

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

Sérgio Furtado Cabreira

**PLACAS MAXILO-DENTÁRIAS EM RINCOSSAUROS *Hyperodapedon*
Huxley, 1859. HISTOLOGIA E MORFOGÊNESE MAXILO-DENTAL:
NOVA ABORDAGEM**

Porto Alegre

2004

Sérgio Furtado Cabreira

**PLACAS MAXILO-DENTÁRIAS EM RINCOSSAUROS *Hyperodapedon*
Huxley, 1859. HISTOLOGIA E MORFOGÊNESE MAXILO-DENTAL:
NOVA ABORDAGEM**

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Geociências do Instituto de Gerociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como requisito parcial para a obtenção do Título de Mestre em Geociências.

Orientador: Prof. Dr. César Leandro Schultz

Porto Alegre
2004

Sérgio Furtado Cabreira

**PLACAS MAXILO-DENTÁRIAS EM RINCOSSAUROS *Hyperodapedon*
Huxley, 1859. HISTOLOGIA E MORFOGÊNESE MAXILO-DENTAL:
NOVA ABORDAGEM**

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Geociências do Instituto de Gerociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como requisito parcial para a obtenção do Título de Mestre em Geociências.

Aprovada em:

Prof. Dr. César Leandro Schultz – Orientador

Prof.a. Dra. Cláudia Malabarba

Prof.a. Dra. Iria Guimarães Machado Pureza Duarte

Prof.a. Dra. Martha Richter

À minha filha Alana pelo nosso amor,
À minha família por seu infinito apoio e, ao
Dr. Gastão Pureza Duarte (*in memoriam*)
por mérito.

AGRADECIMENTOS

Ao orientador deste trabalho Dr. César Leandro Schultz pela escolha do tema, compreensão, aconselhamentos, correções e orientações técnico-científicas, e também pela confiança em mim depositada.

Aos professores do PPGeo-UFRGS, das áreas de Paleontologia e Estratigrafia, pelos conhecimentos transmitidos e pela dedicação irrestrita em nos auxiliarem quando solicitados.

À Universidade Federal do Rio Grande do Sul –UFRGS- e à todos os Servidores Públicos Federais que compõe os seus quadros, pela relevância da função social que realizam.

Ao CNPq pela bolsa de mestrado, a qual auxiliou na realização deste trabalho de pesquisa através do PPGeo-UFRGS.

Ao Dr. Jorge Ferigolo, Dra. Ana Maria Ribeiro e Dr. Ricardo Negri pelos conhecimentos a mim transmitidos durante os trabalhos de campo e pela amizade.

Ao Prof. Ms. Maurício Hammes e à Profa. Ms. Patrícia Chaves Brites, ambos da Universidade Luterana do Brasil - ULBRA - Campus Cachoeira do Sul, RGS, pela atenção e pelas orientações científicas relevantes ao desenvolvimento deste trabalho.

Aos Biólogos Luciano Maciel, Paula Dentzien e Miriam Reichel pelas discussões científicas sobre o tema desta dissertação e pela sua amizade.

Ao Servidor da UFRGS Sr. Roberto Martins Pereira e à funcionária acadêmica Denise de Almeida pelos seus cuidados atenciosos para com os pós-graduandos.

Ao Servidor da UFRGS Sr. Luiz Flávio Lopes, pelo auxílio técnico da realização das fotografias deste trabalho.

Aos Paleontólogos Dr. Eliseu Vieira Dias, Dr. José Fernandez Bonaparte, Dr. Édio Ernst Kischlat, Dr. Michael Holz, Dra. Marina Bento Soares, Dra. Cristina Dias, Dr. Roberto Iannuzzi e, finalmente, Dr. Paulo Alves de Souza pelas orientações e palavras de apoio durante todo o transcorrer deste curso.

Às Doutorandas Ms. Cristina Machado, Ms. Ettiéne Fabrin Peres e Ms. Sara Nascimento pelas orientações científicas, pela amizade e pelos estímulos recebidos.

