadrocodium* (na comparação com outros mamaliaformes não-mamalianos), Rowe *et alii* (2011) indicaram que estes dois táxons marcam dois “pulsos” de encefalização, provavelmente envolvendo já o desenvolvimento do neocórtex nesses táxons, inferido devido ao alargamento da região dos hemisférios, apesar da ausência de impressão de uma fissura rinal nos moldes endocranianos e, de forma mais indireta, com base na preservação de impressões de uma

espessa pelagem em outro mamaliaforme não-mamaliano, *Castorocauda lutrasimilis* (Ji *et alii*, 2011). Rowe *et alii* (2011) utilizaram esta última evidência como indicativa de um neocórtex baseando-se no fato de que é inicialmente predominante, nesta região do cérebro, uma área somatossensorial que controla os mecanorreceptores da pele e folículos pilosos, bem como proprioceptores (fusos musculares) e receptores articulares.

Em *Triconodon* e multituberculados, os bulbos olfatórios adquirem forma aproximadamente esférica e o cerebelo também se torna mais expandido lateralmente (Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004; ver FIG. 13). A esses táxons foi inicialmente atribuído um grande verme cerebelar (Simpson, 1937; Jerison, 1973; Kielan-Jaworowska, 1986; 1997), porém, posteriormente, Kielan-Jaworowska e Lancaster (2004) interpretaram a mesma região nos moldes endocranianos como correspondente a um grande vaso sanguíneo, a cisterna superior, que estaria encobrindo o verdadeiro verme, bem como parte do mesencéfalo, de modo que o aspecto geral do encéfalo desses animais seria, então, similar ao dos primeiros Theria.

Para o grupo coronal Mammalia, Kielan-Jaworowska *et alii* (2004) destacaram um novo alargamento dos hemisférios cerebrais, o mesmo acontecendo com o cerebelo, especialmente na região entre o verme e o paraflóculo, indicando uma expansão vertical do cerebelo, que se reflete no alargamento do espaço da cavidade craniana acima da fossa subarcuata e região da crista lambdoidal. Os autores também destacaram a exposição dorsal de parte do mesencéfalo verificada em insetívoros (*e.g. Tenrec* e *Rhynchocyon* [Bauchot e Stephan, 1966; 1967]) e didelfídeos vivos, provavelmente, então, representando uma condição primitiva para os primeiros placentários (Edinger, 1964; Radinsky, 1976, 1977, 1981).

A identificação dos canais vasculares do seio transversal, os quais marcam o limite posterior dos hemisférios cerebrais em placentários do Neocretáceo, é mencionada por Kielan-Jaworowska *et alii* (2004) como evidência de que a exposição da área correspondente ao mesencéfalo, nos moldes endocranianos nesses animais, realmente ocorria no encéfalo dos mesmos, não sendo então fruto de alterações *post-mortem* de partes do encéfalo e meninges que poderiam ter ocorrido em táxons mais antigos. Entre mamíferos atuais, o mesencéfalo passou a ser totalmente encoberto pelos hemisférios cerebrais em diferentes linhagens, tanto monotremos quanto térios.

Ademais, outra característica que está relacionada à evolução da caixa craniana que é apontada como uma sinapomorfia para o grupo coronal Mammalia é a presença da placa cribiforme, ao menos parcialmente ossificada (Rowe, 1988), separando a cavidade nasal da cavidade cerebral<sup>2</sup> (ver FIG. 10) e a ossificação dos etmoturbinais na cavidade nasal formando uma sustentação rígida para o epitélio com receptores olfatórios, o que marcaria um terceiro “pulso” de elaboração olfatória na evolução da linhagem mamaliana (ver discussão a respeito no capítulo 6).

---

<sup>2</sup> Neste trabalho têm sido utilizados os termos “caixa craniana” e “cavidade craniana” para se referir respectivamente à cobertura óssea da região do encéfalo e ao espaço interno ocupado pelo mesmo. Embora uma tradução literal do termo em inglês “*braincase*” (*i.e.* “caixa cerebral” [*e.g.* Soares, 2004]), assim como “cavidade cerebral”, nos pareçam termos mais precisos, uma vez que existem outras cavidades no crânio (*e.g.* cavidade nasal e cavidades óticas), as quais, literalmente, também seriam “cavidades cranianas”, optamos por seguir os termos mais utilizados na nomenclatura anatômica em português. Contudo, ao se mencionar as duas cavidades do crânio separadas pela placa cribiforme, consideramos adequado mencionar o termo “cavidade cerebral” para o espaço que aloja o encéfalo e é separado da cavidade nasal (o termo mais apropriado seria, de fato, “cavidade encefálica”, porém este é ainda menos usual).

Em resumo, partindo da condição de *Thrinaxodon*, com moldes endocranianos alongados, lateralmente estreitos e sem uma nítida divisão de hemisférios, bem como conspícuos moldes parafloculares, a evolução da neuroanatomia e de estruturas associadas ao longo da linhagem Cynodontia até os primeiros mamíferos compreende as seguintes modificações:

- Perda do olho parietal na maioria dos eucinodontes (*Diademodon*, *Trirachodon* e *Massetognathus* são exceções).
- Bulbos olfatórios mais desenvolvidos e com divisão mais nítida entre alguns eucinodontes como *Probelesodon* e *Massetognathus*.
- Divisão nítida e incipiente alargamento dos hemisférios cerebrais, especialmente na porção mais posterior dos mesmos em *Probainognathus*, podendo este táxon também pode apresentar divisão de hemisférios cerebelares.
- Completa ossificação do órbita-esfenóide, o qual passa a formar um assoalho ósseo para porção mais anterior do encéfalo em tritilodontídeos e mamaliaformes.
- Maior extensão ventral dos bulbos olfatórios em mamaliaformes.
- Alargamento dos hemisférios cerebrais e da região do cerebelo em *Morganucodon*.
- Alargamento ainda mais significativo na região dos hemisférios cerebrais em *Hadrocodium*.
- Bulbos olfatórios com forma aproximadamente esférica e cerebelo mais expandido lateralmente em *Triconodon* e multituberculados.
- Ossificação da placa cribiforme separando os bulbos olfatórios da cavidade nasal, e um maior alargamento dos hemisférios cerebrais e cerebelo, o qual também é

expandido verticalmente, acima dos paraflóculos, nos táxons do grupo coronal Mammalia.

- Exposição dorsal do mesencéfalo em insetívoros e didelfídeos vivos, podendo representar uma condição primitiva para placentários, embora este caráter ocorra de forma convergente em alguns cinodontes não-térios.

### **3.3. Evolução da orelha interna em cinodontes**

Os mamíferos são os mais especializados vertebrados vivos no que diz respeito a adaptações para audição, principalmente devido às suas derivadas estruturas na orelha interna e externa (Luo *et alii*, 1995). A evolução da orelha interna, ao longo da transição entre cinodontes não-mamalianos e mamíferos, inclui complexas modificações na estrutura da mesma e nos ossos que a envolvem. Além de sua importância filogenética, essas modificações têm relevância biológica, uma vez que são adaptações únicas da linhagem dos mamíferos (Rosowski e Graybeal, 1991), os quais usualmente são capazes de perceber frequências sonoras muito acima da faixa perceptível para todos os outros vertebrados (Allin, 1986). Além disso, a estrutura dos canais semicirculares também pode ser associada à agilidade e forma ou velocidade de locomoção (Spoor *et alii*, 2007; Cox e Jeffery 2010).

#### **3.3.1. Principais modificações na orelha interna ao longo da evolução dos cinodontes não-mamalianos e primeiros mamíferos**

A condição primitiva da orelha interna de terápsidos está representada nos dicinodontes (Olson, 1944; Cox, 1962) gorgonópsios (Olson, 1944; Sigogneau, 1974) e



terocefálios (Olson, 1944), nos quais a cavidade saculococlear (=recesso lagenar [Sigogneau, 1974]) não é diferenciada da cavidade vestibulo-coclear e a fenestra vestibular (*fenestra vestibuli*, ou janela oval [*fenestra ovalis*]) é situada na parede lateral ou ventrolateral desta única cavidade (Luo, 2001), além de haver uma pobre ossificação interna das cavidades óticas (Olson, 1944; Fourie, 1974; Hurum, 1998b) e a participação de vários ossos, de origem endocondral e intermembranosa (Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004), na cobertura da orelha interna.

Em terápsidos não-cinodontes, mas também em *Thrinaxodon*, a parte vestibular da orelha interna é coberta pelos ossos proótico e opistótico, enquanto os canais semicirculares são envolvidos pelo opistótico, exoccipital e supraoccipital (Olson, 1944). Além disso, nos cinodontes não-mamaliaformes estudados por Olson (1944), os canais semicirculares não são totalmente ossificados, ficando aberta uma extensão correspondente a cerca 1/3 do canal semicircular lateral, o qual teria sido, então, parcialmente fechado por cartilagem. Além disso, o proótico é externamente encoberto pelo basioccipital e também pela ala do basisfenóide<sup>3</sup> (*sensu* Soares, 2004 = “*basisphenoid wing*” [*sensu* Kühne, 1956; Crompton, 1964; Luo *et alii* 1995, Luo, 2001] ou “*parasphenoid ala*” [ *e.g.* Hopson, 1964; Gow, 1986; Sues, 1986; Rowe, 1988; Wible, 1991]), a qual usualmente encobre ventralmente o invólucro ósseo da cóclea (*pars cochlearis*) em cinodontes não-mamaliaformes (Luo *et alii*, 1995; Luo, 2001; Kielan-

---

<sup>3</sup> As diferentes nomenclaturas para esta estrutura, inclusive mencionando ossos diferentes, devem-se ao fato do paraesfenóide cobrir ventralmente o basifenóide e de ambos serem indistinguíveis em muitos cinodontes adultos (Olson, 1944). Contudo, segundo Luo *et alii* (1995), é menos provável que o paraesfenóide, por ser um osso intramembranoso, participe do revestimento ósseo da cóclea, o qual é formado, em vertebrados atuais adultos, pela ossificação endocondral das cartilagens óticas (de Beer, 1937; Kuhn, 1971; Zeller, 1989).

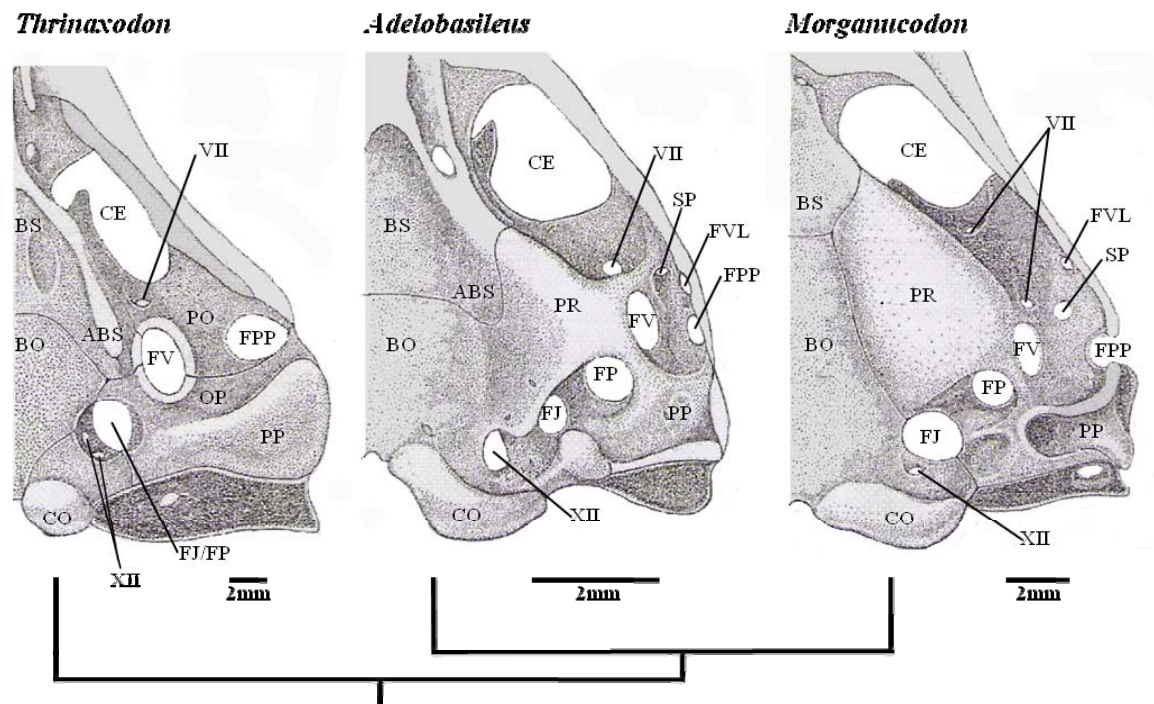
Jaworowska *et alii*, 2004), chegando a alcançar a borda da fenestra vestibular em cinodontes não-eucinodontes e alguns eucinodontes não-mamaliaformos (*e.g.* Bonaparte, 1966; Teixeira, 1982; Abdala, 2007).

Outra característica primitiva associada à orelha interna é a presença de um distinto anel ósseo na borda da fenestra vestibular (FIG. 18), mantido em cinodontes não-mamaliaformes de modo geral (*e.g.* *Thrinaxodon* [Fourie, 1974], traversodontídeos [Brink, 1955; Kemp, 1980], *Probainognathus* [Romer, 1970], tritilodontídeos [Kühne, 1956; Sues, 1986] e triteledontídeos [Luo, 1994]).

Quanto à região da cóclea, *Thrinaxodon* se diferencia dos terápsidos não-cinodontes pela presença de uma distinta cavidade coclear (Fourie, 1974; Rowe *et alii*, 1995), a qual se torna mais desenvolvida em eucinodontes como *Massetognathus* (Quiroga, 1979a), *Probelesodon* (Quiroga, 1979a) e *Probainognathus* (Allin, 1986; Luo *et alii*, 1995), embora a parte coclear óssea da orelha interna seja ainda pequena e globular (Luo, 2001; ver FIG. 19 e FIG. 20).

Segundo Kielan-Jaworowska *et alii* (2004), uma condição mais derivada é apresentada no clado Mammaliaforma. Tanto em tritilodontídeos quanto em triteledontídeos, ocorre a fusão dos ossos perióticos em um único petrosal e a ala do basisfenóide não alcança a borda da fenestra vestibular. No tritilodontídeo *Yunnanodon*, os canais semicirculares são envolvidos somente pelo petrosal (Luo, 2001) e a parte coclear deste osso (*pars cochlearis*) é completamente ossificada (Sun e Cui, 1987). Além disso, conforme a descrição da orelha interna de *Yunnanodon* realizada por Luo (2001), o invólucro ósseo da cóclea é alongado e tubular, tornando-se então um canal coclear, o que também é reportado para outros tritilodontídeos (Kühne, 1956; Crompton, 1964). Uma condição similar com respeito a essas características é esperada também para

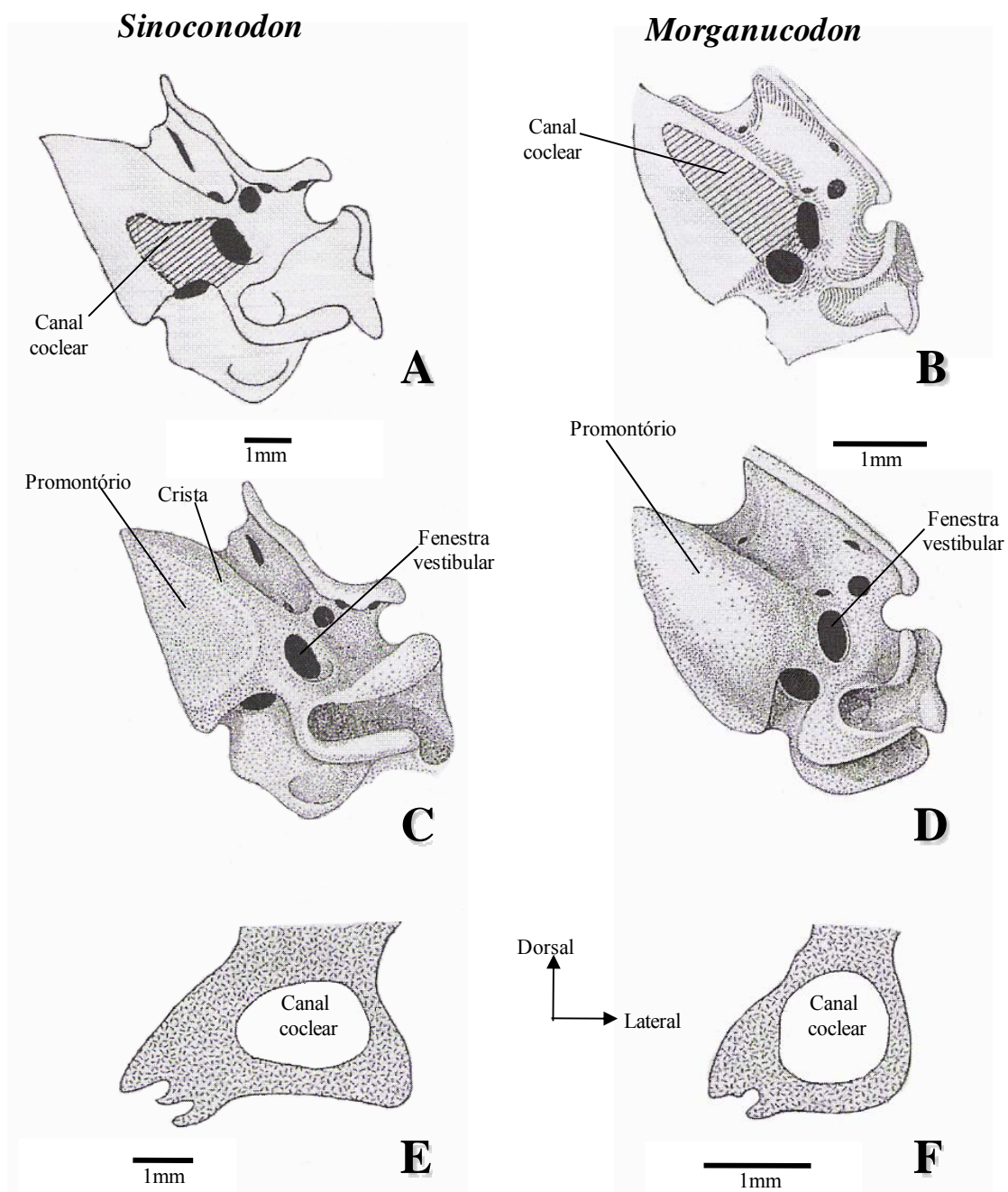
triteledontídeos (Luo, 2001). Contudo, não há exposição externa da *pars cochlearis* no basicrânio de *Yunnanodon*, devido à sobreposição do basioccipital devido a uma hipertrofiada ala do basisfenóide, que encobre o petrosal anteriormente (Luo, 2001).



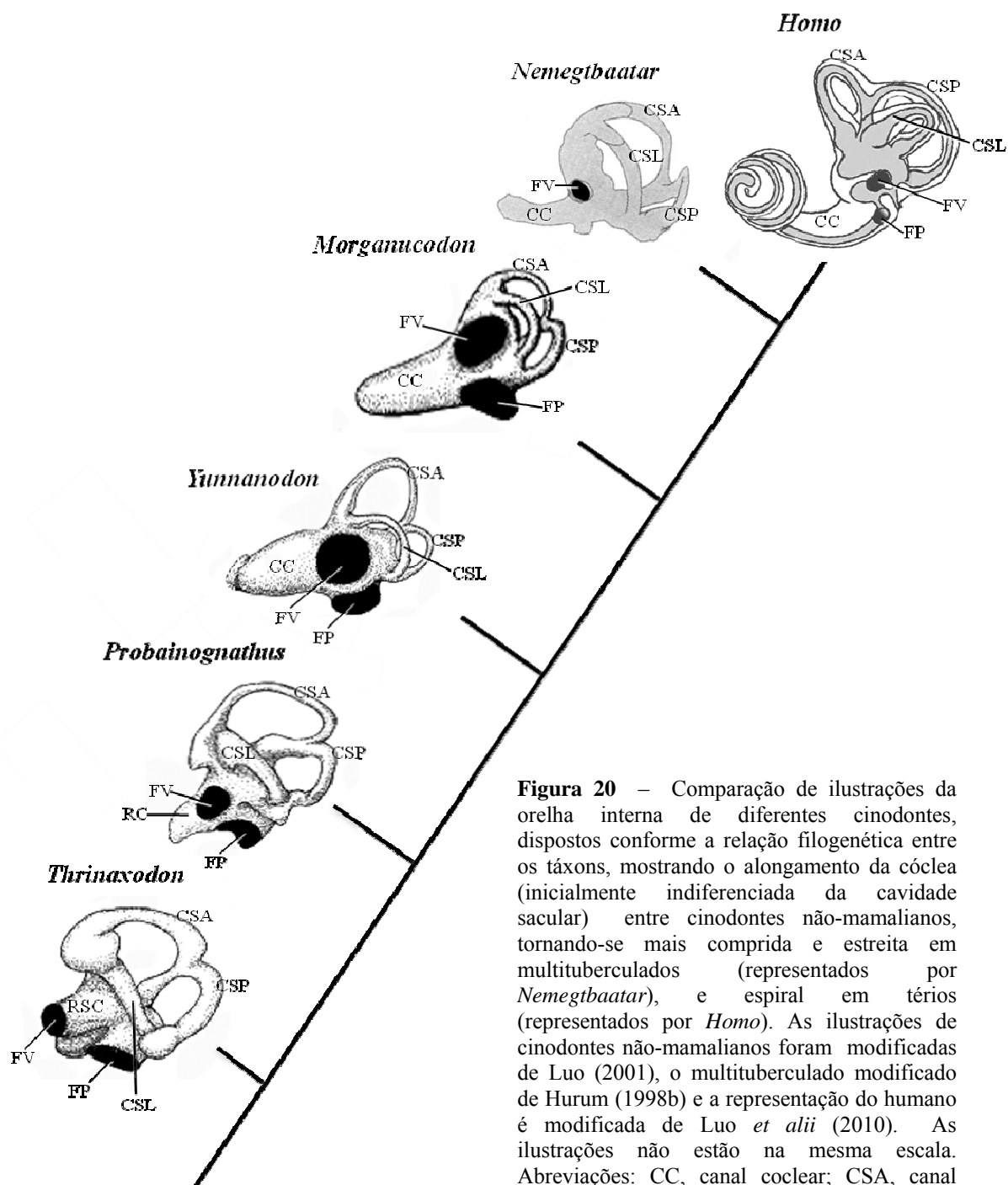
**Figura 18** – Ilustração do lado esquerdo do basicrânio de três diferentes cinodontes, dispostos conforme as relações filogenéticas entre os táxons, mostrando os ossos da região ótica. Abreviações: ABS, ala do basisfenóide; BO, basioccipital; BS, basisfenóide; CE, *cavum epiptericum*; CO, côndilo occipital; FJ, forâmen jugular; FP, forâmen perilinfático; FPP, forâmen pterigoparaoccipital; FV, fenestra vestibular; FVL, forâmen vascular da aba lateral (“*lateral flange*”); OP, opistótico; PO, proótico; PP, processo paraoccipital; PR, promontório; SP, abertura timpânica para o seio do proótico; VII, forâmen(s) para o nervo facial (VII); XII, forâmen(s) para o nervo hipoglossal (XII). Modificado de Luo *et alii* (1995).

A falta de uma ala do basisfenóide e o invólucro ósseo da orelha interna formado exclusivamente pelo petrosal são características indicadas apenas em Mammaliaformes, com *Adelobasileus* ainda representando a condição primitiva dentro do grupo (Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004; FIG. 18). Além disso, tem sido considerada uma sinapomorfia para Mammaliaformes (Luo *et alii*, 1995; Luo, 2001; Hurum, 1998b; Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004) a presença de uma elevação ventrolateral na *pars cochlearis*, o que constitui

o promontório (*sensu Williams et alii*, 1989; Gow, 1985; Hopson e Barghusen, 1986; Rowe, 1988; Luo *et alii*, 1995).



**Figura 19** – Ilustração comparando a região ótica do lado esquerdo do crânio em vista ventral (A-D) e secção transversal, em plano coronal, do canal coclear (E e F), de *Sinoconodon* (à esquerda) e *Morganucodon* (à direita), mostrando as diferenças entre os táxons quanto ao comprimento relativo do canal coclear em relação ao promontório (A e B) e a morfologia desta estrutura (C e D), mais plana em *Sinoconodon*, e arredondada em *Morganucodon*. Modificado de Luo *et alii* (1995).



**Figura 20** – Comparação de ilustrações da orelha interna de diferentes cinodontes, dispostos conforme a relação filogenética entre os táxons, mostrando o alongamento da cóclea (inicialmente indiferenciada da cavidade sacular) entre cinodontes não-mamalianos, tornando-se mais comprida e estreita em multituberculados (representados por *Nemegtbaatar*), e espiral em térios (representados por *Homo*). As ilustrações de cinodontes não-mamalianos foram modificadas de Luo (2001), o multituberculado modificado de Hurum (1998b) e a representação do humano é modificada de Luo *et alii* (2010). As ilustrações não estão na mesma escala. Abreviações: CC, canal coclear; CSA, canal semicircular anterior; CSL, canal semicircular lateral; CSP, canal semicircular posterior; FV, fenestra vestibular; FP, forâmen perilinfático; RC, recesso coclear (globular); RSC, recesso sáculo-coclear. Ilustrações não estão na mesma escala.

Para *Adelobasileus*, é descrito um incipiente promontório (Lucas e Luo, 1993) e, ainda que não seja clara a sutura entre a *pars cochlearis* e o basioccipital, Kielan-Jaworowska *et alii* (2004) sugerem que o basioccipital neste táxon seria largo, encobrindo parte da *pars cochlearis* no basicrânio. Já em *Sinoconodon*, a ala do basisfenóide é ausente, mas o promontório descrito para o táxon por Luo *et alii* (1991) mostra uma faceta medial plana (FIG. 19), parcialmente sobreposta pelo basioccipital. O canal coclear descrito para *Sinoconodon* tem seu ápice levemente curvado para cima e é orientado mais ântero-medialmente, ao invés de estar em uma direção ventromedial como nos cinodontes não-mamaliaformes (Fourie, 1974; Allin, 1986). Contudo, embora mais longo do que em cinodontes não-mamaliaformes, o canal coclear de *Sinoconodon* é curto, se comparado a outros mamaliaformes, tendo menos da metade do comprimento do promontório, indicando que o aumento da *pars cochlearis*, com a formação do promontório, evoluiu antes do alongamento da cóclea (Luo *et alii*, 1995).

Seguindo a seqüência evolutiva da orelha interna mamaliana apresentada por Luo *et alii* (1995), Luo (2001) e Kielan-Jaworowska *et alii* (2004), o mamaliaforme *Morganucodon* representa uma condição mais derivada que *Sinoconodon* e *Adelobasileus*, com um promontório bulboso e mais inflado, completamente exposto em vista ventral, às expensas do basioccipital, o que também é mencionado para *Hadrocodium* (Luo *et alii*, 2001) e multituberculados (Hahn, 1988; Hurum, 1998b). Além disso, *Morganucodon* apresenta um canal coclear mais longo que *Sinoconodon*, em relação ao comprimento do crânio e do promontório (Kermack *et alii*, 1981; Luo *et alii*, 1995).

Multituberculados (Meng e Wyss, 1995; Hurum, 1998b) e eutriconodontes têm a proporção do canal coclear em relação ao promontório similar a *Morganucodon* (Kielan-

Jaworowska *et alii*, 2004). O alongamento do canal coclear é, então, um caráter derivado reportado para *Morganucodon*, multituberculados (*e.g.* Miao, 1988; Luo e Ketten, 1991; Meng e Wyss, 1995; Hurum, 1998b), docodontes (Lillegraven e Krusat, 1991) e, provavelmente, Theriiformes do Cretáceo (Wible *et alii*, 1995; Hu *et alii*, 1998), sugerindo um alongamento também do ducto coclear, o que pode indicar uma capacidade maior para audição de altas frequências e sugere que a audição era um sentido muito importante para esses animais (Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004).

Descrições da orelha interna de multituberculados têm indicado um canal coclear reto ou levemente curvado lateralmente (*e.g.* Luo e Ketten, 1991; Meng e Wyss, 1995; Hurum, 1998b; FIG. 19), o que também é relatado para outros Theriiformes não-térios como *Zhangheotherium* (Hu *et alii*, 1997), embora, em *Vincelestes*, o canal coclear já seja curvado cerca de 270° (Rougier, 1993). A curvatura do canal coclear chega a 360° no eutério extinto *Prokennalestes* (Wible *et alii*, 2001) e, entre os mamíferos atuais, o canal coclear totalmente espiralado é observado entre metatérios e eutérios. Nos monotremados, o ducto coclear (labirinto membranoso) é espiralado, mas o canal coclear ósseo (labirinto ósseo) não forma uma espiral correspondente (Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004). Sendo assim, como os Theriiformes do Cretáceo têm uma relação filogenética mais próxima com os térios atuais do que com os monotremados, o ducto coclear espiral pode ter evoluído paralelamente em monotremos e térios atuais, ou a cóclea de multituberculados, eutriconodontes e *Zhangheotherium* pode representar uma reversão atavística à condição ancestral ao grupo coronal Mammalia (Hu *et alii*, 1997; Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004).

No que tange aos canais semicirculares, além de uma ossificação completa e formada por um único osso (*i.e.* petrosal), outra diferença reportada para

multituberculados e mamíferos atuais em relação aos cinodontes não-mamaliaformes e outros terápsidos não-cinodontes estudados por Olson (1944), é o ângulo entre os canais semicirculares anterior e posterior. A medida deste ângulo fica entre 102° e 157° nos táxons de terápsidos não-mamalianos (Olson, 1944) e entre 65° e 96° nos dois multituberculados estudados por Hurum (1998b) e os diversos mamíferos atuais citados no mesmo trabalho.

Além disso, os multituberculados *Nemegtbaatar* e *Chulsanbaatar* (Hurum, 1998b), bem como *Lambdopsalis* (Miao, 1988), diferenciam-se tanto de cinodontes não-mamalianos quanto dos mamíferos atuais em geral por apresentarem o canal semicircular posterior mais longo que o anterior, o que, para Hurum (1998b) pode refletir uma apomorfia do grupo, ligada a um hábito locomotor e modo de vida específicos. Ademais, os canais semicirculares têm formas mais irregulares em cinodontes não-mamalianos e somente em térios apresentam um contorno arredondado, perfazendo um semicírculo regular (Hurum, 1998b).

No geral, as modificações na orelha interna e estruturas ósseas associadas entre cinodontes não-mamalianos partem de um padrão que é primitivo para terápsidos, com a cóclea indiferenciada do vestibulo, uma pobre ossificação interna das cavidades óticas, incluindo os canais semicirculares, e diferentes ossos cobrindo a orelha interna. Em síntese, ao longo da evolução dos cinodontes ocorreram as seguintes modificações:

- Um gradual alongamento da cóclea (seguindo-se uma seqüência entre *Thrinaxodon*, *Massetognathus*, *Probelesodon* e *Probainognathus*);
- A fusão dos ossos perióticos em mamaliomorfos;
- O petrosal passa a ser o único osso envolvendo os canais semicirculares e a cóclea torna-se consideravelmente mais alongada em *Yunnanodon*;



- A ala do basisfenóide é perdida, passando a cóclea a ser coberta exclusivamente pelo petrosal em mamaliaformes, mas o promontório, que aparece como elevação ventrolateral na *pars cochlearis*, ventralmente exposta, apresenta uma faceta medial plana, parcialmente coberta pelo basioccipital, em *Sinoconodon*;

- O promontório torna-se bulboso e totalmente exposto em *Morganucodon* e, neste táxon, assim como em multituberculados e eutriconodontes, a cóclea é alongada, ocupando uma proporção maior do promontório, na comparação com *Sinoconodon*;

- Em multituberculados e mamíferos atuais, os canais semicirculares anterior e posterior formam, entre si, ângulos entre 65° e 96°, enquanto este mesmo ângulo é superior a 100° em terápsidos não-mamalianos;

- A cóclea curva-se, seguindo padrões distintos em diferentes linhagens mamalianas;

- Em monotremos, o ducto coclear é espiralado, mas o canal coclear ósseo não faz uma espiral correspondente;

- Em multituberculados e alguns Theriiformes não-térios o canal coclear é levemente curvado lateralmente, curvando-se 270° em *Vincelestes*, 360° no eutério extinto *Prokennalestes* e chegando ao padrão espiral nos térios atuais.

## 4. MATERIAL E MÉTODOS

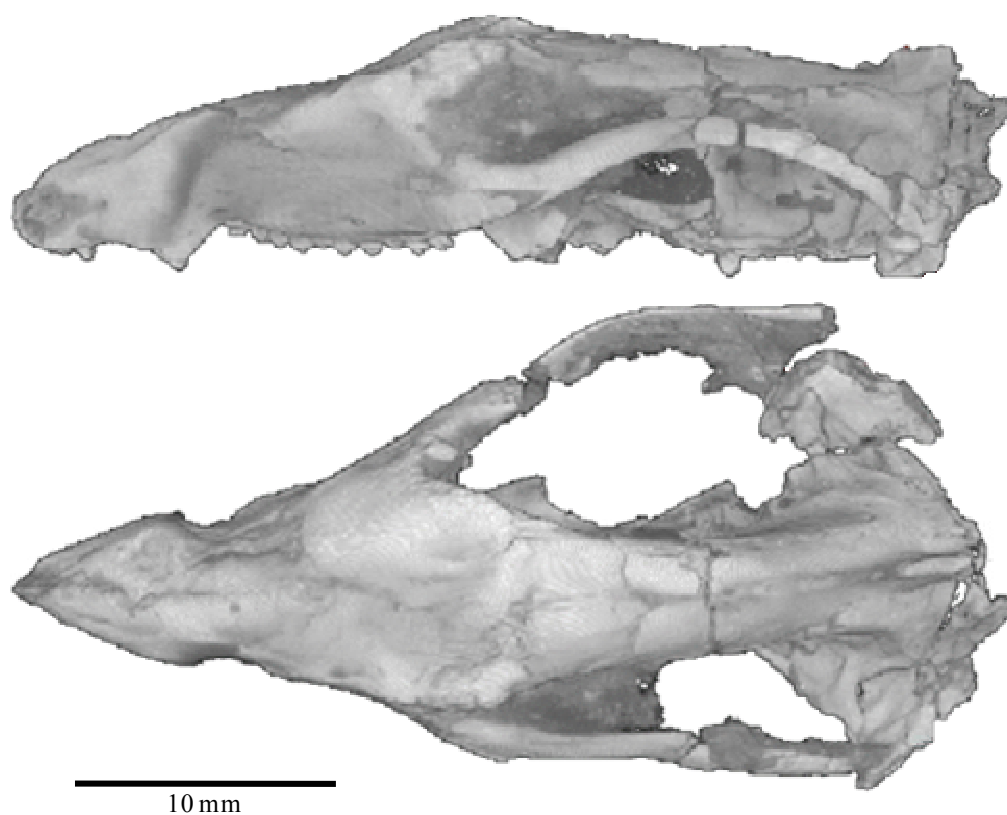
O enfoque principal do presente estudo baseia-se na análise das informações obtidas através das tomografias computadorizadas do crânio de *Brasilitherium riograndensis* UFRGS-PV-1043-T. Nesse contexto, serão detalhados, no presente capítulo, aspectos referentes ao espécime objeto das tomografias, bem como as questões técnicas e metodológicas que envolveram a obtenção das imagens e as etapas subsequentes de tratamento dos dados, até a obtenção dos modelos tridimensionais digitais que estão sendo aqui descritos.

### 4.1. Espécime estudado

O espécime UFRGS-PV-1043-T foi coletado em um afloramento no município de Faxinal do Soturno, Rio Grande do Sul, e pertence à coleção do Laboratório de Paleontologia de Vertebrados da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS) em Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil.

O crânio UFRGS-PV-1043-T (FIG. 21) mede 38,03mm, do limite anterior da pré-maxila até os côndilos occipitais. Medidas do molde endocraniano digital e outras medidas cranianas são apresentadas com a descrição, no capítulo 5. O exemplar, sem a mandíbula, é bastante completo, com apenas alguns ossos quebrados e algumas distorções em diferentes regiões, decorrentes de deformações *post mortem*, porém sem causar prejuízos significativos ao molde endocraniano digital obtido. As avarias mais significativas no espécime são: (i) a inclinação da caixa craniana para o lado direito; (ii) a falta dos ramos quadrados do pterigóide e do alisfenóide (epipterigóide) direitos, deixando incompleto o preenchimento do *cavum epiptericum* deste lado do crânio (ver FIG. 33 e FIG. 35); (iii) uma fissura, que faz uma linha atrás dos frontais e que pode ser vista

lateralmente, na parte anterior processo ascendente do alisfenóide, e dorsalmente, atravessando transversalmente a parte anterior dos parietais; (iv) e a quebra de parte de um osso, no lado direito da face interna da região occipital, o que causou uma deformação na superfície dorsal do local correspondente do molde endocraniano digital (ver FIG. 33).



**Figura 21** – Reconstrução tridimensional, a partir das tomografias computadorizadas realizadas, do *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T, em vistas lateral e dorsal.

## 4.2. Tomografia computadorizada e processamento digital das imagens

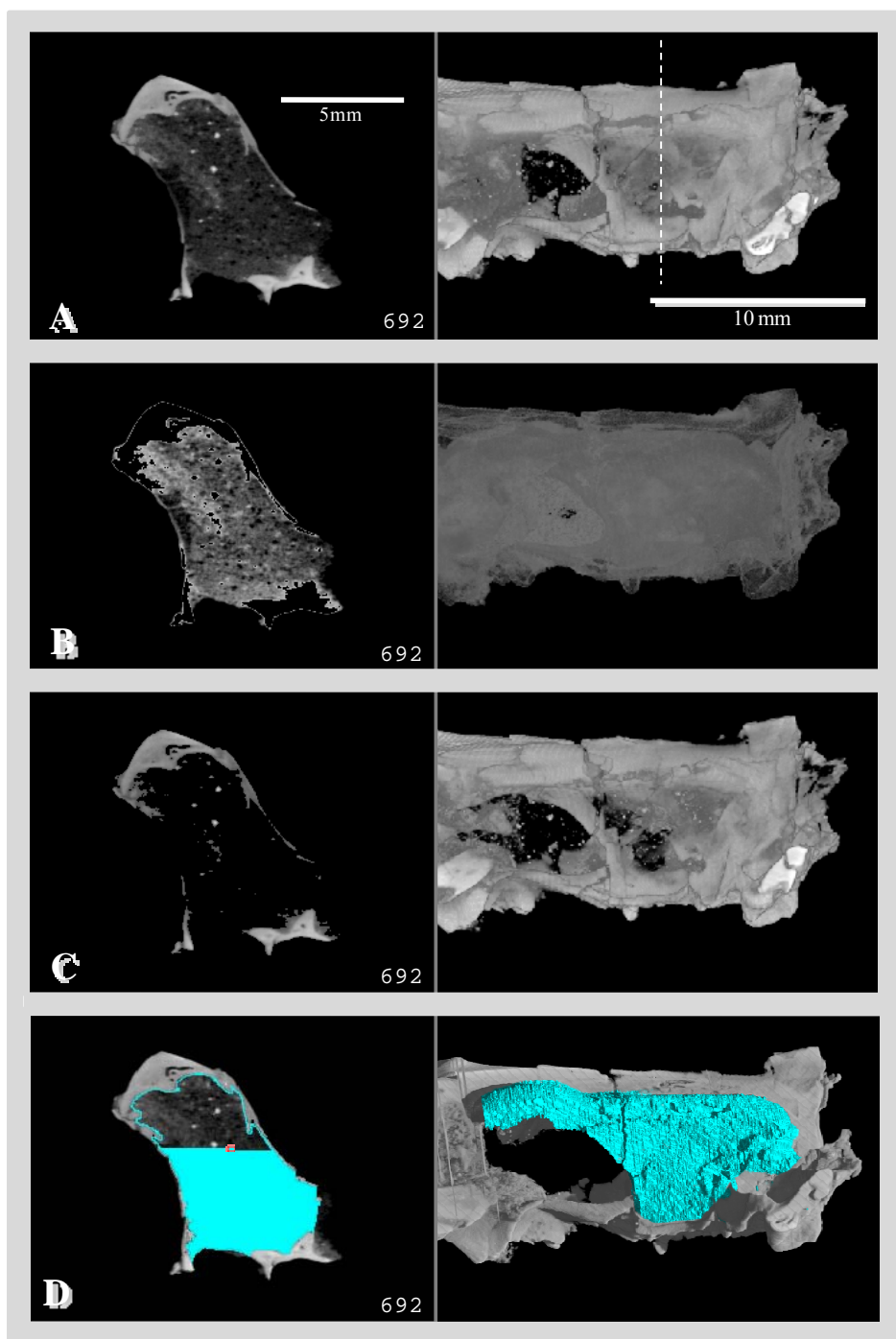
O espécime UFRGS-PV-1043-T foi digitalizado com a utilização de um tomógrafo de alta resolução v|tome|x s GE Sensing & Inspection Technologies GmbH phoenix|x-ray (FIG. 22) do *Steinmann-Institut für Geologie, Mineralogie und Paläontologie* da Universidade de Bonn, Alemanha, tendo sido levado àquela instituição pelo professor José Fernando Bonaparte, na época vinculado ao Laboratório de Paleovertebrados da UFRGS.



**Figura 22** – Foto de um equipamento similar ao que foi utilizado para as tomografias de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T. Disponível em: <http://www.ge-mcs.com/en/phoenix-xray.html>.

Foram geradas, em plano coronal, 884 secções (“*slices*”), com dimensões de 1024 x 1024 pixels, sendo o tamanho do voxel de 0.0464 x 0.04634 x 0.04634 mm. Para visualização e processamento das imagens, reconstrução tridimensional, bem como medições lineares e volumétricas, foi utilizado o programa VGStudio Max© (versão 1.2.1; Volume Graphics GmbH, 2004). Para separar digitalmente o crânio da matriz rochosa que preenche as cavidades e forma o molde endocraniano, foram definidos, no programa, os limites entre os intervalos de valores de atenuação do raio-X (correspondentes aos valores na escala de cinza).