Aos Colegas Pós-graduandos: Ana Luíza Outa Mori, Annie Hsiou, Carolina Gutstein, Sara Nascimento, Tiago Kroeff, Téo Veiga e Pablo Gusmão pela amizade e pelo companheirismo indispensáveis na nossa caminhada.

Às Doutoradas Dra. Cláudia Malabarba, Dra. Iria Guimarães Machado Pureza Duarte e Dra. Martha Richter, membros componentes da Banca de Mestrado, pela avaliação e correções desta dissertação.

Aos companheiros de trabalho de campo, Sr. Clébio dos Santos e meu irmão Ciro Cabreira, pelo desprendimento humanístico de seus esforços pela ciência paleontológica.

Ao amigo Joni Marcos da Silva, pela contribuição técnica na preparação das imagens deste trabalho. E, pelos vários anos de colaboração dedicada, desprendida e primorosa em meus trabalhos didáticos e de registro de trabalhos de paleontologia de campo.

Às professoras, Sra Fátima S. Oliveira e Sra. Laís Matias Ribeiro, pela correção metodológica deste trabalho e pela correção do Abstract, e também pela infinita paciência.

Aos amigos João Batista dos Santos, José Almeida dos Santos, Naiana Siqueira, Sueli Appel, Sônia Machado, Jussara Garzon, José Tágio da Rosa e Rossana Fucks pelo apoio e amizade.

Ao meu fraterno amigo e colega Mestrando Rodrigo Carrilho, pela imprescindível e contínua presença da sua amizade ao longo desta jornada.

Aos meus pais Adão e Deraci, aos meus irmãos Adão Filho, Ciro, Fábio, Cléber e Robinson pelo seu amor, pelo apoio e compreensão que sempre me dedicaram, o que permitiu que eu encontrasse meu caminho.

À minha filha Alana, razão da minha vida, pelo nosso amor e pela sua compreensão dos sacrifícios que esta caminhada nos impôs.

À toda a minha família: Karine e André, Elizete e Cristian, vovó Eli, Maria, Paulo Ricardo (Dinho), Vinícius, Luma, Luzia, Luana, Luana e Ana Paula, à todos enfim pelo carinho, amor e imenso apoio espiritual.

E, finalmente, à **Deus**.

RESUMO

O estudo das estruturas das placas maxilo-dentárias dos rincossauros *Hyperodapedon* Huxley, 1859, do Triássico da Formação Santa Maria, em nova abordagem histológica e ontogênica resultou na identificação da natureza do esmalte aprismático verdadeiro, de variados elementos histológicos dentinários e osteológicos, e de um centro de ossificação periosteal primário. Também foram encontradas evidências histológicas dos mecanismos de fusão maxilo-dentinária e amelo-maxilar. Com estes elementos, inferimos os modelos de organogênese dental, da ontogênese maxilar e dos mecanismos de fusão maxilo-dental. Encontrou-se uma singular e raríssima coroa dental, imatura e ainda não erupcionada, na região posterior da placa dental e assim evidenciou-se a correta posição da margem odontogenicamente ativa. Adicionalmente inferiu-se a localização da posição da lâmina dentária embrionária. Constatou-se a não formação de alvéolos dentários, de cemento radicular e do espaço necessário à formação do ligamento periodontal e, assim, se deduziu a não formação do folículo dental embrionário. As presenças de especiais elementos anatômicos e histológicos nos tecidos ósseos periapicais evidenciam o crescimento radicular contínuo, enquanto a forma e o fusão radicular imediato depõe a favor de uma função dentária fisiológica diferenciada para as baterias dentárias maxilares dos Rincossauros do gênero *Hyperodapedon*. Os mecanismos que possibilitaram o controle embrionário para a deposição das lamelas de tecido ósseo coronal e seu preciso fusão sobre o esmalte dentário, declinam por modificações nas funções tardias do órgão reduzido do esmalte e pela presença de uma membrana oral com funções osteogênicas e também protetivas, situada nas porções posteriores da placa maxilo-dentária em desenvolvimento. Mudanças heterocrônicas no tempo de diferenciação das células da crista neural embrionária e em seus derivados, como a lâmina dentária e órgãos dentários embrionários ou correlacionadas com a organogênese das placas maxilo-dentárias e seus anexos periodontais, todos como condições plesiomórficas para Diápsidas Triássicas, poderiam ser as causas responsáveis pela origem e evolução deste estranho aparelho estomatognático nos clados de *Hyperodapedon* sp..