Além disso, foi necessário o uso da ferramenta do programa que permite a alteração manual dos valores de cada pixel, devido à equivalência entre os valores de pixels (tons de cinza) correspondentes ao preenchimento rochoso que forma os moldes e outras partes que correspondem a ossos, inclusive em uma mesma secção (*slice*). Deste modo, ainda que a visualização das imagens possibilite uma clara diferenciação do crânio e da matriz rochosa interna, esta identificação é dependente da morfologia observada, não sendo possível, para fins de reconstrução tridimensional exclusivamente do crânio ou do molde endocraniano, a segmentação com base apenas nos valores de atenuação do raio-X (ver FIG. 23).



**Figura 23** – Tratamento manual das imagens. À esquerda, imagens bidimensionais de tomografias computadorizadas de uma mesma secção (*slice* 692), em plano coronal, do exemplar UFRGS-PV-1043-T. À direita, reconstituições tridimensionais do crânio, com base na segmentação definida nas respectivas secções. Em A, foram delimitados dois segmentos de intervalos de valores de atenuação do raio-X, correspondendo ao crânio e à matriz rochosa interna, visando obter o maior contraste possível entre os segmentos (na reconstituição tridimensional correspondente, o local da secção é indicado pela linha tracejada). Em B e C, foram digitalmente removidos os segmentos que corresponderiam, respectivamente, ao crânio e ao molde endocraniano, com base na segmentação mostrada em A. Na reconstrução tridimensional em B o molde endocraniano não fica claro, enquanto em C, permanecem pontos em meio à cavidade craniana e não aparece parte da parede lateral óssea. Em D, é mostrado parte do processo de alteração manual do valor dos pixels da parte interna e a reconstrução tridimensional gerada, com a parte do crânio seccionada sagitalmente para evidenciar o molde endocraniano.

### 4.3. Análises quantitativas

Além da simples obtenção de razões entre medidas (ver Tabelas 1 e 2 na sessão 5.3 e Tabela 3, na seção 5.4), foram realizados diferentes cálculos, seguindo as fórmulas mencionadas abaixo.

- Estimativa de massa corpórea: Tendo em vista a ausência de material pós-craniano de *Brasilitherium*, foi utilizada a equação que Luo *et alii* (2001) propuseram para os mamaliaformes não-mamalianos *Sinoconodon*, *Morganucodon* e *Hadrocodium*, baseados na relação alométrica entre a massa corpórea e o comprimento do crânio encontrada por Gingerich e Smith (1984), ao analisarem 64 espécies de insetívoros atuais. A equação de regressão obtida pelos autores é  $X = 3,68Y - 3,83$ , onde X é o  $\log_{10}$  da massa corpórea em gramas (g) e Y é o  $\log_{10}$  do comprimento do crânio em milímetros (mm).

- Quociente de encefalização (EQ): A partir da massa corpórea estimada e do volume medido do molde endocranial digital, foi calculado o EQ, utilizando-se as equações  $EQ = EV / (0,12M^{0,67})$ , de Jerison (1973), e  $EQ = EV / (0,055M^{0,74})$ , de Eisenberg (1981), sendo EV o volume do molde endocranial, e M, a massa corpórea.

## 5. *Brasilitherium riograndensis* - DESCRIÇÃO E COMPARAÇÕES

O processamento das imagens, que permitiu a individualização entre os ossos componentes do crânio e o preenchimento da cavidade encefálica (correspondendo ao molde endocraniano digital gerado), possibilitou ainda a obtenção do molde digital da orelha interna esquerda. Assim, são aqui descritos os moldes do encéfalo e da orelha interna, bem como os elementos ósseos associados, os quais formam a caixa craniana e o invólucro ósseo da orelha interna. As características observadas para *Brasilitherium* são também comparadas com as de outros táxons, especialmente cinodontes não-mamalianos, enfatizando as relações filogenéticas entre os táxons e a evolução do encéfalo e da orelha interna na linhagem Cynodontia.

### 5.1. Caixa craniana

Externamente, a caixa craniana de *Brasilitherium* não difere do padrão geral descrito para cinodontes não-mamalianos (*e.g.* Hopson e Rougier, 1993; Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004). Ademais, além da ausência de uma placa cribiforme ossificada separando as cavidades nasal e cerebral, o que já seria esperado por ser esta característica considerada uma sinapomorfia para o grupo coronal Mammalia (*e.g.* Rowe, 1988), *Brasilitherium* mantém uma vacuidade orbital, conforme já havia sido descrito por Bonaparte *et alii* (2005). Este espaço não ossificado é bem visível em vista lateral, ventral ao processo orbital dos frontais, entre o limite posterior da cavidade nasal e o bordo anterior do processo ascendente do alisfenóide (FIG. 24-26).

Apesar desta provável presença de um órbita-esfenóide ossificado, indicada por Bonaparte *et alii* (2005), este osso seria pequeno, de forma irregular, fazendo contato com o processo ascendente do palatino, anteriormente, e com o frontal dorsalmente, mas



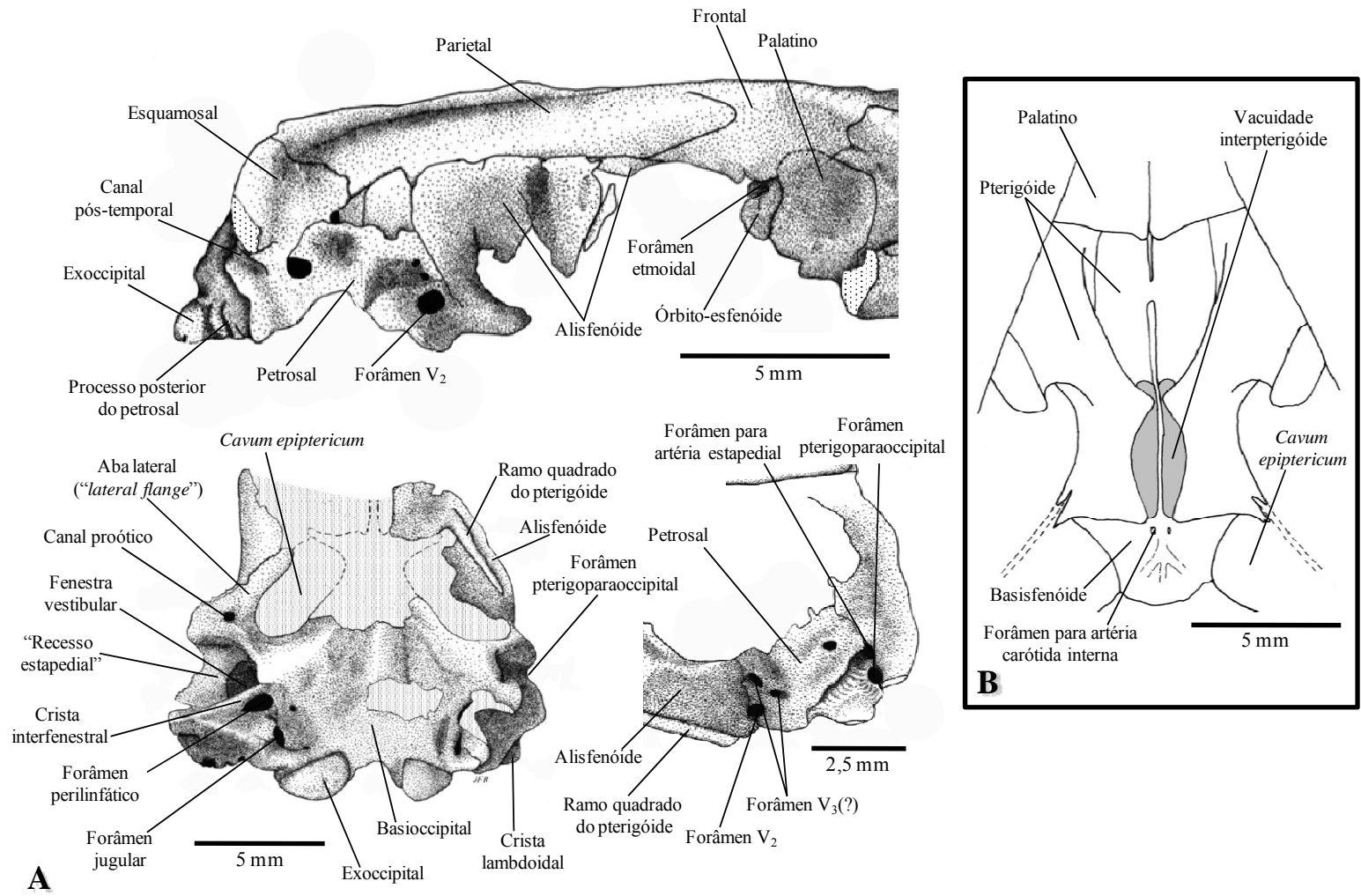
sem alcançar o processo ascendente do alisfenóide posteriormente. Deste modo, o órbito-esfenóide não constitui uma parede que fecha a vacuidade orbital, como ocorre em tritilodontídeos (Luo, 1994) e mamaliaformes não-mamalianos (*e.g. Adelobasileus* [Lucas e Luo, 1993], *Sinoconodon* [Crompton e Luo, 1993] e *Morganucodon* [Kermack *et alii*, 1981]). Além disso, nas secções transversais em plano coronal de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T, não se observa um assoalho ósseo para a região anterior do encéfalo, local dos bulbos olfatórios (FIG. 25A), o qual ocorre em tritilodontídeos e mamaliaformes e é também formado pelo órbito-esfenóide (Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004).

Em vista ventral, observam-se os pterigóides, situados abaixo da vacuidade orbital. Neste local, o crânio UFRGS-PV-1043-T está fraturado, não ficando bem claro o prolongamento anterior do processo cultriforme do complexo esfenóide (basisfenóide + paraesfenóide), além da metade posterior do comprimento dos pterigóides, e tampouco o contorno das vacuidades interpterigóides, descritas para o táxon por Bonaparte *et alii* (2005). Este caráter é reportado para táxons do Eopermiano como *Dvinia* (Tatarinov, 1968) e *Procynosuchus* (Kemp, 1979), mas está ausente em *Thrinaxodon* (*e.g.* Fourie, 1974) e na maioria dos eucinodontes (ver discussão a respeito por Martinelli e Rougier [2007]), ainda que tenham sido descritas vacuidades interpterigóides em espécimes juvenis de táxons como *Cynosaurus* (Hopson e Kitching, 1972), *Thrinaxodon* (Estes, 1961), *Probelesodon* (Bonaparte, 1980), *Kayentatherium* (Sues, 1986) e possivelmente *Lumkuia* (Hopson e Kitching, 2001). Entre eucinodontes adultos, as vacuidades interpterigóides têm sido indicadas somente para alguns mamaliomorfos não-mamaliaformes, como *Yunnanodon* (Luo e Wu, 1994), *Riograndia* (Soares, 2004), *Chalimiania* (Martinelli e Rougier, 2007), *Pachygenelus* (*e.g.* Bonaparte *et alii*, 2003) e

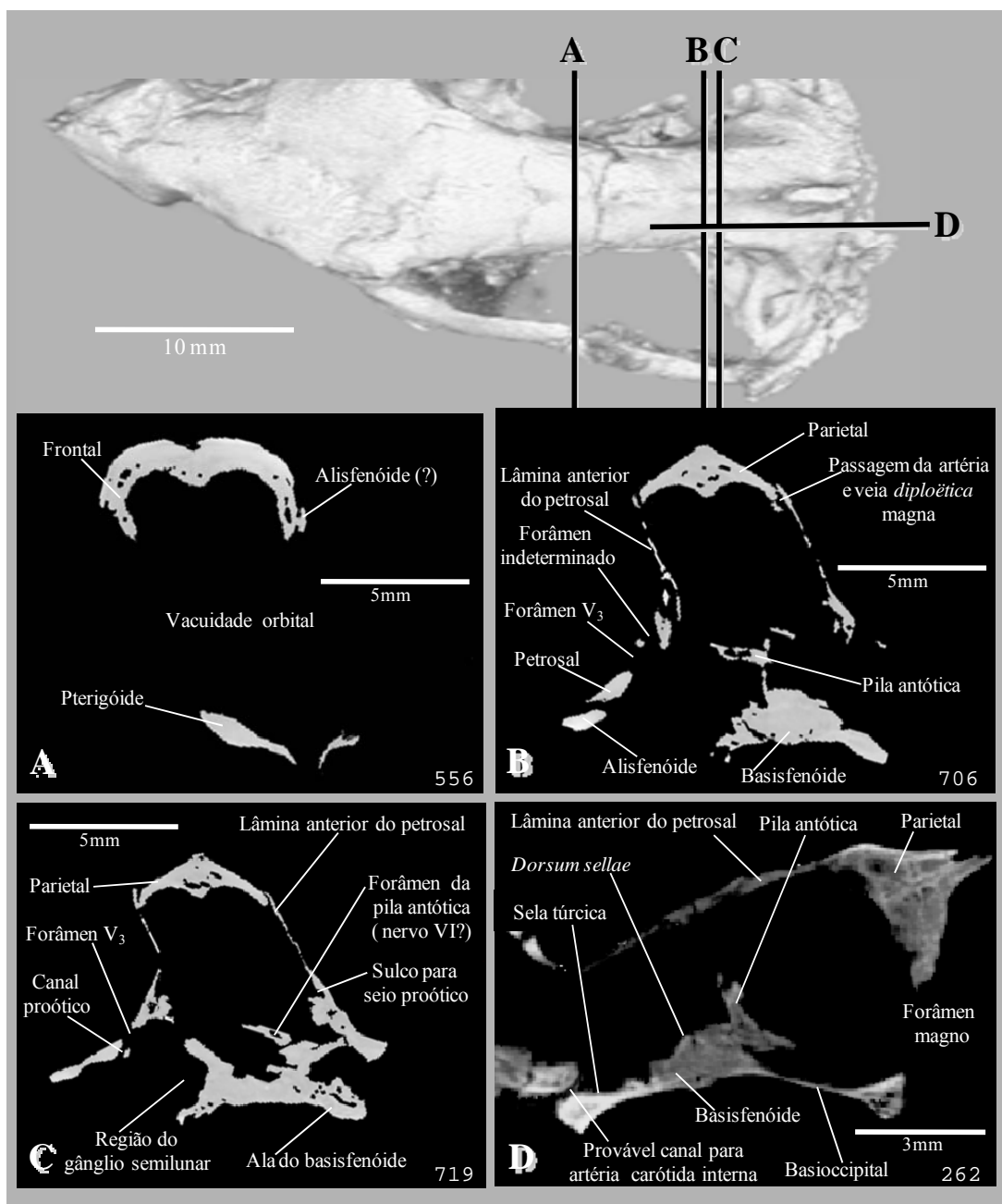
*Diarthrognathus* (Crompton, 1958), além de *Brasilodon* e *Brasilitherium* (Bonaparte *et alii*, 2005).

Em que pese o fato da região das vacuidades interpterigóides não estar bem preservada no exemplar UFRGS-PV-1043-T, este espaço certamente seria mais estreito neste espécime do que o que aparece nas representações constantes em Bonaparte *et alii* (2005) e Martinelli e Rougier (2007), o que poderia indicar uma diferença de estágios ontogenéticos entre os espécimes, sendo mais adulto o exemplar aqui descrito. Essa hipótese pode ser corroborada ao levar-se em conta o fato do comprimento do crânio UFRGS-PV-1043-T (38mm) ser superior ao do exemplar que Bonaparte *et alii* (2005) se basearam (25mm) para ilustrar as vacuidades pterigóides (FIG. 24).

Imediatamente posterior à ampla vacuidade orbital, a parede lateral da caixa craniana é fechada lateralmente pelo o processo ascendente do alisfenóide, o qual, conforme mostrado na reconstrução tridimensional do crânio de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T em vista lateral (FIG. 26), forma uma ampla placa espatulada que contata o parietal dorsalmente. O bordo anterior do processo ascendente do alisfenóide é levemente côncavo, com uma região mais estreita aproximadamente na metade da altura da lâmina óssea, sendo a concavidade levemente inclinada ântero-dorsalmente. O canto ântero-dorsal do alisfenóide ainda ultrapassa anteriormente a sutura entre o parietal e o frontal, alcançando o canto póstero-ventral do frontal, como é característico de cinodontes não-mamalianos em geral (*e.g.* Crompton, 1958; Kermack *et alii*, 1981; Rowe, 1988; Wible e Hopson, 1993), embora a exata extensão do contato entre o frontal e o alisfenóide não esteja clara no exemplar estudado.



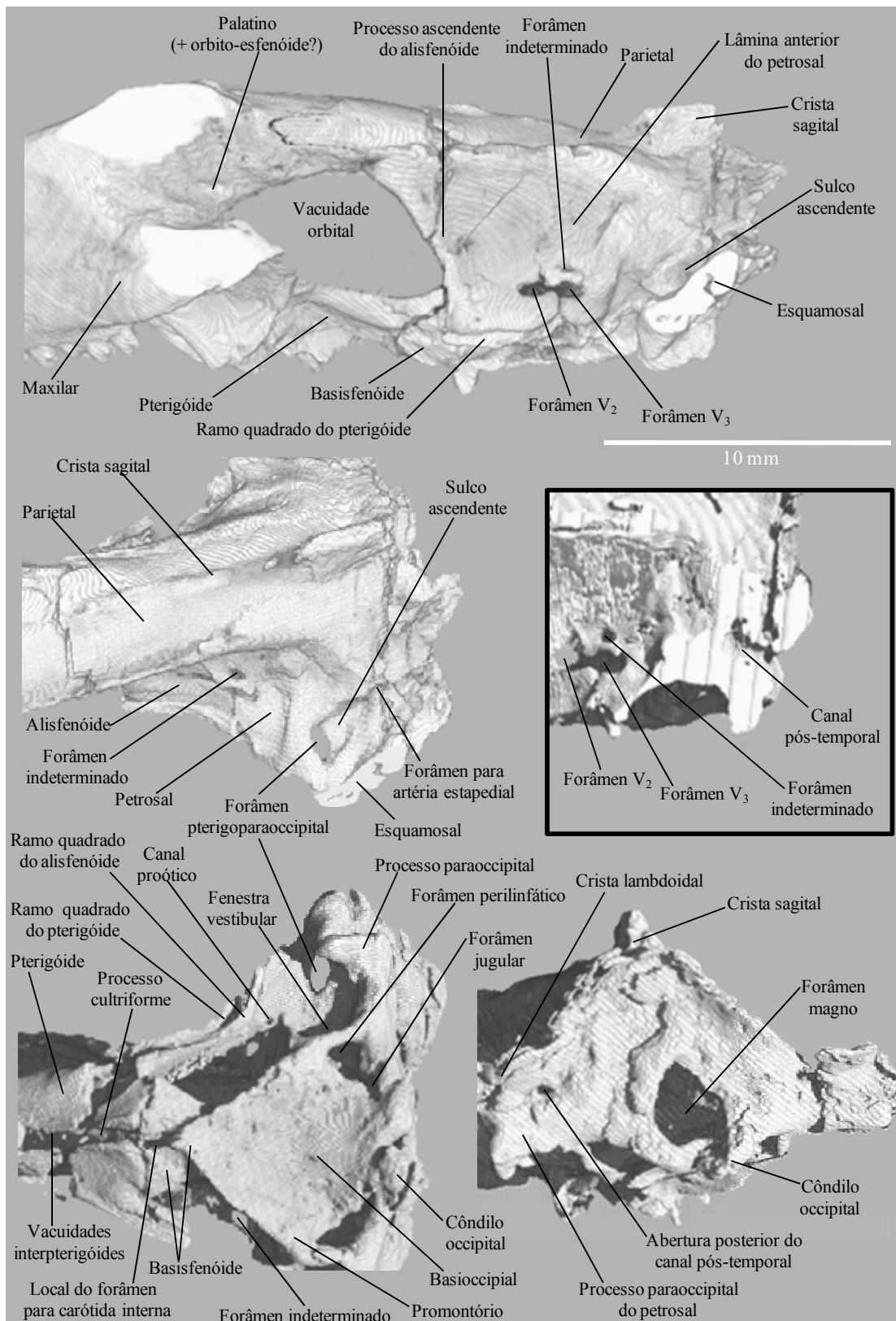
**Figura 24** – Ilustrações da caixa craniana do exemplar de *Brasilitherium* UFRGS-PV-0929-T constantes no trabalho de Bonaparte *et alii* (2005). Em A, vista lateral dos lados direito (acima) e esquerdo (abaixo à direita) do crânio, e vista ventral (abaixo à esquerda), com as indicações apresentadas pelos autores. No quadro em destaque (B), ilustração do palato primário apresentada por Bonaparte *et alii* (2005), com base no mesmo espécime, enfatizando as vacuidades interpterigóides.



**Figura 25** – Crânio de *Brasilitherium* (UFRGS-PV-1043-T), reconstruído digitalmente (acima), com as linhas pretas indicando os locais das secções transversais em plano coronal (A, B e C) e sagital (D), os quais são mostrados, respectivamente, nas imagens abaixo.

A margem ventral do alisfenóide contata o pterigóide e, em vista ventral (FIG. 26), estende-se posteriormente formando o ramo quadrado do alisfenóide, o qual acompanha o ramo quadrado do pterigóide, estando medial a este. Estes dois ramos formam o bordo lateral da abertura ventral do *cavum epiptericum*, a qual é delimitada medialmente pelo basisfenóide e posteriormente pelo petrosal. O ramo quadrado do alisfenóide ainda estende-se posteriormente além do ramo quadrado do pterigóide e da abertura ventral do *cavum epiptericum*, fazendo contato medialmente com o processo do petrosal, de orientação ântero-medial e inclinado em direção ventral, que constitui a aba lateral (“*lateral flange*” - seguindo terminologia de Kermack [1963]) do petrosal.

Medial à abertura ventral dos *cava epiptericum*, está o basisfenóide, com os processos basipterigóides fazendo um contato sutural aparentemente reto, transversal ao eixo longitudinal do crânio, com os pterigóides, exceto na linha média do crânio, onde o processo cultriforme do complexo esfenóide (basisfenóide + paraesfenóide) estende-se anteriormente entre estes ossos. O contorno lateral do basisfenóide é, em cada lado, côncavo em direção ao *cavum epiptericum*, de modo que seu ponto mais estreito situa-se na metade do seu comprimento. O alargamento posterior do basisfenóide deve-se à inclinação, em sentido póstero-lateral, das alas do basisfenóide, as quais fazem contato com o promontório do petrosal (ver também descrição da região ótica, seção 5.2). O limite anterior do basioccipital está medial às alas do basisfenóide, fazendo um contato sutural reto, transversal ao eixo longitudinal do crânio, com a parte medial do limite posterior deste osso.

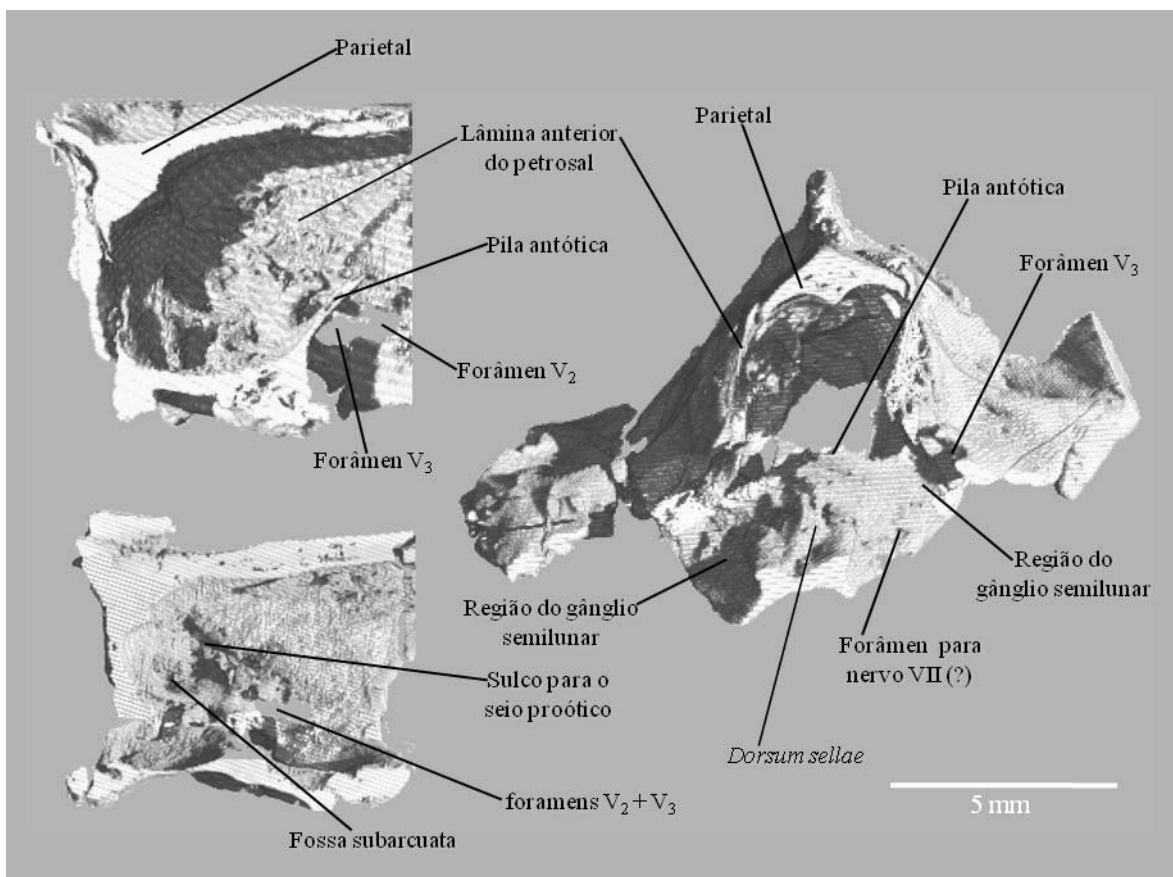


**Figura 26** – Reconstruções tridimensionais de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T em vista lateral (acima), dorsal (no centro, à esquerda), ventral (abaixo, à esquerda) e occipital (abaixo, à direita). O quadro em destaque (no centro, à direita) mostra a parte posterior do crânio em vista lateral, seccionado sagitalmente até o local do canal pós-temporal.

Observando-se internamente a reconstrução tridimensional do exemplar UFRGS-PV-1043-T (FIG. 27), na região do crânio fechada lateralmente pelo processo ascendente do alisfenóide, destaca-se, no basisfenóide, uma grande fossa hipofisária (*sella turcica*), cujo molde é abordado na seção 5.3 deste capítulo. Posteriormente à fossa hipofisária, encontra-se a área correspondente à *dorsum sellae* e, logo atrás desta, observa-se a pila antótica, em cada lado do basisfenóide. Nas secções transversais em plano coronal (FIG. 24), a pila antótica de UFRGS-PV-1043-T aparece perfurada nas suas extremidades ventral e dorsal, de forma similar à representação de Hurum (1998a) da pila antótica ossificada (referida como “*taenia clino-orbitalis*”) nas secções em plano coronal do multituberculado *Nemegtbaatar* (FIG. 28C).

Usualmente, um pequeno forâmen situado na base da pila antótica (*e.g.* Kemp, 2009) é indicado como saída do nervo abducente (VI), o qual pode corresponder à abertura que aparece na pila antótica do lado esquerdo do crânio UFRGS-PV-1043-T, ao observar-se a sua reconstrução tridimensional em vista frontal, seccionada em plano coronal, na região posterior à sela túrcica (FIG. 25C). Pela secção em plano coronal da reconstrução tridimensional de UFRGS-PV-1043-T mostrada na FIG. 27, observa-se que a pila antótica, em cada lado, é contínua a uma fina lâmina, que se estende até a linha média, atrás da região da *dorsum sellae*, de forma semelhante ao processo basicranial do proótico descrito por Kemp (1980) para o traversodontídeo *Luangwa* (FIG. 28D). Ademais, levando-se em conta a configuração similar desta região do crânio de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T com a que é descrita para *Luangwa* (Kemp, 1980), também a partir de uma vista frontal desta região do crânio, posterior à sela túrcica (FIG. 27 e FIG.28D), pode-se sugerir a presença de um pequeno forâmen (embora este não seja nítido), em uma posição látero-ventral, na porção do petrosal que

delimita póstero-medialmente a abertura ventral do *cavum epiptericum*, em cada lado do crânio. Este seria o forâmen para o nervo facial (VII), o qual não aparece no basicrânio em vista ventral.



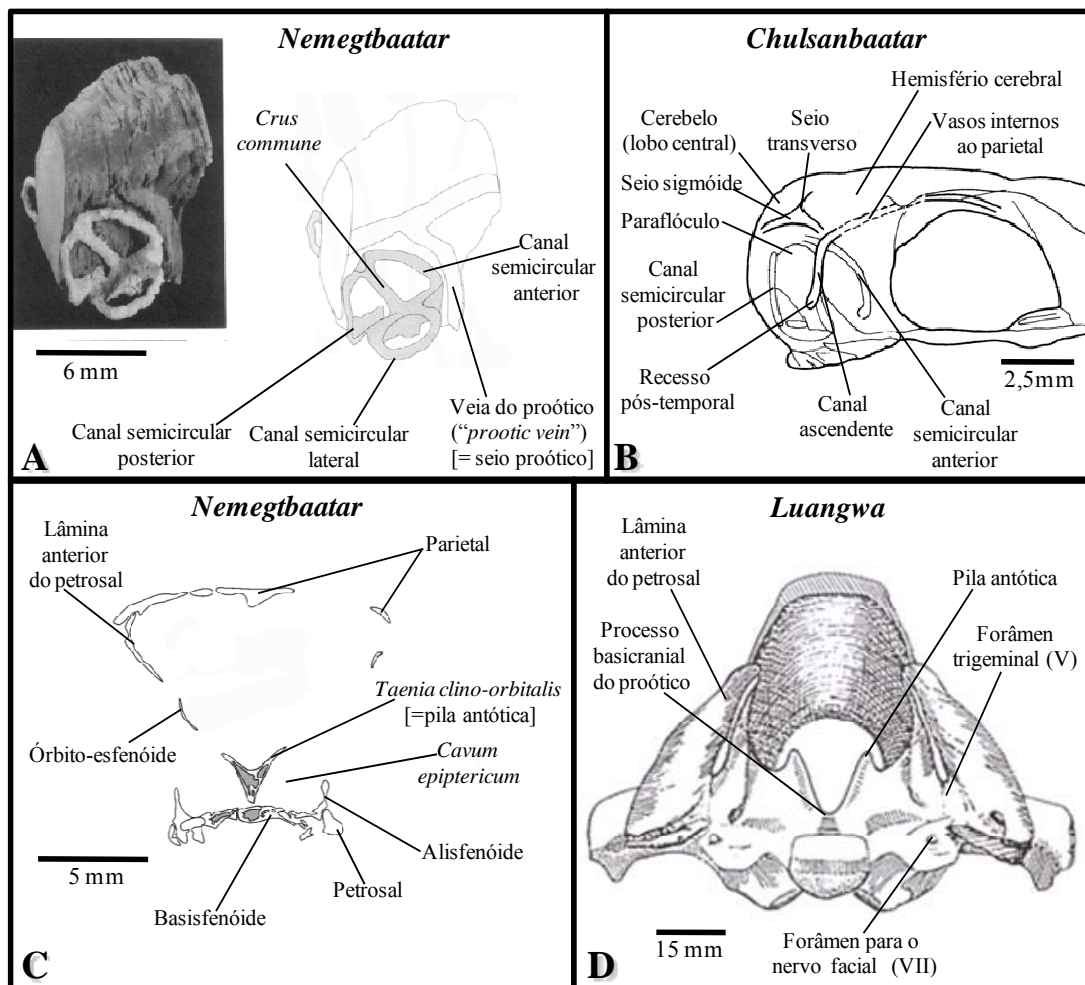
**Figura 27** – Reconstruções tridimensionais de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T, seccionadas para mostrar vistas da parte interna da caixa craniana. À esquerda, é mostrada a face medial do lado esquerdo do crânio, seccionado em plano sagital, lateralmente à sela túrcica (acima) e à pila antótica (abaixo). À direita, o crânio está seccionado em um plano coronal, imediatamente posterior à sela túrcica.

A partir de uma vista medial do lado esquerdo da reconstrução tridimensional de UFRGS-PV-1043-T, seccionada a em plano sagital (FIG 26), observa-se a pila antótica como uma estrutura delgada, que é mais larga na sua base, situada látero-posteriormente



à região da *dorsum sellae*, e torna-se gradualmente mais estreita, inclinando-se em direção ântero-dorsal, até o nível do limite dorsal do forâmen trigeminal. Conseqüentemente, o *cavum epiptericum* fica fora da cavidade craniana propriamente dita (cavidade cerebral). O local do gânglio semilunar do nervo trigêmio (V) no cavum,, interno ao processo ascendente do alisfenóide, é bem definido na vista frontal da reconstrução tridimensional do crânio UFRGS-PV-1043-T seccionada em plano coronal (FIG. 27). Observa-se que a base da pila antótica está sobre a margem dorsal de uma superfície com uma ampla concavidade ântero-lateralmente dirigida, dorsal às alas do basisfenóide e cujo contorno ventral é contínuo à convexidade ventromedial do promontório (ver também descrição da região ótica, seção 5.2). Além disso, essa concavidade, que deve então fazer parte do petrosal, é medial à incisura na lâmina anterior do petrosal que compõe o forâmen para o ramo mandibular (V<sub>3</sub>) do nervo trigêmio (o qual será descrito a seguir) e consiste no local de acomodação do gânglio deste nervo.

A pila antótica ossificada é um caráter primitivo, presente em todos os cinodontes não-mamaliaformes (*e.g.* Rowe, 1988; Luo e Wible, 2005), bem como nos mamaliaformes *Adelobasileus*, *Sinoconodon* e *Megazostrodon* (Lucas e Luo, 1993), bem como em *Morganucodon* (Hopson, 1964; Kermack *et alii*, 1981), multituberculados (Kielan-Jaworowska *et alii*, 1986; Miao, 1988 Hurum, 1998a), possivelmente *Triconodon* (Kermack, 1963) e em monotremos (*e.g.* Presley e Steel, 1976; Kuhn e Zeller 1987; Zeller, 1989; Hurum, 1998a). Esta estrutura é considerada ausente em *Hadrocodium* (Luo e Wible, 2005), *Vincelestes* (Hopson e Rougier, 1993) e todos os térios atuais (*e.g.* Goodrich, 1930).



**Figura 28** – Ilustrações de táxons citados nas comparações com *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T quanto a aspectos da caixa craniana. Em A e B, moldes endocranianos dos multituberculados *Nemegtbaatar* (retirado de Hurum, 1998b) e *Chulsanbaatar* (retirado de Kielan-Jaworowska *et alii*, 1986), respectivamente, evidenciando impressões vasculares similares às observadas no molde endocraniano digital de *Brasilitherium*, descrito na seção 5.3. Em C, corte em plano coronal da caixa craniana de *Nemegtbaatar* na região da pila antótica (retirado de Hurum, 1998a). Em D, crânio do traversodontídeo *Luangwa* (retirado de Kemp, 1980), seccionado em plano coronal, posteriormente à sela túrcica (similar a imagem da reconstrução tridimensional de *Brasilitherium* mostrada na FIG.27).

Externamente, observando a reconstrução tridimensional de UFRGS-PV-1043-T em vista lateral (FIG. 26), a parte do processo ascendente do alisfenóide ventral ao forâmen do nervo trigêmio (V), aparece projetando-se anteriormente, sobre o pterigóide, aproximadamente ao longo do 1/3 posterior da margem ventral da vacuidade orbital. Esta porção do processo ascendente do alisfenóide ventral ao forâmen trigeminal também é perfurada, em sua face lateral, por dois pequenos forâmens, provavelmente vasculares. Estes forâmens aparecem alinhados aproximadamente na mesma altura,

estando o mais anterior em um ponto próximo a metade do comprimento do crânio, um pouco posterior a margem posterior da vacuidade orbital, e o mais posterior, próximo ao contato sutural do alisfenóide com a lâmina anterior (=“processo ântero-dorsal” [e.g. Kemp, 1979, 2009]) do petrosal, abaixo do forâmen trigeminal.

A sutura entre o bordo posterior do processo ascendente do alisfenóide e a lâmina anterior do petrosal é bem nítida abaixo do forâmen trigeminal e, dorsalmente a este ponto, é menos proeminente, mas, em uma vista lateral do lado esquerdo do crânio (FIG. 26), pode ser visualizada uma linha, que pode corresponder ao contato entre esses ossos. De qualquer modo, não se observa um espaço não ossificado entre estes ossos, como indicado para *Riograndia* (Soares, 2004) e *Morganucodon* (Kermack *et alii*, 1981), e o processo ascendente do alisfenóide parece se sobrepor à lâmina anterior do petrosal ao longo do que externamente parece ser o contato sutural entre os ossos em *Brasilitherium*.

A região do forâmen trigeminal é preservada somente no lado esquerdo do crânio, e sua configuração difere da que foi observada em outro espécime de *Brasilitherium* por Bonaparte *et alii* (2005). Os autores descreveram uma condição variável para este caráter no mesmo indivíduo, indicando um único grande forâmen trigeminal situado na lâmina anterior, em um lado do crânio, e três forâmens para os ramos do trigêmio, do outro, estando um na sutura entre o alisfenóide e o petrosal, e dois na lâmina anterior do petrosal (ver FIG. 24).

No entanto, o que se observa no exemplar UFRGS-PV-1043-T é a presença de dois forâmens confluentes, na sutura entre o processo ascendente do alisfenóide e lâmina anterior do petrosal, cada qual delimitado por um dos ossos. Mesmo que pudesse haver alguma separação óssea não preservada entre os forâmens, estes seriam

muito mais próximos entre si do que os forâmens para os ramos maxilar ( $V_2$ ) e mandibular ( $V_3$ ) nos mamaliaformes não-mamalianos em que aparecem como aberturas distintas, estando o forâmen  $V_2$  na sutura entre o processo ascendente do alisfenóide e a lâmina anterior do petrosal, e o forâmen para o ramo  $V_3$ , envolvido exclusivamente pelo petrosal (e.g. *Sinoconodon* [Crompton e Sun, 1985]; *Adelobasileus* [Lucas e Luo, 1993]), ou, como em *Morganucodon* (Kermack *et alii*, 1981), estando ambos os forâmens na lâmina anterior, mas claramente separados. Todavia, a configuração aqui descrita para *Brasilitherium* também difere do padrão primitivo para cinodontes, com um único forâmen para os dois ramos na sutura entre o alisfenóide e o proótico (e.g. Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004). A condição de dois forâmens confluentes observada no *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T é similar à condição descrita por Hopson (1964) para o tritilodontídeo *Bienotherium*.

Acima do forâmen para o ramo  $V_3$  há um outro conspícuo forâmen, totalmente envolvido pela lâmina anterior do petrosal, o qual é visível nos dois lados do crânio e, em vista dorsal, aparece em orientação quase horizontal, em virtude da curvatura da a parede lateral desta parte da caixa craniana, a qual é aproximadamente vertical acima deste forâmen (lâmina anterior do petrosal), e, deste ponto até seu limite ventral, látero-ventralmente inclinada (FIG. 25B e FIG. 26). Este forâmen também aparece em vista ventral, na região do *cavum epiptericum*. Por sua localização, o mais provável seria tratar-se de um segundo forâmen para o ramo  $V_3$ , como fora sugerido para o outro exemplar do mesmo táxon por Bonaparte *et alii* (2005), porém a orientação horizontalizada (levemente inclinada látero-ventralmente) deste forâmen, poderia sugerir um trajeto que parte do *cavum epiptericum* e sai da cavidade craniana em sentido dorsal. Para uma trajetória similar, Rougier *et alii* (1992) indicaram os forâmens

presentes na lâmina anterior do petrosal de multituberculados como sendo para ramificações temporais do ramo superior da artéria estapedial. No entanto, o trajeto do ramo superior da artéria estapedial passa pela parte mais posterior da lâmina anterior do petrosal (ver reconstituição dos vasos sanguíneos, no decorrer desta seção), enquanto o referido forâmen de *Brasilitherium* está no limite anterior da lâmina anterior do petrosal, estando, então, mais próximo do ramo inferior da artéria estapedial, o qual estende-se anteriormente, ventral à aba lateral do petrosal, alcançando o *cavum epiptericum* (Rougier *et alii*, 1992). Sendo assim, devido ao seu caráter peculiar, não oferecemos aqui uma interpretação segura para este forâmen horizontalizado dorsal ao V<sub>3</sub>.

Em vista ventral (FIG. 26), posteriormente à abertura ventral do *cavum epiptericum*, observa-se o promontório, inclinado ântero-medialmente e, lateral a este, a delimitação anterior da fenestra vestibular, a aba lateral do petrosal e o ramo quadrado do alisfenóide (ver também FIG. 30, na seção 5.2 deste capítulo). Junto ao limite ântero-medial da aba lateral encontra-se um forâmen, aqui sugerido como a abertura timpânica do canal proótico (*canalis prooticus* [Gaupp, 1908 *apud* Wible e Hopson, 1995]). Anterior a este forâmen, não há um assoalho para o gânglio semilunar do nervo trigêmio (V), *i.e.* uma “calha lateral” (“*lateral trough*”, também seguindo a terminologia inicialmente proposta por Kermack [1963]). Como já foi mencionado, o forâmen para o nervo facial (VII) não é visível na vista ventral do crânio UFRGS-PV-1043-T.

O forâmen indicado para o canal proótico não apresenta uma continuação imediata como um canal ósseo, já que, imediatamente dorsal à região deste forâmen, a parede lateral do petrosal (a lâmina anterior) possui uma incisura para o forâmen pelo qual passa o ramo V<sub>3</sub>. Analisando internamente a reconstrução tridimensional do crânio

de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T, é visível, na face interna da lâmina anterior do petrosal, em ambos os lados, um canal diagonal entre a região do forâmen para o ramo V<sub>3</sub> e um ponto acima do limite dorsal à fossa subarcuata (FIG. 27). Este canal aparece medialmente aberto na quase totalidade de sua extensão, marcando, conseqüentemente, o molde endocraniano do encéfalo descrito na seção 5.3 deste capítulo.

Da região posterior do basicrânio, além de características do petrosal mais intimamente relacionadas à orelha interna, especialmente o promontório (as quais são abordadas na seção 5.2 deste capítulo), cabe destacar o processo paraoccipital do petrosal e o forâmen pterigoparaoccipital. O processo paraoccipital, em vista ventral, apresenta um processo anterior conspícuo, estendendo-se até o limite anterior do forâmen pterigoparaoccipital, o qual também é alinhado ao limite anterior da fenestra vestibular. Entretanto, como já havia sido apontado por Bonaparte *et alii* (2005), o processo paraoccipital de *Brasilitherium* apresenta a condição primitiva de não ser bifurcado, sendo a condição derivada descrita somente para tritilodontídeos, *Brasilodon* e mamaliaformes não-mamalianos (Hopson, 1964; Sun, 1984; Sues, 1986; Rowe, 1988; Luo, 1994; Luo e Crompton, 1994; Luo *et alii*, 2002; Bonaparte *et alii*, 2005). Quanto a este caráter, ainda é possível distinguir a presença de um processo anterior e um posterior, existente em tritilodontídeos, *Brasilodon* e *Sinoconodon*, da condição de *Morganucodon*, no qual há a diferenciação da bifurcação paraoccipital em processo quadrado e processo mastóide (*e.g.* Abdala, 2007).

Com relação ao forâmen pterigoparaoccipital, observa-se claramente em UFRGS-PV-1043-T que, ao contrário do que fora sugerido por Bonaparte *et alii* (2005) com base em outro exemplar de *Brasilitherium* (no qual esta região do crânio estava quebrada), este forâmen é fechado lateralmente. Pelo que se observa na reconstrução

tridimensional de UFRGS-PV-1043-T, o petrosal parece ser o único osso no local, com o esquamosal estando lateralmente a este (FIG. 26). Esta característica aproximaria *Brasilitherium* da condição primitiva, observada em *Thrinaxodon* (Rougier *et alii*, 1992), no qual o forâmen é totalmente incluso no proótico, muito embora haja grande variação com respeito a este caráter entre cinodontes não-mamalianos. Esta condição é descrita também para *Brasilodon* (Bonaparte *et alii*, 2003) e o tritilodontídeo *Bienotherium* (Hopson, 1964), embora a condição com o forâmen lateralmente aberto tenha sido considerada padrão para tritilodontídeos (Lucas e Luo, 1993; Luo, 1994). O mesmo forâmen também é aberto no triteledontídeo *Pachygenelus* (Luo, 1994), em *Riograndia* (Soares, 2004) e nos mamaliaformes não-mamalianos *Morganucodon* e *Sinoconodon* (Lucas e Luo, 1993). Já em *Adelobasileus*, este forâmen é fechado pelo esquamosal, assim como em *Lumkuia* (Hopson e Kitching, 2001) e nos traversodontídeos *Luangwa*, *Massetognathus* e *Exaeretodon* (Lucas e Luo, 1993). O forâmen pterigoparaoccipital pode ainda ser lateralmente fechado pelo proótico e pelo ramo quadrado do alisfenóide (*e.g.* *Probainognathus* [Luo, 1994]) e *Diarthrognathus* [Crompton, 1958]).

Posterior à lâmina anterior do petrosal, um estreito processo cranial do esquamosal cobre externamente, em vista lateral, a parte da caixa craniana posterior ao forâmen pterigoparaoccipital. Entre o esquamosal e a lâmina anterior do petrosal, há um forâmen, ventralmente dirigido, contínuo a um canal em direção dorsal, que tem seu limite ventral no forâmen pterigoparaoccipital (FIG. 29). Ao se seccionar a reconstrução tridimensional do crânio UFRGS-PV-1043-T em plano sagital nesta região do crânio, observa-se que o referido forâmen, entre o esquamosal e a lâmina anterior do petrosal,

comunica-se internamente com um pequeno canal interno (canal pós-temporal) que se abre posteriormente em um forâmen na placa occipital (FIG. 26).

Dorsalmente, os parietais cobrem praticamente toda a extensão da caixa craniana e, assim como descrito por Bonaparte *et alii* (2005), não é observada a sutura entre os ossos dos dois lados, havendo, na linha média, uma crista sagital, a qual se torna muito mais proeminente, formando uma quilha, no 1/5 mais posterior da caixa craniana. A metade posterior desta estrutura conspícua é formada pelo esquamosal, que completa a parte mais posterior da região do crânio em vista dorsal, onde forma parte da crista lambdoidal.

Comparando-se uma secção transversal de UFRGS-PV-1043-T, em plano coronal, na região parietal do crânio onde aparece o canal coclear (mostrada na FIG. 31, seção 5.2), com imagens similares de outros cinodontes mostradas na FIG. 17 (seção 4.3), observa-se que a caixa craniana deste exemplar de *Brasilitherium* apresenta proporções de largura e altura similares às de *Yunnanodon*. Nestes táxons, os parietais projetam-se mais lateralmente em relação a outros cinodontes não-mamaliaformes, porém sem chegar a formar a curvatura observada em como em *Morganucodon*, a qual também é acompanhada pela lâmina anterior do petrosal. No caso do exemplar de *Brasilitherium* aqui estudado, a lâmina anterior do petrosal é aproximadamente vertical, de modo que a caixa craniana torna-se mais larga apenas na metade ventral desta região do crânio, no nível da fossa subarcuata.

Observando-se a placa occipital triangular de UFRGS-PV-1043-T (FIG. 26), observam-se claramente os côndilos occipitais, de forma oval e orientação dorsolateral e, embora ocupem, juntos, toda a margem ventral do forâmen magno, são separados medialmente pelo entalhe que acomodaria o processo odontóide do axis. Todavia,



poucos detalhes adicionais podem ser revelados, já que não aparecem suturas entre os ossos e existem distorções decorrentes de fraturas nessa região do crânio. O que parece ficar claro é que a abertura posterior do canal pós-temporal para a artéria *diploëtica magna* e a veia de mesmo nome (Wible e Hopson, 1993) fica em uma sutura próxima à crista lambdoidal, sendo então bordeada ventralmente pelo processo paraoccipital e dorso-lateralmente pelo esquamosal. Este aspecto como é característico entre mamaliaformes não-mamalianos (*e.g.* Allin, 1992; Crompton e Luo, 1993), enquanto outros eucinodontes não-mamalianos possuem este forâmen bordeado pelo processo paraoccipital, ventralmente, e o tabular, dorsalmente (*e.g.* *Cynognathus* [Broilli e Schroeder, 1934], *Massetognathus* [Romer, 1967], *Exaeretodon* [Bonaparte, 1966a], *Probainognathus* [Romer, 1970], *Probelesodon* [Teixeira, 1982], *Oligokyphus* [Crompton, 1964], *Bienotherium* [Sun, 1984] e *Brasilodon* [Bonaparte *et alii*, 2003]), podendo ainda ter a participação do supraoccipital (*e.g.* *Diarthrognathus* [Crompton, 1958] e *Pachygenelus* [Allin e Hopson, 1992]).

A condição primitiva da abertura posterior do canal pós-temporal, como observada em *Thrinaxodon* (Parrington, 1946; Fourie, 1974), é ser incluso no tabular. No caso de *Brasilitherium*, ainda que seja incerta a presença do tabular (Bonaparte *et alii*, 2003, 2005), a observação da reconstrução tridimensional do exemplar UFRGS-PV-1043-T sugere que não há participação de outro osso medialmente (tabular ou supraoccipital).

Ademais, embora não fosse o foco principal deste trabalho, foi possível aqui reconstituir, ao menos em parte, a vascularização da caixa craniana de UFRGS-PV-1043-T em função dos sulcos e forâmens identificados, seguindo as interpretações de Rougier *et alii* (1992), Wible e Hopson (1995) e Kielan-Jaworowska *et alii* (2004). Os

vasos sobre os quais foi possível fazer alguma inferência de sua trajetória, em *Brasilitherium* (FIG. 29) são abordados a seguir.

- Artéria carótida interna

A trajetória deste vaso, em seu trecho posterior ao basisfenóide, pode se dar ao longo da sutura entre o basioccipital e o petrosal, no assoalho da orelha média, ou no promontório, conforme os três tipos de configuração estabelecidos por Wible (1986). Como o exemplar UFRGS-PV-1043-T apresenta um leve sulco no lado medial do promontório do lado esquerdo (no lado direito, a condição de preservação é mais precária), chegando até às proximidades dos forâmens no basisfenóide, pode-se sugerir que, em *Brasilitherium*, a carótida interna deveria seguir para frente, entre o promontório e o basisfenóide. Todavia, o sulco mencionado pode ser apenas resultado do contato entre o promontório, ventralmente proeminente, com a superfície mais plana do basioccipital. A comparação com outros cinodontes não-mamalianos nesse aspecto também não é possível, já que, conforme ressaltado por Rougier *et alii* (1992), estes táxons não apresentam canais ou sulcos apropriados no basicrânio.

A entrada da carótida interna na cavidade craniana através de forâmens inclusos no basisfenóide é o padrão mais comum para sinápsidos de modo geral (Kemp, 1982), incluindo a maioria dos cinodontes não-mamaliaformes e mamaliaformes não-mamalianos (Hopson e Barghusen, 1986). Presumivelmente, nos táxons de cinodontes não-mamalianos sem forâmens no basisfenóide (*e.g.* *Cynognathus* [Hopson e Barghusen, 1986]; Traversodontídeos [Bonaparte, 1962; Rougier *et alii*, 1992] e os tritilodontídeos *Oligokyphus* [Kühne, 1956], *Kayentatherium* [Sues, 1986] e *Bienotherium* [Sun, 1984]), a entrada deste vaso na cavidade craniana presumivelmente dava-se através do *cavum epiptericum* (Hopson e Barghusen, 1986; Hopson, 1991;

Wible, 1991), característica esta que já foi proposta como uma sinapomorfia para o grupo Cynognathia, incluindo neste os tritilodontídeos (Hopson e Barghusen, 1986).

Externamente, a visualização dos forâmens para as carótidas na reconstrução tridimensional do exemplar UFRGS-PV-1043-T é difícil, sendo sugestiva, entretanto, a presença de dois forâmens na parte posterior dos sulcos que se formam de cada lado do processo ventral existente na linha média do complexo esfenóide, o qual, por sua vez, continua anteriormente como processo cultriforme, em meio aos pterigóides. Esta localização seria mesmo provável, levando-se em consideração a indicação dos forâmens em outro espécime de *Brasilitherium* ilustrada por Bonaparte *et alii* (2005). Além disso, a presença de diminutos forâmens na região é corroborada pela observação das imagens de secções do crânio em plano sagital (ver FIG. 25D), havendo externamente, a partir dos locais dos forâmens, dois canais estreitos, pósterodorsalmente dirigidos, que se abrem no interior da cavidade craniana, na parede látero-anterior da fossa hipofisária (*sella turcica*). Mesmo assim, na visão interna da reconstrução tridimensional, não fica clara a presença de forâmens na superfície interna da sela túrcica.

- Sistema estapedial

O sistema estapedial inclui a artéria estapedial proximal, que se origina da carótida interna, próxima à fenestra vestibular, e seus vários ramos (Rougier *et alii*, 1992). A artéria estapedial proximal está presente em muitos amniotas modernos, porém, em muitos táxons, não está associada a nenhum entalhe ou sulco ósseo, sendo este o caso dos cinodontes não-mamalianos (*e.g.* Rougier *et alii*, 1992). Os mesmos autores ainda salientam que nem a constatação de um estribo perfurado, por si, é garantia da ocorrência da artéria estapedial proximal, tendo em vista que em alguns

térios atuais não há artéria passando pelo estribo (Novacek e Wyss, 1986). De qualquer modo, é assumido que a artéria estapedial esteve presente em cinodontes não-mamalianos, entrando na região auditória do crânio, atravessando o forâmen estapedial e, através do seu ramo superior, o forâmen pterigoparaoccipital (*e.g.* Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004).

A partir da bifurcação da artéria estapedial proximal, o ramo inferior dirige-se anteriormente, passando dorsal ou ventral ao teto da orelha média em diferentes eutérios atuais. No Theriiforme *Vincelestes*, nos multituberculados e em *Ornithorynchus*, o ramo inferior passa ventralmente ao teto da orelha média, estando, porém, ausente em *Tachyglossus* e marsupiais (Wible, 1987; Rougier *et alii*, 1992). Não obstante, também não há sulcos como evidência do curso desse vaso em cinodontes não-mamalianos. Mesmo assim, Rougier *et alii*, 1992 basearam-se na similaridade da calha lateral de *Vincelestes* com *Sinoconodon*, morganucodontídeos e triconodontídeos - a qual serve de assoalho para os gânglios semilunar e geniculado para os nervos V e VII, respectivamente - para sugerir que o ramo inferior deveria passar ventral à calha lateral também nestes táxons. Os mesmos autores rejeitaram a hipótese aventada por Wible (1990), de que este vaso poderia ter ocupado o sulco ou canal, dorsal ao teto da orelha média, existente na maioria dos cinodontes não-mamaliaformes, bem como em *Sinoconodon* e morganucodontídeos, e interpretam que o vaso ocupante desses locais seria a veia da aba lateral (“*lateral flange*”). De resto, Rougier *et alii* (1992) sugeriram que, no caso dos cinodontes não-mamaliaformes, os quais não possuem a calha lateral, o ramo inferior da artéria estapedial, se presente, passava ventromedial à aba lateral.

Já o ramo superior da artéria estapedial é ausente em *Tachyglossus* e marsupiais (Wible, 1987), mas tem trajetória bem conhecida em cinodontes não-mamalianos,

passando através do forâmen pterigoparaoccipital e seguindo dorsalmente, ao longo de um sulco, na parte posterior da lâmina anterior do proótico (ou petrosal), ou entre esta e o esquamosal, até a abertura anterior do canal pós-temporal onde se une à artéria *diploëtica magna*, abordada a seguir. Este “sulco ascendente” (*ascending groove* [Rougier *et alii*, 1992]) é observado em cinodontes não-mamalianos de modo geral, sendo primitivamente exposto externamente, como em *Thrinaxodon*, *Probainognathus*, tritilodontídeos, *Pachygenelus*, *Sinoconodon* e *Morganucodon* (e.g. Rougier *et alii*, 1992; Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004), mas podendo também ser coberto por uma aba do proótico (e.g. *Massetognathus*, conforme ilustrado por Rougier *et alii* [1992]). Este sulco passa ser fechado, formando um canal, em *Hadrocodium*, multituberculados e *Vincelestes* (Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004).

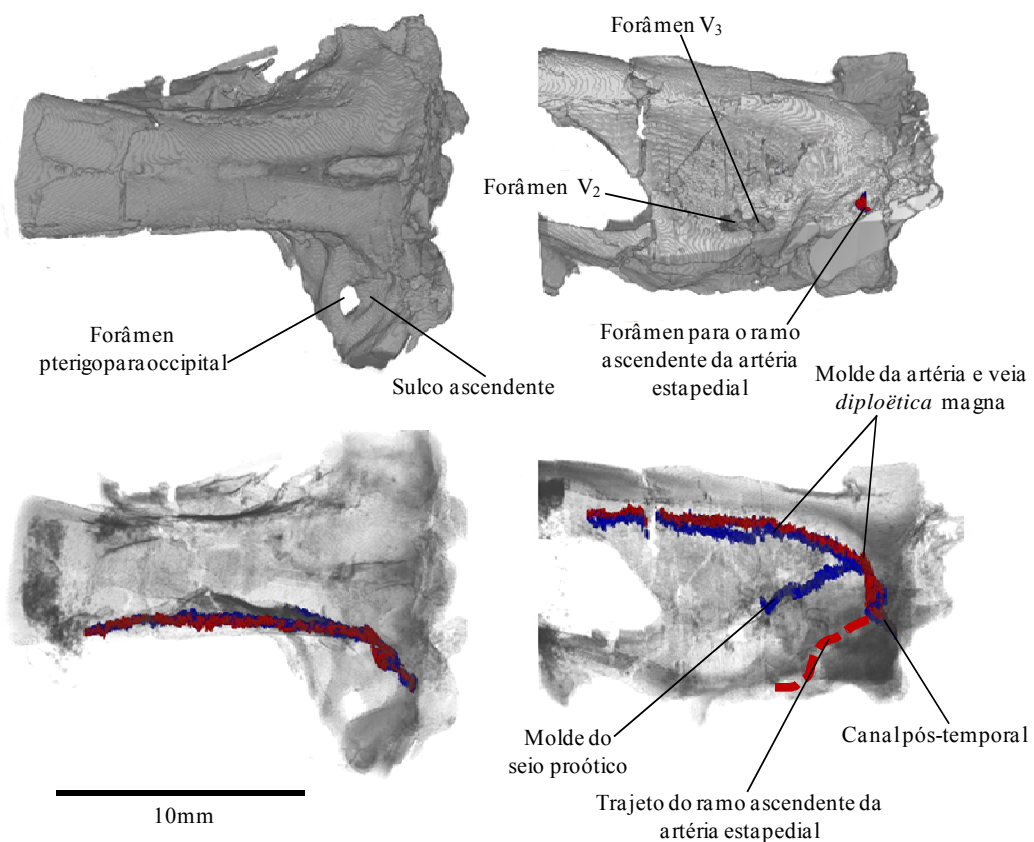
No espécime UFRGS-PV-1043-T é bem nítido um sulco amplo na parte posterior do petrosal (FIG. 26 e FIG. 29), que parte do forâmen pterigoparaoccipital, em sentido dorso-posterior, até alcançar, na linha do canal pós-temporal, aproximadamente na metade da altura do crânio, um forâmen ventralmente dirigido, no limite entre o petrosal e o esquamosal. Como será discutido a seguir, a partir deste ponto, o caminho arterial parece ser externamente coberto pelo petrosal.

- Artéria e veia *diploëtica magna*

A artéria *diploëtica magna* é um tributário da artéria occipital, que entra no crânio, na placa occipital, através do canal pós-temporal (Kielan-Jaworowska *et alii*, 1986, 2004; Wible, 1987; Wible e Hopson, 1995). A partir da abertura anterior do canal pós-temporal, a artéria *diploëtica magna* une-se ao ramo superior da artéria estapedial e segue dorsal, e depois anteriormente, na região da sutura entre o parietal e a lâmina anterior do proótico (ou petrosal), seguindo anteriormente como ramo supraorbital (e.g.

Rougier *et alii*, 1992; Wible e Hopson, 1995; Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004). Ao longo deste trajeto, a artéria *diploëtica* magna seria acompanhada por uma veia de mesmo nome (Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004).

O trajeto, em sentido rostral, da artéria e veia *diploëtica* magna, a partir da abertura anterior do canal pós-temporal, em cinodontes não-mamaliaformes, geralmente ocorre em um sulco aberto, como em *Thrinaxodon*, *Probainognathus*, tritilodontídeos e *Pachygenelus* (e.g. Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004), sendo *Massetognathus* uma exceção, com a maior parte destes vasos situada internamente à sutura do parietal com a lâmina anterior do proótico e processo ascendente do alisfenóide (Rougier *et alii*, 1992; Wible e Hopson, 1995).



**Figura 29** – Reconstrução tridimensional da caixa craniana de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T em vista dorsal (à esquerda) e lateral (à direita), com a parte óssea semi-transparente nas imagens de baixo, para mostrar os moldes obtidos dos vasos cranianos.

Kielan-Jaworowska *et alii* (2004) indicaram a disposição endocranial do ramo supraoccipital como sinapomorfia para mamaliaformes, como base na sua ocorrência em *Adelobasileus*, *Sinoconodon* e *Morganucodon*. Esta sinapomorfia pode abranger também *Brasilitherium*, já que, pelo que se pode observar da reconstrução tridimensional do exemplar UFRGS-PV-1043-T (FIG. 29), a artéria e veia *diploëtica magna*, entre o canal pós-temporal e o limite anterior do processo ascendente do alisfenóide, seguem um trajeto intracranial ou intramural (com o bordo superior da lâmina anterior do petrosal sobrepondo-se ao parietal), inclusive marcando o molde endocraniano (ver seção 5.3 deste capítulo) de modo similar ao observado nos multituberculados *Nemegtbaatar* e *Chulsanbaatar* (ver FIG. 28A,B).

- Seio Proótico e veia lateral da cabeça

O seio proótico (*prootic sinus* [Crompton e Luo, 1993] = seio transversal [Gaupp, 1908 *apud* Wible e Hopson, 1995] = *vena cerebri media* [Kermack *et alii*, 1981] = veia do proótico [Kielan-Jaworowska *et alii*, 1986]) está presente em monotremos e marsupiais atuais, drenando a região cerebelar, passando pelo canal proótico, situado no petrosal em *Tachyglossus*, ou entre o petrosal e a *lamina obturans* em *Platypus*, ou ainda entre o petrosal e o esquamosal nos marsupiais, e deixando a cavidade craniana entre os gânglios semilunar (nervo V) e geniculado (nervo VII), na região da orelha média (*e.g.* Rougier *et alii*, 1992; Wible e Hopson, 1995).

Já a veia lateral da cabeça (*vena capitis lateralis*) está presente em todos os embriões de amniotas e é retida na fase adulta em saurópsidos, monotremos e maioria dos marsupiais (Wible, 1990). Embriologicamente, forma-se lateralmente ao gânglio geniculado e a cápsula ótica, tendo suas extremidades anterior e posterior unidas à veia medial da cabeça (*vena capitis medialis*), a qual é retida em todos os mamíferos atuais

adultos como seio cavernoso (*sinus cavernosus*), e é pré-existente em todos os embriões de vertebrados como veia primária da cabeça (Goodrich, 1939; Rougier *et alii*, 1992). Em estágios embrionários subseqüentes ocorre a degeneração do segmento medial à cápsula ótica, de modo que a principal veia craniana longitudinal passa a ter uma origem mista, veia medial da cabeça, anteriormente ao gânglio semilunar, e veia lateral da cabeça, posteriormente a este gânglio (Rougier *et alii*, 1992).

Segundo Wible e Hopson (1995), a veia lateral da cabeça inicia a partir da junção do seio proótico com a continuação da veia medial da cabeça, chamada de veia pós-trigeminal, o que pode ser observado no *Tachyglossus* adulto, porém em *Platypus* e marsupiais a veia pós-trigeminal é perdida. Wible e Hopson (1995), então, diferenciam o seio proótico e a veia lateral da cabeça, em *Platypus*, no ponto de bifurcação dos ramos superior e inferior da artéria estapedial, já que a parte proximal do primeiro segue dorsalmente junto com o seio proótico, a partir do forâmen pterigoparaoccipital, e o trecho proximal do segundo, embriologicamente, acompanha a veia pós-trigeminal. Já em marsupiais, além do sistema estapedial também ser perdido, o principal tributário do seio proótico é a veia emissária esfeno-parietal, a qual sai do crânio pelo forâmen pós-glenóide, enquanto a veia lateral da cabeça é retida - mas com comprimento e largura reduzidos - apenas em didelfídeos, caenolestídeos e alguns dasiurídeos (*e.g.* Wible, 1990), passando por um pequeno canal horizontal no teto da cavidade da orelha média. Seguindo o critério de Wible e Hopson (1995), este canal não seria o canal proótico, por não abrigar o seio proótico, o qual intracranialmente passa por um sulco na superfície do petrosal, dorsal à fossa subarcuata, e deixa a cavidade craniana em uma abertura entre o petrosal e o esquamosal nos marsupiais citados acima. O ponto de origem da



veia lateral da cabeça, nesses táxons, é considerado, por Wible e Hopson (1995), como o limite entre o seio proótico e a veia emissária esfenoparietal.

Com base no padrão de monotremos, Rougier *et alii* (1992) reconstituíram o trajeto do seio proótico para *Vincelestes*, passando no canal com abertura intracraniana dorsal à coroa (“rim”) da fossa subarcuata e saindo da cavidade craniana na superfície timpânica, lateral ao forâmen facial (nervo VII) secundário. A partir deste forâmen, a veia lateral da cabeça passaria, em sentido posterior, ao longo da calha lateral (*lateral trough*) do petrosal (Rougier *et alii*, 1992). Uma configuração similar também é reconhecida para multituberculados e mamaliaformes não-mamalianos como *Morganucodon* e *Haldanodon*, enquanto *Sinoconodon* difere quanto à abertura intracraniana, a qual está situada na parte posterior do *cavum epiptericum* (Wible e Hopson, 1995).

Entre cinodontes não-mamaliaformes, a presença do seio proótico é presumida por Wible e Hopson (1995), dada sua distribuição entre amniotas atuais. Entretanto, de modo geral, esta veia passaria ventralmente, através da parte posterior da abertura ventral do *cavum epiptericum*, havendo poucos táxons para os quais o canal proótico é descrito. Nesse sentido, Rougier *et alii* (1992) e Wible e Hopson (1995), destacam a presença de um pequeno forâmen na aba lateral, posicionado lateralmente ao forâmen para o nervo facial (VII), em *Massetognathus*, e três forâmens, por onde passaria o seio proótico, na mesma região do crânio de *Probainognathus*. Neste táxon, a partir da abertura dorsal no *cavum epiptericum* no lado interno da caixa craniana, segue um sulco, em sentido ântero-dorsal, na parede interna da parte posterior do *cavum*. Ademais, Bonaparte *et alii* (2005) também indicam três forâmens em posição lateral à fenestra vestibular e, portanto, posteriores ao forâmen facial (VII), para *Brasilodon*,

bem como um forâmen de posição similar à de mamaliaformes não-mamalianos em *Brasilitherium*.

Devido às relações filogenéticas assumidas entre *Massetognathus* e *Probainognathus* e destes com os demais cinodontes não-mamalianos, Wible e Hopson (1995) consideraram que o canal proótico teria evoluído de forma independente nesses táxons. Já *Brasilodon* aparece como um dos táxons mais intimamente relacionado a mamaliaformes em algumas análises filogenéticas (e.g. Bonaparte *et alii*, 2003, 2005; Soares, 2004), embora poder-se-ia considerar que a presença de três foramens torna sua condição mais próxima à configuração descrita para *Probainognathus*. Além disso, esses foramens em *Brasilodon*, como foram ilustrados por Bonaparte *et alii* (2005), aparecem localizados posteriormente em relação à posição da abertura ventral do canal proótico em todos os outros táxons de cinodontes não-mamalianos.

Com respeito a *Brasilitherium*, tanto pela sua posição filogenética, quanto pela posição do forâmen, pode-se considerar que este táxon e os mamaliaformes possuem o forâmen do canal proótico como sinapomorfia. No exemplar aqui descrito, observa-se, no lado esquerdo do crânio, em vista ventral, um forâmen na porção da aba lateral, imediatamente posterior ao *cavum epiptericum*, em uma posição similar a do forâmen que é descrito para mamaliaformes como abertura do canal proótico. A abertura dorsal deste forâmen ocorre no *cavum epiptericum*, na região onde lateralmente está o forâmen para o ramo mandibular (V<sub>3</sub>) do nervo trigêmio (V).

Além disso, na superfície interna da lâmina anterior do petrosal, nos dois lados do crânio, é claramente visível um sulco, de orientação diagonal, entre um ponto acima do forâmen V<sub>3</sub> e o limite dorsal da fossa subarcuata. Sugere-se aqui que este sulco poderia ter sido ocupado pelo seio proótico, o qual teria seguido uma trajetória ântero-

ventral, a partir de seu limite dorsal, acima da fossa subarcuata, passando a ter uma orientação vertical fora do sulco, passando medialmente ao forâmen V<sub>3</sub>, até deixar a caixa craniana pelo forâmen na aba lateral. Este sulco também marca o molde endocraniano (ver FIG. 34, na seção 5.3 deste capítulo), de modo similar (em espessura e localização) ao observado nos moldes endocranianos dos multituberculados *Nemegtbaatar* e *Chulsanbaatar* (Kielan-Jaworowska *et alii*, 1986; Hurum, 1998b; FIG. 28A,B), nos quais a marca é indicada como veia do proótico (ou veia proótica = “*prootic vein*”). Kielan-Jaworowska *et alii* (1986) definem a veia do proótico como o vaso que inicia intracranialmente na bifurcação do seio transversal em seio proótico e seio sigmóide (este sem impressões nítidas no molde endocraniano de *Brasilitherium*) e, a partir deste ponto, dirige-se para frente e depois ventralmente, ocupando um sulco na superfície endocraniana do petrosal, até deixar a cavidade craniana pelo forâmen do canal proótico, na superfície timpânica.

Em *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T, o limite pósterodorsal do sulco se aproxima da passagem da artéria e veia *diploëtica* magna, no limite entre o parietal e a lâmina anterior do petrosal, podendo até ser confluyente, como podem sugerir as marcas no molde endocraniano. Em sua reconstituição vascular de *Thrinaxodon*, Watson (1920) representou o seio proótico entrando na cavidade craniana via forâmen trigeminal e dirigindo-se dorsalmente, internamente à lâmina anterior do proótico, até o forâmen vascular, situado no sulco externo, contínuo ao canal pós-temporal e forâmen pterigoparaoccipital, onde o autor sugeriu que passava também uma veia. Contudo, Rougier *et alii* (1992), ao indicarem que o sulco externo, em *Thrinaxodon*, seria ocupado pela artéria *diploëtica* magna e seu ramo supraorbital, como já mencionado acima, concluíram que o forâmen vascular existente era para passagem do ramo

meningeal da mesma artéria. Ainda assim, em cinodontes de modo geral, a artéria *diploëtica magna* é acompanhada por uma veia de mesmo nome em sua trajetória (e.g. Wible e Hopson, 1995; Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004). Ademais, em sua reconstituição da vascularização da caixa craniana de multituberculados, Kielan-Jaworowska *et alii* (1986) mostraram vasos que se dirigem intracranialmente, a partir do canal ascendente e canal pós-temporal, passam sobre o seio proótico, lateralmente a este, e sugerem que pode ter havido uma comunicação venosa no local, porém sem ter sido suficiente para unir as marcas de ambos os sistemas (FIG. 28B).

## 5.2. Região ótica do crânio (Invólucro ósseo da orelha interna)

Assim como já foi mencionado por outros autores (e.g. Bonaparte *et alii*, 2005; Abdala, 2007), não se observa alguma sutura indicando uma separação entre os ossos perióticos, de modo que os diferentes centros de ossificação desta região do crânio, em *Brasilitherium*, devem ter dado origem a um único petrosal. A mais significativa característica da região ótica do crânio de *Brasilitherium* é a presença de um típico promontório, já indicada por Bonaparte *et alii* (2005), com a *pars cochlearis* estando ventralmente exposta na forma de um proeminente abaulamento desta porção do petrosal (FIG. 30 e FIG. 31). O promontório de *Brasilitherium* é ântero-medialmente orientado, com um comprimento de 3.05mm, medido a partir do limite anterior da fenestra vestibular (*sensu* Luo e Ketten, 1991; Luo *et alii*, 1995) até o limite posterior do basisfenóide, formado pela ala do basisfenóide. As medidas das estruturas da orelha interna de UFRGS-PV-1043-T são mostradas na Tabela 1, abaixo.

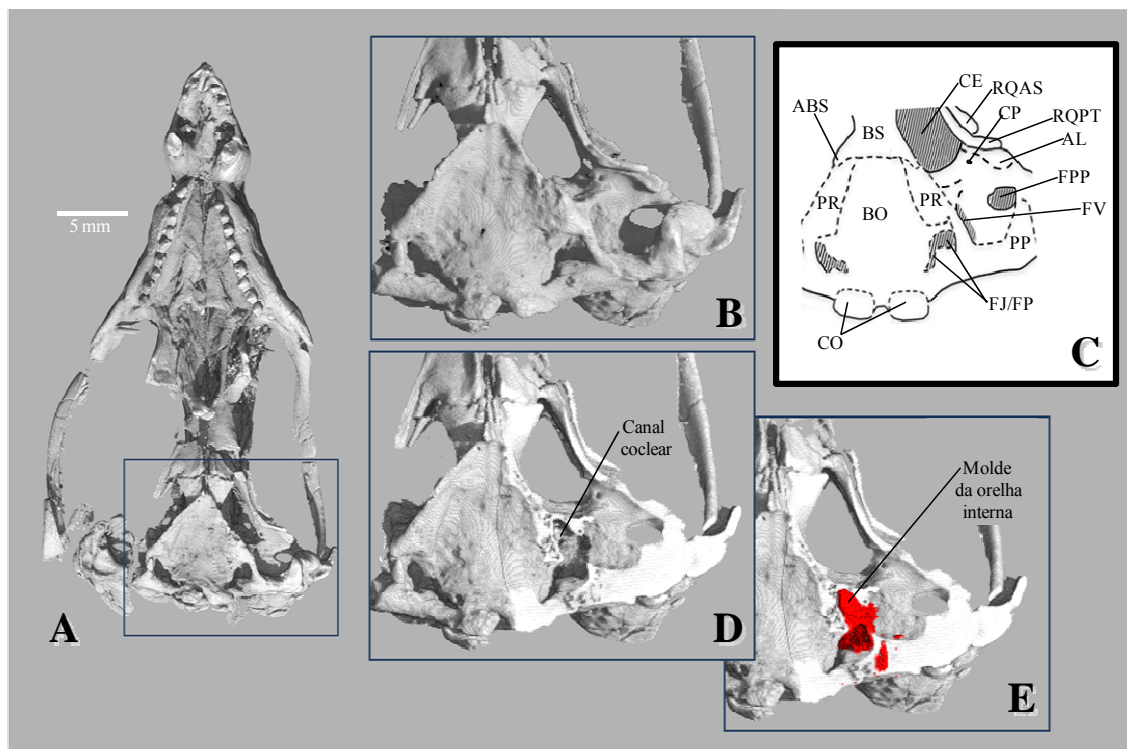
**Tabela 1** - Medidas do crânio e das estruturas da orelha interna (lado esquerdo) do espécime de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T.

Comprimento do crânio	38,03mm
Comprimento do promontório	3,05mm
Largura máxima do promontório	1,78mm
Altura máxima do promontório	0,59mm
Diâmetro ântero-posterior da fenestra vestibular	1,93mm
Diâmetro dorsoventral da fenestra vestibular	1,67mm
Área da fenestra vestibular	~2,5mm <sup>2</sup>
Comprimento do canal coclear	1,66mm
Diâmetro máximo do canal coclear	1,16mm
Altura da curvatura do canal semicircular anterior	1,94mm
Altura da curvatura do canal semicircular posterior	1,26mm
Altura da curvatura do canal semicircular lateral	1,20mm
Largura da curvatura do canal semicircular anterior	1,80mm
Largura da curvatura do canal semicircular posterior	1,30mm
Largura da curvatura do canal semicircular lateral	1,63mm

A presença da ala do basisfenóide é considerada um caráter primitivo, que é mantido em *Adelobasileus*, mas perdido nos demais mamaliaformes (Luo *et alii*, 1995; Luo, 2001). Esta estrutura chega a ser hipertrofiada em *Tritylodon* e *Bienotherium* (Luo, 2001) e, em cinodontes mais primitivos como *Thrinaxodon*, pode alcançar o anel ósseo da fenestra vestibular (Luo e Wible, 2005). Nestes táxons, a *pars cochlearis* não pode ser observada em vista ventral. Em *Yunnanodon*, a ala do basisfenóide não chega a alcançar a borda da fenestra vestibular, mas também se sobrepõe à porção anterior da *pars cochlearis*. Luo (2001) sugeriu então um efeito alométrico do grau de exposição externa da *pars cochlearis* (promontório) em relação ao tamanho do crânio, o que poderia explicar a hipertrofia da ala do basisfenóide nos tritilodontídeos maiores, como *Bienotherium* e *Tritylodon*. Além disso, Luo (2001) reportou uma separação mais

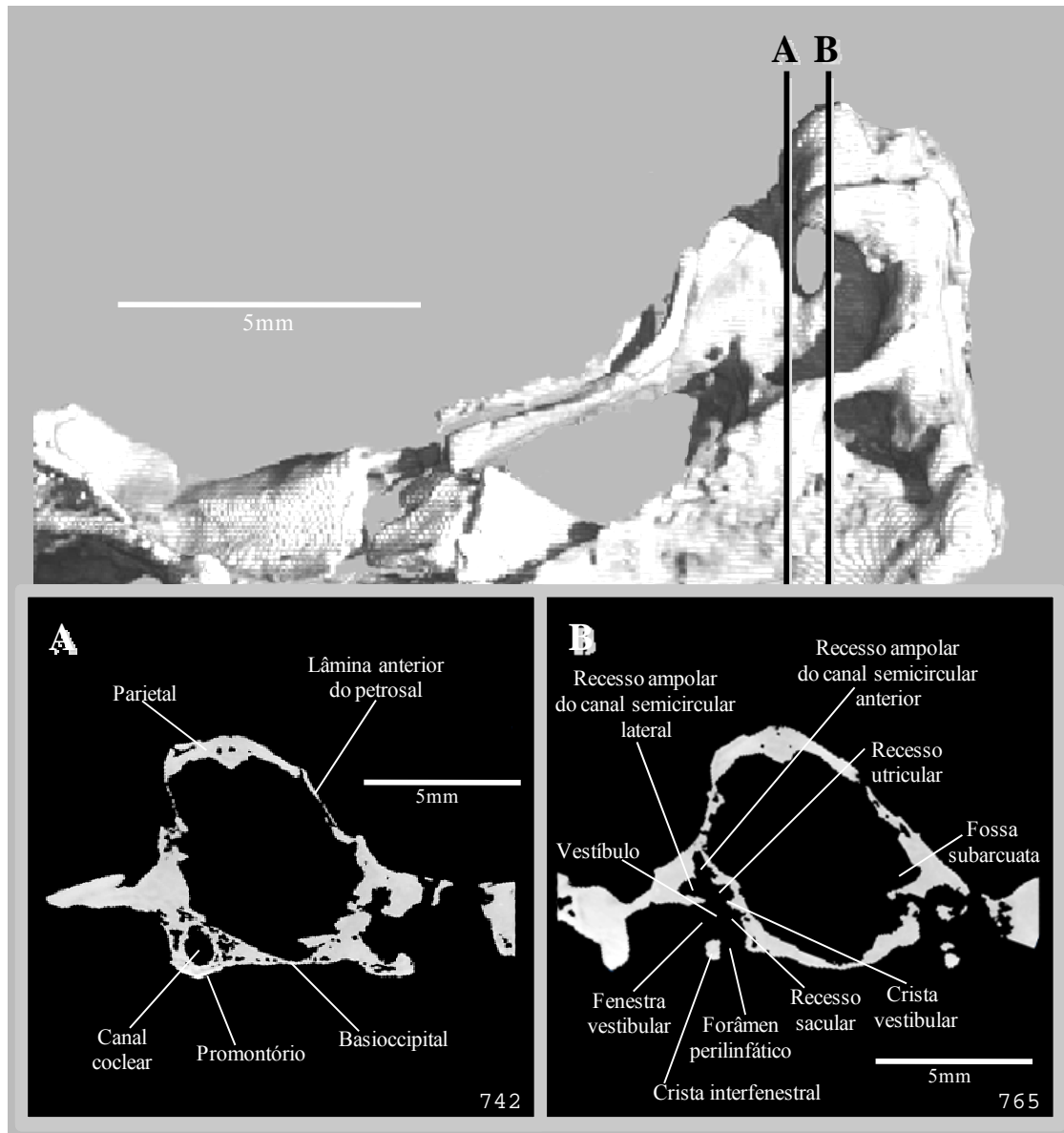
evidente entre petrosal, basisfenóide e basioccipital em espécimes juvenis, nos quais há uma maior exposição ventral da *pars cochlearis*, o que poderia ter levado Sun e Cui (1987) a sugerir a existência de um promontório para *Yunnanodon*. De qualquer modo, considerando menos provável que o espécime de *Brasilitherium* aqui descrito represente um indivíduo juvenil, tendo em vista o fato deste crânio, com 38mm de comprimento, ser significativamente ao crânio completo de *Brasilitherium* descrito por Bonaparte *et alii* (2005), o qual tem cerca de 25mm.

Em *Brasilitherium*, o contorno da ala do basisfenóide não é nítido, porém, como o canal coclear não se estende anteriormente até a porção mais anterior do promontório (FIG. 30), é provável que o invólucro ósseo da cóclea seja formado exclusivamente pelo petrosal, com a *pars cochlearis* exposta no basicrânio. A razão entre o comprimento do promontório e o comprimento do crânio (promontório/crânio X 100) para *Brasilitherium* é 8,02, similar à razão calculada para *Sinoconodon* (7,5 e 8,3 [Luo *et alii*, 1995]; 8,6 [Graybeal *et alii*, 1989]) e menor do que os valores para *Morganucodon* (8,6 [Luo e Ketten, 1991]), *Haldanodon* (9-11,7 [Lillegraven e Krusat, 1991]) e os multituberculados (9-11,3 [Luo e Ketten, 1991]) mostrados na Tabela 2. A altura máxima do abaulamento do petrosal, medida a partir da sutura entre o basioccipital e o promontório, até o limite ventral desta estrutura, é de 0,59mm.



**Figura 30** – Reconstrução tridimensional do crânio de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T em vista ventral (A), com destaque para a porção posterior do crânio (B, D e E), representada de forma esquemática em C. Legenda: ABS, ala do basisfenóide; AL, aba lateral (“lateral flange”) do petrosal; BO, basioccipital; BS, basisfenóide; CE, abertura ventral do *cavum epiptericum*; CO, côndilo occipital; CP, canal proótico; FJ, forâmen jugular; FP, forâmen perilinfático; FPP, forâmen pterigoparaoccipital; FV, fenestra vestibular; PP, processo paraoccipital; PR, promontório; RQAS, ramo quadrado do alisfenóide; RQPT, ramo quadrado do pterigóide. Em D e E, o promontório do lado esquerdo foi digitalmente removido para mostrar o canal coclear (D) e o molde da orelha interna digitalmente construído (E).

O promontório de *Brasilitherium*, comparado com os de mamaliaformes, parece ser menos inflado que o de *Morganucodon*, mas mais conspícuo que o de *Adelobasileus*, de acordo com a descrição de Luo *et alii* (1995). Além disso, a secção transversal, em plano coronal, da região do invólucro ósseo da cóclea do crânio de *Brasilitherium* (FIG. 31A) mostra um contorno arredondado do promontório, enquanto *Sinoconodon* apresenta uma faceta medial plana (Luo *et alii*, 1995; vide FIG. 19, seção 3.3.1). A largura máxima do promontório de *Brasilitherium* é 1,78mm. Com a forma arredondada do promontório, o basioccipital fica medial ao mesmo, enquanto em *Yunnanodon* é reportada uma aba lateral (“lateral lappet”) do basioccipital, a qual encobre a parte medial da *pars cochlearis* em vista ventral (Luo, 2001).