PALAVRAS-CHAVE: *Hyperodapedon*. Dental. Placa. Diferenciação. Ontogênese. Maxilar.

ABSTRACT

The study of the maxillary tooth-plate of *Hyperodapedon Huxley, 1859*, rhynchosaurs of the Triassic from Santa Maria Formation, in a new histological and odontogenic researches, resulted in a identification the nature of the true non prismatic (aprismatic) enamel, of a variety of dental and osteological elements, and of one primary periosteal center of ossification. We found histological evidences of the maxillary-dentary and maxillary-enamel attachment process, and with these elements we infer the patterns of dental organogenesis, maxillary ontogenesis, and the embryonic mechanisms of maxillary-dental junction. We found one rare immature and unerupted dental crown in the posterior dental-plate and so we turn evident the correct position of the maxillary odontogenic active border, and additionally we determine the correct position of embryonic dental lamina. This work constates that the dental sockets, dental cement and periodontal space are absenting in *Hyperodapedon* sp. maxillary tooth-plate and thus we deduce the dental embryonic follicle non-formation. The presence of the anatomics and histological osteal elements of periapical's zone evidences the continuous radicular growth, while the form and the immediate radicular fusioning witness favorably of physiologically different teeth function for the dental-plate battery in *Hyperodapedon rhynchosaur's* genus. The mechanisms that permit the embryonic control at the deposition of lamellar osteal coronal tissues and their precise fusioning on the dental enamel, testified the modifications of the late functions of the reduced enamel organ and the presence of oral mucous covertures, with present's osteogenic and protetive activities. These mucous covertures should be situated in the posterior region of the development of the maxillary tooth plates. Heterochronic changes in the timing of differentiation of the embryonic neural crests cells and on their deriviers with the dental lamina and dental organs or correlated with the ontogenesis of the maxillary tooth plates and periodontal annex's, would be responsible for the origin and evolution of this stranger stomatognatic apparel in *Hyperodapedon* sp. clades. These changes reflect plesiomorphic condition in relation the others Triassic Diapsides.

KEY WORDS: *Hyperodapedon*. Dental. Plate. Differentiation. Ontogenesis. Maxillary.

LISTA DE FIGURAS

- Fig. 1: Composição esquemática dos estágios de desenvolvimento dentário (Carlson, 1990), p.24.
- Fig. 2: Gráfico de comparação dos tempos relativos de diferenciação dos ameloblastos e odontoblastos (Smith, 1992), p. 28.
- Fig. 3: Composição de imagem de *Hyperodapedon* sp. (Concepção artística de Joni Marcos Fagundes da Silva), p.36.
- Fig. 4: Cladograma da filogenia de Diapsida (Pough *et al*, 1999), p.37.
- Fig. 5: Cladograma da filogenia de Rhynchosauria (Langer *et al*, 2000), p. 39.
- Fig. 6: Composição fotográfica de crânio de rincossauro adulto do gênero *Hyperodapedon*. UFRGS-PV0967T, p. 41.
- Fig. 7: Composição fotográfica dos ossos da base de crânio de exemplar adulto de *Hyperodapedon* sp. UFRGS-PV0408T, p. 51.
- Fig. 8: Composição fotográfica de placa maxilo-dentária direita, de rincossauro juvenil do gênero *Hyperodapedon*. UFRGS-PV0966T, p. 56.
- Fig. 9: Composição fotográfica das fileiras dentárias maxilares de um exemplar juvenil de *Hyperodapedon* sp. UFRGS-PV0966T, p. 59.
- Fig. 10: Composição fotográfica de duas coroas dentárias e cobertura por osso de fusonamento, em maxilar de exemplar juvenil de *Hyperodapedon* sp. UFRGS-PV0966T, p. 61.
- Fig. 11: Composição fotográfica da face odontogênica ativa, na região posterior do maxilar de exemplar juvenil de *Hyperodapedon* sp. UFRGS-PV0966T, p. 64.
- Fig. 12: Composição fotográfica de detalhe da face odontogênica ativa, na região posterior do maxilar de exemplar juvenil de *Hyperodapedon* sp. UFRGS-PV0966T, p. 66.
- Fig. 13: Composição fotográfica da face lateral de maxilar de exemplar juvenil de *Hyperodapedon* sp. UFRGS-PV0966T, após escavação artificial das camadas ósseas externas, p. 69.
- Fig. 14: Composição fotográfica de fragmento de placa dental maxilar de exemplar adulto de *Hyperodapedon* sp. UFRGS-PV0967T, p. 72.
- Fig. 15: Composição fotográfica do processo de fusonamento maxilo-dentinário (maxilo-radicular) em exemplar juvenil de *Hyperodapedon* sp. UFRGS-PV0965T, p. 74.