**Figura 31** – Região ótica do crânio de *Brasilitherium* (UFRGS-PV-1043-T), reconstruído digitalmente. Acima, as linhas pretas indicam os locais (A e B) das secções transversais em plano coronal, os quais são mostrados, respectivamente, nas imagens abaixo.



**Tabela 2** - Proporções da orelha interna, relativas ao comprimento do crânio, para *Brasilitherium* (UFRGS-PV-1043-T) e outros cinodontes (dispostos, de cima para baixo, os táxons sucessivamente mais intimamente relacionados aos mamíferos atuais).

<b>Táxon</b>	<b>Comprimento do promontório / comprimento do crânio (x100)</b>	<b>Comprimento do canal coclear / comprimento do promontório (x100)</b>	<b>Comprimento do canal coclear / comprimento do crânio (x100)</b>	<b>Fonte</b>
<i>Probainognathus</i>	-	-	2.6	Luo <i>et alii</i> (1995)
<i>Bienotherium</i>	-	-	2.6*	Hopson (1964)
<i>Yunnanodon</i>	-	-	4 - 5.2*	Luo (2001)
<i>Brasilitherium</i>	8.0	54.4	4.4	Este estudo
<i>Sinoconodon</i>	7.5-8.6	~50	2.7	Luo <i>et alii</i> (1995)
<i>Morganucodon</i>	8.6	~75	5.7 - 6.3	Luo e Ketten (1991); Luo <i>et alii</i> (1995)
<i>Haldanodon</i>	9-11.7	~75	8.8	Lillegraven e Krusat (1991)
<i>Nemegtbaatar</i>			6.7	Hurum (1998b)
<i>Catopsalis</i>	11.3	72.2*	8.1	Luo e Ketten (1991); Luo <i>et alii</i> (1995)
<i>Meniscoessus</i>	9	78.6*	7.3	Luo e Ketten (1991); Luo <i>et alii</i> (1995)
<i>Chulsanbaatar</i>			9.5	Hurum (1998b)

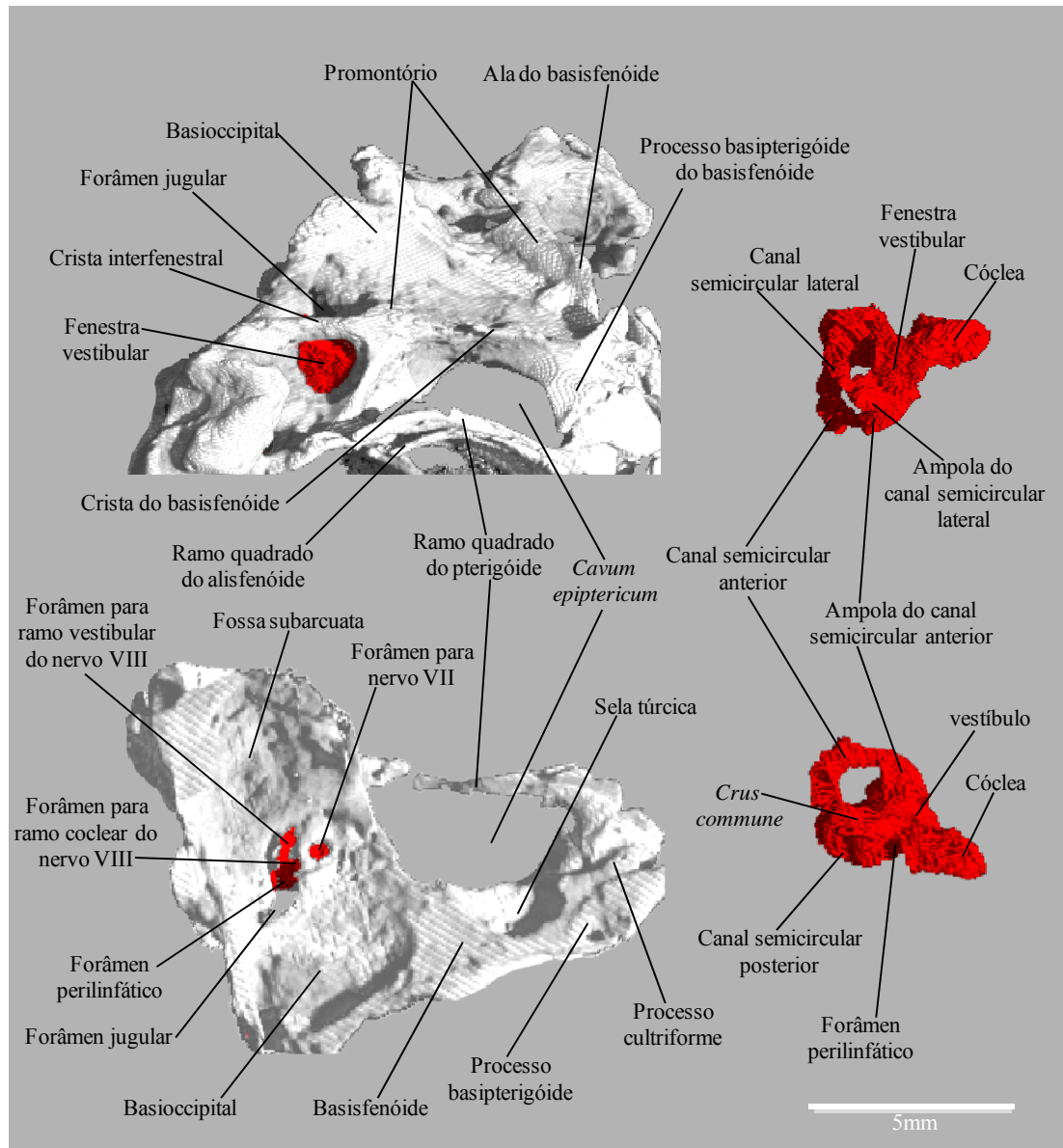
\* Essas razões não aparecem nos trabalhos citados, mas foram calculadas aqui a partir das medidas apresentadas nos mesmos.

A fenestra vestibular é ampla, direcionada lateralmente, e arredondada, mas não exatamente circular, já que a borda dorsal é quase reta (FIG. 32). A existência de um anel ósseo margeando esta abertura não é clara na reconstrução tridimensional do crânio UFRGS-PV-1043-T (FIG. 32), mas Bonaparte *et alii* (2005) reportaram sua presença em *Brasilitherium*, sendo o estado derivado para este caráter (ausência de anel ósseo) exclusividade dos mamaliaformes. O diâmetro ântero-posterior desta fenestra é 1,93mm e o dorsoventral é 1,67mm, ambos similares aos diâmetros reportados por Luo (2001) para *Yunnanodon* (~1,8mm e ~1,5mm), cujo comprimento do crânio (36-47mm) também pode ser similar ao do espécime UFRGS-PV-1043-T (38mm). Comparando com *Morganucodon*, a fenestra vestibular é relativamente mais ampla em *Brasilitherium*, com uma área de aproximadamente 2,5mm<sup>2</sup>, cerca de cinco vezes maior que a área da fenestra vestibular reportada por Graybeal *et alii*. (1989) para *Morganucodon*, cujo comprimento do crânio (26mm, de acordo com Kermack *et alii* [1981]; 28mm como mencionado por Luo *et alii* [1995]) é cerca de 30% menor que o do espécime UFRGS-PV-1043-T. A fenestra vestibular é externamente separada do forâmen perilinfático, pela crista interfenestral (*crista interfenestralis*), ântero-medialmente direcionada.

Por sua vez, o forâmen perilinfático é ventromedialmente direcionado e situa-se na mesma depressão do forâmen jugular, em uma posição medial a este. O forâmen perilinfático e a crista interfenestral margeiam o promontório posteriormente (FIG. 32). Assim, como na maioria dos cinodontes não-mamaliaformes, não observa-se no exemplar UFRGS-PV-1043-T, uma completa separação óssea entre esses forâmens, o que é indicado para o triteledontídeo *Pachygenelus* e Mammaliaformes (*e.g.* Luo e Wible, 2005). No espécime aqui estudado observa-se uma abertura contínua na fossa

jugular, a qual deve abranger também, no seu limite pósteromedial, os forâmens para o nervo hipoglosso XII. Todavia, Bonaparte *et alii* (2005) descrevem, para outro exemplar de *Brasilitherium*, os forâmens perilinfático e jugular sendo bem separados por um processo ósseo, havendo também uma separação entre o forâmen jugular e dois forâmens hipoglossais, também situados na fossa jugular. Sendo assim, deve-se considerar a possibilidade da não preservação dos processos ósseos separando os forâmens na fossa jugular de UFRGS-PV-1043-T.

Em vista ventral, observa-se uma forma triangular no basicrânio, delimitada por duas linhas com direção ântero-medial, que formam o contorno do promontório, em cada lado, e juntam-se aproximadamente na metade do basisfenóide (FIG. 30 e FIG. 32). Essas linhas são formadas pela crista interfenestral, posteriormente, e pela crista da ala do basisfenóide, anteriormente, passando por uma ligeira proeminência lateral no promontório. Este caráter pode ser homólogo à crista lateral (“*lateral crest*”) descrita para *Sinoconodon* (Luo *et alii*, 1995), embora seja menos proeminente em *Brasilitherium*. Além disso, o abaulamento da *pars cochlearis* de *Brasilitherium* é medial a esta crista lateral (FIG. 32), enquanto em *Sinoconodon* existe uma faceta plana do promontório medial à mesma (Luo *et alii*, 1995). Por sua vez, a crista na ala do basisfenóide é também descrita para *Yunnanodon* (Luo, 2001) e é bastante pronunciada no crânio relativamente grande dos tritilodontídeos *Bienotherium* (Hopson, 1964), *Bienotheiroides* (Sun, 1984) e *Kayentatherium* (Sues, 1986), nos quais é acentuada a flexão dorsal do basicrânio (Luo *et alii*, 1995).



**Figura 32** – Reconstruções tridimensionais da região posterior do crânio, atrás dos pterigóides, de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T, em vista ventral (à esquerda, acima), e vista interna (à esquerda, abaixo), mostrando, esta última, parte do basicrânio e a parte posterior da parede medial do lado esquerdo do crânio, formada pelo petrosal. Nas imagens à direita, os elementos ósseos foram removidos para mostrar o molde digital da orelha interna nas mesmas vistas das imagens do crânio à esquerda.

Lateralmente à metade ao promontório estão, na metade posterior, a aba lateral do petrosal, onde é localizado o forâmen que constitui a abertura timpânica do canal proótico, e na metade anterior, a metade posterior da ampla abertura ventral do *cavum epiptericum*. A porção do abaulamento ventral do petrosal (*i.e.* o promontório) que não

forma o invólucro ósseo na cóclea (canal coclear) é medial à parte posterior da abertura ventral do *cavum epipticum*. Na face lateral da região, existe uma concavidade, dirigida ântero-lateralmente, delimitando medialmente a abertura ventral do *cavum epipticum* (FIG. 32), onde deve ter estado o gânglio semilunar do nervo trigêmeo (V), conforme já mencionado na seção 5.1 (vide FIG. 27)..

Em uma vista medial do petrosal do lado esquerdo (FIG. 32), pode-se observar a fossa subarcuata e, ventralmente a esta, o meato acústico interno. Na porção anterior desta região, há um nítido forâmen, ântero-posteriormente oval, aqui interpretado como passagem do nervo facial (VII). Posteriormente a este forâmen, há uma barra óssea vertical cujo limite posterior também tem contorno circular, sugerindo tratar-se de outro forâmen, porém a metade posterior deste aparece aberta e confluenta com os forâmens perilinfático e jugular, não havendo então uma parede medial para a porção mais posterior do vestíbulo. Imediatamente dorsal a esta abertura, há outro forâmen, de forma aproximadamente circular, mas também incompleto, faltando uma pequena barra óssea que fecharia o forâmen ventralmente. É possível que a ausência de uma parede medial óssea na porção mais posterior do vestíbulo não tenha sido preservada, ou que não fosse totalmente ossificada. De qualquer modo, parece claro haver, no meato acústico interno do espécime UFRGS-PV-1043-T, posteriormente ao forâmen interpretado como sendo a passagem do nervo facial (VII), duas aberturas distintas, as quais são interpretadas como passagem para os ramos do nervo vestibulo-coclear (VIII), sendo o forâmen dorsal para o ramo vestibular e a abertura ventral, imediatamente atrás do forâmen para o nervo VII, a passagem do ramo coclear. Essa característica é descrita para *Pachygenelus*, tritilodontídeos e mamaliaformes (e.g. Hopson e Kitching, 2001) mas não era conhecida para *Brasilitherium*. A presença de um meato acústico interno

com distintos forâmens também pode ser verificada no molde digital do encéfalo (ver descrição na seção 5.3), pelo preenchimento dos forâmens interpretados como passagem para o nervo VII e ramo coclear do nervo VIII (ver FIG. 35).

### **5.3 Molde digital do encéfalo**

De modo geral, o molde endocraniano de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043T, em vista dorsal (FIG 33), apresenta duas estruturas anteriores de forma oval, as quais correspondem aos moldes dos bulbos olfatórios, seguidas de duas estruturas mais longas, aparentemente cilíndricas, embora gradualmente mais alargadas posteriormente, correspondendo aos moldes dos hemisférios cerebrais, e uma pequena área posterior a estes, mais estreita que a porção mais larga do hemisférios cerebrais, a qual corresponde à superfície dorsal do cerebelo. O comprimento total do molde endocraniano, entre o limite anterior da superfície dorsal dos bulbos olfatórios e o forâmen magno é 17,67mm, correspondendo a 46,5% do comprimento total do crânio (38,03mm). A largura máxima é 7,17mm, entre duas estruturas lateralmente sobressalentes situadas abaixo do nível da superfície dorsal dos hemisférios cerebrais, a cerca de 1mm do forâmen magno, as quais preenchem a fossa subarcuata de ambos os lados e correspondem aos moldes dos paraflóculos cerebelares. O molde endocraniano é, então, alongado, sendo aproximadamente 0,4 a razão entre a largura e o comprimento.

O perfil lateral (FIG. 34) do molde endocraniano do espécime UFRGS-PV-1043T revela uma superfície dorsal ântero-posteriormente convexa nos moldes dos bulbos olfatórios e, atrás dessa região, o contorno dorsal torna-se reto, com um leve declive em sentido posterior (cerca de 4° em relação a um hipotético plano horizontal dorsal) ao longo de 8,5mm, até um trecho posterior, de 1,6mm, onde a declividade

torna-se muito mais acentuada ( $42^\circ$  em relação ao mesmo plano citado anteriormente) e cujo ponto mais baixo provavelmente marca o limite posterior da região dos hemisférios cerebrais. Imediatamente posterior a esta declividade, há uma região mais baixa, correspondente à superfície dorsal do cerebelo e meninges associadas, com 1,3mm de comprimento ântero-posterior, cujo contorno dorsal apresenta uma declividade mais suave ( $28^\circ$  em relação ao plano horizontal dorsal) até atingir o nível do forâmen magno.

A altura máxima do molde endocraniano é 7,79mm, medida como uma linha vertical a partir do limite ventral do molde da hipófise (pituitária), estando o seu limite dorsal em um ponto aproximadamente na metade do comprimento do molde dos hemisférios cerebrais. Todavia, como o limite dorsal do molde endocraniano corresponde ao topo dos moldes dos bulbos olfatórios, sua altura máxima pode ser considerada 8,31mm, medida que corresponde à distância vertical entre as duas linhas horizontais que correspondem aos limites dorsal e ventral do molde endocraniano, uma passando no topo dos moldes dos bulbos olfatórios e outra na base do molde da hipófise. O limite ventral da metade anterior do molde endocraniano não pode ser determinado, em função de um espaço não ossificado entre os pterigóides e os frontais (vacuidade orbital). Na FIG. 34, este limite corresponde ao limite ventral do processo orbital (vertical) dos frontais.

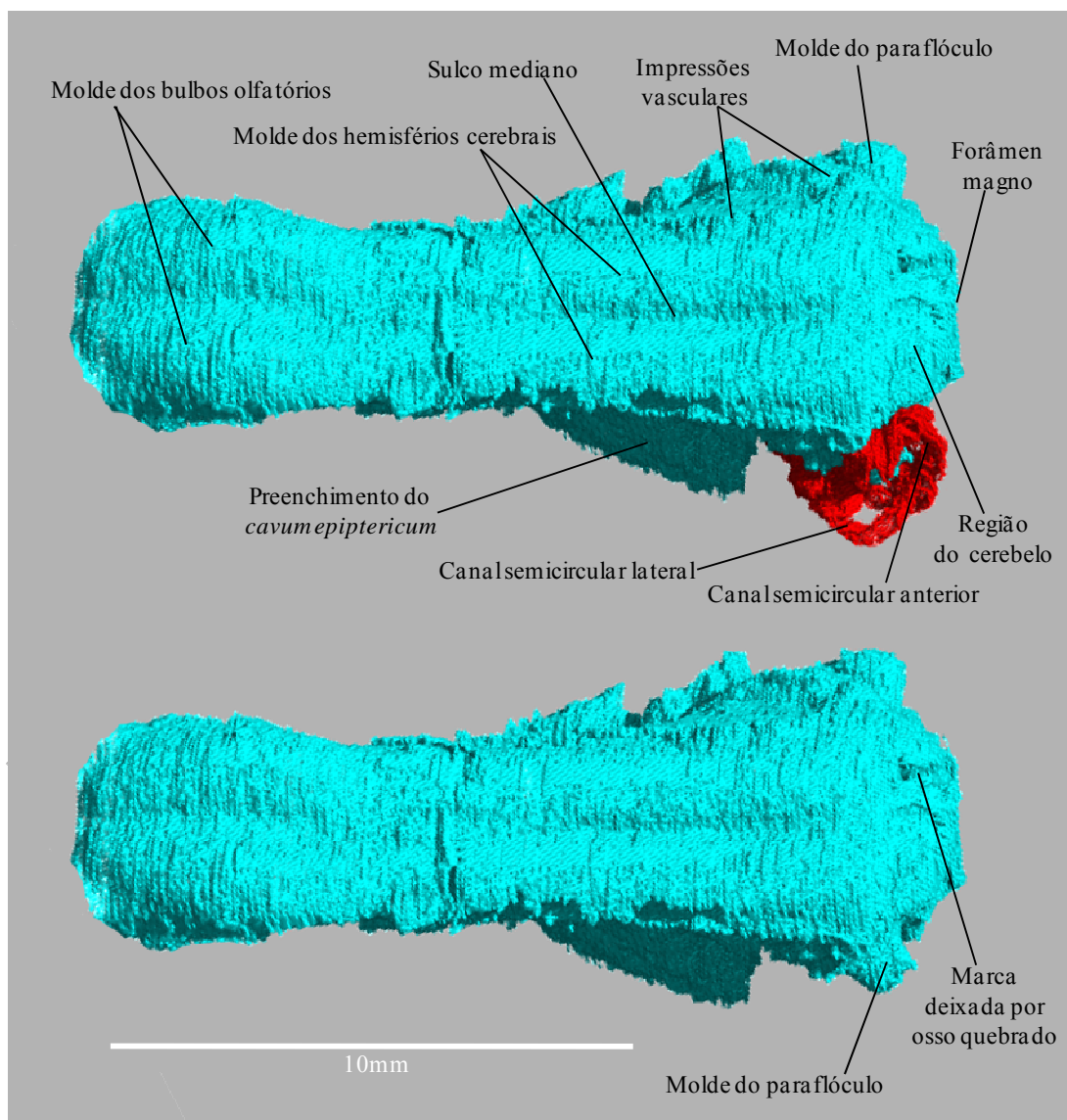
O limite ventral do molde endocraniano na região posterior à vacuidade orbital é definido pelos ossos do basicrânio (basisfenóide/paraesfenóide, basioccipital e petrosal). Entre a vacuidade orbital e o molde paraflocular, não há detalhes neuroanatômicos distinguíveis em vista lateral, sendo a parede lateral do molde endocraniano, ao menos em sua metade ventral, formada pelo preenchimento do *cavum epiptericum*, situado entre o processo ascendente do alisfenóide e a pila antótica. São visíveis apenas duas

impressões de vasos sanguíneos (observáveis também em vista dorsal), cujos moldes foram isolados do restante do molde endocraniano na FIG. 29 (seção 5.1). Uma impressão vascular corresponde a uma linha que corre ao longo da sutura entre o parietal o processo ascendente do alisfenóide e depois segue posteriormente interno ao limite dorsal da lâmina anterior do petrosal até curvar-se póstero-ventralmente em direção ao canal pós-temporal. A outra impressão é diagonal, em sentido póstero-dorsal, entre a região posterior do *cavum epiptericum* e um ponto acima do molde do paraflóculo. Como já fora mencionado na seção 5.1 deste capítulo, as impressões vasculares referidas devem corresponder respectivamente ao ramo ascendente da artéria e veia *diploëtica magna* e ao seio proótico.

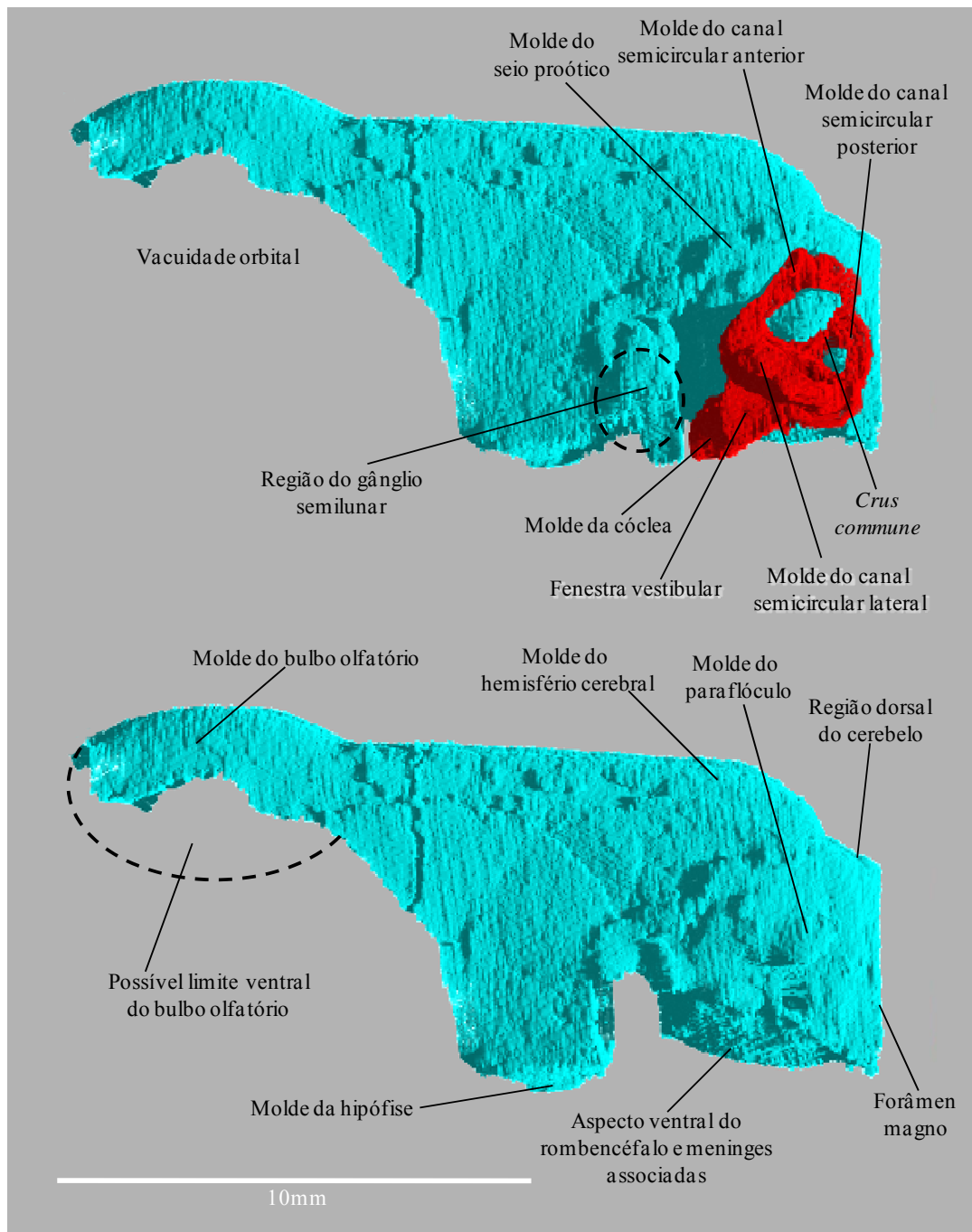
Na FIG. 34 o molde endocraniano em vista lateral é mostrado também com o preenchimento da metade posterior do *cavum epiptericum* (região do gânglio semilunar) digitalmente removido, evidenciando uma porção maior da superfície ventral do molde endocraniano na região do rombencéfalo e meninges associadas, até o forâmen magno, mas sem diferenciação entre medula oblonga (*medulla oblongata*) e ponte. Esta região apresenta uma nítida convexidade ântero-posterior, ao longo de cerca de 4mm, com seu ponto mais ventral (cerca de 0,3mm abaixo da linha horizontal do limite inferior do forâmen magno) correspondendo ao limite ventral da porção do molde endocraniano posterior ao molde da hipófise. Anteriormente a essa região, na parte medial à metade posterior do *cavum epiptericum*, a superfície ventral do molde endocraniano inclina-se bruscamente em sentido ântero-dorsal (63° em relação à linha horizontal do limite inferior do forâmen magno), sugerindo que o contorno ventral desta parte do encéfalo passa a estar cerca de 2mm acima do nível do limite ventral da região do molde endocraniano posterior ao *cavum epiptericum* (FIG. 34). Todavia, esta parte é visível,



com a remoção da metade posterior do preenchimento do *cavum epiptericum*, somente ao longo de um comprimento - em sentido ântero-posterior - de 1,8mm. Anteriormente a este trecho, já não há como identificar o contorno ventral do molde endocraniano, exceto pela presença do molde da hipófise, o qual é justamente o ponto mais ventral do molde endocraniano (cerca de 0,4mm mais abaixo da linha horizontal do limite inferior do forâmen magno).



**Figura 33** – Imagens do molde endocraniano digital do encéfalo de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T (em azul) em vista dorsal, sendo mostrado também o molde da orelha interna (em vermelho) do lado esquerdo na imagem de cima, o qual encobre a visão do molde paraflocular do mesmo lado, mostrado na imagem de baixo.

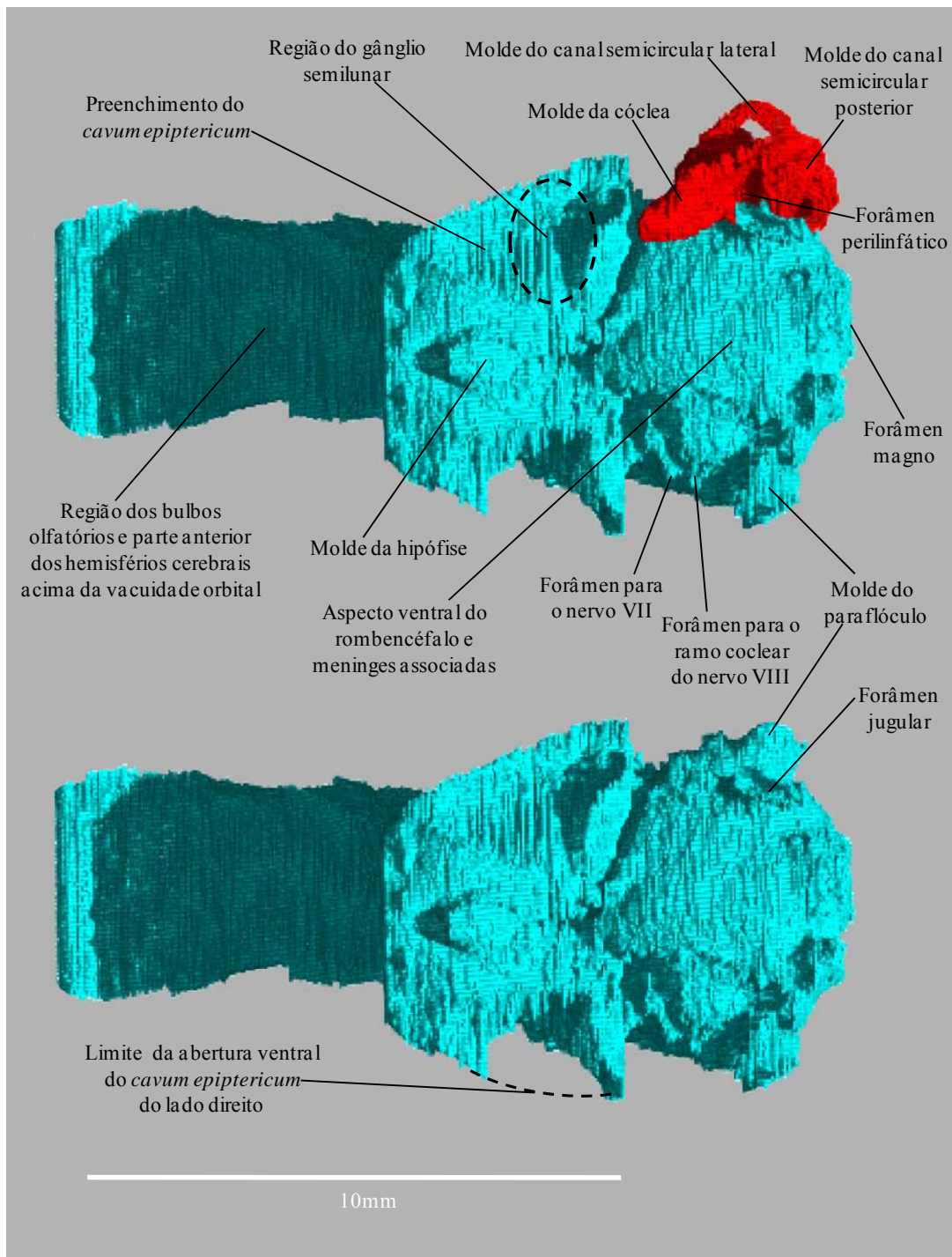


**Figura 34** – Imagens do molde endocraniano digital do encéfalo de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T (em azul) em vista lateral (lado esquerdo), delimitado pelos ossos da caixa craniana, não estando representado o preenchimento da vacuidade orbital abaixo do processo orbital do frontal e à frente do processo ascendente do alisfenóide. Na imagem de cima, é mostrado também o molde da orelha interna (em vermelho); na imagem de baixo, os moldes da orelha interna e da metade posterior do *cavum epiptericum* foram digitalmente removidos.

Em vista ventral (FIG. 35), destaca-se o molde semi-esférico da fossa hipofisária (*sella turcica*), localizada na linha média da superfície ventral, um pouco atrás do centro do molde endocraniano em direção ântero-posterior. Nesse sentido, o centro do molde da hipófise está a aproximadamente 10mm do limite anterior dos bulbos olfatórios e 7mm do limite posterior do forâmen magno. O molde da hipófise de *Brasilitherium* é praticamente circular, com uma razão de 0,92 entre a largura máxima (=1,28mm) e o diâmetro ântero-posterior (=1,39mm), e corresponde a cerca de 8% do comprimento total do molde endocraniano. A altura (ou profundidade = *depth*) do molde da hipófise em relação à superfície ventral adjacente é de 0,62mm. O molde da hipófise, então, é representado por uma semi-esfera que preenche a sela túrcica e cujo volume (0,84mm<sup>3</sup>), corresponde a 0,22% do volume estimado do molde endocraniano (ver seção 5.3.4, a seguir).

Embora o molde hipofisário possa ser considerado um pobre indicador do tamanho e forma da glândula pituitária (hipófise) em muitos mamíferos (Edinger, 1942), Macrini *et alii* (2007b) utilizaram, em sua análise filogenética, dois caracteres relacionados às dimensões desta estrutura. Os autores mencionaram que a fossa hipofisária mais profunda (ou mais alta) do que larga (profundidade/comprimento > 1,1) e mais larga do que longa (largura/comprimento > 1,1) seria a condição plesiomórfica para mamíferos, com base na distribuição destes caracteres em cinodontes não-mamalianos (Macrini *et alii*, 2007b). Nesse contexto, *Brasilitherium* apresentaria, então, um estado derivado para ambos os caracteres (profundidade < comprimento e largura ≈ comprimento) diferenciando-se dos cinodontes não-mamalianos considerados por Macrini *et alii* (2007b). De qualquer modo, a diversidade de estados entre os mamíferos citados pelos autores pode sugerir uma sinapomorfia para o clado envolvendo

*Brasilitherium* e Mammalia apenas com relação ao primeiro caráter, e esta seria ainda compartilhada apenas por monotremos, tendo sido revertida entre diferentes Theriimorpha.



**Figura 35** – Imagens do molde endocraniano digital do encéfalo de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T (em azul) em vista ventral, sendo mostrado também o molde da orelha interna (em vermelho) do lado esquerdo, na imagem de cima, o qual encobre a visão do molde paraflocular do mesmo lado, mostrado na imagem de baixo.

Não há marca de quiasma óptico anterior ao molde da hipófise. Lateralmente a esta estrutura, está o molde da abertura ventral do *cavum epiptericum*, fruto do preenchimento do espaço entre as paredes primária e secundária da caixa craniana. Como já fora comentado, *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043T exibe o padrão comum a todos os cinodontes não-mamalianos, com a parede primária do *cavum*, formada por uma extensão anterior do proótico (*i.e.* a pila antótica), estando medial ao gânglio semilunar para o nervo trigêmio (Presley, 1980; Maier, 1987; Novacek, 1993; Rougier e Wible, 2006). Os moldes das aberturas ventrais dos *cava epiptericum* de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043T têm orientação diagonal póstero-lateralmente, com seu eixo longitudinal desviando-se cerca 30° do eixo longitudinal do molde endocraniano, com o limite anterior dos mesmos situado cerca de 1mm à frente do limite anterior do molde da hipófise. O molde do *cavum epiptericum* do lado direito está incompleto devido ao fato de partes dos ramos quadrados do pterigóide e alisfenóide nesta região do crânio estarem quebradas. Já a abertura ventral do *cavum epiptericum* esquerdo forma um molde completo, com comprimento máximo de 4,67mm e largura de máxima de 2,29mm, medida aproximadamente na metade do seu comprimento ântero-posterior.

Posterior ao molde da hipófise, entre as áreas dos *cava epiptericum*, a superfície ventral do molde endocraniano é levemente inclinada póstero-dorsalmente (cerca de 37° em relação ao plano horizontal do basicrânio) até a linha do limite posterior dos *cava epiptericum*. A região posterior aos *cava epiptericum* até o forâmen magno tem uma superfície arredondada, com um abaulamento mais pronunciado ao longo de uma faixa longitudinal central, a qual é alinhada com o centro do forâmen magno. Esta região representa a superfície ventral do rombencéfalo e tecidos que o circundam (principalmente meninges), sem que se possa identificar especificamente a medula

oblonga e a ponte. Lateralmente a esta região, é visível, em cada lado do molde endocraniano, o preenchimento de dois forâmens do meato acústico interno alinhados ântero-posteriormente, sendo, provavelmente, o anterior, para o nervo facial (VII), e o posterior, para o ramo coclear do nervo vestibulo-coclear (VIII), conforme abordado na seção anterior (5.2).

**Tabela 3** - Medidas do molde endocraniano do *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T.

Comprimento do molde endocraniano, medido do limite anterior da superfície dorsal dos bulbos olfatórios até o forâmen magno.	17,67mm
Comprimento do molde endocraniano, medido do limite anterior estimado* para a região dos bulbos olfatórios até o forâmen magno.	18,84mm
Largura máxima do molde endocraniano (entre os moldes dos paraflóculos)	7,17mm
Altura do molde endocraniano, medido na região de maior distância dorso-ventral (do molde da hipófise à superfície dorsal oposta à mesma)	7,79mm
Altura máxima entre os limites dorsal e ventral do molde endocraniano (do molde da hipófise ao nível dos bulbos olfatórios)	8,31mm
Volume do molde endocraniano*	378,436mm <sup>3</sup>
Comprimento da superfície dorsal dos dois bulbos olfatórios	6,10mm
Comprimento estimado para a região dos bulbos olfatórios*	9,04mm
Largura máxima dos dois bulbos olfatórios juntos	4,62mm
Largura máxima do bulbo olfatório direito	2,36mm
Largura máxima do bulbo olfatório esquerdo	2,26mm
Largura do molde endocraniano, medida no limite anterior dos moldes dos bulbos olfatórios	2,45mm
Volume estimado da região dos bulbos olfatórios*	135,531mm <sup>3</sup>
Comprimento da superfície dorsal da região dos hemisférios cerebrais	9,23mm
Largura máxima da superfície dorsal da região dos hemisférios cerebrais	5,21mm
Largura máxima na região dos hemisférios cerebrais abaixo das impressões vasculares mais dorsais, laterais à superfície dorsal do molde endocraniano	5,80mm
Largura do limite anterior da região dos hemisférios cerebrais	3,60mm
Largura do limite posterior da região dos hemisférios cerebrais	4,61mm
Comprimento ântero-posterior da superfície dorsal da região cerebelar	1,30mm
Largura da superfície dorsal da região cerebelar	4,21mm
Distância entre o ápice do molde paraflocular direito e a superfície lateral adjacente	1,50mm
Distância entre o limite lateral do molde paraflocular direito e a superfície lateral adjacente	1,20mm

Diâmetro máximo do molde parafloccular direito	1,51mm
Distância entre o ápice do molde parafloccular esquerdo e a superfície lateral adjacente	1,51mm
Distância entre o limite lateral do molde parafloccular esquerdo e a superfície lateral adjacente	1,32mm
Diâmetro máximo do molde parafloccular esquerdo	1,78mm
Volume dos dois moldes paraflocculares juntos	7,896mm <sup>3</sup>
Diâmetro ântero-posterior do molde da hipófise	1,39mm
Largura máxima do molde da hipófise	1,28mm
Altura (profundidade) do molde da hipófise em relação à superfície ventral adjacente	0,62mm
Volume do molde da hipófise	0,839mm <sup>3</sup>
Comprimento da abertura do <i>cavum epiptericum</i> (lado esquerdo)	4,67mm
Largura máxima da abertura do <i>cavum epiptericum</i> (lado esquerdo)	2,29mm

\*Valores baseados no contorno ventral e conseqüente limite anterior, estimado para os bulbos olfatórios, através da remoção digital de parte do preenchimento da vacuidade orbital, tornando o contorno ventral dos bulbos, em vista lateral, similar ao contorno dorsal observado.

### 5.3.1. Região do prosencéfalo

As estruturas mais anteriores do molde endocraniano representam o espaço ocupado pelos bulbos olfatórios principais e meninges associadas (Macrini *et alii*, 2007b). A ausência de uma placa cribiforme ossificada no crânio, separando a cavidade nasal da cavidade cerebral do crânio, torna impreciso o exato limite anterior dos bulbos olfatórios, embora seja possível identificá-los de modo aproximado devido à forma oval dos moldes de cada bulbo, em vista dorsal, e à forma ântero-posteriormente convexa da superfície dorsal dos mesmos, em vista lateral. Ademais, apesar da superfície dorsal dos ossos frontais (que se posicionam exatamente acima desta região) ser plana, a parede ventral de cada um dos elementos do par é côncava. Em conseqüência, observa-se uma nítida divisão entre os moldes dos bulbos, havendo um sulco longitudinal nesta região do molde endocraniano separando as duas estruturas. Não existe nenhuma marca visível sugerindo moldes dos bulbos olfatórios acessórios na parte mais posterior dessa

região, os quais são descritos para o Theriiforme *Vincelestes* (Macrini *et alii*, 2007b) e para o eutério *Kennalestes* (Kielan-Jaworowska, 1984), ambos do Cretáceo, porém estas estruturas não estão freqüentemente representadas nos moldes endocranianos, mesmo de mamíferos atuais (*e.g.* Bauchot e Stephan, 1967; Jerison, 1973).

A forma do molde dos bulbos olfatórios, no exemplar de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T, em vista dorsal, é de duas estruturas ovais ântero-posteriormente alongadas (FIG. 33), com a razão entre a largura máxima e o comprimento, igual a 0,39 e 0,37, para os moldes dos bulbos direito e esquerdo, respectivamente. A largura máxima dos dois bulbos olfatórios juntos é igual a 4,62mm, medida na metade do comprimento dos bulbos, enquanto a largura do limite anterior da região dos bulbos olfatórios é de 2,45mm. Comparando diferentes cinodontes não-mamalianos com moldes endocranianos descritos, Kielan-Jaworowska *et alii* (2004) indicam que os moldes de bulbos olfatórios são mais desenvolvidos e melhor separados um do outro nos eucinodontes não-mamaliaformes *Probelesodon* e *Massetognathus* do que em *Thrinaxodon*. No que tange a *Brasilitherium*, uma nítida separação entre os moldes dos bulbos também é observada em UFRGS-PV-1043-T.

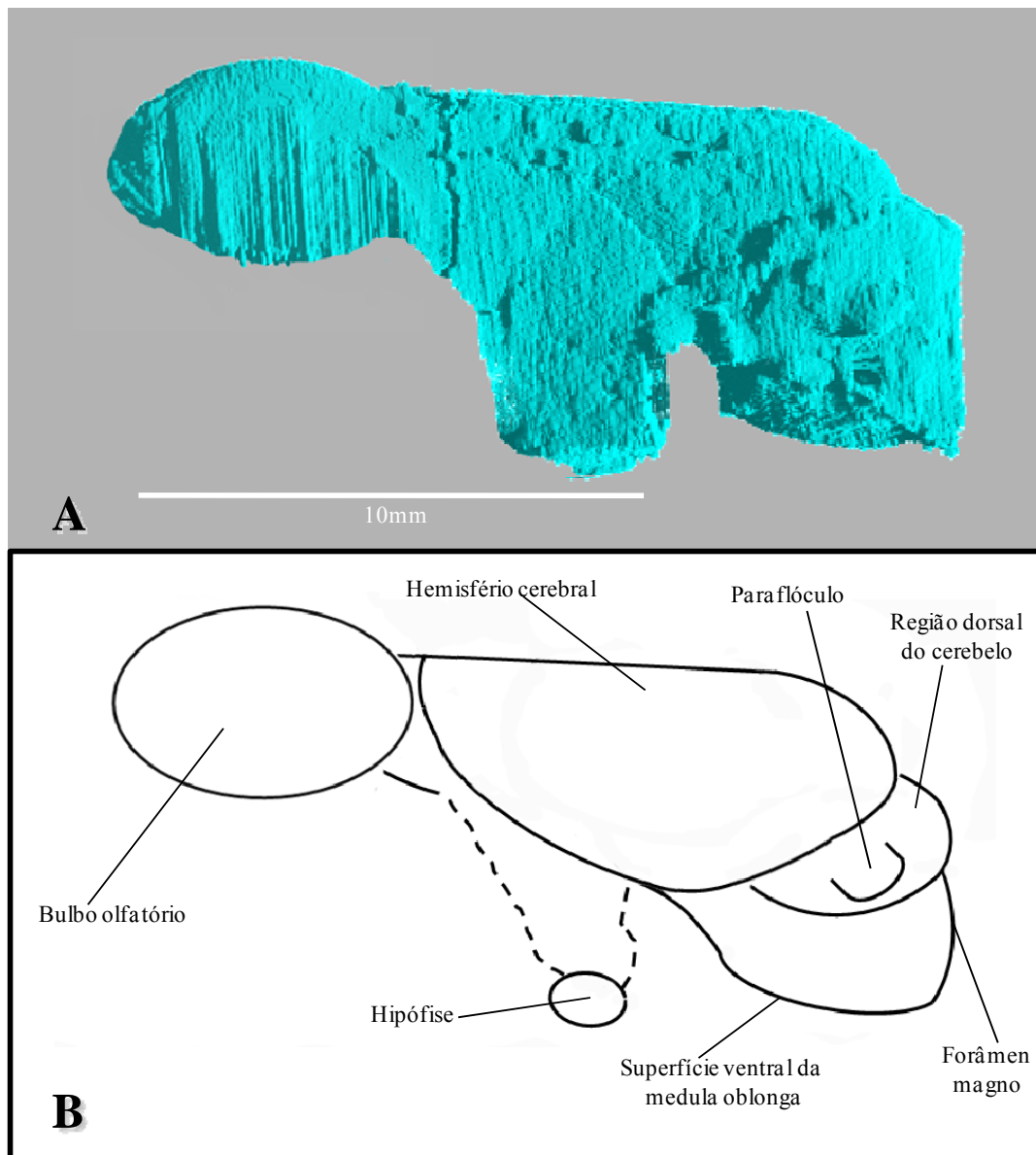
Como já fora comentado, a ausência de um assoalho ossificado para os bulbos olfatórios em *Brasilitherium*, a despeito da presença de um órbita-esfenóide ossificado ter sido indicada por Bonaparte *et alii* (2005), impede uma acurada medida volumétrica do molde dos bulbos olfatórios. Para este propósito, o volume dos bulbos olfatórios e, conseqüentemente, o volume total do molde endocraniano (ver seção 5.3.4) foi estimado baseado na observação dos moldes em vista lateral, assumindo-se que os bulbos eram dorsoventralmente simétricos, de modo que o contorno ventral dos mesmos seria igual ao contorno observado na superfície dorsal, pelo molde deixado pelos frontais em vista



dorsal e lateral (FIG. 36). Deste modo, o volume estimado para a região dos bulbos olfatórios ( $135,5\text{mm}^3$ ) corresponde a 35,8% do volume estimado para o molde endocraniano.

Com respeito ao volume dos bulbos olfatórios em relação ao volume total do molde endocraniano, Macrini *et alii* (2007b) utilizaram este caráter em sua análise filogenética, mas definindo os estados de forma discreta, tendo como referência um valor médio de 6%, sendo o estado primitivo o tamanho maior ou igual a 6%. Este estado é observado em cinodontes não-mamalianos de modo geral, com base nos dados volumétricos apresentados por Quiroga (1980b), porém com grandes variações, o que poderia embasar a definição de outros estados para este caráter, quando se leva em consideração estes táxons. De acordo com o trabalho de Quiroga (1980b), o volume dos bulbos olfatórios corresponderia a 5% do volume do molde endocraniano em *Massetognathus*; 19,7% em *Exaeretodon*; 7,8% em *Probelesodon*, e 6,4% em *Probainognathus*, todos percentuais bastante inferiores ao que foi estimado para *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T.

Além disso, a superfície dorsal dos moldes dos bulbos olfatórios corresponde a cerca de 38% do comprimento total do molde endocraniano, sendo aparentemente claro que essas estruturas ocupam uma maior proporção do espaço endocranial em *Brasilitherium*, na comparação com outros cinodontes não-mamaliaformes como *Probainognathus* (Quiroga, 1980a,b; ver FIG. 13 e FIG. 15, seção 3.2.3); *Probelesodon* e *Massetognathus* (Quiroga, 1979b, 1980c).



**Figura 36** – Imagem do molde endocraniano digital do encéfalo de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T em vista lateral, mostrando o contorno ventral que foi estimado para os bulbos olfatórios, através da remoção digital de parte do preenchimento da vacuidade orbital, e com o molde da metade posterior do *cavum epiptericum* digitalmente removido (A). Em B, é mostrada uma representação esquemática da interpretação do molde digital na vista mostrada em A.

Também pela falta de um assoalho ossificado na região mais anterior do crânio, não existe nenhuma impressão de projeções dos bulbos olfatórios para o telencéfalo, os tratos olfatórios (Butler e Hodos, 1996), porém, de qualquer modo, os tratos olfatórios geralmente não deixam impressões em moldes endocranianos de mamíferos porque são encobertos pelas meninges (Macrini *et alii*, 2007b). Em outros cinodontes não-mamaliaformes cujos moldes endocranianos foram descritos, como *Massetognathus*

(Quiroga, 1979b, 1980c) e *Exaeretodon* (Bonaparte, 1966), os tratos olfatórios formam um pedúnculo entre os moldes dos bulbos olfatórios e a região dos hemisférios cerebrais, de modo que estas duas regiões ficam separadas, do mesmo modo que ocorre em muitos répteis atuais (Hopson, 1979; Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004).

O molde dos bulbos olfatórios de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T está separado do resto do molde endocraniano por uma área plana, mais baixa que a superfície convexa dos moldes dos bulbos em vista lateral. Esta é a área da fissura circular (“*circular fissure*”, *sensu* Loo, 1930 e Rowe 1996a,b) também chamada de fissura transversa (“*transverse furrow*”, *sensu* Kielan-Jaworowska, 1986), sulco transverso (“*transverse sulcus*”, Krause & Kielan-Jaworowska, 1993) ou ainda sulco circular (“*circular sulcus*”, Luo *et alii*, 2002), embora não seja clara, em vista dorsal, a existência de uma constrição medial no molde endocraniano, pelo fato desta área ter uma largura similar à região imediatamente posterior (a parte mais anterior dos hemisférios cerebrais). Uma fissura circular bem definida, ainda que usualmente presente em mamíferos (Macrini *et alii*, 2007b), não é descrita para outros cinodontes não-mamalianos (*e.g.* Quiroga, 1979b; 1980a,b,c).

A superfície dorsal do molde endocraniano de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T, posteriormente aos bulbos olfatórios, é plana em um pequeno trecho de 1mm e, a partir de então, é possível observar um sulco longitudinal dividindo o molde em duas estruturas lateralmente convexas, as quais correspondem aos hemisférios cerebrais. Estas feições são ainda pouco nítidas nessa região do molde endocraniano e, a cerca 0,5mm do seu limite anterior, são interrompidas devido a uma fratura transversal existente no crânio UFRGS-PV-1043-T, posicionada levemente à frente do limite posterior dos ossos frontais e do limite anterior do processo ascendente do alisfenóide.

Esta fratura se reflete na superfície dorsal e lateral do molde endocraniano, tendo uma espessura de 0,4mm. Posterior a esta linha, o abaulamento, em cada lado do sulco, torna-se gradualmente mais nítido e, conseqüentemente, o sulco passa a ser mais profundo posteriormente.

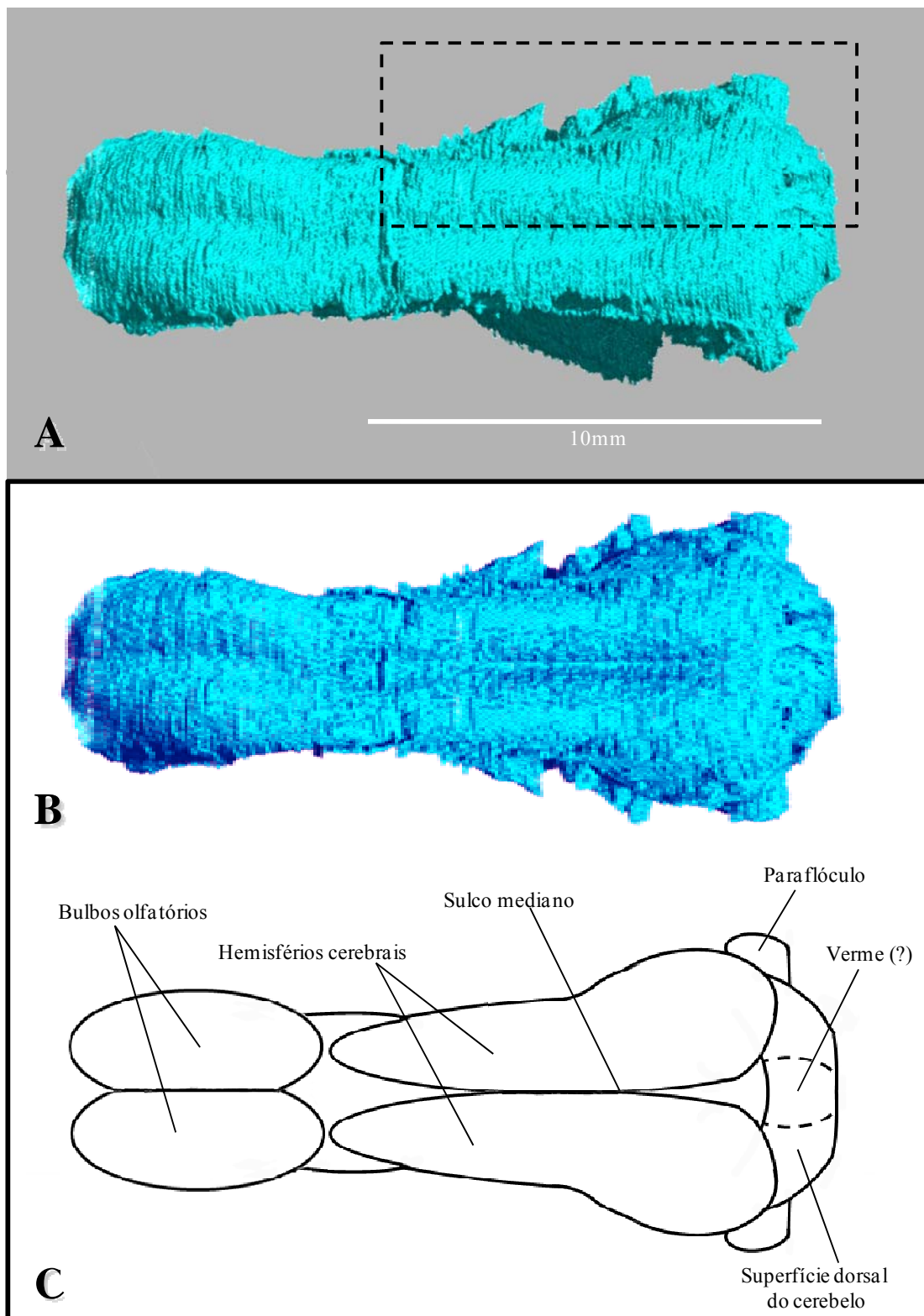
Este sulco deve representar o sulco mediano (=fissura longitudinal) que divide o córtex em dois distintos hemisférios. A presença de dois hemisférios distintos é também descrita para *Probainognathus* (Quiroga, 1980a,b), enquanto outros cinodontes não-mamalianos, como *Thrinaxodon* (Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004), *Massetognathus* (Quiroga, 1979b, 1980c), *Exaeretodon* (Bonaparte, 1966) e *Probelesodon* (Quiroga, 1979b, 1980c), não apresentam divisão dessa região do molde endocraniano. Ao longo da maior parte do comprimento dos hemisférios cerebrais, o sulco mediano é bem pronunciado em *Brasilitherium*, mas não tão profundo a ponto de indicar a presença de uma *falx cerebri* (porção da *dura matter* entre os hemisférios cerebrais) ossificada, como é reportado para mamíferos atuais de diferentes linhagens (*e.g.* Macrini *et alii*, 2007b). Esta marca no molde endocraniano de *Brasilitherium* deve ser causada apenas pelas superfícies látero-lateralmente côncavas da superfície ventral dos ossos parietais.

A superfície dorsal da região dos hemisférios cerebrais, no espécime UFRGS-PV-1043-T, tem 9,23mm de comprimento desde o seu ponto mais anterior, onde começa a haver o abaulamento dos hemisférios e a formação do sulco mediano, até o final do declive posterior, visível em vista lateral (FIG 33). Em vista dorsal, observa-se que nesta área de declive os hemisférios divergem levemente da linha média e o sulco mediano se torna gradualmente menos proeminente. Considerando os moldes dos hemisférios cerebrais juntos, a superfície dorsal se torna gradualmente mais larga a partir do seu limite anterior (largura = 3,60mm) até o ponto de máxima largura

(=5,21mm), imediatamente anterior aos moldes dos paraflóculos, entre as impressões vasculares laterais à superfície dorsal da região dos hemisférios cerebrais (este também é o ponto de largura máxima do molde endocraniano em vista dorsal, excetuando-se os paraflóculos). A partir deste ponto, a região dos hemisférios cerebrais estreita-se gradualmente até seu limite posterior (largura= 4,61mm).

Ademais, levando-se em consideração o fato do molde endocraniano, na metade posterior, ser mais largo no nível que corresponde aproximadamente à metade da altura do que na superfície dorsal, devido à inclinação látero-ventral das superfícies laterais dos moldes dos hemisférios cerebrais, a largura máxima desta região pode ser considerada 5,80mm, medida também no ponto imediatamente anterior aos moldes dos paraflóculos, porém em um nível abaixo da impressão vascular do ramo ascendente da artéria e veia *diploëtica* magna em cada lado. A razão entre o comprimento e a largura da região dos hemisférios cerebrais juntos varia de 2,56 a 2,00, levando-se em conta a superfície dorsal, e é de 1,91 se considerarmos a largura máxima abaixo das impressões vasculares laterais à superfície dorsal dos mesmos.

Anteriormente ao ponto de máxima largura dos hemisférios cerebrais, o molde endocraniano do *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T está comprimido do lado esquerdo, como pode ser observado na FIG. 33, na qual observa-se, em vista dorsal, o preenchimento da abertura ventral do *cavum epiptericum* deste lado. A forma mais provável do molde endocraniano em vista dorsal, sem distorções *post mortem*, é mostrada na FIG. 37B, com os lados esquerdo e direito do molde endocraniano sendo representados com as mesmas dimensões.



**Figura 37** – Imagem do molde endocraniano digital do encéfalo de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T em vista dorsal (A), com destaque para a parte do lado direito do molde que foi espelhada para o lado esquerdo em B. Em B, a imagem tridimensional do molde endocraniano está modificada para que o lado esquerdo da região dos hemisférios cerebrais, que está lateralmente comprimido no molde endocraniano original (A), fique igual ao lado direito. Uma representação esquemática da interpretação da vista dorsal do molde endocraniano, sem a deformação existente no lado esquerdo, é mostrada em C.

Não existem marcas indicando a presença de giros (*gyri*) e sulcos (*sulci*) cerebrais (respectivamente, as convoluções do córtex e os sulcos entre os giros [Butler e Hodos, 1996]). De fato, a despeito da possibilidade de moldes endocranianos não refletirem as convoluções dos encéfalos verdadeiros (*e.g. Tursiops truncatus* [Colbert *et alii*, 2005]), é esperado que cinodontes não-mamalianos tenham superfícies lisencefálicas (superfície cortical lisa) pois esta condição é considerada plesiomórfica para o grupo coronal Mammalia (Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004).

Também não existe marca indicativa do corpo pineal na superfície dorsal do molde endocraniano de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043T. O corpo pineal e o associado olho parietal incluem a porção do epitálamo (Butler e Hodos, 1996) do diencéfalo, tendo funções termorreceptivas que regulam o ritmo circadiano e os ciclos reprodutivos (Roth *et alii*, 1986; Butler e Hodos, 1996). De fato, o forame parietal (abertura para o olho parietal) é ausente na maioria dos eucinodontes (embora esteja presente em *Cynognathus*, *Pascualgnathus* e *Diademodon* [*e.g.* Bonaparte *et alii*, 2005; Abdala, 2007]). Sem um olho parietal, o corpo pineal deixa pouca ou nenhuma marca óssea (Roth *et alii*, 1986) para ser identificada em moldes endocranianos. Mesmo assim, a despeito da ausência do forame parietal, um molde para o tubo parietal é indicado no molde endocraniano de *Massetognathus* (Quiroga, 1979b, 1980c). Além disso, Quiroga (1980b,c) sugeriu uma região pineal no molde endocraniano de *Probainognathus*, atrás do sulco mediano, na região mais posterior dos moldes dos hemisférios cerebrais, onde estes divergem (vide FIG. 15, seção 3.2.3). De qualquer modo, o molde endocraniano de *Brasilitherium* não apresenta nenhum espaço significativamente mais largo que o sulco mediano na porção mais posterior dos hemisférios, assim como não apresenta o tubo parietal.

O contorno ventral do telencéfalo, o qual separaria esta região do resto do encéfalo, não pode ser determinado com precisão em *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043T, assim como a marca comumente usada para identificar o limite do isocórtex (neocórtex), a fissura rinal. Esta, porém, pode estar presente em encéfalos sem marcar o molde endocraniano (Jerison, 1991). Além disso, a falta da fissura rinal também pode estar associada a encéfalos de pequeno tamanho em alguns mamíferos (Rowe, 1996). Contudo, esta característica não é descrita para outros cinodontes não-mamalianos, estando presente somente entre táxons do grupo coronal Mammalia (Macrini *et alii*, 2007b). A sugestão de presença de neocórtex (isocórtex) em *Probainognathus* por Quiroga (1980b), baseada na presença de um sulco que marcaria o limite posterior dessa região, tem sido contestada, e o sulco observado, considerado como uma marca de vasos sanguíneos na superfície externa do encéfalo (Kielan-Jaworowska, 1986).

### **5.3.2. Região do mesencéfalo**

A porção do mesencéfalo que parece estar exposta na superfície dorsal dos moldes endocranianos corresponde principalmente aos colículos (*colliculi*) superior e inferior. A presença de moldes destas estruturas é descrita para alguns mamíferos extintos como *Kennalestes* (Kielan-Jaworowska, 1984, 1986), *Asioryctes* (Kielan-Jaworowska, 1984) e *Zalambdalestes* (Kielan-Jaworowska, 1984, 1986), além do cinodonte não-mamaliano *Probainognathus* (Quiroga, 1980b,c). Entretanto, segundo Macrini *et alii* (2007b), a condição plesiomórfica para o grupo coronal Mammalia deve ser a ausência de exposição do mesencéfalo.

O mesencéfalo pode não ser visível em moldes endocranianos por estar coberto por seios sanguíneos e meninges associadas, assim como por um telencéfalo posteriormente



expandido, ou ainda um anteriormente expandido cerebelo (Edinger, 1964). Além disso, as estruturas do mesencéfalo podem estar expostas na superfície dorsal do encéfalo e não aparecer nos moldes endocranianos, mesmo em táxons viventes, como é o caso de *Didelphis virginiana*, (Dom *et alii*, 1970), *Monodelphis domestica*, (Macrini *et alii*, 2007a), e *Tenrec ecaudatus* (Bauchot e Stephan, 1967). No espécime de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T, não existe evidência de exposição do mesencéfalo na superfície dorsal do molde endocraniano, provavelmente por estar encoberto pelo telencéfalo, uma vez que os moldes dos hemisférios cerebrais parecem se estender até a região cerebelar, em vista dorsal. Mesmo assim, não pode ser descartada a possibilidade do mesencéfalo ter estado parcialmente exposto na superfície dorsal do encéfalo de *Brasilitherium*, e a superfície dorsal do molde gerado aparecer contínua, da região anterior à região cerebelar, devido às meninges. Nesta hipótese, o limite posterior dos hemisférios cerebrais poderia estar localizado imediatamente anterior à declividade observada à frente da região cerebelar, ou em algum ponto desta, onde o sulco mediano se torna menos proeminente.

### **5.3.3. Região do rombencéfalo**

Uma vez que não se observa a exposição dorsal do mesencéfalo, os hemisférios cerebrais (prosencefalo) estendem-se posteriormente ultrapassando o limite anterior da fossa subarcuata, a qual é circundada pelo canal semicircular anterior ósseo e preenchida pelos lobos paraflocares do cerebelo (FIG. 33). Os paraflóculos são associados à coordenação, equilíbrio e aquisição sensorial vestibular (Butler e Hodos, 1996). Embora o grau de preenchimento da fossa subarcuata possa ser variável em diferentes mamíferos (*e.g.* Sanchez-Villagra, 2002), este preenchimento, em moldes

endocranianos, é associado ao grau de desenvolvimento dos lobos parafloculares (Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004).

Os moldes dos paraflóculos estão ausentes em moldes endocranianos de alguns terápsidos não-cinodontes, freqüentemente devido à pobre ossificação desta região do crânio (Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004). Por outro lado, a presença de proeminentes moldes de paraflóculos é uma condição plesiomórfica para eucinodontes, uma vez que é descrita para *Thrinaxodon* (Rowe, 1996) e *Nyctosaurus* (Hopson, 1979), e todos os outros eucinodontes não-mamaliaformes com moldes endocranianos descritos (*e.g.* Quiroga, 1979b, 1980a,b,c).

No molde endocraniano de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T, os moldes parafloculares são proeminentes, principalmente em vista dorsal, sendo estruturas aproximadamente cilíndricas, com um ápice levemente arredondado, e pósterolateralmente orientadas, afastando-se cerca de 40°- 60° (43° e 61°, considerando o ângulo maior entre o eixo central dos moldes parafloculares direito e esquerdo, respectivamente) do eixo longitudinal do molde endocraniano. Os moldes parafloculares são relativamente largos, sendo próximas a 1,0 as razões entre o maior diâmetro (1,51mm e 1,78mm, na base, junto à superfície adjacente do restante do molde endocraniano, nos lados direito e esquerdo, respectivamente) e o comprimento, e entre a base e o ápice (1,50mm e 1,51mm, para os moldes parafloculares direito e esquerdo, respectivamente). Como já fora mencionado anteriormente, a distância entre os moldes dos dois paraflóculos corresponde à maior largura do molde endocraniano de *Brasilitherium* (sendo que os paraflóculos estão lateralmente afastados do restante do molde 1,20mm e 1,32mm, respectivamente, nos lados direito e esquerdo). Juntos, os

dois moldes parafloculares constituem cerca de 2% do volume estimado para o molde endocraniano.

Imediatamente atrás dos moldes parafloculares, e após o limite posterior da região dos hemisférios cerebrais (indicada pelo fim do sulco mediano), aparece, em vista dorsal, a região que presumidamente representa a superfície dorsal do cerebelo, com 1,3mm de comprimento ântero-posterior, e 4,2mm de largura. Esta mesma região pode ser observada em vista lateral, atrás do declive da porção posterior da região dos hemisférios cerebrais. Em vista dorsal, a superfície da região cerebelar tem um abaulamento do lado esquerdo, o que poderia sugerir um hemisfério cerebelar. Além disso, a superfície dorsal do cerebelo tem uma estreita elevação ao longo da linha média, a qual, por sua vez, poderia corresponder ao verme. Entretanto, o lado direito da região cerebelar possui um profundo entalhe (ver FIG. 33) causado por um osso quebrado, tornando difícil a identificação das estruturas cerebelares nesta região do molde endocraniano,

De modo geral, a região cerebelar também parece ser levemente mais larga em *Brasilitherium* na comparação com *Probainognathus*, que é o táxon com as características neuroanatômicas mais derivadas dentre os cinodontes não-mamaliaformes com moldes endocranianos descritos até então. Como o ponto de maior largura do molde endocraniano, para ambos os táxons, situa-se entre os moldes parafloculares, a razão entre largura máxima e comprimento do molde encefálico reflete a largura relativa da região cerebelar. Essa razão é 0,4 para o *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T. Embora Quiroga (1980a,b) não tenha mencionado as medidas lineares em sua descrição do molde endocraniano de *Probainognathus*, a mesma razão pode ser inferida a partir das figuras do molde encefálico em vista dorsal apresentadas nos

trabalhos (vide FIG. 15, na seção 3.2.3). Desta forma, obtivemos uma razão de 0,37, com base na ilustração de reconstituição do molde endocraniano de *Probainognathus*.

#### 5.3.4. Tamanho relativo do molde do encéfalo

O volume total do molde é de 378,436mm<sup>3</sup> (0,378ml), resultando em Quocientes de Encefalização (EQ) de 0,1475 e 0,2233, de acordo com as equações utilizadas (Tabela 4), ambas baseadas numa massa de 96,57g, estimada para o espécime UFRGS-PV-1043-T. O volume aqui referido corresponde ao molde endocraniano digitalmente obtido, sem correções em função das deformações do espécime, de modo que o valor de EQ poderia ser maior se a região dos hemisférios cerebrais fosse mais larga do lado esquerdo, como sugerido na FIG. 37. Além disso, como já foi comentado anteriormente, optou-se por remover digitalmente parte do preenchimento da vacuidade orbital para uma melhor definição do limite dos moldes dos bulbos olfatórios, já que a matriz rochosa que forma o molde endocraniano, nessa região do crânio, chega até os pterigóides. Com isso, o contorno ventral da região dos bulbos olfatórios foi arbitrariamente definido, inferindo-se uma simetria dorso-ventral para esta região, como mostrado na FIG. 36, o que fez com que o contorno ventral dos moldes ultrapassasse o limite ventral do processo orbital dos frontais (mostrado na FIG. 34).

Ademais, no molde endocraniano utilizado para o cálculo dos EQs, os moldes dos *cava epiptérica* (removidos em imagens mostradas na FIG. 33 e FIG. 35), foram mantidos, já que esses espaços, em vida, são ocupados por estruturas nervosas (gânglios semilunar e geniculado), estando, inclusive, incorporados à cavidade craniana em mamíferos (Goodrich, 1930; Kuhn e Zeller, 1987; Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004). Ademais, o espaço de preenchimento dos *cava epiptérica* usualmente não são

removidos em trabalhos de paleoneurologia de cinodontes não-mamalianos (Jerison, 1973; Quiroga, 1979b, 1980a,b).

**Tabela 4.** Volume do molde endocraniano, massa corpórea estimada e valores de Quocientes de Encefalização calculados para *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T.

Volume do molde endocraniano (EV)	Massa corpórea estimada(M)	Quociente de encefalização (EQ)	
		$EQ=EV/(0,12M^{0,66})^a$	$EQ=EV/(0,055M^{0,75})^b$
0,378436 ml	98,57 g	0,1482	0,2233

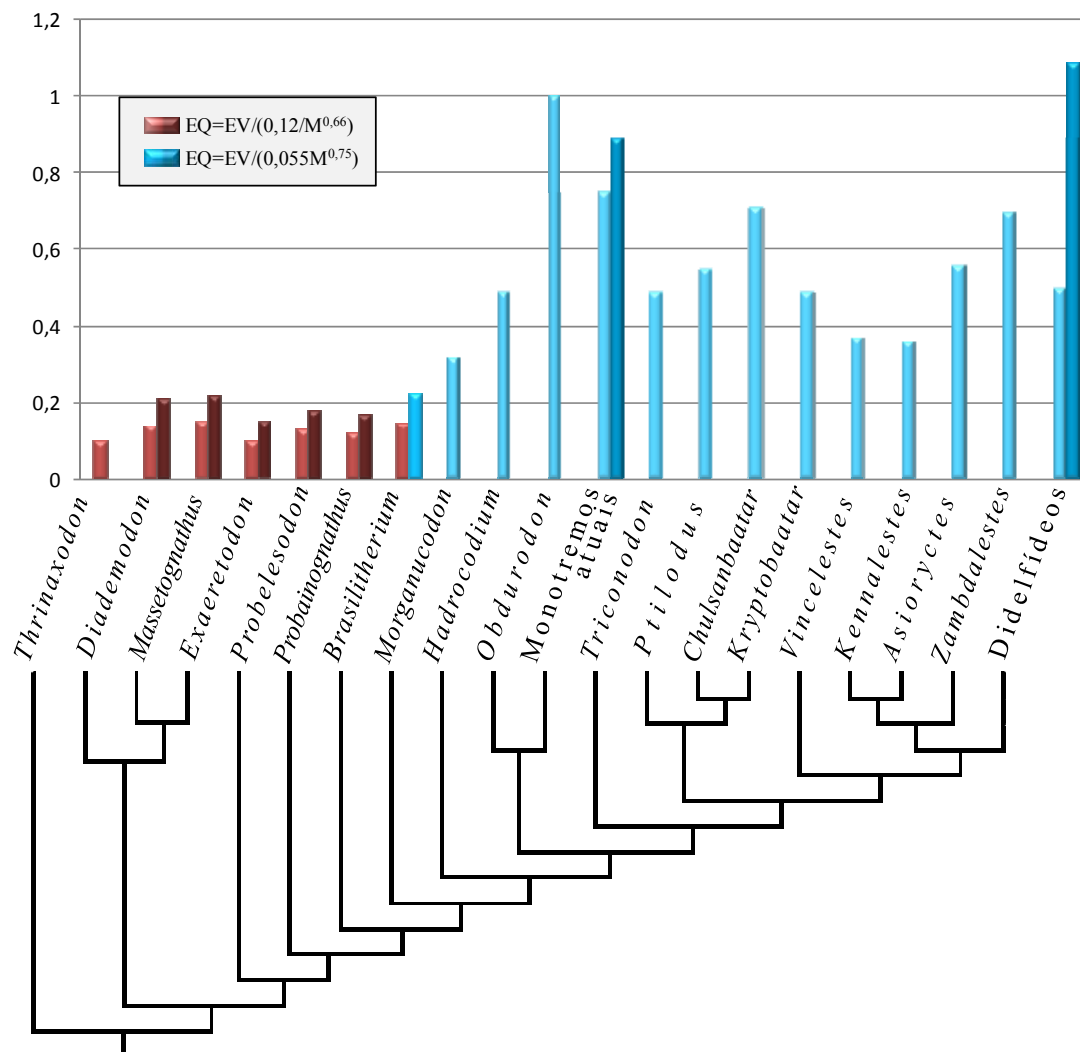
<sup>a</sup>Equação de Jerison (1973).

<sup>b</sup>Equação de Eisenberg (1981).

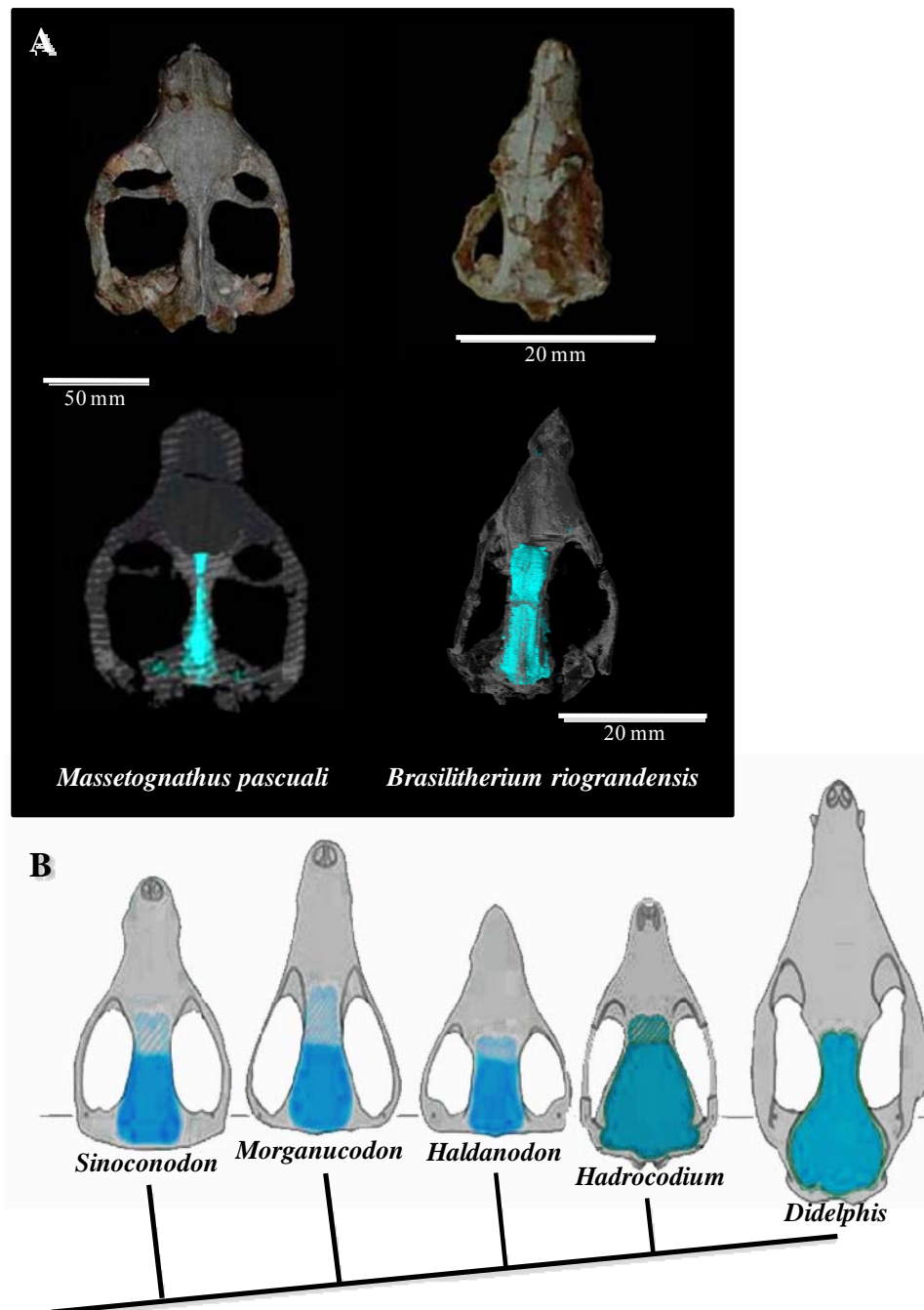
Comparando-se valores de EQ já descritos para diferentes cinodontes com o valor calculado para o exemplar UFRGS-PV-1043-T (FIG. 38), temos que os valores de *Brasilitherium* ficam abaixo dos EQs de mamaliaformes, sugerindo um gradual aumento no tamanho relativo do encéfalo partindo de *Brasilitherium* e passando pelos mamaliaformes não-mamalianos *Morganucodon* e *Hadrocodium*, até o os táxons do grupo coronal Mammalia. Contudo, a despeito das modificações neuroanatômicas observadas (ver seção 3.2.3), não fica clara uma gradual encefalização entre cinodontes não-mamalianos sucessivamente mais intimamente relacionados aos mamaliaformes, considerando-se os valores de EQs reportados para *Diademodon* (0,14 e 0,21) e *Massetognathus* (0,15 e 0,22) por Quiroga (1980b). O EQ de *Brasilitherium* calculado com a mesma equação utilizada em outros cinodontes não-mamalianos (0,15) por Jerison (1973) e Quiroga (1979b, 1980a,b,c) pode ser similar ou mesmo mais baixo do que os EQs desses táxons, dependendo da equação para estimativa de massa que fora utilizada para os mesmos. Além de *Diademodon* e *Massetognathus*, os táxons *Probelesodon* e *Probainognathus* também aparecem com EQs superiores ao calculado

aqui para *Brasilitherium* a partir da mesma equação utilizada por Quiroga (1979b, 1980a,b), quando leva-se em conta os valores de EQs que o autor obteve com as menores estimativas de massa para os táxons (resultando em um aumento no tamanho relativo do encéfalo).

Por outro lado, comparando-se as reconstruções tridimensionais baseadas em tomografias computadorizadas de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T e do exemplar de *Massetognathus* UFRGS-PV-0968-T, utilizado por Rodrigues (2005), parece claro, como mostra a FIG. 39, que o molde endocraniano do *Brasilitherium* é proporcionalmente maior, em relação ao tamanho do crânio. Na mesma FIG. 39 também é apresentada uma comparação dos espécimes citados com representações do espaço ocupado pelo encéfalo no crânio de mamaliaformes, conforme Luo *et alii* (2001). Nesse sentido, o tamanho relativo do molde do encéfalo de *Brasilitherium* aparece em uma condição intermediária entre o exemplar de *Massetognathus* comparado e os mamaliaformes não-mamalianos, estando até mais próximo da configuração observada nestes táxons. Além do claro aumento relativo no tamanho dos bulbos olfatórios em comparação a outros cinodontes não-mamaliaformes, *Brasilitherium* mostra um considerável alargamento do molde encefálico nas regiões dos hemisférios cerebrais (parte mais posterior dos mesmos) e cerebelo.



**Figura 38** – Gráfico comparando os Quocientes de Encefalização (EQ) calculados para diferentes cinodontes não-mamalianos e mamíferos: *Thrinaxodon*, 0,1 (Jerison, 1973); *Diademodon*, 0,14 (Quiroga, 1980b) e 0,21 (Jerison, 1973); *Massetognathus*, 0,15 e 0,22 (Quiroga, 1979b, 1980b); *Exaeretodon*, 0,10 e 0,15 (Quiroga, 1980b); *Probelesodon*, 0,13 e 0,18 (Quiroga, 1979b, 1980b); *Probainognathus*, 0,12 e 0,17 (Quiroga, 1980a,b); *Brasilitherium*, 0,15 e 0,22; *Morganucodon*, 0,32 (Rowe *et alii*, 2011); *Hadrocodium*, 0,49 (Rowe *et alii*, 2011); *Obdurodon*, 1,00 (Macrini *et alii*, 2007a); monotremos atuais, 0,75-0,89 (Macrini *et alii*, 2007a); *Triconodon*, 0,49 (Kielan-Jaworowska, 1983); *Chulsanbaatar*, 0,55 (Kielan-Jaworowska, 1983); *Kryptobaatar*, 0,71 (Kielan-Jaworowska e Lancaster, 2004); *Ptilodus*, 0,49 (Kielan-Jaworowska, 1983); *Vincelestes*, 0,37 (Macrini *et alii*, 2007b); *Kennalestes*, 0,36 (Kielan-Jaworowska, 1984); *Asioryctes*, 0,56 (Kielan-Jaworowska, 1984); *Zambdalestes*, 0,7 (Kielan-Jaworowska, 1984) e didelfídeos, 0,5-1,09 (Eisenberg e Wilson, 1981). Os táxons estão dispostos conforme suas relações filogenéticas, de acordo com o cladograma abaixo, baseado em Abdala (2007), para cinodontes não-mamalianos, Wible e Rougier (2000), especificamente para as relações entre os três multituberculados (*Ptilodus*, *Chulsobaatar* e *Kryptobaatar*), e Luo e Wible (2005), para as relações entre os demais mamíferos. Os dois EQs mencionados para *Brasilitherium* foram obtidos através de diferentes equações:  $EQ=EV/(0,12M^{0,66})$  (Jerison, 1973), para comparação com os demais cinodontes não-mamalianos, e  $EQ=EV/(0,055M^{0,75})$  (Eisenberg, 1981), utilizada para os mamíferos citados (sendo EV, o volume do encéfalo ou molde endocraniano e M, a massa corpórea). Os dois valores de EQs para outros cinodontes não-mamalianos devem-se a diferentes estimativas de massa corpórea através de duas equações distintas (ver Quiroga, 1980b), enquanto os dois valores para monotremos atuais e didelfídeos representam os limites dos intervalos de variação de EQs entre diferentes táxons destes grupos. Jerison (1973) excluiu o volume dos moldes dos bulbos olfatórios do molde endocraniano de *Thrinaxodon* e *Diademodon*, enquanto Quiroga (1979b, 1980b) descontou percentuais do volume dos moldes endocranianos, exceto para *Probainognathus*, considerando o espaço que seria ocupado por meninges em *Diademodon* (-20%), *Exaeretodon* (-15%), *Massetognathus* (-10%) e *Probelesodon* (-10%).



**Figura 39** – Espaço ocupado pelo encéfalo em crânios de diferentes táxons de cinodontes. Em A, são mostrados, em vista dorsal, crânios de *Massetognathus* (UFRGS-PV-0968-T) e *Brasilitherium* (UFRGS-PV-0929-T), acima, e reconstituições tridimensionais realizadas a partir de tomografias computadorizadas do mesmo espécime de *Massetognathus* e do *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T, com a parte óssea semi-transparente para destacar o molde interno das cavidades cranianas, abaixo. Em B, são mostrados cinco mamaliaformes dispostos de acordo com suas relações filogenéticas e alinhados no local da articulação crânio-mandibular, com o tamanho relativo do encéfalo representado em azul (modificado de Luo *et alii*, 2001). Crânios ilustrados não estão na mesma escala.



## 5.4 Molde digital da orelha interna

A completa ossificação do invólucro da orelha interna propiciou a obtenção digital de um molde tridimensional da mesma, distinto do molde endocraniano correspondente ao encéfalo. As medidas da orelha interna e as informações sobre o canal coclear e os canais semicirculares, aqui apresentadas, baseiam-se apenas no molde digital obtido, enquanto a descrição do vestíbulo é baseada na superfície interna da região vestibular do invólucro ósseo da orelha interna.

### 5.4.1. Cóclea

Em vista ventral, o canal coclear se estende ântero-medialmente a partir do limite anterior da fenestra vestibular e o forâmen perilinfático para um ponto imediatamente atrás do limite posterior do *cavum epiptericum*. Sua forma geral é alongada, mas não cilíndrica, uma vez que o diâmetro gradualmente diminui a partir da fenestra vestibular até o arredondado ápice. O eixo longitudinal mediano do molde é levemente curvado lateralmente. Além disso, em vista medial ou lateral, o ápice do canal coclear é levemente curvado dorsalmente (ver FIG. 30D,E; FIG. 32 e FIG. 41).

Não há nenhuma estrutura preservada dentro do canal coclear. A ausência de uma lâmina ossificada (*lamellae*) inviabiliza uma estimativa quanto à largura da membrana basilar e do órgão de Corti, de modo que comparações e inferências com respeito à acuidade auditiva não são baseadas nessas estruturas sensoriais, mas na extensão do canal coclear como um todo.