- Fig. 16: Composição fotográfica do processo de fusão ósteo-dentinária (maxilo-radicular), em exemplar juvenil de *Hyperodapedon* sp. UFRGS-PV0965T, p. 76.
- Fig. 17: Composição fotográfica de maxilar e de dente maxilar, ambos fraturados, de exemplar adulto de *Hyperodapedon* sp., UFRGS-PV0967T, p. 78.
- Fig. 18: Composição fotográfica da “Linha de Junção” amelo-dentinária de dente maxilar de exemplar juvenil de *Hyperodapedon* sp. UFRGS-PV0965T, p. 80.
- Fig. 19: Composição fotográfica da zona de fusão maxilo-dental coronal em exemplar juvenil de *Hyperodapedon* sp. UFRGS-PV0965T, p. 83.
- Fig. 20: Composição esquemática da zona de fusão maxilo-dental coronal em exemplar juvenil de *Hyperodapedon* sp. UFRGS-PV0965T. Conforme a Fig. 19, p. 85.
- Fig. 21: Composição fotográfica da zona de fusão maxilo-dental coronal, sob luz polarizada, em exemplar juvenil de *Hyperodapedon* sp. UFRGS-PV0965T, p. 87.
- Fig. 22: Composição fotográfica da zona apical, intra-radicular, de dente em desenvolvimento, de exemplar juvenil de *Hyperodapedon* sp. UFRGS-PV0965T, p. 89.
- Fig. 23: Composição fotográfica de uma linha de reabsorção óssea periapical em exemplar juvenil de *Hyperodapedon* sp. UFRGS-PV0965T, p. 91.
- Fig. 24: Composição fotográfica do esmalte dentário de dente maxilar em exemplar juvenil de *Hyperodapedon* sp., UFRGS-PV0965T, sob microscopia de luz polarizada, p. 92.
- Fig. 25: Composição fotográfica e esquemática do centro de inicialização do processo de ossificação intramembranosa, na face maxilar posterior de exemplar adulto de *Hyperodapedon* sp. MCN-PV3587, p. 94.
- Fig. 26: Composição fotográfica de corte em bisel de área da superfície mastigatória dentino-osteal maxilar, em exemplar juvenil de *Hyperodapedon* sp. UFRGS-PV0965T. Sob microscopia de luz polarizada, p. 96.
- Fig. 27: Composição esquemática do modelo hipotético do processo de fusão ósteo-coronal e da ontogênese da superfície oclusal da placa dentária maxilar, em *Hyperodapedon* sp., p.107.
- Fig. 28: Composição esquemática, hipotética, das fases de condicionamento da superfície do esmalte dentário e o fusão ósseo, proposta pelo autor, 109.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	14
1.1 OBJETIVOS.....	16
1.2 Métodos, Material e Instrumental Conceitual	17
1.2.1 Métodos.....	17
1.2.2 Material.....	19
1.2.2.1 Materiais Utilizados em Macroscopia	19
1.2.2.2 Materiais Utilizados em Mesoscopia.....	19
1.2.2.3 Materiais e Metodologia Utilizados em Microscopia.....	20
1.2.3 Instrumental conceitual	22
1.2.3.1 Desenvolvimento Embriológico Oral.....	22
1.2.3.2 Embriogênese e Organogênese Dentária e Periodontal.....	24
1.2.3.3 Origem e formação dos Tecidos Dentários	27
1.2.3.4 Heterocronia e a Origem dos Tecidos Dentários.....	27
1.2.3.5 A Origem Filogenética dos Dentes.....	29
1.2.3.6 A Origem Embriológica do Osso Maxilar.....	30
1.2.3.7 Sistemas de Fixação Maxilo-Dentários	31
1.2.3.8 Conceitos sobre Tecidos Ósseos	33
2 HISTÓRICO.....	36
2.1 OS RINCOSSAUROS: GENERALIDADES	36
2.2 O Táxon Rhynchosauria	37
2.2.1 A Subfamília Hyperodapedontinae	39
2.2.2 O Gênero <i>Hyperodapedon</i> Huxley, 1859.	40
2.3 Características do Crânio de Exemplar Adulto de Rincossauro do Gênero <i>Hyperodapedon</i>	41
2.4 As possibilidades de Forrageamento de <i>Hyperodapedon</i> sp.	42
2.5 Revisão dos conhecimentos sobre a Dentição dos Rincossauros	43
2.6 Considerações Sobre Histologia Óssea Maxilar dos Rincossauros.....	45
2.7 Considerações Sobre Anatomia e Histologia Dentárias dos Rincossauros	47
3 DESCRIÇÃO E RELAÇÕES ANATÔMICAS DOS OSSOS MAXILARES	51
3.1 ANATOMIA E RELAÇÕES ANATÔMICAS DOS OSSOS MAXILARES.....	51

4 ESTRUTURAS DENTÁRIAS E MAXILARES	54
4.1 DESCRIÇÃO DAS PLACAS MAXILO-DENTÁRIAS	54
4.1.1 Organização Básica das Fileiras Dentárias Maxilares.....	55
4.1.2 Origem e Desenvolvimento das Fileiras Dentárias	58
4.1.3 O Osso de Fusionamento Coronal e Seu Padrão de Deposição Laminar	60
4.1.4 A Face Odontogênicamente Ativa da Região Maxilar Posterior e o Modelo de Adição Dental	63
4.1.5 Detalhamento Mesoscópico da Zona Embrionicamente Ativa da Placa Maxilo- Dentária	65
4.1.6 O Desenvolvimento Dentário e Maxilar Observados Mesoscopicamente	68
4.1.7 Relações Superficiais e Internas da Placa e do Fusionamento Maxilo-Dentários	71
4.1.8 Aspectos Microscópicos do Fusionamento Maxilo-Radicular	73
4.1.9 Maximização da Análise Microscópica e Evidenciação da Linha de Fusionamento Maxilo-Dentinária.....	75
4.1.10 Aspectos Mesoscópicos do Fusionamento Maxilo-Coronal	78
4.1.11 Aspectos Microscópicos da Linha de Junção Amelo-Dentinária em Dente Maxilar de Exemplar Juvenil de <i>Hyperodapedon</i> sp.	80
4.1.12 Aspectos Microscópicos e as Relações Entre uma Coroa Dental e Camadas de Osso de Fusionamento	82
4. 1. 13 Esquematizaçãodas Relações Histológicas Entre um Dente e Camadas de Tecido Ósseo de Fusionamento.....	84
4. 1. 14 Relações Entre Duas Camadas de Tecido Ósseo de Fusionamento e o Esmalte Dentário, Sob Microscopia de Luz Polarizada.....	86
4. 1. 15 Aspectos Histológicos da Zona Apical Intra-Radicular e Peri-Apical de Dente Em Desenvolvimento de Exemplar Juvenil de <i>Hyperodapedon</i> sp.	88
4. 1. 16 Detalhamento Microscópico da Zona de Reabsorção Óssea Periapical e Evidenciação dos Processos de Osteoclasia	89
4. 1. 17 Detalhes da Estrutura dos Cristalitos do Esmalte Aprismático em Dente de <i>Hyperodapedon</i> sp., Sob Luz Polarizada	92
4. 1. 18 A Formação Osteogênica Intramembranosa e o Centro de Formação Óssea Maxilar em <i>Hyperodapedon</i> sp.	93
4. 1. 19 A Placa Maxilo-Dentária e a Fisiologia Mastigatória: Evidência Microscópica de Abrasão e Exposição Oral do Tecido Ósseo de Fusionamento.....	95