O canal coclear de *Brasilitherium* parece ser similar ao que foi descrito para o tritilodontídeo *Yunnanodon* por Luo (2001) e é claramente mais longo, comparado a

outros cinodontes não-mamaliaformes cuja orelha interna fora descrita, como *Thrinaxodon* (Olson, 1944; Estes, 1961; Fourie, 1974), *Probelesodon*, (Quiroga, 1979a) e *Probainognathus* (Allin, 1986). Por outro lado, é relativamente mais largo e mais curto que a cóclea “em forma de bastão” dos multituberculados (Luo e Ketten, 1991) e as espiraladas cócleas dos mamíferos atuais (Zeller, 1989; Luo e Ketten, 1991; Fox e Meng, 1997), exceto os monotremos, cujo labirinto ósseo (canal coclear) não reflete o espiral correspondente do labirinto membranoso formado por tecidos moles (Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004). Luo (2001) indica uma porção mediana arredondada no canal coclear de *Yunnanodon*, o que é considerado uma reminiscência do contorno globular da cóclea em cinodontes não-mamaliaformes (Quiroga, 1979a; Luo, 2001). O molde digital do canal coclear de *Brasilitherium* também exhibe este aspecto globular primitivo.

Além disso, *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T tem o canal coclear verticalmente inclinado, com o ápice sendo a porção mais ventral, assemelhando-se à orientação ventromedial reportada para os cinodontes não-mamaliaformes (Fourie, 1974; Allin, 1986). Contudo, o ápice do alongado canal coclear de *Brasilitherium* é também horizontalmente inclinado, estando dirigido medialmente (ver FIG. 30; FIG. 32 e FIG. 41), similarmente à condição dos mamaliaformes, para os quais é reportada uma orientação ântero-medial do canal coclear (Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004).

O diâmetro máximo do canal coclear de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T é 1.16mm, e o seu comprimento é 1,66mm, a partir do bordo anterior da fenestra vestibular até o ápice anterior, como medido nos outros táxons citados na Tabela 2 (seção 5.2 deste capítulo), e 3,4mm, medido da borda posterior da fenestra até o ápice (*sensu* Rosowski e Graybeal, 1991). Sendo assim, o canal coclear se estende anteriormente por cerca de 54% do comprimento do promontório. Em *Sinoconodon*

(Luo *et alii*, 1995), o canal coclear se estende por menos da metade da extensão do promontório e em *Morganucodon* (Graybeal *et alii*, 1989) e *Haldanodon* (Lillegraven e Krusat, 1991) o canal coclear alcança 3/4 do comprimento do promontório.

A despeito da variabilidade existente nas proporções do crânio, como comprimento do focinho e outras especializações cuja evolução provavelmente não está relacionada a adaptações para a audição, o comprimento do crânio tem sido usado por diferentes autores, (*e.g.* Lillegraven e Krusat, 1991; Luo e Ketten, 1991; Luo *et alii*, 1995; Hurum, 1998b) como um parâmetro para se estabelecer o comprimento relativo da cóclea em diferentes táxon e então compará-los. Levando-se em consideração a morfologia geral do crânio de cinodontes não-mamalianos, pode-se considerar que a razão entre os comprimentos do canal coclear e do crânio fornece uma boa estimativa da relativa extensão da cóclea para estes táxons, embora não necessariamente sirva para comparar táxons com crânios morfologicamente muito discrepantes, por distintas especializações (*e.g.* *Brasilitherium* X *Platypus* ou *Brasilitherium* X *Delphinidae*).

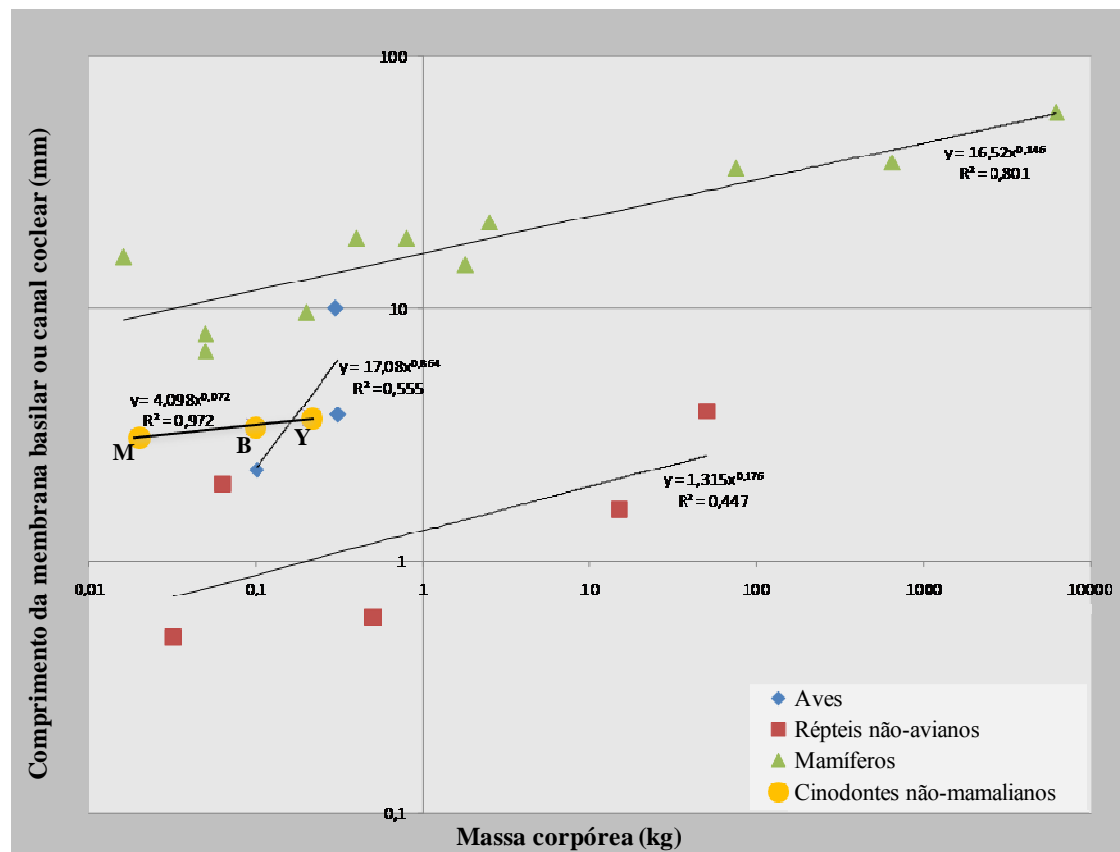
A razão entre os comprimentos do canal coclear e do crânio (cóclea/crânio X 100) é 4,37 para o *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T. Esta proporção está cerca de 60% acima daquela reportada para *Probainognathus* (2,6) e *Sinoconodon* (2,7) por Luo *et alii* (1995), bem como da razão obtida para *Bienotherium* (2,6), com base em um canal coclear de 3,7mm e comprimento do crânio de cerca de 140mm (Hopson, 1964). O valor de *Yunnanodon* para esta razão deve estar no intervalo entre 4,04 e 5,27, tomando como base o comprimento coclear de 1,9mm, medido no exemplar descrito por Luo (2001), e a variação de comprimento do crânio para este táxon, entre 36mm e 47mm, mencionada no mesmo trabalho. *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T tem esta razão inferior aos valores dos mamaliaformes *Morganucodon* (5,7-6,3 [Luo *et alii*,

1995]), *Haldanodon* (8,8 [Lillegraven e Krusat, 1991]), e todos os multituberculados (6,7 – 9,5) mostrados na Tabela 2 (seção 5.2). Optou-se aqui por não considerar os valores para esta razão reportados por Hurum (1998b) para *Probainognathus* e *Thrinaxodon*, por terem sido utilizadas medidas de diferentes espécimes para o cálculo da mesma e, de fato, os valores para ambos os táxons parecem superestimados (4,5 e 3,5, respectivamente).

A despeito da falta de tecidos moldes (incluindo a membrana basilar) e a ausência de uma lâmina coclear ossificada, a qual pode não ter sido preservada por ter sido cartilaginosa, como ocorre em amniotas não-mamalianos, o comprimento do canal coclear inteiro pode ser tratado como uma aproximação do comprimento da membrana basilar (Graybeal *et alii*, 1989) e esta medida, por sua vez, pode ser relacionada à parâmetros audiométricos (Rosowski e Graybeal, 1991). De acordo com o estudo de Rosowski e Graybeal (1991), uma significativa função de potência descreve parte da variabilidade na massa corporal e comprimento da membrana basilar para todos os amniotas e, a despeito da pequena amostragem de amniotas não-mamalianos (tratados como um único grupo pelos autores), correlações alométricas mais significantes são encontradas quando os táxons são agrupados para gerar diferentes linhas de regressão, para mamíferos, aves, e répteis não-avianos (FIG. 40). Além disso, o mesmo estudo apresenta uma significativa relação inversa entre o comprimento da membrana basilar e o limite de audição para maiores frequências em mamíferos, enquanto os demais amniotas apresentam uma relação direta entre estas variáveis.

Comparando-se a relação entre comprimento coclear e a massa corporal de *Brasilitherium* (96,57g - estimada a partir do comprimento do crânio) e *Yunnanodon* (210,53g baseada nas medidas reportadas por Luo [2001], e usando a mesma equação

descrita na seção 4.3), com os dados presentes no estudo de Rosowski e Graybeal (1991), os dois cinodontes não-mamaliaformes supracitados aparecem próximos de *Morganucodon*, e esses três táxons agrupados formam uma linha de regressão abaixo da linha de mamíferos e acima da linha de répteis não-avianos (FIG. 40).



**Figura 40** – Gráfico da relação alométrica entre o comprimento da membrana basilar (ou canal coclear) e a massa corpórea, para 19 amniotas atuais (11 mamíferos, 3 aves e 5 répteis não-avianos), e 3 cinodontes não-mamalianos: *Morganucodon* (M), *Brasilitherium* (B) e *Yunnanodon* (Y). Modificado de Rosowski e Graybeal (1991) com a separação dos amniotas não-mamalianos atuais em dois grupos distintos e criação de uma linha de regressão para cinodontes não-mamalianos, a partir da inclusão de *Brasilitherium* (UFRGS-PV-1043-T) e *Yunnanodon*, para os quais a massa corpórea foi estimada pela mesma equação citada na seção 4.3. Para os táxons fósseis, é usado o comprimento do canal coclear como aproximação do comprimento da membrana basilar. As medidas de comprimento do crânio e do canal coclear de *Yunnanodon* foram retiradas da descrição de Luo (2001).

#### 5.4.2. Vestíbulo

O vestíbulo é a cavidade dentro do petrosal que, em vida, contém os dois sacos de labirinto membranoso (sáculo e utrículo) e se comunica com o canal coclear anteriormente e os canais semicirculares posteriormente. O vestíbulo de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T é aberto lateralmente, devido à fenestra vestibular, e ventralmente, devido ao forame perilinfático, o qual é confluyente com a saída da veia jugular (vide FIG. 30, seção 5.2). A forma geral do vestíbulo é irregular, sendo difícil definir seus limites devido às aberturas existentes.

Uma vista da região ótica do crânio, tomada a partir de dentro da cavidade craniana de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T (vide FIG. 32, seção 5.2), mostra a separação entre o vestíbulo e a cavidade craniana por uma parede ossificada medial (em relação ao vestíbulo) formada pelo petrosal, o que não é observado em outros cinodontes não-mamaliaformes (Olson, 1944; Fourie, 1974; Quiroga, 1979a; Allin, 1986; Luo *et alii*, 1995), com exceção dos tritilodontídeos (Kühne, 1956; Crompton, 1964; Hopson, 1964; Luo, 2001). Em algumas matrizes filogenéticas publicadas (*e.g.* Martinez *et alii*, 1996; Abdala, 2007), este mesmo caráter é atribuído a triteledontídeos, mas em outras (*e.g.* Luo *et alii*, 2002; Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004) é tratado como dado faltante (*missing data*), devido à incompleta preservação desta região do crânio em espécimes deste táxon.

Como já fora mencionado na seção 5.2 deste capítulo, a parede óssea separando o vestíbulo da cavidade craniana é incompleta, não havendo o fechamento da porção póstero-medial do vestíbulo. Embora esta abertura possa refletir uma ossificação incompleta da região, pode-se cogitar também a possibilidade de que seja decorrência da não preservação da parede óssea no local.

Uma divisão entre os recessos sacular e utricular foi mencionada por Luo (2001) para *Yunnanodon*. Em *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T, a parede medial do vestíbulo possui uma crista ântero-posteriormente direcionada. A porção dorsal desta crista forma uma concavidade, direcionada lateralmente, a qual corresponde a cerca de 1/3 a altura da parede medial, enquanto os restantes 2/3 da mesma, de posição ventral à crista, formam uma concavidade rasa, que é anteriormente contínua à concavidade ventromedial que delimita o canal coclear (vide FIG. 31, seção 5.2). Esta crista na parede medial de *Brasilitherium* pode corresponder à crista vestibular (*crista vestibuli*) dos mamíferos, com a cavidade ventral delimitando medialmente o recesso sacular (*recessus sphericus* para mamíferos) e a cavidade dorsal, o recesso utricular (*recessus ellipticus* para mamíferos), o qual está localizado acima do nível da fenestra vestibular.

O recesso utricular é confluyente com os recessos ampolares dos canais semicirculares lateral e anterior. O recesso ampolar do canal semicircular lateral é delimitado por uma concavidade na parede lateral, medialmente direcionada, situada no mesmo nível da concavidade do recesso utricular na parede medial do vestíbulo, sendo levemente mais profunda que esta. Em imagens de secções transversais desta região (FIG. 31), esses recessos, juntos, aparecem formando um espaço horizontal no petrosal, enquanto o recesso ampolar do canal semicircular anterior forma um espaço vertical, dorsal ao resto do vestíbulo, delimitado pela concavidade ventralmente dirigida. Esse espaço vertical, que abriga o recesso ampolar do canal semicircular anterior, é confluyente com a porção central do espaço horizontal formado pelos recessos utricular, na parede medial, e o recesso ampolar do canal semicircular lateral, na parede lateral. O recesso utricular é posteriormente confluyente com a *crus commune*, onde se unem os canais semicirculares anterior e posterior (FIG. 41).

### 5.4.3. Canais semicirculares

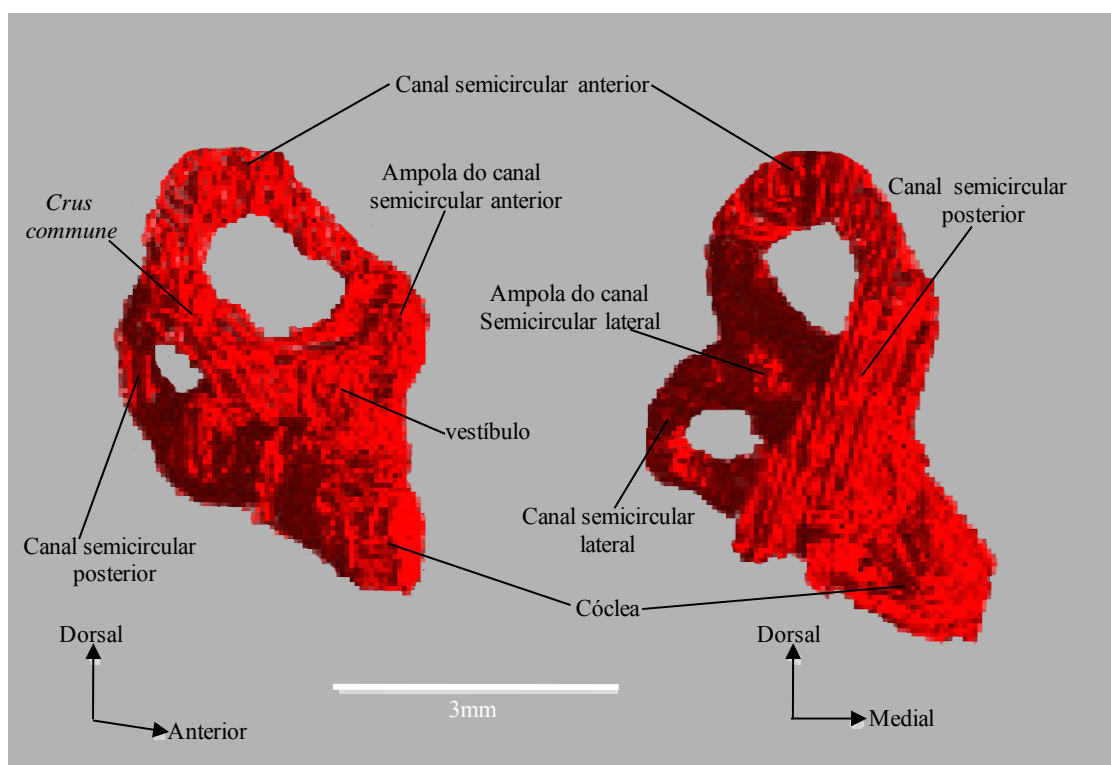
Assim como fora descrito para *Sinoconodon* (Luo *et alii*, 1995) e *Yunnanodon* (Luo, 2001), os canais semicirculares de *Brasilitherium* são envolvidos apenas pelo petrosal, contrastando com os outros cinodontes não-mamaliaformes, nos quais os canais semicirculares são parcialmente encapsulados pelo supraoccipital, além do opistótico (Luo *et alii*, 1995; Olson, 1944; Fourie, 1974). Além disso, nos cinodontes não-mamalianos estudados por Olson (1944), o terço posterior do canal semicircular lateral não estava envolvido por osso e teria sido provavelmente fechado, em vida, por cartilagem.

A descrição dos canais semicirculares de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T está baseada no molde digital da orelha interna (FIG 41). Seu padrão geral é tipicamente mamaliano, com um canal lateral, um anterior e um posterior, cada um dos quais curvado-se em um plano aproximadamente ortogonal aos outros dois. Os tubos ósseos dos canais semicirculares têm entre 0,4 e 0,9 mm de diâmetro. De acordo com Hurum (1998b), a presença dos três canais semicirculares seguindo, cada um deles, o arco de um círculo verdadeiro, ocorre apenas em mamíferos térios. A morfologia dessas estruturas, em *Brasilitherium*, está de acordo com esse pressuposto, uma vez que todos os canais semicirculares têm formas irregulares.

Os canais anterior e posterior divergem a partir da *crus commune* (referida, entre outros termos, como “pedúnculo comum” ou “pilar ósseo comum”, em trabalhos em português), a qual é conectada com o limite posterior do vestíbulo e está alinhada com o canal coclear, ântero-medialmente direcionado (FIG. 41). Em um plano parassagital do crânio, a *crus commune* está aproximadamente 45° graus inclinada póstero-dorsalmente em relação ao plano horizontal de Reid (usado em primatas, e definido como a linha



entre a margem infraorbital e a margem superior do meato acústico externo [e.g. Metano, 1986; Blanks *et alii*, 1975]). O canal semicircular anterior emerge dorsalmente a partir da porção posterior da *crus commune* e curva-se anteriormente, inicialmente para cima e depois para baixo, até o recesso ampolar anterior. O plano do canal semicircular anterior é levemente inclinado lateralmente e forma um anel que circunda a fossa subarcuata do petrosal (vide FIG 31, seção 5.3).



**Figura 41** – Molde digital da orelha interna esquerda de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T em vista ântero-medial (à esquerda) e posterior (à direita).

A partir da *crus commune* também emerge posteriormente o canal semicircular posterior, ventral ao canal anterior, curvando-se para baixo e depois anteriormente, para formar um semicírculo ventrolateralmente direcionado, que termina no recesso ampolar posterior. Imediatamente lateral ao recesso ampolar do canal semicircular posterior, está o limite posterior do canal semicircular lateral, o qual curva-se látero-dorsalmente, formando um semicírculo inclinado ântero-dorsalmente aproximadamente  $45^\circ$  em

relação ao plano horizontal de Reid. O recesso ampolar do canal semicircular lateral é lateral ao ponto mais anterior da *crus commune*, que forma um ângulo de cerca de 90° com o canal semicircular lateral. Como em mamíferos, os três canais semicirculares de *Brasilitherium* têm recessos ampolares alargados em relação ao diâmetro dos tubos dos canais.

O ângulo entre os planos dos canais semicirculares anterior e posterior, em UFRGS-PV-1043-T, é cerca de 115° (medido a partir de duas linhas ligando a *crus commune* ao centro da porção intermediária de cada canal), estando, então, dentro do intervalo entre 102° e 157° encontrado por Olson (1944) para muitos táxons de terápsidos não-mamalianos. Este ângulo é maior que os encontrados entre os mesmos canais semicirculares nos multituberculados *Nemegtbaatar* (65°-70°) e *Chulsanbaatar* (80°), estudados por Hurum (1998b), bem como em alguns mamíferos atuais como coelhos (71,36° +/- 4,4°), *Cavia porcellus* - os “porquinhos-da-índia” - (76,71° +/- 5,5°), gatos (90,21° +/- 4,1°), ratos (96°) e humanos (86,16° +/- 4,7°), também medidos por Hurum (1998b). Não obstante, pequenas variações podem ocorrer para esta medida em fósseis de não-térios, devido à forma irregular dos canais.

Hurum (1998b) ainda apresentou medidas do ângulo entre os planos dos canais semicirculares anterior e lateral para *Nemegtbaatar* (63°-72°) e *Chulsanbaatar* (65°), comparando-as com aquelas dos mamíferos atuais *Cavia porcellus* (122,15 ± 6.1°), humanos (111,76° + 7.6°), coelhos (100,64° + 9,4°), ratos (90°) e gatos (89,62° ± 8,7°). A medida deste ângulo para *Brasilitherium* é cerca de 89°, mas infelizmente não existem dados de outros cinodontes não-mamalianos para comparar.

Em *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T e *Yunnanodon*, bem como em todos os cinodontes não-mamalianos estudados por Olson (1944), o canal semicircular anterior é

o mais longo. No *Brasilitherium*, este canal perfaz um arco com raio máximo de 1,59mm, enquanto os canais semicirculares posterior e lateral têm raios máximos de 1,28mm. e 0,99mm, respectivamente, similares aos medidos por Luo (2001) para *Yunnanodon* (1,7, 1,1 e 0.8mm), cujo comprimento do crânio (36-47mm) é também similar ao do *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T (38mm).

Em contraste, os multituberculados *Nemegtbaatar* e *Chulsanbaatar* (Hurum, 1998b), bem como *Lambdopsalis* (Miao, 1988), apresentam o canal semicircular posterior mais longo que o anterior. Entre mamíferos atuais, o canal anterior é geralmente maior que o posterior e o lateral, como tem sido demonstrado em ratos (Cummins, 1925), camundongos (Calabrese e Hullar, 2006), chinchilas, o morcego *Myotis lucifugus* (Ramprashad *et alii* 1980), rhesus e *Saimiri sciureus* – o “macaco-de-cheiro” - (Blanks *et alii* 1985), bem como *Cavia porcellus*, gatos e humanos (Curthoys *et alii* 1977).

Em UFRGS-PV-1043-T, os arcos dos canais semicirculares anterior, posterior e lateral semicircular têm sua máxima distância a partir do limite do vestibulo até o centro de cada tubo do lado oposto (a altura do canal semicircular, *sensu* Spoor e Zonneveld, 1995) de 1,94mm, 1,26mm e 1,20mm, respectivamente, e as medidas entre os dois pontos mais distantes centro-a-centro de cada canal (equivalente à largura do canal semicircular, *sensu* Spoor e Zonneveld, 1995), são respectivamente, 1,80mm, 1,30mm. e 1,63mm. Para *Yunnanodon*, Luo (2001) reportou raios máximos de 1,7mm, 1,1mm e 0,8mm, respectivamente, para os canais semicirculares anterior, posterior e lateral. A altura e a largura dos arcos de cada canal (*sensu* Spoor e Zonneveld, 1995) são usadas para calcular o raio médio de curvatura [ $=0,5.(altura + largura)/2$ ]. Cada valor, em relação à massa corpórea, de acordo com Spoor *et alii* (2007) e Cox e Jeffery (2010),

estaria diretamente relacionado à agilidade e forma ou velocidade de locomoção em mamíferos. Para cinodontes não-mamalianos, faltam dados nesse sentido para que possam ser estabelecidas comparações.

Ainda com relação aos canais semicirculares, Spoor *et alii* (2007) acharam uma correlação positiva significativa entre o raio médio de curvatura do canal semicircular (depois de controlado para a massa corpórea) e agilidade, para uma ampla amostragem de mamíferos atuais. Animais com locomoção mais rápida e mais ágil têm canais semicirculares relativamente grandes para sua massa, enquanto aqueles de locomoção mais lenta tem canais relativamente menores. De acordo com o estudo de Cox e Jeffery (2010), o canal lateral é o mais útil para distinguir espécies de movimentos rápidos e lentos, sendo mais desenvolvidos em mamíferos de hábito aéreo, arbóreo, aquático e ricocheteadores, os quais têm uma forte requisição tridimensional na sua locomoção. Isso corrobora a sugestão de Fitzpatrick *et alii* (2006) de que o canal lateral controla primariamente a navegação, enquanto os canais verticais são envolvidos em ajustes de resposta ao movimento. O canal posterior é o menos correlacionado à agilidade, e Cox e Jeffery (2010) sugerem que isto se deva a sua orientação menos alinhada ao plano usual de locomoção do animal (*i.e.* para frente) em comparação ao canal semicircular anterior.

Entretanto, a correlação significativa encontrada por Spoor *et alii* (2007), entre o raio médio do canal e a massa, para diferentes “classes de agilidade”, utilizou-se de classes definidas *a priori*, para mamíferos atuais. Quando se analisa os gráficos obtidos pelos autores em conjunto, observa-se que as linhas de regressão para as espécies de cada “classes de agilidade” se cruzam, de modo que este dado não pode ser usado para inferências de agilidade em organismos fósseis.

## 6. DISCUSSÃO

O estudo dos moldes do encéfalo e da orelha interna, bem como das estruturas ósseas associadas, feito a partir das reconstruções tridimensionais de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T, fornece informações relacionadas ao modo de vida deste táxon, e que podem contribuir para o entendimento da evolução do encéfalo, da orelha interna e outros aspectos associados, ao longo da transição entre cinodontes não-mamalianos e Mammalia. A seguir, as características observadas no exemplar de *Brasilitherium* estudado são discutidas separadamente, no que tange ao encéfalo e a orelha interna.

### 6.1. Encéfalo

Das características da caixa craniana mais associadas ao encéfalo, *Brasilitherium* apresenta a condição primitiva com relação à cobertura óssea da porção mais anterior desta região. Como os outros cinodontes não-mamalianos, *Brasilitherium* não apresenta a placa cribiforme ossificada e, diferentemente do que é descrito para tritilodontídeos e mamaliaformes, o órbito-esfenóide não forma um assoalho ósseo para os bulbos olfatórios e uma parede entre as órbitas, sendo observada, então, a primitiva condição de uma ampla vacuidade orbital. Além disso, ainda que Bonaparte *et alii* (2005) tenham indicado, como é característico de mamaliaformes, uma completa separação dos foramens para os ramos maxilar ( $V_2$ ) e mandibular ( $V_3$ ) do nervo trigêmio (V), com base em outro exemplar do mesmo táxon, o que se observa em UFRGS-PV-1043-T é a presença de dois foramens confluentes entre o processo ascendente do alisfenóide e a lâmina anterior do petrosal, de forma similar ao que fora descrito para *Bienotherium* (Hopson, 1964).

Na comparação com mamaliaformes, também é primitiva em *Brasilitherium* a grande abertura ventral do *cavum epiptericum*, o qual é nitidamente separado da cavidade craniana propriamente dita (cavidade cerebral) pela pila antótica, não havendo um assoalho ósseo (*i.e.* a calha lateral) para o gânglio semilunar do nervo trigêmio, à frente do forâmen da abertura ventral do canal proótico. Pode-se destacar, como caráter derivado observado em UFRGS-PV-1043-T, em relação à condição dos demais cinodontes não-mamaliaformes, a trajetória intracranial ou intramural dos ramos ascendentes da veia e artéria *diploëtica magna*. Os demais caracteres derivados da caixa craniana de *Brasilitherium* estão principalmente associados ao invólucro ósseo da orelha interna e são discutidos na seção 6.2.

O molde endocraniano obtido do exemplar UFRGS-PV-1043-T não difere significativamente dos demais cinodontes não-mamaliaformes quanto à forma geral. Mesmo assim, algumas mudanças neuroanatômicas podem ser identificadas entre esses táxons a medida que se tornam mais intimamente relacionados aos mamaliaformes, a exemplo da ausência do olho parietal na maioria dos eucinodontes e um gradual aumento na largura da região dos hemisférios cerebrais, especialmente na porção mais posterior dos mesmos. Nesse sentido, *Probainognathus* (Quiroga, 1980a,b) possui hemisférios cerebrais nitidamente divididos e mais largos, se comparado a *Thrinaxodon* (Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004), *Massetognathus* (Quiroga, 1979b, 1980c), *Exaeretodon* (Bonaparte, 1966) e *Probelesodon* (Quiroga, 1979b, 1980c). *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T parece ter essas feições ainda mais desenvolvidas que *Probainognathus* e, ao contrário do que é descrito para este táxon, provavelmente não havia exposição dorsal do mesencéfalo e corpo pineal. Embora a exposição dorsal do mesencéfalo possa representar uma condição primitiva para placentários (Kielan-

Jaworowska *et alii*, 2004), este caráter não é plesiomórfico para o grupo coronal Mammalia (Macrini *et alii*, 2007b) e, entre cinodontes não-mamaliaformes, pode-se considerar que a provável condição de UFRGS-PV-1043-T estaria associada a um crescimento dos hemisférios cerebrais, os quais encobririam os colículos, estendendo-se posteriormente até o limite anterior da região cerebelar.

A largura da região cerebelar também parece ter gradualmente aumentado seguindo-se uma seqüência evolutiva entre cinodontes não-mamaliaformes sucessivamente mais intimamente relacionados aos mamaliaformes, sendo *Brasilitherium* levemente mais avançado que *Probainognathus*, e este, por sua vez, derivado em relação aos outros táxons citados acima. De qualquer modo, o alargamento dos hemisférios cerebrais e da região do cerebelo, o qual pode ser observado em *Brasilitherium* na comparação com outros cinodontes não-mamaliaformes, é significativamente menos pronunciado que em *Morganucodon* e outros mamaliaformes.

A característica neuroanatômica mais destacada, ao estudar-se o molde endocraniano de *Brasilitherium* sob uma perspectiva evolutiva, tendo em vista transição entre cinodontes não-mamalianos e mamíferos, parece ser o tamanho relativo dos bulbos olfatórios. Os moldes dos bulbos olfatórios são mais desenvolvidos e com divisão mais nítida em alguns eucinodontes como *Probelesodon* e *Massetognathus*, porém em *Brasilitherium* tornam-se consideravelmente mais desenvolvidos. Como já fora mencionado, o percentual do molde endocraniano correspondente ao volume estimado dos moldes dos bulbos olfatórios de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T é 35,8%, enquanto, segundo os dados apresentados por Quiroga (1980b), o percentual dos moldes dos bulbos olfatórios é 5% em *Massetognathus*, 19,7% em *Exaeretodon*, 7,8% em *Probelesodon* e 6,4% em *Probainognathus*. Embora *Probainognathus* estivesse

mais intimamente relacionado a *Brasilitherium* e mamaliaformes, é pequena a diferença entre os percentuais de *Probainognathus* e *Probelesodon*, assim como entre estes e *Massetognathus*, o que sugere que *Brasilitherium* possa representar um estado derivado, com bulbos olfatórios significativamente maiores.

Essa hipótese não chega a ser refutada face ao percentual reportado para *Exaeretodon*. Em primeiro lugar, trata-se de um táxon com caracteres derivados, mas que, em análises filogenéticas, usualmente aparece em uma linhagem de cinodontes que não abrange os mamaliaformes, *i.e.* traversodontídeos (*e.g.* Hopson e Kitching, 2001; Abdala, 2007). Em segundo lugar, o volume dos moldes dos bulbos olfatórios foi reportado por Quiroga (1980b) para indicar o valor de EQs calculados excluindo-se os volumes dessas estruturas, como havia sido realizado por Jerison (1973) e, levando-se em conta também que Quiroga (1979b, 1980a,b,c) não apresentou ilustrações do molde endocraniano de *Exaeretodon*, presumimos que o autor incluiu no volume dos bulbos o molde do “pedúnculo olfatório”, descrito por Bonaparte (1966), entre os bulbos propriamente ditos e o restante do encéfalo.

Além disso, a despeito da imprecisão da definição do limite ventral dos moldes dos bulbos olfatórios de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T, conforme é comentado na seção 5.3 do capítulo anterior, o tamanho relativo dos bulbos olfatórios pode ser constatado observando-se a superfície dorsal dos moldes endocranianos. No caso do espécime aqui descrito, a superfície dos moldes dos bulbos olfatórios corresponde a 38% do comprimento do molde encefálico, enquanto nenhum outro cinodontes não-mamaliaformes parece ter a região dos bulbos olfatórios chegando a 1/3 do comprimento total do molde endocraniano.



A hipótese de tendência de aumento no tamanho relativo dos bulbos olfatórios também é corroborada ao observar-se os moldes endocranianos dos mamaliaformes *Morganucodon* e *Hadrocodium* abordados no recente trabalho de Rowe *et alii* (2011). Cabe ressaltar que esses táxons são mencionados pelos autores como exemplos de dois “pulsos” de encefalização na evolução do cérebro mamaliano, havendo ainda um terceiro pulso, representado pelo grupo coronal Mammalia, o qual os autores também associam à olfação, sendo correlacionado à ossificação dos etmoturbinais e placa cribiforme. Todavia, esses pulsos de encefalização são determinados por um significativo alargamento na região dos hemisférios cerebrais e cerebelo. Conseqüentemente, embora Kielan-Jaworowska *et alii* (2004) citem uma maior extensão ventral dos bulbos olfatórios em mamaliaformes, é provável que estes correspondam a um percentual inferior do encéfalo na comparação com *Brasilitherium*. Este táxon talvez apresente os bulbos olfatórios proporcionalmente maiores entre todos os cinodontes conhecidos, devido ao crescimento destas estruturas ter se dado antes de um alargamento mais significativo do restante do encéfalo, o que é observado apenas em mamaliaformes.

Quanto aos EQs, o leve alargamento da região dos hemisférios cerebrais e, principalmente, o maior desenvolvimento dos bulbos olfatórios em *Brasilitherium*, sugeriria EQs superiores aos demais cinodontes não-mamaliaformes. No entanto, essa diferença não é confirmada, se comparados todos os valores de EQs reportados para esses táxons. Como mencionado na seção 5.3.4, utilizando-se a mesma equação para cálculo do EQ que foi utilizada para outros cinodontes não-mamaliaformes, *Brasilitherium* apresenta valores similares ou até inferiores a *Diademodon* e *Massetognathus*, bem como *Probelesodon* e *Probainognathus*, dependendo da equação

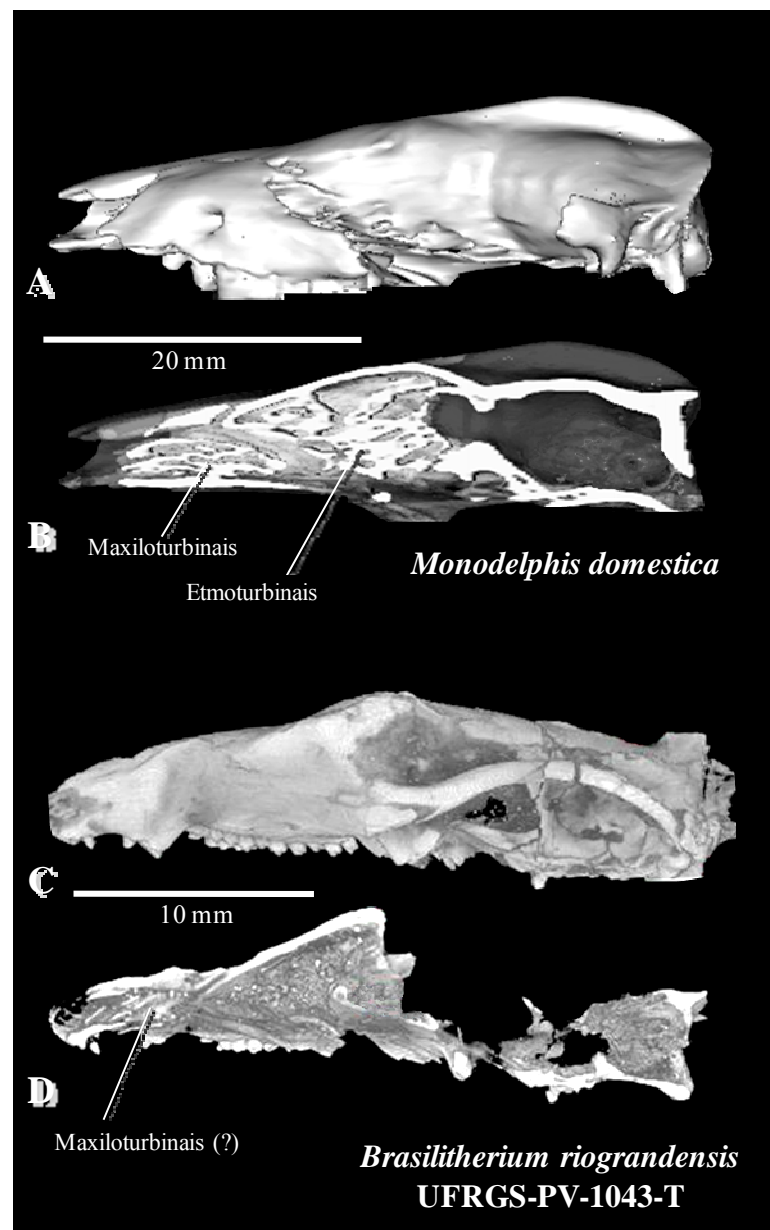
utilizada para a estimativa de massa desses táxons. Além disso, Quiroga (1979b, 1980b) ainda subtraiu, do volume dos moldes endocranianos dos cinodontes estudados, percentuais arbitrariamente definidos entre 10% e 20%, visando descontar o volume das meninges, de modo que os valores de EQ poderiam ser ainda maiores.

No entanto, comparando-se visualmente os moldes endocranianos de *Brasilitherium* e outros cinodontes não-mamalianos, como mostrado na FIG. 39, fica claro que o molde endocraniano do táxon aqui descrito é maior em relação ao crânio na comparação com *Massetognathus*, o que sugere que os EQs de *Diademodon* e *Massetognathus* possam ter sido superestimados em função da equação de estimativa de massa corpórea. Alternativamente, poderia estar subestimado o EQ de *Brasilitherium*. Entretanto, com a mesma massa estimada, utilizando-se a mesma equação para cálculo de EQ que Rowe *et alii* (2011) utilizaram para *Morganucodon* (EQ=0,32) e *Hadrocodium* (EQ=0,49), o valor obtido para *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T (=0,22) parece estar de acordo com uma seqüência evolutiva partindo de valores inferiores a 0,20 para cinodontes não-mamalianos e aumentando a medida que os táxons tornam-se mais intimamente relacionados aos mamíferos.

A tendência de encefalização inicialmente associada ao aumento da acuidade olfativa é também enfocada no trabalho de Rowe *et alii* (2011). Os autores mencionaram a melhora na sensibilidade tátil, através dos pelos, e da coordenação neuromuscular, para inferirem a presença de um neocórtex para *Morganucodon* e *Hadrocodium*, com base nas impressões de uma espessa pelagem no também mamaliaforme não-mamaliano *Castorocauda lutrasimilis* (Ji *et alii*, 2011), tendo em vista o inicial predomínio somatossensorial, associado a mecanorreceptores da pele, folículos pilosos e proprioceptores, no neocórtex.

No caso de *Brasilitherium*, pode-se inferir a presença de uma pelagem de cobertura em função de sua provável endotermia e seu pequeno tamanho, implicando em uma alta razão superfície/volume e, portanto, maior dissipação do calor endógeno, o que se agravaria na hipótese de se tratar de um animal de hábito noturno. Algum grau de endotermia já seria uma característica plesiomórfica para eucinodontes, com o fechamento do palato secundário propiciando uma área da secção transversal da cavidade nasal (plano de corte coronal em relação ao crânio) suficientemente ampla para abrigar turbinas respiratórias. Além disso, foram encontradas cristas ósseas na superfície medial das maxilas onde os turbinas estariam em diferentes eucinodontes não-mamaliaformes inseridos (Hillenius, 1994; Rodrigues, 2005). Reforçando esta hipótese, a reconstrução tridimensional do exemplar UFRGS-PV-1043-T, no presente trabalho, possibilitou a observação de estruturas que parecem ser os próprios maxiloturbinas preservados (FIG. 42).

Conseqüentemente, se as cristas de sustentação dos turbinas respiratórias eram pobremente desenvolvidas em *Thrinaxodon* e outros cinodontes não-mamalianos, em comparação com o padrão do grupo coronal Mammalia (ver FIG. 9, seção 3.1), e isto poderia indicar que os próprios turbinas teriam se tornado mais desenvolvidos e ossificados em associação com o aumento das taxas metabólicas ao longo da evolução da linhagem Cynodontia, *Brasilitherium* já poderia ter taxas metabólicas e temperatura corpórea mais próximas dos padrões mamalianos.



**Figura 42** – Reconstituições tridimensionais, a partir de imagens de tomografias, dos crânios de *Monodelphis domestica* (A e B) e do *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T (C e D). Em B e D, os crânios estão sagitalmente seccionados, com indicação dos turbinas olfatórios (etmoturbinais) e respiratórios (maxilloturbinais), em *Monodelphis*, e possíveis maxilloturbinais preservados, em *Brasilitherium*.

Mesmo assim, não sugerimos aqui a presença de um neocórtex em *Brasilitherium*, mesmo porque não há uma evidência direta da presença de pelos e não pode ser descartada a possibilidade de que o animal, mesmo sendo endotérmico e de pequeno tamanho, não precisasse de pelos de isolamento térmico para o intervalo de

temperaturas de seu ambiente. Além disso, Rowe *et alii* (2011) citaram o fato de que, ontogeneticamente, os pelos têm inicialmente função sensorial, antes de passarem a ter função de isolamento, com a maturação da termorregulação, mas não se pode afirmar que a evolução inicial da pelagem teve uma correspondência direta com o desenvolvimento do neocórtex no cérebro. Ademais, além da ausência da fissura rinal no molde endocraniano, o que também ocorre em *Morganucodon* e *Hadrocodium*, o alargamento da região dos hemisférios cerebrais observado em UFRGS-PV-1043-T é muito incipiente em comparação com o observado em mamaliaformes.