5 DISCUSSÃO	98
5.1 A ELABORAÇÃO DE UM MODELO HIPOTÉTICO PARA ONTOGÊNESE DAS PLACAS MAXILO-DENTÁRIAS	98
5.2 A Superfície Mastigatória da Placa Maxilo-Dentária.....	99
5.3 A Natureza do Esmalte Dentário de <i>Hyperodapedon</i> sp.....	101
5.4 A Formação da Placa Maxilo-Dentária	103
5.4.1 A Formação da Superfície Mastigatória da Placa Maxilo-Dentária.....	105
5.4.1.1 O Modelo Hipotético de Controle de Deposição das Lâminas Ósseas e o Fusionamento Maxilo-Dental Coronal.....	106
5.4.1.2 O Modelo Hipotético do Processo de Condicionamento do Esmalte e o Fusiona- mento Ósseo Maxilo-Dentário.....	108
5.4.2 A Formação das Estruturas Internas da Placa Maxilo-Dentária: Atividade Odontogênica e Osteogênica	110
5.4.3 O Fusionamento da Placa Maxilo-Dentária.....	111
5.4.4 O Crescimento Radicular Contínuo em <i>Hyperodapedon</i> sp.	114
6 CONCLUSÕES	117
6.1 RESUMO DOS PRINCIPAIS OBJETIVOS ALCANÇADOS.....	124
6.2 PERSPECTIVAS	125
7 REFERÊNCIAS	127

1 INTRODUÇÃO

Este volume apresenta um trabalho de redefinição dos conhecimentos sobre as estruturas do aparelho maxilo-dentário de rincossauros, da Sub-Família Hyperodapedontinae, do Período Triássico da Formação Santa Maria, da Bacia do Paraná no RS, sob uma nova abordagem da natureza histológica dos ossos maxilares e dos dentes. Os maxilares fossilizados de rincossauros juvenis, do gênero *Hyperodapedon*, foram os principais fornecedores de cortes histológicos para a observação microscópica, o que resultou em uma série de informações inovadoras sobre o assunto.

Dentro das alternativas de formatação dos trabalhos pelo Programa de Pós-Graduação (PPGeo-UFRGS), este trabalho foi confeccionado na forma de dissertação, em conformidade com as normas da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, para ser apresentado à avaliação de Banca de Mestrado. Esta obra está subdividida da seguinte maneira:

O Capítulo I contém a apresentação do trabalho, os objetivos propostos, a metodologia utilizada durante as fases de estudo e os materiais e técnicas de sua utilização. Entre os elementos desta fase agregou-se, adicionalmente, o conjunto de conceitos que foram utilizados como instrumental para a classificação dos fatos anatômicos, histológicos, fisiológicos e embriológicos que surgiram ao longo deste estudo.

O Capítulo II apresenta uma breve revisão histórica sobre a filogenia dos rincossauros, sua provável dieta e as definições quanto aos conceitos de anatomia, histologia e fisiologia do aparelho mastigador atualmente aceitos como adequados ao assunto. Incluindo referências quanto ao modelo de fixação maxilo-dental que são considerados para este clado. Neste capítulo fez-se uma revisão mais direcionada no sentido de fixar o real estado de arte,

estabelecido por diversos autores, quanto ao sistema estomatognático de *Hyperodapedontidae*, sendo tomado o extremo cuidado no sentido de preservar a nitidez, a integridade e a fonte dos conceitos designados na bibliografia.

No Capítulo III, apresenta-se uma breve descrição anatômica dos ossos maxilares de um exemplar adulto, em vista ventral, e as suas relações anatômicas.

O Capítulo IV apresenta todo o conjunto de estudos macroscópicos, mesoscópicos e microscópicos que o autor empreendeu, com a intenção atingir os objetivos propostos neste trabalho: Desenvolver um modelo ontogênico básico que explique a formação das estruturas componentes das placas dentárias maxilares em rincossauros do gênero *Hyperodapedon*.