No que tange ao desenvolvimento do encéfalo, o que se pode considerar, a partir da presença de maxiloturbinas ossificadas em *Brasilitherium*, é a elaboração de turbinas em toda a cavidade nasal, possivelmente também na região mais posterior, incluindo então as turbinas de função olfatória, as quais, embora não totalmente ossificadas, poderiam ocasionar uma maior superfície com epitélio com receptores olfatórios, em associação com o constatado maior grau de desenvolvimento dos bulbos olfatórios.

Segundo Rowe *et alii* (2011), a origem do grupo coronal Mammalia marca o terceiro pulso de elaboração olfatória, com os etmoturbinas ossificados formando a placa cribiforme e uma sustentação rígida na cavidade nasal para o epitélio com receptores olfatórios (OR). Por sua vez, a ativação de genes OR, que em mamíferos superam em cerca de uma ordem de magnitude a quantidade existente no genoma da maioria dos outros vertebrados (Niimura, 2009), induz o crescimento do epitélio olfatório e das turbinas, assim como a ossificação destes (Rowe *et alii*, 2005). Segundo os mesmos autores, os elaborados sistemas visual e auditório dos mamíferos evoluíram posteriormente.

De qualquer modo, o presente estudo sugere que as adaptações para recepção olfatória parecem ter estado associadas a um processo de encefalização ainda anterior à origem dos mamaliaformes e, como será discutido a seguir, algum incremento na acuidade auditória, provavelmente para captação de sons de alta frequência, também pode ter evoluído, de forma incipiente, em *Brasilitherium* e outros mamaliomorfos, apesar desses táxons ainda possuírem os ossos da orelha média dos mamíferos ligados à mandíbula.

## 6.2. Orelha interna

*Brasilitherium* compartilha algumas características de sua orelha interna e região ótica do crânio com outros mamaliomorfos (especialmente tritilodontídeos) e apresenta algumas características derivadas em relação a todos os cinodontes não-mamaliaformes. Mesmo assim, essas feições derivadas ainda são primitivas em relação aos mamaliaformes não-mamalianos mais intimamente relacionados aos mamíferos como *Morganucodon* e *Haldanodon*.

A fusão dos ossos perióticos tem sido apontada como uma sinapomorfia para mamaliomorfos (e.g. Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004) e, levando-se em consideração as relações filogenéticas indicadas para *Brasilitherium* (Bonaparte *et alii*, 2003; Bonaparte *et alii*, 2005; Abdala, 2007), seria esperado que este táxon compartilhasse essa característica com tritilodontídeos e triteledontídeos. Por outro lado, *Brasilitherium* se distingue dos outros mamaliomorfos e demais cinodontes não-mamaliaformes pela presença de um típico promontório no petrosal, sendo então o mais antigo e mais basal táxon com essa característica até o momento. Todavia, este promontório (um caráter derivado) é parcialmente encoberto pela ala do basisfenóide (um caráter primitivo), da

mesma forma como é reportado para *Adelobasileus* (Lucas e Luo, 1993; Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004).

A despeito de diferenças na forma do crânio causadas por variações alométricas de um espécime ao longo de sua ontogenia, a razão entre os comprimentos do promontório e do crânio, em *Brasilitherium*, corrobora a ocorrência de um alongamento do promontório ao longo da transição entre cinodontes não-mamalianos e mamíferos, em uma seqüência representada por *Brasilitherium*, *Sinoconodon*, *Morganucodon*, *Haldanodon* e multituberculado. Entretanto, é importante considerar o pequeno número de exemplares comparados e a proximidade dos valores para esta razão nos táxons citados, estando, inclusive, o valor mínimo do intervalo reportado para *Sinoconodon* (7,5-8,3), abaixo do único valor obtido para *Brasilitherium* (8.0).

*Brasilitherium* também compartilha com *Sinoconodon* a presença de uma crista formando o limite lateral da *pars cochlearis* em vista ventral, a qual é perdida em outros mamaliaformes com promontório arredondado (Luo *et alii*, 1995; FIG. 19, seção 3.3.1). Entretanto, em *Brasilitherium*, o formato do promontório, medial a esta crista, é arredondado e externamente convexo (embora menos inflado que em *Morganucodon*), enquanto uma faceta plana é descrita para o promontório de *Sinoconodon* (Luo *et alii*, 1995). Quanto a esta característica, Luo *et alii* (1995) mencionaram que a diferença entre o formato do promontório de *Sinoconodon* e *Morganucodon* não se deve a variações alométricas relacionadas ao comprimento do crânio dos táxons (*Sinoconodon*, 36-60mm, e *Morganucodon*, 28-30mm), argumentando que não existe diferença significativa no comprimento do promontório em relação ao crânio (*i.e.* a razão “promontório/crânio” abordada anteriormente). Além disso, os autores mencionaram que justamente o menor dos espécimes de *Sinoconodon* por eles analisados apresenta

uma faceta medial plana mais conspícua e uma mais proeminente crista promontorial. Sendo assim, devido à independência da morfologia externa do promontório em relação ao comprimento do crânio, verificada através da comparação de diferentes táxons, Luo *et alii* (1995) concluíram que não há uma influência ontogenética na forma do promontório, o que representaria, então, uma condição filogenética.

Dentre os mamaliaformes, uma faceta medial plana no promontório tem sido reportada também para *Megazostrodon* e *Haldanodon* (Luo *et alii*, 2002), o que faz com que essa característica possa não representar um estado primitivo com relação a *Morganucodon*, cujo clado mais inclusivo, compartilhado com mamíferos, abrange também *Megazostrodon* e *Haldanodon* (e.g. Luo *et alii*, 2002). Por sua vez, *Adelobasileus*, o mamaliaforme menos intimamente relacionado com mamíferos na mesma análise filogenética citada, tem um promontório com uma superfície externa levemente arredondada (Luo *et alii*, 1995), a despeito de ter a *pars cochlearis* medialmente encoberta pelo basioccipital (de modo que a presença de uma faceta medial plana foi tratada como caráter “não aplicável” para o táxon por Luo *et alii* [2002]). De qualquer modo, levando-se em conta a forma arredondada do promontório de *Brasilitherium*, a presença de uma faceta medial plana pode não representar um estágio primitivo do promontório, mas ao invés disso, ser uma apomorfia dos táxons em relação ao padrão arredondado.

Além disso, *Sinoconodon* não corrobora uma esperada seqüência evolutiva no que tange ao alongamento da cavidade (canal) coclear, desde os cinodontes não-mamaliomorfos até os mamíferos. O valor da razão entre os comprimentos do canal coclear e o comprimento do crânio, para *Sinoconodon* (como reportado por Luo *et alii*, 1995) é levemente superior ao valor citado para *Probainognathus* (no mesmo trabalho)



e *Bienotherium* (Hopson, 1964), mas é menor que os valores encontrados para *Yunnanodon* (Luo, 2001) e *Brasilitherium*. Ademais, entre os cinodontes que possuem promontório, *Sinoconodon* apresenta a menor razão entre os comprimentos do canal coclear e do promontório. Assim, o alongamento da cavidade (canal) coclear em relação aos comprimentos do crânio e do promontório parece seguir uma seqüência evolutiva, desde cinodontes não-mamaliaformos até mamíferos e, nesta seqüência, *Sinoconodon* pode ser considerado uma exceção quanto ao comprimento do canal coclear.

Uma vez que *Brasilitherium* é o mais antigo e mais basal cinodonte com um promontório (o único não-mamaliaforme), o comprimento de seu canal coclear em relação ao comprimento do promontório (~54%) corrobora a conclusão de Luo *et alii* (1995), indicando que a formação do promontório precedeu o alongamento da cóclea, até ocupar toda a sua extensão. Deste modo, a formação do promontório não seria dependente do alongamento da cóclea, mas, ao contrário, poderia ter sido uma condição precursora para as posteriores transformações na cóclea, reforçando o invólucro coclear ósseo (Luo *et alii*, 1995; Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004). Com respeito à orientação da cóclea, a condição de *Brasilitherium* sugere que, inicialmente, não houve exatamente uma mudança de orientação, de uma direção ventromedial em cinodontes não-mamaliaformes (Fourie, 1974; Allin, 1986), para uma orientação ântero-medial em mamaliaformes (Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004), tendo ocorrido apenas o alongamento do canal (ou cavidade) coclear ventralmente dirigido em direção ântero-medial.

O vestíbulo de *Brasilitherium* é similar ao descrito para *Morganucodon* e outros mamíferos, o que apenas confirma a condição autapomórfica dos inflados vestíbulos dos multiberculados (Miao, 1988; Luo e Ketten, 1991; Meng e Wyss, 1995; Fox e

Meng, 1997; Hurum, 1998b). A presença de uma parede medial ossificada, formada pelo petrosal e com distintas aberturas para os ramos do nervo vestibulo-coclear (VIII) é compartilhada pelo grupo incluindo *Brasilitherium* e Mammaliaformes. Este caráter é reportado também para tritilodontídeos e, assim, pode ser uma sinapomorfia para o clado Mammaliaforma, se for considerada sua presença também em triteledontídeos, como apontado em algumas matrizes filogenéticas (e.g. Martinez *et alii*, 1996; Abdala, 2007), embora, em outras, este caráter seja tratado como dado faltante para triteledontídeos, (e.g. Luo *et alii*, 2002; Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004).

Outro fator derivado do vestibulo, indicado para o tritilodontídeo *Yunnanodon* (Luo, 2001), mas não para outros cinodontes não-mamaliaformes, é a divisão entre os recessos sacular e utricular por uma crista na parede medial do vestibulo (crista vestibular) separando parcialmente o recesso sacular (ventral) e o recesso utricular (dorsal), o que parece ocorrer também em *Brasilitherium*. Mesmo assim, o vestibulo de *Brasilitherium* não é completamente ossificado, faltando a ossificação de seu limite posterior. O forâmen perilinfático aparece confluyente com o forâmen jugular em UFRGS-PV-1043-T, evidenciando a condição plesiomórfica observada nos cinodontes não-mamaliaformes em geral. No entanto, é provável que a separação óssea entre os forâmens apenas não tenha sido preservada no exemplar aqui estudado, já que Bonaparte *et alii* (2005), com base em outro espécime, reportaram o estado derivado para *Brasilitherium*. De qualquer modo, em que pese a possibilidade de não preservação da cobertura óssea de toda a parte posterior do vestibulo em *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T, a condição observada sugere que a ossificação do vestibulo, ao longo da evolução dos cinodontes, pode ter iniciado com uma parede medial, delimitando o meato acústico interno e os recessos sacular e utricular. Ademais, a fenestra vestibular

possui uma área similar à de *Yunnanodon*, em relação ao tamanho do crânio, mas é relativamente mais ampla que a *Morganucodon*.

Com respeito aos canais semicirculares, *Brasilitherium* é similar aos cinodontes não-mamalianos descritos por Olson (1944) e a maioria dos mamíferos atuais, com o canal anterior maior que o posterior e o lateral sendo o menor dos três. Os diâmetros dos tubos ósseos e os raios dos canais semicirculares, em relação ao tamanho do crânio, são similares aos reportados para *Yunnanodon* por Luo (1995). Já o ângulo entre os canais semicirculares anterior e posterior parece ser uma condição primitiva, ficando dentro do intervalo dos terápsidos não-mamalianos estudados por Olson (1944), e sendo maior que o de vários mamíferos atuais. Um caráter derivado dos canais semicirculares de *Brasilitherium* é o fato de estes serem encapsulados unicamente pelo petrosal, ao invés de serem parcialmente envolvidos pelo supraoccipital e exoccipital, além do opistótico, como em outros cinodontes não-mamaliaformes (Luo *et alii*, 1995; Olson, 1944; Fourie, 1974).

Finalmente, a tentativa de inferir alguma capacidade auditiva para *Brasilitherium* é complicada. Mamíferos atuais têm cócleas (e conseqüentemente, membranas basilares) mais longas, enquanto aves apresentam um comprimento intermediário e répteis não-avianos têm cócleas relativamente curtas (Rosowski e Graybeal, 1991). Ao mesmo tempo, aves e répteis não-avianos são mais sensíveis a sons de baixa e moderadas frequências (menos que 5KHz) e somente mamíferos são sensíveis a sons com frequências superiores a 10KHz (Manley, 1973; Rosowski e Graybeal, 1991). Além disso, em amniotas não-mamalianos, membranas basilares mais curtas estão associadas a audição de mais baixas frequências (Manley 1971, 1973). Sendo assim, levando-se em consideração o alongamento do canal coclear observado

entre cinodontes não-mamalianos sucessivamente mais intimamente relacionados aos mamíferos atuais, alguns autores sugerem uma associação dessas mudanças evolutivas com uma melhor sensibilidade para sons de altas frequências (*e.g.* Luo, 2001; Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004).

No entanto, entre mamíferos, a capacidade para ouvir frequências maiores é associada a uma membrana basilar relativamente mais curta (Rosowski e Graybeal, 1991). Por isso, considerando que seria mais provável que *Morganucodon* tivesse uma membrana basilar funcionalmente “mamaliana”, Rosowski e Graybeal (1991) sugeriram para este táxon a capacidade para ouvir altas frequências, já que este táxon teria tido uma cóclea curta em relação a dos mamíferos atuais. A mesma inferência poderia ser aplicada a *Brasilitherium* e *Yunnanodon*. Entretanto, considerando o alongamento da cóclea através da filogenia de cinodontes não-mamalianos e tratando todos estes táxons como possuindo uma membrana basilar “mamaliana”, poderia ter havido, então, uma redução nos limites de audição de altas frequências entre os táxons sucessivamente mais intimamente relacionados aos mamíferos atuais, pelo menos a partir de um estágio que representaria o comprimento coclear mínimo para ouvir altas frequências.

Alternativamente, com uma membrana basilar funcionalmente “reptiliana”, ao menos no que tange à correlação positiva entre seu comprimento e a audição de frequências altas observada nos répteis não-avianos, *Brasilitherium*, assim como *Yunnanodon* e *Morganucodon*, baseados na relação entre o comprimento do canal coclear e massa corpórea, poderiam ter sido capazes de ouvir frequências superiores às ouvidas pelos répteis não-avianos atuais, mas que ainda estariam abaixo das ouvidas pelos mamíferos, talvez comparáveis às aves de mesmo tamanho (ver FIG 40, seção

5.4.1). Sendo assim, o alongamento da cóclea poderia estar associado ao aumento da capacidade para ouvir altas frequências ao longo da filogenia de cinodontes, incluindo mamaliaformes não-mamalianos (e, talvez, multituberculados, devido à cóclea não espiral dos mesmos), com a relação inversa entre o comprimento da membrana basilar e o limite de audição de altas frequências estando associada apenas às cócleas espirais dos mamíferos atuais.

## 7. CONCLUSÕES

Primeiramente, cabe ressaltar a relevância da utilização de tomografias computadorizadas de alta resolução para o desenvolvimento do estudo aqui apresentado, bem como o trabalho realizado no tratamento digital das imagens originais. Somente em função destes requisitos foi possível a identificação de alguns aspectos da caixa craniana de *Brasilitherium* que seriam difíceis de ser verificados diretamente no fóssil, tendo em vista o pequeno tamanho dos crânios deste táxon. Além disso, as reconstruções tridimensionais geradas da parte óssea puderam ser seccionadas em diversos planos, propiciando a visualização de regiões internas de forma não destrutiva. A técnica e metodologia utilizadas também foram fundamentais para que pudessem ser obtidos os moldes do encéfalo e da orelha interna e, neles, serem realizadas medidas lineares e volumétricas precisas.

Com relação às características já descritas para *Brasilitherium* por Bonaparte *et alii* (2003, 2005), o presente estudo confirmou a existência de um único osso (petrosal) onde os cinodontes não-mamaliomorfs apresentam o proótico e o opistótico, além de propiciar uma abordagem mais detalhada do promontório e estruturas associadas. Por outro lado, a configuração dos forâmens na parede lateral desta região do crânio, embora seja um aspecto externo do crânio, difere da descrição prévia de Bonaparte *et alii* (2005) para o táxon. Em UFRGS-PV-1043-T, os forâmens para os ramos maxilar ( $V_2$ ) e mandibular ( $V_3$ ) do nervo trigêmio (V) são confluentes na sutura entre o processo ascendente do alisfenóide e a lâmina anterior do petrosal, de forma similar ao que fora descrito para *Bienotherium* (Hopson, 1964), havendo ainda outro forâmen, com uma peculiar orientação horizontal, situado imediatamente acima do  $V_3$ , para o qual não oferecemos uma interpretação segura.

O exemplar UFRGS-PV-1043-T também difere da descrição de Bonaparte *et alii* (2005) no que tange às vacuidades interpterigóides, as quais são bem mais amplas no espécime descrito por aqueles autores. Com relação a esta diferença, levando-se em consideração o maior comprimento do crânio de UFRGS-PV-1043-T em relação ao exemplar que Bonaparte *et alii* (2005) se basearam, sugerimos aqui a possibilidade de se tratarem de espécimes de estágios ontogenéticos distintos, o que implicaria em uma revisão na caracterização de *Brasilitherium* como um táxon apresentando amplas vacuidades interpterigóides. Outra discordância com relação à descrição de Bonaparte *et alii* (2005) é a confluência dos forâmens perilinfático e jugular observada em UFRGS-PV-1043-T, o que constitui o estágio primitivo do caráter, embora seja provável que o fino processo ósseo separando esses forâmens não tenha sido preservado. De qualquer modo, entendemos que todas as diferenças verificadas entre o material aqui estudado e as descrições prévias de *Brasilitherium* podem ser explicadas por diferenças de estágios ontogenéticos ou más condições de preservação dos fósseis, de modo que a possibilidade dos espécimes descritos aqui e por Bonaparte *et alii* (2005) corresponderem a táxons distintos não foi considerada.

Também com relação a características já descritas ou presumidas para *Brasilitherium*, em função de sua posição filogenética, foi possível aqui visualizar alguns aspectos internos da caixa craniana, tais como:

- a condição primitiva da região do *cavum epiptericum*, o qual é separado da cavidade craniana propriamente dita (cavidade cerebral) por uma conspícua pila antótica e possui uma ampla abertura ventral, não havendo um assoalho ósseo para o gânglio semilunar do nervo trigêmeo

- a ausência, na porção mais anterior da caixa craniana, da placa cribiforme ossificada e de um assoalho ósseo, formado pelo órbito-esfenóide, para a parte mais anterior do encéfalo, a qual aparece sobre uma ampla vacuidade orbital.

Apesar desta característica, sugerimos aqui a possibilidade de *Brasilitherium* ter tido um sistema de turbinas olfatórias cartilaginosa, tendo em vista o fato de apresentar turbinas respiratórias (maxiloturbinas) ossificadas, bem como um significativo desenvolvimento dos bulbos olfatórias, comparado a outros cinodontes não-mamaliaformes.

Além disso, o estudo realizado da caixa craniana do espécime UFRGS-PV-1043-T propiciou a identificação de sulcos que foram interpretados como passagem para o seio proótico, na face medial da lâmina anterior do petrosal, e dos ramos ascendentes da artéria e veia *diploëtica magna*, cuja trajetória intracranial (podendo também ser intramural em um trecho) é um aspecto derivado, presente em mamaliaformes, o que sugere tratar-se de uma sinapomorfia para o clado *Brasilitherium* + Mammaliaformes. Na região ótica do crânio, foram observados alguns aspectos primitivos, como as presenças da ala do basisfenóide encobrindo parcialmente o promontório (o que também é reportado para *Adelobasileus* [Lucas e Luo, 1993; Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004]) e de uma crista formando o limite lateral da *pars cochlearis* em vista ventral (característica compartilhada com *Sinoconodon* [Luo *et alii*, 1995]). Por outro lado, *Sinoconodon* (Luo *et alii*, 1995), *Megazostrodon* e *Haldanodon* (Luo *et alii*, 2002) apresentam uma faceta medial plana, enquanto o promontório de *Brasilitherium*, medial à crista mencionada acima, é arredondado (embora menos inflado que em *Morganucodon*), o que contraria, então, a proposição de Luo *et alii* (1995), de que a faceta medial plana seria um estado primitivo de promontório.



A razão entre os comprimentos do promontório e do crânio sugere uma seqüência evolutiva envolvendo *Brasilitherium*, *Sinoconodon*, *Morganucodon*, *Haldanodon* e multituberculados, com promontório tornando-se relativamente mais longo. O mesmo ocorre em relação ao comprimento relativo do canal coclear, partindo, então, de *Probainognathus* (Luo *et alii*, 1995) e envolvendo *Bienotherium* (Hopson, 1964), *Yunnanodon* (Luo, 2001), *Brasilitherium* e mamaliaformes, com exceção de *Sinoconodon* (Luo *et alii*, 1995), cuja razão entre os comprimentos do canal coclear e do crânio é se aproxima do valor reportado para *Probainognathus*. Nesse contexto, o comprimento relativo da cóclea (menor do que o que seria esperado pela sua posição filogenética) e a faceta medial plana do promontório são características de *Sinoconodon* que não se encaixam em uma seqüência evolutiva da região ótica mamaliana. Já a razão entre os comprimentos do canal coclear e do promontório de *Brasilitherium* corrobora a conclusão de Luo *et alii* (1995), indicando que a formação do promontório precedeu o alongamento da cóclea, até ocupar toda a sua extensão.

Internamente, a observação de uma parede óssea formada pelo petrosal, separando o canal coclear e o vestíbulo da cavidade cerebral, indica um caráter derivado de *Brasilitherium*, reportado também em tritilodontídeos e triteledontídeos (*e.g.* Luo, 2001; Luo *et alii*, 2002; Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004; Martinez *et alii*, 1996; Abdala, 2007), entre cinodontes mamaliaformes. A face vestibular desta parede óssea, aparentemente, apresenta uma divisão entre os recessos sacular e utricular, o que também fora indicado para *Yunnanodon* (Luo, 2001), mas não para outros cinodontes não-mamaliaformes. Já no lado da cavidade cerebral, é nítida a existência de um meato acústico interno, com distintos forâmens interpretados como sendo para passagem do nervo facial (VII) e para os ramos vestibular e coclear do nervo vestíbulo-coclear (VIII).

Como os foramens para os ramos do nervo VIII não apresentam uma delimitação posterior, sugere-se que a ossificação do vestíbulo, ao longo da evolução dos cinodontes, pode ter iniciado com esta parede medial, delimitando o meato acústico interno e foramens distintos para os nervos, embora seja considerada a possibilidade da parte posterior do vestíbulo apenas não ter sido preservada (o que poderia estar associado à já referida falta de separação entre os foramens perilinfático e jugular).

As reconstituições tridimensionais dos moldes do encéfalo e da orelha interna propiciaram a descrição da morfologia geral desses moldes, com indicações das estruturas observadas. Os aspectos neuroanatômicos identificados no molde digital do encéfalo de *Brasilitherium* UFRGS-PV-1043-T confirmam uma seqüência evolutiva entre cinodontes não-mamaliaformes sucessivamente mais intimamente relacionados a mamíferos, a partir da perda do parietal (na maioria dos eucinodontes) e envolvendo uma mais clara separação dos dois hemisférios cerebrais, com um gradual aumento dos mesmos, principalmente em sua porção mais posterior, além de um aumento na largura da região cerebelar e no tamanho relativo dos bulbos olfatórios. Nestes aspectos, *Brasilitherium* pode ser considerado em um estado mais derivado do que *Probainognathus*, valendo o mesmo para este em relação aos demais cinodontes não-mamaliaformes.

No que tange ao tamanho relativo do encéfalo, indicado pelo cálculo do Quociente de Encefalização (EQs), fica clara uma seqüência de aumento na encefalização envolvendo *Brasilitherium*, *Morganucodon*, *Hadrocodium* e Mammalia. Todavia, a comparação dos EQs calculados para *Brasilitherium* com outros cinodontes não-mamaliaformes não demonstra uma clara seqüência de encefalização entre táxons sucessivamente mais intimamente relacionados a mamaliaformes, o que atribuímos a

imprecisões nos cálculos de estimativa de massa corpórea (que se constitui numa dificuldade inexorável no estudo de fósseis) para alguns cinodontes não-mamalianos. De qualquer modo, os aspectos neuroanatômicos observados também sugerem um aumento no tamanho relativo do encéfalo de *Brasilitherium* na comparação com outros cinodontes não-mamaliaformes, sendo que o tamanho relativo dos bulbos olfatórios representa a variação mais significativa. O aumento constatado no tamanho relativo dos bulbos olfatórios entre cinodontes não-mamaliaformes corrobora a proposição de Rowe *et alii* (2011) de que a evolução do encéfalo mamaliano está inicialmente associada ao incremento da olfação. Nesse sentido, *Brasilitherium* não apresenta turbinas olfatórias ossificadas e placa cribiforme, mas possui os bulbos olfatórios proporcionalmente maiores em relação aos demais cinodontes, inclusive mamaliaformes, já que o crescimento relativo destas estruturas precedeu o alargamento mais significativo do restante do encéfalo neste grupo.

Quanto à acuidade da audição de *Brasilitherium*, inferimos neste trabalho que este táxon pode ter sido capaz de ouvir frequências mais altas em comparação a outros cinodontes não-mamalianos, seguindo a hipótese, já levantada por outros autores (*e.g.* Luo, 2001; Kielan-Jaworowska *et alii*, 2004), de que o gradual aumento no comprimento coclear entre cinodontes não-mamalianos sucessivamente mais intimamente relacionados a mamíferos está associado à melhor sensibilidade para sons de altas frequências. Essa hipótese é corroborada também pela relação alométrica entre o comprimento da membrana basilar (ou canal coclear, para fósseis) e a massa corpórea, uma vez que, ao incluirmos *Yunnanodon* e *Brasilitherium* no gráfico mostrado por Rosowski e Graybeal (1991), estes táxons formam, com *Morganucodon*, uma reta de regressão intermediária entre os mamíferos e os répteis não-avianos atuais.

Consideramos, então, para cinodontes não-mamalianos, uma relação direta entre o comprimento coclear e os limites de audição de altas frequências, como ocorre em amniotas não-mamalianos atuais, e sugerimos que a relação inversa verificada nos mamíferos atuais possa ser peculiar ao grupo coronal Mammalia, simplesmente por razões filogenéticas e/ou por alguma razão associada à cóclea espiral (excluindo-se, então, os multituberculados).

Finalmente, concluímos que os dados obtidos corroboram, de modo geral, a hipótese de que a evolução neurológica, ao longo da transição entre cinodontes não-mamalianos e mamíferos, esteve associada a pressões seletivas para uma maior acuidade sensorial. Considerando a endotermia como plesiomórfica para Eucynodontia (e.g. Hillenius, 1994; Rodrigues, 2005), *Brasilitherium* pode ter tido taxas metabólicas significativamente mais altas que outros cinodontes não-mamaliaformes, tanto pela sua posição filogenética quanto pela presença de turbinais respiratórios (maxiloturbinais) ossificados. Além disso, levando-se em consideração o pequeno tamanho de *Brasilitherium* e outros mamaliomorfos não-mamalianos, o aumento das taxas metabólicas pode ter acompanhado o processo de “miniaturização” ao longo das linhagens que levaram a esses táxons. Pode-se sugerir, então, que *Brasilitherium* e outros mamaliomorfos de pequeno tamanho, possuíam altas taxas metabólicas e hábito noturno, sendo assim fortemente dependentes do olfato e da audição. Isto, por sua vez, teria repercutido no crescimento do encéfalo, inicialmente associado ao processamento olfatório, e da orelha interna, com o desenvolvimento de audição de frequências mais altas. Todo este processo teria ocorrido ainda antes da configuração mamaliana dos ossos da orelha média, envolvidos na amplificação do som, (propiciando, então, a audição de sons de intensidade menor).

## 8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS:

- ABDALA, 2007. Redescription of *Platycraniellus elegans* (Therapsida, Cynodontia) from the Lower Triassic of South Africa, and the cladistic relationships of eutheriodonts **Palaeontology**, 50(3): 591–618.
- ABDALA, F.; DAMIANI, R. 2004. Early development of the mammalian superficial masseter muscle in cynodonts. **Palaeontologia Africana**, 40:23-29.
- ABDALA, F; RIBEIRO A.M. 2010. Distribution and diversity patterns of Triassic cynodonts (Therapsida, Cynodontia) in Gondwana. **Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology**, 286: 202–217
- ALLIN, E.F. 1975. Evolution of mammalian middle ear. **Journal of Morphology**, 147: 403-438.
- ALLIN, E.F. 1986. The auditory apparatus of advanced mammal-like reptiles and early mammals. P. 283-294. In: HOTTON, N.; III; MACLEAN, P.D.; ROTH, J.J; ROTH, E.C. (eds.). **The ecology and Biology of Mammal-like Reptiles**. Washington: Smithsonian Institution Press.
- ALLIN, E.F.; HOPSON, J.A. 1992. Chapter 28: Evolution of the Auditory System in Synapsida ("Mammal-Like Reptiles" and Primitive Mammals) as Seen in the Fossil Record. P. 587–614. In: POPPER, A.N.; WEBSTER, DB, FAY, R.R. **The Evolutionary biology of hearing**. Berlin: Springer-Verlag,
- ANDREIS, R.; BOSSI, G.; MONTARDO, D. 1980. O Grupo Rosário do Sul (Triássico) no Rio Grande do Sul. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 31, 1980. **Anais**. v.2, Camboriú: SBG, p. 659-673.
- ARAÚJO, D.C.; GONZAGA, T.D. 1980. Uma nova espécie de *Jachaleria* (Therapsida, Dicyodontia) do Triássico do Brasil. In: CONGRESO ARGENTINO

DE PALEONTOLOGIA Y BIOESTRATIGRAFIA, 2° CONGRESO LATINOAMERICANO DE PALEONTOLOGIA, 1, 1980. **Actas**. Buenos Aires, UBA, p. 159-174.

BAKKER, R. T. 1971. Dinosaur physiology and the origin of mammals. **Evolution**, 25: 636-658.

BAKKER, R. T. 1972. Anatomical and ecological evidence of endothermy in dinosaurs. **Nature**, 238: 81-85.

BAKKER, R.T. 1975. Dinosaur renaissance. **Scientific America**, 238: 58-78

BARGHUSEN, H.R. 1968. The lower jaw of cynodonts (Reptilia, Therapsida) and the evolutionary origin of mammal-like adductor jaw musculature. **Postilla**, 116:1-49.

BARGHUSEN, H.R. 1973. The adductor jaw musculature of *Dimetrodon* (Reptilia, Pelycosauria). **Journal of Paleontology**, 47: 823-834.

BARGHUSEN, H.R. 1976. Notes on the adductor musculature of *Venjukovia*, a primitive anomodont therapsid from the Permian of the U.R.S.S. **Annals of the South African Museum**, 69: 239-260.

BAUCHOT, R; STEPHAN, H. 1966. Données nouvelles sur l'encéphalisation des insectivores et des prosimiens, **Mammalia**, 30: 160-196.

BAUCHOT, R; STEPHAN, H. 1967. Encephales et moulages endocraniens de quelque insectivores et primates actuels. **Colloques Internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique**, 163: 575-587.

BENNETT, A. F. 1991. The evolution of activity capacity. **Journal of Experimental Biology**, 160: 1-23.

- BENNETT, A. F.; RUBEN, J. A. 1979. Endothermy and activity vertebrates. **Science**, 206: 649-654.
- BENNETT, A. F.; RUBEN, J. A. 1986. The metabolic thermoregulatory status of Therapsids. P. 207-218. In: HOTTON, N.; MACLEAN, P.B.; ROTH, J. J.; ROTH, E. C. (eds.). **The ecology and biology of mammal-like reptiles**. Washington D.C.: Smithsonian Institute Press.
- BENTON, M. J. 1978. Ectothermy and the success of dinosaurs. **Evolution**, 33(3): 983-997.
- BLANKS, R.H.I.; ESTES, M.S.; MARKHAM, C.H. 1975. Physiologic characteristics of vestibular first order canal neurons in cat. II. Response to constant angular acceleration. **Journal of Neurophysiology**, 38: 1250–1268.
- BLANKS, R.H.I., CURTHOYS, I.S.; BENNETT, M.L.; MARKHAM, C.H. 1985. Planar relationships of the semicircular canals in rhesus and squirrel monkeys. **Brain Research**, 340: 315–324.
- BLOB, R.W. 2001. Evolution of hindlimb posture in nonmammalian therapsids: biomechanical tests of paleontological hypothesis. **Paleobiology**, 27(1):14-38.
- BONAPARTE, J.F. 1962. Descripción del cráneo y mandíbula de *Exaeretodon frenguelli*, Cabrera, y su comparación con Diademodontidae, Tritylodontidae y los cinodontes sudamericanos. **Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradición. Mar del Plata**, 1, 135–202.
- BONAPARTE, J.F. 1966. Sobre las cavidades cerebral, nasal y otras estructuras del craneo de *Exaeretodon* sp. (Cynodontia-Traversodontidae). **Acta Geologica Lilloana**, 8: 5-11.
- BONAPARTE, J.F. 1980. El primer ictidosaurio (Reptilia-Therapsida) de América del Sur, *Chaliminia musteloides*, del Triásico Superior de La Rioja, Argentina. **Actas II**

**Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología**, 1: 123–133.

BONAPARTE, J.F.; FERIGOLO, J.; RIBEIRO, A.M. 1999. A new Early Late Triassic saurischian dinosaur from Rio Grande do Sul State, Brazil. **National Sciences Museum Monographs**, 15: 89–109.

BONAPARTE, J.F.; FERIGOLO, J.; RIBEIRO, A.M. 2001. A primitive Late Triassic “Ictidosaur” from Rio Grande do Sul, Brazil. **Palaeontology**, 44: 623-635.

BONAPARTE, J.F.; MARTINELLI, A.G.; SCHULTZ, C.L.; RUPERT, R. 2003. The sister group of mammals: small cynodonts from the late Triassic of southern Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, 5: 5-27.

BONAPARTE, J.F.; MARTINELLI, A.G.; SCHULTZ, C.L. 2005. New information on *Brasilodon* and *Brasilitherium* (Cynodontia, Probainognathia) from the Late Triassic of Southern Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, 8(1):25-46.

BONAPARTE JF, SCHULTZ, C.L., SOARES, M.B.; MARTINELLI, A. 2010. La fauna local de Faxinal do Soturno, Triásico Tardío de Rio Grande do Sul, Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, 13(3): 1–14.

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

BRAMBLE, D.M. 1978. Origin of the mammalian feeding complex: models and mechanisms. **Paleobiology**, 4: 271–301.

BRINK, A.S. 1955. A study on the skeleton of *Diademodon*. **Palaeontologia Africana**, 3:3-39.



- BRINK, A.S. 1956. Speculations on some advanced mammalian characteristics in the higher mammal-like reptiles. **Palaeontologia Africana**, 4: 77-95.
- BROCHU, C.A. 2000. A digitally-rendered endocast for *Tyrannosaurus rex*. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 20(1): 1-6.
- BROILI, F.; SCHRÖDER, J. 1934. Zur Osteologie des Kopfes von Cynognathus. Sitzungsberichte der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematische-Naturwissenschaftliche, **Abteilung**, 95–128.
- BUTLER, A.B.; HODOS, W. 1996. **Comparative Vertebrate Neuroanatomy: Evolution and Adaptation**, Wiley-Liss, New York, New York, 514 p.
- CALABRESE, D.R.; HULLAR, T.E. 2006. Planar relationships of the two semicircular canals in two strains of mice. **Journal of the Association for Research in Otolaryngology**, 7: 151–159.
- CARROLL, R.C. 1987. **Vertebrate Paleontology and Evolution**. New York: W. H. Freeman and Co.
- CARRIER D.R. 1987. The evolution of locomotor stamina in tetrapods: circumventing a mechanical constraint. **Paleobiology**, 13: 326-341.
- CARRIER D.R. 2006. The evolution of locomotor-ventilatory integration in Synapsida. In: FIRST INTERNATIONAL CONGRESS OF RESPIRATORY BIOLOGY. **Abstract book**. Bonn/Bad Honnef: ICRB. pp 69-70.
- CISNEROS, J.C.; SCHULTZ, C.L. 2003. *Soturnia caliodon* n. g. n. sp., a procolophonid reptile from the Upper Triassic of Southern Brazil. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen**, 227:365-380.
- CLUVER, M.A. 1971. The cranial morphology of the dicynodont genus *Lystrosaurus*. **Annals of the South African Museum**, 56:155-274.

- COLBERT, M. W.; RACICOT, R.; ROWE, T. 2005. Anatomy of the cranial endocast of the bottlenose dolphin *Tursiops truncatus*, based on HRXCT. **Journal of Mammalian Evolution**, 12:195-207.
- COX, C.B. 1962. A natural cast of the inner ear of a dicynodont. **American Museum Novitates**, 2116: 1-6.
- COX, C.B.; JEFFERY, N. 2010. Semicircular canals and agility: the influence of size and shape measures. **Journal of Anatomy**, 216 : 37–47.
- CROMPTON, A. W. 1958. The cranial morphology of a new genus and species of ictidosaurian. **Proceedings of the Zoological Society of London**, 130:183–216.
- CROMPTON, A. W. 1964. On the skull of *Oligokyphus*. **Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology**, 21: 27-71.
- CROMPTON, A.W. 1972. The evolution of the jaw articulation of cynodonts. In: JOYSEY, K.A.; KEMP, T.S. (eds.). **Studies in vertebrate evolution**. Edinburgh: Oliver & Boyd, p. 231-253.
- CROMPTON, A.W. 1981. The origin of mammalian occlusion. In: BARRER, H.G. (ed.). **Orthodontics**. Philadelphia: University of Pennsylvania Press, p. 3-18.
- CROMPTON, A.W.; HYLANDER, W.L. 1986. Changes in mandibular function following the acquisition of a dentary-squamosal jaw articulation. P. 263-282. In: HOTTON, N., III; MACLEAN, P.D.; ROTH, J.J; ROTH, E.C. (eds.). **The ecology and Biology of Mammal-like Reptiles**. Washington: Smithsonian Institution Press.
- CROMPTON, A.W.; JENKINS, F.A., JR. 1973. Mammals from reptiles: A review of mammalian origins. **Annual Review of Earth and Planetary Sciences**, 1:131-155.

- CROMPTON, A.W.; JENKINS, F.A., JR. 1978. Mesozoic mammals. In: COOKE, H.B.S.; MAGLIO, V. (eds.). **Evolution of African Mammals**. Harvard University Press, Cambridge, MA, p. 46-55.
- CROMPTON, A.W.; JENKINS, F.A., JR. 1979. Origin of mammals. p. 59-72. In: LILLEGRAVEN, J.A; Z. KIELAN-JAVOROWSKA; W.A. CLEMENS (eds.), **Mesozoic Mammals: the First Two-thirds of Mammalian History**. Berkeley: University of California Press.
- CROMPTON, A.W.; LUO, Z.-X 1993. Relationships of the Liassic mammals *Sinoconodon*, *Morganucodon oehleri*, and *Dinnetherium*. P. 30–44. In SZALAY, F. S., NOVACEK, M. J.; MCKENNA, M. C. (eds.). **Mammal phylogeny: Mesozoic differentiation, multituberculates, monotremes, early therians, and marsupials**. Springer Verlag, New York, NY, 249 p.
- CROMPTON, A.W.; PARKER, P. 1978. Evolution of the Mammalian Masticatory Apparatus. **American Scientist**, 66(2):192-201.
- CROMPTON, A.W.; SUN, A.-L. 1985. Cranial structure and relationships of the Liassic mammal *Sinoconodon*. **Zoological Journal of the Linnean Society**: 85, 99–119.
- CUMMINS, H. 1925. The vestibular labyrinth of the albino rat: form and dimensions and the orientation of the semicircular canals, cristae and maculae. **Journal of Comparative Neurology**, 38: 399–445.
- CURTHOYS, I.S.; BLANKS, R.H.I.; MARKHAM, C.H. 1977. Semicircular canal radii of curvature (R) in cat, guinea pig and man. **Journal of Morphology**, 151: 1–16.
- DAMUTH, J.; MACFADDEN, B. J. (eds.). 1990. **Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications**. New York: Cambridge University Press, 397 p.

- DE BEER, G.R. 1937. **The development of the vertebrate skull**. Oxford, U.K: The Clarendon Press. 552 p.
- DE QUEIROZ, K. 1994. Replacement of an essencialistic perspective on taxonomic definitions as exemplified by the definition of “mammalian. **Systematic Biology**, 43: 497-510.
- DE QUEIROZ, K.; GAUTHIER, J. 1990. Phylogeny as a central principle in taxonomy: Phylogenetic definitions of taxon names. **Systematic Zoology**, 39: 307-322.
- DEACON, T. W. 1990. Rethinking mammalian brain evolution. **American Zoologist**, 30:629-705.
- DECHASEAUX, C. 1962. **Cerveaux d'Animaux Disparus, Essai de Paléoneurologie**. Paris: Masson et Cie, Editeurs, 148 p.
- DIAS-DA-SILVA, S.; DIAS, E.V. & SCHULTZ, C.L. 2009. First record of stereospondyls (Tetrapoda, Temnospondyli) in the Upper Triassic of Southern Brazil. **Gondwana Research**, 15(1):131-136.
- DOM, R.; FISHER, B. L.; MARTIN, G. F. 1970. The venous system of the head and neck of the opossum (*Didelphis virginiana*). **Journal of Morphology**, 132: 487–496.
- DORNELLES, J.E.F. 1990. Registro sobre a ocorrência de dentes de um arcosáurio para a Formação Caturrita, Triássico Superior do Rio Grande do Sul. **Ciência & Natura**, 12:99-101.
- DUNBAR, R.I.M. 1995. Neocortex size and group size in primates: a test of the hypothesis. **Journal of Human Evolution**, 28:287-296.
- EDINGER, T. 1941. The brains of three Pontian Ovibovidae from China. **Bulletin of the Geological Institutions of Uppsala**, 28:133-140.

- EDINGER, T. 1942. The pituitary body in giant animals fossil and living: a survey and a suggestion. **Quarterly Review of Biology**, 17: 31-45.
- EDINGER, T. 1948. Evolution of the horse brain. **Geological Society of America Memoir**, 25:1-177.
- EDINGER, T. 1951. The brains of the Odontognathae. **Evolution**, 5: 6-24.
- EDINGER, T. 1955. Hearing and smell in cetacean history. **Monatsschrift für Psychiatrie und Neurologie**, 129:37-58.
- EDINGER, T. 1962. Anthropocentric misconceptions in paleoneurology. **Proceedings of the Rudolf Virchow Medical Society in the City of New York**, 19:55-107.
- EDINGER, T. 1964. Midbrain exposure and overlap in mammals. **American Zoologist**, 4:5-19.
- EISENBERG, J.F. 1981. **The Mammalian Radiations**. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, 610 p.
- EISENBERG, J.F.; WILSON, D.E.1978. Relative brain size and feeding strategies in the Chiroptera. **Evolution** 32:740-751.
- EISENBERG, J.F.; WILSON, D.E.1981. Relative brain size and demographic strategies in *Didelphis marsupialis*. **American Naturalist**, 118: 1-15.
- ESTES, R. 1961. Cranial anatomy of the cynodont reptile *Thrinaxodon liorhinus*. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, 125: 165–180.
- FACCINI, U.F. 1989. **O Permo-Triássico do Rio Grande do Sul. Uma análise sob o ponto de vista das sequências deposicionais**. 121 p. Curso de Pós-Graduação em Geociências, Dissertação (Mestrado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre.

- FACCINI, U.F. 2000. **Estratigrafia do Permo-Triássico do Rio Grande do Sul: esrtilos deposicionais versus espaços de acomodação**. 130 p. Curso de Pós-Graduação em Geociências, Dissertação (Doutorado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- FELSENSTEIN, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. **American Naturalist**, 125:1-15.
- FERIGOLO, J.; LANGER, M.C. 2006. A Late Triassic dinosauriform from south Brazil and the origin of the ornithischian predeontary bone. **Historical Biology**, 19: 23-33.
- FITZPATRICK, R.C., BUTLER, J.E.; DAY, B.L. 2006. Resolving head rotation for human bipedalism. **Current Biology**, 16: 1509–1514.
- FOURIE, J. 1974. The cranial morphology of *Thrinaxodon liorhinus* Seeley. **Annals of the South African Museum**, 65, 337–400.
- FOX, R. C.; MENG, J. 1997. An X-radiograph and SEM study of the osseous inner ear of multituberculates and monotremes (Mammalia): Implications for mammalian phylogeny and the evolution of hearing. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 121: 249–291.
- FRANZOSA, J.W.; ROWE, T. 2005. Cranial endocast of the Cretaceous theropod dinosaur *Acrocanthosaurus atokensis*. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 25:859-864.
- GINGERICH, P.D.; SMITH, B.H. 1984. Allometric scaling in the dentition of primates and insectivores. P. 257–272. In: JUNGERS, W.L. (ed.). **Size and Scaling in Primate Biology**. New York: Plenum Press.
- GOODRICH, E. S. 1930. **Studies on the Structure and Development of the Vertebrates**. London: Macmillan and Co., Ltd.

- GOW, C.E. 1985. Apomorphies of the Mammalia. **South African Journal of Science**, 81: 558-560.
- GOW, C.E. 1986. A new skull of *Megazostrodon* (Mammalia, Triconodonta) from the Elliot Formation (Lower Jurassic) of southern Africa. **Palaeontologia Africana**, 26:13–23.
- GRAYBEAL, A.; ROSOWSKI, J.J.; KETTEN, D.R.; CROMPTON, A.W. 1989. Inner-ear structure in *Morganucodon*, an early Jurassic mammal. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 96: 107–117.
- GREGORY, W.K. 1910. **The Orders of mammals**. Bulletin, American Museum of Natural History, 27: 1-524.
- GUILLETE, L.J., JR.; HOTTON, N., III. 1986. The evolution of mammalian reproductive characteristics in therapsid reptiles. P. 239-250. In: HOTTON, N., III; MACLEAN, P. B.; ROTH, J. J.; ROTH, E. C. (eds.). **The ecology and biology of mammal-like reptiles**. Washington D.C.: Smithsonian Institute Press.
- HAHN, G. 1988. Die Ohr - Region der Paulchoffatiidae (Multituberculata, Ober-Jura). **Palaeovertebrata**, 18: 155-185.
- HARVEY, P. H.; KREBS J.R. 1990. Comparing brains. **Science**, 249: 140-149.
- HARVEY, P. H; PAGEL, M. D.; REES, J. A. 1991. Mammalian metabolism and life history. **American Naturalist**, 137: 556-566.
- HILDEBRAD, M. 1999. **Análise da estrutura dos vertebrados**. São Paulo: Atheneu, 700 p.
- HILLENIUS, W.J. 1992. The evolution of nasal turbinates and mammalian endothermy. **Paleobiology** 18: 17-29

- HILLENIUS, W.J. 1994. Turbinates in therapsids: evidence for Late Permian origins of mammalian endothermy. **Evolution**, 48: 207-229.
- HILLENIUS, W. J.; RUBEN, J. A. 2004. The evolution of endothermy in terrestrial vertebrates: Who? When? Why? **Physiological and Biochemical Zoology**, 77(6): 1019-1042.
- HOPSON, J.A. 1964. The braincase of the advanced mammal-like reptile *Bienotherium*. **Postilla**, 87: 1-30.
- HOPSON, J.A. 1979. Paleoneurology. P. 39-146. In: GANS, C.; NORTH CUTT, R. G.; ULINSKI, P. (eds.), **Biology of the Reptilia**, Volume 9, Neurology A. Academic Press, London, England.
- HOPSON, J.A. 1991. Systematics of the nonmammalian Synapsida and implications for patterns of evolution synapsids. P. 635-693. In: SCHULTZE, H.P.; TRUEB, L. (eds.). **Controversial views on the origins of the higher categories of tetrapods**. Cornell University Press, Ithaca.
- HOPSON, J.A.; BARGHUSEN, H. 1986. An analysis of therapsid relationships. P. 83-106. In: HOTTON, N., III.; MACLEAN, P.D.; ROTH, J. J.; ROTH, E. C. (eds.), **The Ecology and Biology of Mammal-like Reptiles**. Washington DC: Smithsonian Institution Press.
- HOPSON, J.A.; CROMPTON, A.W. 1969. Origin of mammals, In: DOBZHANSKY, T.; HECHT, M.K.; STEERE, W.C. (eds.), **Evolutionary Biology**, V. 3, New York: Appleton-Century-Crofts, p. 15-72.
- HOPSON, J.A.; KITCHING, J.W. 1972. A revised classification of cynodonts (Reptilia; Therapsida). **Palaeontologia Africana**, 14: 71-85.
- HOPSON, J.A.; KITCHING, J.W. 2001. A probainognathian cynodont from South Africa and the phylogeny of nonmammalian cynodonts. P. 5-35, In: JENKINS,



- F.A.; SHAPIRO, M.D.; OWERKOWICZ, T. (eds.). **Studies in Organismic and Evolutionary Biology in Honor of Alfred W. Crompton - Bulletin of Museum of Comparative Zoology**, 156.
- HOPSON, J.A.; ROUGIER, G. 1993. Braincase structure in the oldest known skull of a therian mammal: implications for mammalian systematics and cranial evolution. **American Journal of Science**, 293 A-A: 268-299.
- HOTTON, N., III; MACLEAN, P.D.; ROTH, J.J; ROTH, E.C. (eds.). 1986. **The ecology and Biology of Mammal-like Reptiles**. Washington: Smithsonian Institution Press.
- HU, Y.; WANG, Y.; LUO, Z.-X; LI, C. 1997. A new symmetrodont mammal from China and its implications for mammalian evolution. **Nature**, 390: 137-142.
- HU, Y.-M.; WANG, Y.-Q.; LI, C.-K.; LUO, Z.-X. 1998. Morphology of dentition and forelimb of *Zhangheotherium*. **Vertebrata Palasiatica** 36: 102-125
- HURUM, J.H. 1998a. The braincase of two Late Cretaceous Asian multituberculates studied by serial sections. **Acta Palaeontologica Polonica**, 43: 21–52.
- HURUM, J.H. 1998b. The inner ear of two Late Cretaceous multituberculate mammals, and its implications for multituberculate hearing. **Journal of Mammalian Evolution**, 5: 65–93.
- INTERNATIONAL COMITTEE ON VETERINARY GROSS ANATOMICAL NOMENCLATURE. 1994. **Nomina anatómica veterinária**. 4. ed. Nova Iorque, EUA: Ithaca - Word Association of Veterinary Anatomists. 348 p.
- JENKINS, F.A., JR. 1970. Cynodont postcranial anatomy and the “Prototherian” level of mammalian organization. **Evolution**, 24(1):230-252.

- JENKINS, F.A., JR. 1971. The postcranial skeleton of African cynodonts: Problems in the early evolution of the mammalian postcranial skeleton. **Bulletin Peabody Museum of Natural History**, 36: 1-216.
- JERISON, H.J. 1955. Brain to body ratios and the evolution of intelligence. **Science**, 121:447-449.
- JERISON, H.J. 1973. **Evolution of the Brain and Intelligence**. Academic Press, New York, New York, 482 p.
- JERISON, H. J. 1991. Fossil brains and the evolution of the neocortex. P. 5-19. In Finlay, B. L.; Innocenti, G.; Scheich, H. (eds.). **The Neocortex: Ontogeny and Phylogeny**. NATO Advanced Science Institutes Series A: Life Sciences Vol. 200. New York: Plenum Press.
- JI, Q.; LUO, Z.-X.; YUAN, C.-X.; TABRUM, A.R. 2006. A swimming mammaliaform from the Middle Jurassic and ecomorphological diversification of early mammals. **Science**, 311: 1123-1127.
- JOHNSON, J.I., SWITZER, R. C.; KIRSCH, J.A.W. 1982a. Phylogeny through brain traits: fifteen characters which adumbrate mammalian genealogy. **Brain, Behavior and Evolution**, 20:72-83.
- JOHNSON, J.I.; SWITZER, R. C.; KIRSCH, J.A.W. 1982B. Phylogeny through brain traits: the distribution of categorizing characters in contemporary mammals. **Brain, Behavior and Evolution**, 20:97-117.
- JOHNSON, J I.; KIRSCH, J.A.W.; REEP, R.L.; SWITZER, R.C. 1994. Phylogeny through brain traits: more characters for the analysis of mammalian evolution. **Brain, Behavior and Evolution**, 43:319-347.

- KEMP, T.S. 1979. The primitive cynodont *Procynosuchus*: structure, function, and evolution of the postcranial skeleton. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B**, 288: 217-258.
- KEMP, T.S. 1980. Aspects of the structure and functional anatomy of the Middle Triassic cynodont *Luangwa*. **Journal of Zoology**, 191: 193-239
- KEMP, T.S. 1982. Cynodonts. In: KEMP, T.S. (ed.). **Mammal-like reptiles and the origin of Mammals**. New York: Academic Press, p. 180-252.
- KEMP, T.S. 1988. Interrelationships of the Synapsida. P. 1–22. In: BENTON, M. J. (ed.). **The phylogeny and classification of the tetrapods. Volume 2. Mammals. Systematics Association**, Special, Vol. 35B. Oxford: Clarendon Press, 329 p.
- KEMP, T.S. 2009. The endocranial cavity of a nonmammalian cynodonts *Chiniquodon theotenicus* and its implications for the origin of the mammalian brain. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 29(4): 1188-1198.
- KERMACK, K.A. 1963. The cranial structure of triconodonts. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B**, 246: 83-102.
- KERMACK, D.M.; KERMACK, K.A. 1984. **Evolution of the mammalian characters**. London, Croom Helm.
- KERMACK, K.A.; MUSSETT, F.; RIGNEY, H.W. 1973. The lower jaw of *Morganucodon*. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 53: 87-17
- KERMACK, K.A.; MUSSETT, F.; RIGNEY, H.W. 1981. The skull of *Morganucodon*. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 53: 87-175.
- KETCHAM, A.R.; CARLSON, W. D. 2001. Acquisition, optimization and interpretation of X-ray computed tomographic imagery: applications to the geosciences. **Computers and Geosciences**, 27: 381-400.

- KIELAN-JAWOROWSKA, Z. 1983. Multituberculate endocranial casts. **Palaeovertebrata**, 13:1-12.
- KIELAN-JAWOROWSKA, Z. 1984. Evolution of the therian mammals in the late Cretaceous of Asia. Part VI. Endocranial casts of eutherian mammals. **Palaeontologia Polonica**, 46:157-171.
- KIELAN-JAWOROWSKA, Z. 1986. Brain evolution in Mesozoic mammals. P. 21-34. In: FLANAGAN, K. M.; LILLEGRAVEN, J.A. (eds.). VERTEBRATES, PHYLOGENY, AND PHILOSOPHY. **Contributions to Geology, University of Wyoming, Special Paper 3**.
- KIELAN-JAWOROWSKA, Z. 1997. Characters of multituberculates neglected in phylogenetic analyses of early mammals. **Lethaia**, 29:249-266.
- KIELAN-JAWOROWSKA, Z.; CIFELLI, R. L.; Z.-X. LUO. 2004. **Mammals from the Age of Dinosaurs: Origin, Evolution, and Structure**. New York: Columbia University Press, 630 p.
- KIELAN-JAWOROWSKA, Z.; LANCASTER, T.E. 2004. A new reconstruction of multituberculate endocranial casts and encephalization quotient of *Kryptobaatar*. **Acta Palaeontologica Polonica**, 49:177-188.
- KIELAN-JAWOROWSKA, Z.; PRESLEY, R.; POPLIN, C. 1986. The cranial vascular system in taeniolabidoid multituberculate mammals. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B**, 313:525-602.
- KIELAN-JAWOROWSKA, Z.; TROFIMOV, B.A. 1986. Endocranial cast of the Cretaceous eutherian mammal *Barunlestes*. **Acta Palaeontologica Polonica**, 31(1-2): 137-144.

- KIRSCH, J. A.W. 1983. Phylogeny through brain traits: objectives and method. **Brain, Behavior and Evolution**, 22:53-59.
- KIRSCH, J.A.W.; JOHNSON, J. I. 1983. Phylogeny through brain traits: trees generated by neural characters. **Brain, Behavior and Evolution**, 22:60-69.
- KIRSCH, J.A.W.; JOHNSON, J. I.; SWITZER, R. C. 1983. Phylogeny through brain traits: the mammalian family tree. **Brain, Behavior and Evolution**, 22:70-74.
- KISCHLAT, E.E.; LUCAS, S.G. 2003, A phytosaur from the Upper Triassic of Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 23: 464-467.
- KÖNIG, H.E.; LIEBICH, H.G. 2002. **Anatomia dos Animais Domésticos, Texto e Atlas Colorido, Volume 1 e 2**. Porto Alegre, Brasil: Artmed.
- KRAUSE, D.W.; KIELAN-JAWOROWSKA, Z. 1993. The endocranial cast and encephalization quotient of *Ptilodus* (Multituberculata, Mammalia). **Palaeovertebrata**, 22:99-112.
- KUHN, H; ZELLER, U. 1987. The cavum epiptericum in monotremes and therian mammals. IN: ZELLER, U, KUHN, H (eds.). **Morphogenesis of the mammalian skull**. Berlin: Parey, p. 51–70.
- KÜHNE, W.G. 1956. **The liassic therapsid *Oligokyphus***. London: Trustees of the British Museum (Natural History), 149 p.
- LARSSON, H.C.E.; SERENO, P.C.; WILSON, J.A. 2000. Forebrain enlargement among non-avian theropod dinosaurs. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 20: 615-618.
- LAURIN, M.; REISZ, R.R. 1996. The osteology and relationships of *Tetraceratops insignis*, the oldest known therapsid. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 16: 95-102.

- LEAL, L.A.; AZEVEDO, S.A.K.; KELLNER, A.W. A.; DA ROSA, A.A.S. 2003. A new early dinosaur (Sauropodomorpha) from the Caturrita Formation (Late Triassic), Paraná Basin, Brazil. **Zootaxa**, 690:1-24.
- LILLEGRAVEN, J.A.; KRUSAT, G. 1991. Cranio-mandibular anatomy of *Haldanodon exspectatus* (Docodonta; Mammalia) from the Late Jurassic of Portugal and its implications to the evolution of mammalian characters. **Contributions to Geology, University of Wyoming**, 28: 39-138.
- LINNAEUS, C. 1758. **Systema naturae per regna triae naturae, secundum classic, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis locis**. Editio decima, reformata. Laurentii Salvii, Stockholm, v.1, 824 p.
- LOO, Y.T. 1930. The forebrain of the opossum, *Didelphis virginiana*. **Journal of Comparative Neurology**, 51:13-64.
- LUCAS, S.G.; LUO, Z.-X. 1993. *Adelobasileus* from the Upper Triassic of West Texas: the oldest mammal. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 13: 309-334.
- LUO, Z.-X. 1994. Sister-group relationships of mammals and transformations of diagnostic mammalian characters; In: FRASER, N. C.; SUES, H. D. (eds.), **In the Shadow of the Dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods**. New York: Cambridge University Press, p. 98-128.
- LUO, Z.-X. 2001. Inner ear and its bony housing in tritylodonts and implications for evolution of mammalian ear. P. 81-97, In: JENKINS, F.A.; SHAPIRO, M.D.; OWERKOWICZ, T. (eds.). **Studies in Organismic and Evolutionary Biology in Honor of Alfred W. Crompton - Bulletin of Museum of Comparative Zoology**, 156.
- LUO, Z.-X.; CROMPTON, A.W. 1994. Transformation of quadrate (incus) through the transition from non-mammalian cynodonts to mammals. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 14: 341-374.

- LUO, Z.-X.; CROMPTON, A.W.; LUCAS, S.G. 1995. Evolutionary origins of the mammalian promontorium and cochlea. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 15: 113-121.
- LUO, Z.-X., CROMPTON, A. W.; SUN, A.-L. 2001. A new mammaliaform from the early Jurassic and evolution of mammalian characteristics. **Science**, 292:1535-1540.
- LUO, Z.-X.; KETTEN, D. R. 1991. CT scanning and computerized reconstructions of the inner ear structure of multituberculate mammals. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 11: 220-228.
- LUO, Z.-X.; KIELAN-JAWOROWSKA, Z.; CIFELLI, R. L. 2002. In quest for a phylogeny of Mesozoic mammals. **Acta Palaeontologica Polonica**, 47:1-78.
- LUO, Z.-X.; RUF, I.; SCHULTZ, J. A.; MARTIN, T. 2010. Fossil evidence on evolution of inner ear cochlea in Jurassic mammals. **Proceedings of Royal Society Series-B (Biological Sciences)**, 278: 28-34.
- LUO, Z.-X.; WIBLE, J. R. 2005. A late Jurassic digging mammal and early mammalian diversity. **Science**, 308:103-107.
- LUO, Z.-X.; WU, X.-C. 1994. The small vertebrate fauna of the Lower Lufeng Formation, Yunnan. P. 251-270. In: FRASER, N. C.; SUES, H.-D. (eds.). **In the Shadow of Dinosaurs - Early Mesozoic Tetrapods**. New York & Melbourne: Cambridge University Press.
- MACRINI, T.E.; MUIZON, C; CIFELLI, R.L.; ROWE, T. 2007. Digital cranial endocast of *Pucadelphys andinus*, a Paleocene metatherian. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 27: 99–107.
- MACRINI, T.E.; ROUGIER, G. W.; ROWE, T. 2007b. Description of a cranial endocast from the fossil mammal *Vincelestes neuquenianus* (Theriiiformes) and its

relevance to the evolution of endocranial characters in therians. **The Anatomical record**, 290 (7): 875-92

MACRINI, T.E.; ROWE, T.; ARCHER, M. 2006. Description of a cranial endocast from a fossil platypus, *Obdurodon dicksoni* (Monotremata, Ornithorhynchidae), and the relevance of endocranial characters to monotreme monophyly. **Journal of Morphology**, 267: 1000-1015.

MAIER, W. 1987. The ontogenetic development of the orbitotemporal region of the skull of *Monodelphis domestica* (Didelphidae, Marsupialia), and the problem of the mammalian alisphenoid. **Mammalia Depicta**, 13:71–90.

MAIER, W. 1999. On the evolutionary biology of early mammals – with methodological remarks on the interaction between ontogenetic adaptation and phylogenetic transformation. **Zoologischer Anzeiger**, 328: 55-74.

MAIER, W.; HEEVER, J. V. D.; DURANT, F. 1996. New therapsid specimens and the origin of the secondary hard and soft palate. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, 34: 9-19.

MAISEY, J.G. 2004. Morphology of the braincase in the broad nose sevengill shark *Notorynchus* (Elasmobranchii, Hexanchiformes), based on CT-scanning. **American Museum Novitates**, 3429: 1-52.

MANLEY, G.A. 1971. Some aspects of the evolution of hearing in vertebrates. **Nature**, 230: 506-509.

MANLEY, G.A. 1973. A review of some current concepts of the functional evolution of the ear. **Evolution**, 26: 608-621.

MARTINELLI, A.G.; BONAPARTE, J.F.; SCHULTZ, C.L.; RUBERT, R. 2005. A new tritheledontid (Therapsida, Eucynodontia) from the Late Triassic of Rio



Grande do Sul (Brazil) and its phylogenetic relationships among carnivorous non-mammalian eucynodonts. **Ameghiniana**, 42: 191-208.

MARTINELLI, A.G.; ROUGIER, G.W. 2007. On *Chalimnia musteloides* (Eucynodontia: Tritheledontidae) from the Late Triassic of Argentina, and a phylogeny of Ictidosauria. **Journal of Vertebrate Palaeontology**, 27(2):442-460.

MARTINEZ, R.N.; MAY, C.L.; FORSTER, C.A. 1996. A new carnivorous cynodont from the Ischigualasto formation (Late Triassic, Argentina), with comments on eucynodont phylogeny. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 16(2): 271-284.

MATANO, S; KUBO, T; MATSUNAGA, T; NIEMITZ, C; GÜNTHER, M.; TAUB, D.M.; KING, F.A. 1986. **Current Perspectives in Primate Biology**. New York: Van Nostrand Reinhold.

MCNAB, B.K., 1978. The evolution of endothermy in the phylogeny of mammals. **American Naturalist**, 112: 1-21.

MENG, J.; WYSS, A.R. 1995. Monotreme affinities and low-frequency hearing suggested by multituberculate ear. **Nature**, 377: 141–144.

MIAO, D. 1988. Skull morphology of *Lambdopsalis bulla* (Mammalia, Multituberculata) and its implications to mammalian evolution. **Contributions to Geology, University to Wyoming**, 4: 1–104.

NIEUWENHUYS, R.; DONKELAAR, H.J.; NICHOLSON, C. 1998. **The central nervous system of vertebrates**. Berlin: Springer-Verlag, 2187 p.

NIIMURA, Y. On the origin and evolution of vertebrate olfactory receptor genes: comparative genome analysis among 23 chordate species. **Genome Biology and Evolution**, 1:34-44.

- NOVACEK, M.J. 1993. Mammalian phylogeny: Morphology and molecules. *Trends in Ecology and Evolution*, 8(9): 339-40.
- NOVACEK, M.J.; WYSS, A. 1986. Origin and transformation of the mammalian stapes. P. 35-53. In: FLANAGAN, K.M.; LILLEGRAVEN, J.A. (eds.). **Vertebrates, Phylogeny, and Philosophy. Contributions to Geology, University to Wyoming, Special Paper 3.**
- OLSON, E.C. 1944. Origin of mammals based upon the cranial-morphology of therapsid suborders. **Geol. Soc. Amer. Spec. Paper**, 55.
- PAGEL, M.D., HARVEY, P.H. 1988. The taxon-level problem in the evolution of mammalian brain size: facts and artifacts. **American Naturalist**, 132:344-359.
- PARRINGTON, F.R. 1946. On the cranial anatomy of cynodonts. **Proceedings of the Zoological Society of London**, 116 (2): 181-197.
- POUGH, F.H.; HEISER, J.B.; McFARLAND, W.N. 1999. **A vida dos vertebrados**. 2 ed. São Paulo: Atheneu, 802 p.
- PRESLEY, R. 1980. The braincase in Recent and Mesozoic therapsids. **Mémoires, Société Géologique de France N.S.**, 139: 159-162.
- PRESLEY, R.; Steel, F.L.D. 1976. On the homology of the alisphenoid. *Journal of Anatomy*, 121: 441-459.
- QUAY, W.B. 1979. The parietal eye-pineal complex. P. 245-406. In: GANS, C.; NORTHCUTT, R. G.; ULINSKI, P.S. (eds.). **Biology of the Reptilia**, vol 9, Neurology A. New York: Academic Press, 462 p.
- QUIROGA, J.C. 1979a. The inner ear of two cynodonts (Reptilia—Therapsida) and some comments on the evolution of the inner ear from pelycosaurs to mammals. **Gegenbaurs Morph. Jb.** 125: 178–190.

- QUIROGA, J.C. 1979b. The brain of two mammal-like reptiles (Cynodontia-Therapsida). **Journal für Hirnforschung**, 20:341-350.
- QUIROGA, J.C. 1980a. Sobre un molde endocraneano del cinodonte *Probainognathus jenseni* Romer, 1970 (Reptilia, Therapsida), de la Formación Ischichuca (Triasico Medio), La Rioja, Argentina. **Ameghiniana**, 17:181-190.
- QUIROGA, J.C. 1980b. The brain of the mammal-like reptile *Probainognathus jenseni* (Therapsida, Cynodontia). A correlative paleo-neoneurological approach to the neocortex at the reptile-mammal transition. **Journal für Hirnforschung**, 21:299-336.
- QUIROGA, J.C. 1980c. Descripción de los moldes endocraneanos de dos Cinodontes (Reptilia – Therapsida) de Los Chañares – Triasico medio – de la Provincia de La Rioja (Argentina). Notas sobre al sistema vascular intracraneano y relaciones con los moldes dde otros Cinodontes en función de la morfología de los más antiguos moldes mamalianos conocidos. P. 103-122. In: II CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGÍA Y BIOESTRATIGRAFÍA Y I CONGRESO LATINOAMERICANO DE PALEONTOLOGÍA. **Actas**. Buenos Aires.
- QUIROGA, J.C. 1984. The endocranial cast of the advanced mammal-like reptile *Therioherpeton cagnini* (Therapsida- Cynodontia) from the Middle Triassic of Brazil. **Journal für Hirnforschung**, 25:285-290.
- RADINSKY, L. 1967. Relative brain size: a new measure. **Science**, 155: 836-838.
- RADINSKY, L. 1968a. A new approach to mammalian cranial analysis, illustrated by examples of prosimian primates. **Journal of Morphology**, 124: 167-180.
- RADINSKY, L. 1968b. Evolution of somatic sensory specialization in otter brains. **Journal of Comparative Neurology**, 134: 495-505.

- RADINSKY, L. 1973a. Are stink badgers skunks? Implications of neuroanatomy for mustelid phylogeny. **Journal of Mammalogy**, 54: 585-593.
- RADINSKY, L. 1973b. Evolution of the canid brain. **Brain, Behavior and Evolution**, 7: 169-202.
- RADINSKY, L. 1975. Viverrid neuroanatomy: phylogenetic and behavioral implications. **Journal of Mammalogy**, 56: 130-150.
- RADINSKY, L. 1976. The brain of *Mesonyx*, a middle Eocene mesonychid condylarth. **Fieldiana Geology**, 33: 323-337.
- RADINSKY, L. 1977. Brains of early carnivores. **Paleobiology** 3:333-349.
- RADINSKY, L. 1978. Evolution of brain size in carnivores and ungulates. **American Naturalist**, 112:815-831.
- RADINSKY, L. 1981. Brain evolution in extinct South American ungulates. **Brain, Behavior and Evolution**, 18:169-187.
- RAMPRASHAD, F; LANDOLT. J.P.; MONEY, K.E.; LAUFER, J. 1980. Neuromorphometric features and dimensional analysis of the vestibular end organ in the little brown bat (*Myotis lucifugus*). **Journal of Comparative Neurology**, 192: 883–902.
- RICQLÉS, A. de. 1969a. L'Histologie osseuse envisagée comme indicateur de la physiologie thermique chez les tétrapodes fossiles. C. R. Hebd. Séanc. **Acad. Sci. Paris (Ser. D)** 275: 1745-49.
- RICQLÉS, A. de. 1969b. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes. II. Quelques observations sur la structure des os longs des thériodontes. **Anns. Paléont. (Vértebres)** 55: 1-52.

- RICQLÈS, A. de. 1972. Vers une histoire de la physiologie thermique. Les données histologiques et leur interprétation. fonctionnelle C. R. Hebd. Séanc. **Acad. Sci. Paris (Ser. D)** 268: 782-85.
- RICQLÈS, A. de. 1974a. Evolution of endothermy: histological evidence. **Evol. Theory** 1: 51-80.
- RICQLÈS, A. de. 1974b. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes. IV. Eothériodontes et pélycosaures. **Annls. Paléont. (Vértebres)** 60: 1-39.
- RICQLÈS, A. de. 1975. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes. VII. Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tétrapodes. Première part: structures **Annls. Paléont. (Vértebres)** 61: 51-129.
- RICQLÈS, A. de. 1976. On the bone histology of fossil and living reptiles, with comments on its functional and evolutionary significance. In: BELLAIRS, A. D'A.; COX, C. B. (eds.) **Morphology and biology of reptiles**. London: Academic Press, p. 123-150.
- RODRIGUES, P.G. 2005. **Endotermia em cinodontes não-mamalianos: a busca por evidências osteológicas**. 133f. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências, Porto Alegre, RS, 2005.
- ROGERS, S.W. 1998. Exploring dinosaur neuropaleobiology: Computed tomography scanning and analysis of an *Allosaurus fragilis* endocast. **Neuron**, 21: 673-679.
- ROMER, A.S. 1922. The locomotor apparatus of certain primitive and mammal-like reptiles. **Bulletin of American Museum of Natural History**, 46: 517-606.
- ROMER, A.S. 1967. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. III. Two new gomphodonts. *Massetognathus pascuali* and *M. teruggi*. **Breviora**, 264: 1-25.

- ROMER, A.S. 1969. Cynodont Reptile with incipient mammalian jaw articulation. **Science**, 166:881-882.
- ROMER, A.S. 1970. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. VI. A chiniquodontid cynodont with an incipient squamosal-dentary jaw articulation. **Breviora**, 344: 1-18.
- ROMER, A.S., PARSONS, T.S. 1985. **Anatomia comparada dos vertebrados**. 5ed. São Paulo: Atheneu, 559 p.
- ROSOWSKI, J.J.; GRAYBEAL, A. 1991. What did *Morganucodon* hear? **Zoological Journal of the Linnean Society of London**, 101: 131-168.
- ROTH, J.J.; ROTH, E.C. 1980. The parietal-pineal complex among paleovertebrates: evidence for temperature regulation. P. 189-231. In: THOMAS, R. D. K.; OLSON, E. C. (eds.). **A Cold Look at the Warm Blooded Dinosaurs**. AAAS Selected Symposium 28. Boulder: West View Press.
- ROTH, J.J.; ROTH, E.C.; HOTTON, N., III. 1986. The parietal foramen eye: their function and fate in therapsids. P. 173-184. In: HOTTON, N., III; MACLEAN, P. B.; ROTH, J. J.; ROTH, E. C. (eds.). **The Ecology and Biology of Mammal-like Reptiles**. Washington D.C.: Smithsonian Institute Press.
- ROUGIER, G.W., WIBLE, J.R. 2006. Major changes in the ear region and basicranium of early mammals. P. 269-31. In: Carrano, M.; Gaudin, T.J.; Blob, R.; Wible, J.R. (eds.). **Amniote Paleobiology: Phylogenetic and Functional Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds and Reptiles**. Chicago: University of Chicago Press.
- ROUGIER, G.W.; WIBLE, J. R.; HOPSON, J.A. 1992. Reconstruction of the cranial vessels in the Early Cretaceous mammal *Vincelestes neuquenianus*: Implications

- for the evolution of mammalian cranial vascular system. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 12: 188–216.
- ROWE, T. 1988. Definition, diagnosis and origin of Mammalia. **Journal of Vertebrate Palaeontology**, 8(3): 241-264.
- ROWE, T. 1996. Coevolution of the mammalian middle ear and neocortex. **Science**, 273: 651-654.
- ROWE, T., BROCHU, C. A.; KISHI, K. 1999. Cranial morphology of *Alligator mississippiensis* and phylogeny of Alligatoroidae. **Society of Vertebrate Paleontology**, Memoir 6, 19:1-100 + CD-ROM.
- ROWE, T.; CARLSON, W.; BOTTORFF, W. 1995. ***Thrinaxodon: Digital Atlas of the Skull***. CD-ROM (Second Edition, for Windows and Macintosh platforms), University of Texas Press, Austin, Texas.
- ROWE, T.B.; EITING, T.P.; MACRINI, T.E.; KETCHAM, R.A. 2005. Organization of the olfactory and respiratory skeleton in the nose of the gray short-tailed opossum *Monodelphis domestica*. **Journal of Mammalian Evolution**, 12:303-336.
- ROWE, T.B.; MACRINI, T.E.; LUO, Z.-X. 2011. Fossil evidence on origin of the mammalian brain. **Science**, 332: 955-957.
- RUBEN, J.A. 1981. Mammal-like reptiles: spreading the word. **Paleobiology**, 7(4): 413-417.
- RUBEN, J.A. 1995. The evolution of endothermy in mammals and birds: from physiology to fossils. **Annual Review of Physiology**, 57: 69-95.
- RUBEN, J.A.; HILLENIUS, W. J.; GEIST, N.R.; LEITCH, A.; JONES, T. D.; CURRIE, P. J.; HORNER, J. R.; ESPE III, G. 1996. The metabolic status of some Late Cretaceous dinosaurs. **Science**, 273: 1204-1207

- RUBEN, J.A.; JONES, T. D. 2000. Origin of fur and feathers. **American Zoologist**, 40: 585-596.
- RUBERT, R. 2003. **Possibilidade de estabelecimento de um novo horizonte de correlação para o Triássico sul-rio-grandense**. Curso de Pós-Graduação em Geociências, Dissertação (Mestrado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre.
- RUBERT, R.; SCHULTZ, C.L. 2004. Um novo horizonte de correlação para o Triássico Superior do Rio Grande do Sul. **Pesquisas em Geociências**, 31:71-88.
- RUBIDGE, B.S.; SIDOR, C. A. 2001. Evolutionary patterns among permo-triassic therapsids. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 32: 449–480.
- SÁNCHEZ-VILLAGRA, M.R. 2002. The cerebellar paraflocculus and the subarcuate fossa in *Monodelphis domestica* and other marsupial mammals: ontogeny and phylogeny of a brain-skull interaction. **Acta Theriologica**, 47:1-14.
- SCHERER, C.M.S.; FACCINI, U.F.; LAVINA, E. L. 2000. Arcabouço estratigráfico do Mesozóico da Bacia do Paraná. P. 335-354. In: HOLZ, M.; DE ROS, L. F. (eds.). **Geologia do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre: Editora da Universidade/UFRGS.
- SCHULTZ, C.L.; SCHERER, C.M.S.; BARBERENA, M.C. 2000. Biostratigraphy of Southern Brazilian Middle Upper Triassic. **Revista Brasileira de Geociências**, 30(3): 491-494.
- SCHULTZ, C.L.; SOARES, M.B. 2006. **Proposta de nova denominação para a Cenozona de Ictidosauria do Triássico Superior (Formação Caturrita) do Rio Grande do Sul**. P. 41. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 5, 2006. Ciência & Natura, Santa Maria, UFSM.



- SEYMOUR, R.S.; BENNETT-STAMPER, C.L.; JOHNSTON, S.D.; CARRIER, D. R.; GRIGG, G. C. 2004. Evidence for endothermic ancestors of crocodiles at the stem archosaur evolution. **Physiological and Biochemical Zoology**, 77(6): 1051-1067.
- SIDOR, C.A.; HOPSON, J.A. 1998. Ghost lineages and “mammalness”: assessing the temporal pattern of character acquisition in the Synapsida. **Paleobiology** 24:254-273.
- SIGOGNEAU, D. 1974. The inner ear of Gorgonops (Reptilia, Therapsida, Gorgonospsia). **Annals of the South Africa Museum**, 64 : 53-69.
- SIMPSON, G.G. 1927. Mesozoic Mammalia. IX. The brain of Jurassic mammals. **American Journal of Science**, 214: 259-268.
- SIMPSON, G.G. 1928. **A Catalogue of the Mesozoic Mammalia in the Geological Department of the British Museum**. London, England: William Cloves and Sons, 215 p.
- SIMPSON, G.G. 1937. Skull structure of the Multituberculata. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, 73:727-763.
- SIMPSON, G.G. 1959. Mesozoic mammals and the polyphyletic origin of mammals. **Evolution**, 13: 405-414.
- SOARES, M.B. 2004. **Novos materiais de *Riograndia guaibensis* (Cynodontia, Trithelodontidae) do Triássico Superior do Rio Grande do Sul, Brasil: análise osteológica e implicações filogenéticas**. Curso de Pós-Graduação em Geociências, Tese (Doutorado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- SPOOR, F.; GARLAND, T., JR.; KROVITZ, G.; RYAN, T.M.; SILCOX, M.T.; WALKER, A. 2007. The primate semicircular canal system and locomotion **PNAS**, 104 (26) : 10808–10812.

- SPOOR, F.; ZONNEVELD, F. 1995. Morphometry of the primate bony labyrinth: a new method based on high-resolution computed tomography. **Journal of anatomy**, 186:271-86.
- STARCK, D. 1979. **Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere auf evolutionsbiologischer Grundlage, Bd. 2, XII**. Berlin: Springer-Verlag.
- STRIEDTER, G.F. 2005. **Principles of Brain Evolution**. Massachusetts: Sinauer Associates, Sunderland, 436 p.
- SUES, H-D. 1986. The skull and dentition of two tritylodontid synapsids from the Lower Jurassic of Western North America. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, 151: 217-268.
- SUN, A-L. 1984. Skull morphology of the tritylodontid genus *Bienotheroides* of **Sichuan. Scientia Sinica, Series B**, 27: 270-284.
- SUN, A-L.; CUI, G-H. 1987. Otic region in tritylodont *Yunnanodon*. **Vertebrata Palasiatica**, 25: 1-7.
- TATARINOV, L.P. 1968. Morphology and systematics of the northern Dvina cynodonts (Reptilia, Therapsida; Upper Permian). **Postilla**, 126: 1-51.
- TEIXEIRA, A.M. 1982. Um novo cinodonte carnívoro (*Probelesodon kitchingi* sp. Nov.) do Triássico do Rio Grande do Sul, Brasil. **Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS**, 24: 1-31.
- TYKOSKI, R.S., ROWE, T.; KETCHAM, R.A.; COLBERT, M.W. 2002. *Calsoyasuchus valliceptis*, a new crocodyliform from the early Jurassic Kayenta Formation of Arizona. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 22:593-611.

- ULINSKI, P.S. 1986. Neurobiology of the therapsid-mammal transition. P. 149-171. In: HOTTON, N.; MACLEAN, P.B.; ROTH, J. J.; ROTH, E. C. (eds.). **The Ecology and Biology of Mammal-like Reptiles**. Washington, D.C: Smithsonian Institution Press.
- VAN VALKENBURGH, B.; THEODOR, J.; FRISCIA, A.; POLLACK, A.; ROWE, T. 2004. Respiratory turbinates of canids and felids: a quantitative comparison. **Journal of Zoology** (London) 264:281-293.
- WATSON, D.M.S. 1913. Further notes on the skull, brain, and organs of special sense of *Diademodon*. **The Annals and Magazine of Natural History, Series 8**, 12:217-228.
- WATSON, D.M.S. 1920. On the Cynodontia. **Annals and Magazine of Natural History**, 9: 506-524.
- WIBLE, J.R. 1986. Transformations in the extracranial course of the internal carotid artery in mammalian phylogeny. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 6: 313-325.
- WIBLE, J.R. 1987. The eutherian stapedia artery: character analysis and implications for superordinal relationships. **Zoological Journal of Linnean Society of London**, 91: 107-135.
- WIBLE, J.R. 1990. Petrosals of Late Cretaceous marsupials from North America and a cladistic analysis of the petrosal in therian mammals. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 10: 183-205.
- WIBLE, J.R. 1991. Origin of Mammalia: the craniodental evidence reexamined. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 11: 1-28.
- WIBLE, J.R.; HOPSON, J.A. 1993. Basicranial evidence for early mammal phylogeny. P. 45-62. In : SZALAY, F.S.; NOVACECK, M.J.; MCKENNA (eds.). **Mammal**

**phylogeny : Mesozoic differentiation, multituberculates, early therians, and marsupials.** New York : Springer-Verlag, 249 p.

WIBLE, J.R.; HOPSON, J.A. 1995. Homologies of the prootic canal in mammals and non-mammalian cynodonts. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 15 : 331-356.

WIBLE, J.R.; ROUGIER, G.W. 2000. Cranial anatomy of *Kryptobaatar dashzevegi* (Mammalia, Multituberculata), and its bearing on the evolution of mammalian characters. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, 247: 1-120.

WIBLE, J. R., ROUGIER, G. W.; NOVACEK, M.J.; MCKENNA, M.C. 2001. Earliest eutherian ear region: a petrosal referred to *Prokennalestes* from the Early Cretaceous of Mongolia. **American Museum Novitates**, 3322: 1-44

WIBLE, J.R., ROUGIER, G. W.; NOVACEK, M.J.; MCKENNA, M.C.; DASHZEVEG, D. 1995. A mammalian petrosal from the early Cretaceous of Mongolia: implications for the evolution of the ear region and mammalian interrelationships. **American Museum Novitates**, 3149:1-19.

WILLIAMS, P.L.; WILLIAMS, R.; DYSON, M.; BANNISTER, L.H. 1989. **Grays Anatomy**, 37th edition. New York: Churchill Livingstone. 1,598 pp.

WITMER, L.M.; CHATTERJEE, S.; FRANZOSA, J.; ROWE, T. 2003. Neuroanatomy of flying reptiles and implications for flight, posture and behavior. **Nature**, 425: 950–953.

ZELLER, U. 1989. The braincase of *Ornithorhynchus*. **Fortschritte der Zoologie**, 35:386-391.

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