Nesta fase também são feitas as análises anatômicas e histológicas das estruturas ósseas e dentárias, encontradas neste estudo, buscando uma integração entre as avaliações de mesoscopia e microscopia, com o intuito de, já neste primeiro momento de estudo, delinear evidências dos eventos histofisiológicos relacionados.

O Capítulo V é composto pela discussão e integração dos resultados obtidos durante a fase de análise dos elementos encontrados ao longo do Capítulo V deste estudo. Apesar da sua natureza integradora, a diagnose de ontogênese das estruturas maxilo-dentárias é realizada de maneira segmentária, com o objetivo de tornar o conteúdo mais compreensível. Dessa forma, no contexto dos conceitos esboçados na metodologia citada, busca-se responder criteriosamente às questões declinadas nos objetivos deste trabalho.

Finalmente, o Capítulo VI apresenta um conjunto de proposições que representam as conclusões às quais se chegou após os estudos realizados. Neste ponto, pretendou-se declinar o conjunto de eventos biológicos e embriológicos responsáveis pela formação das placas dentárias maxilares e são resumidos os principais objetivos atingidos por este trabalho, bem como algumas novas perspectivas que esta abordagem de estudo parece trazer ao âmbito dos estudos anátomo-histológicos dos aparelhos mastigadores dos vertebrados.

Enfim, o Capítulo VII trata das Referências Bibliográficas, onde são elencados os autores explicitados ao longo do trabalho.

1. 1 OBJETIVOS

O objetivo principal deste trabalho é estabelecer um modelo de desenvolvimento ontogênico capaz de explicar a formação das estruturas das placas maxilo-dentárias em *Hyperodapedon* Huxley, 1859, encontrados em sedimentos Triássicos da Formação Santa Maria, da Bacia do Paraná, no Rio Grande do Sul, a partir de estudos de histologia óssea e dentária.

Esta iniciativa justifica-se uma vez que os trabalhos anteriormente desenvolvidos sobre o assunto não trouxeram à luz os contextos histológicos e fisiológicos que subsidiassem, minimamente, a proposição de que as dentições dos rincossauros fossem classificadas como **anquilotecodontes**, no sentido de que os dentes estariam aderidos aos alvéolos por osso especializado de fixação.

Tendo-se em vista o fato de que órgãos dentários e estruturas ósseas dos fósseis e dos seres vivos registram, em suas matrizes mineralizadas, informações histológicas dos processos de síntese orgânica que lhes deram origem, torna-se viável e lógico desenvolver este trabalho de estudo analítico das estruturas histológicas encontradas nas placas maxilo-dentárias de *Hyperodapedon* sp..

Partindo do princípio de que as unidades dos órgãos dentais, os odontódes orais, se formam dentro de um contexto embrionário reconhecido, e que as estruturas maxilares apresentariam seus padrões de osteosíntese registrados na matriz fossilizada, entendeu-se ser possível desenvolver um modelo embriônico histológico capaz de explicar as fases que deram origem às placas maxilo-dentárias singulares encontradas entre os rincossauros.

A correlação entre os eventos de histogênese dentária e de deposição das diversas naturezas ósseas encontradas e as evidências histológicas e morfológicas detectáveis tornou factível hipotetizar quais foram os mecanismos de desenvolvimento ontogênico que contribuíram para a formação e organização destas singulares estruturas buco-dentárias.

Adicionalmente, este trabalho pretende estabelecer, objetivamente, uma caracterização dos elementos histológicos dentários e osteológicos maxilares, tendo por instrumentos conceituais os conhecimentos atuais sobre histologia e embriologia de vertebrados, aplicando-os no todo, ou em parte, para a denominação dos fatos cientificamente conhecidos ou, subsidiariamente, para a designação dos inéditos eventos histofisiológicos identificados ao longo deste trabalho.

1. 2 MÉTODOS, MATERIAL E INSTRUMENTAL CONCEITUAL

1. 2. 1 Métodos

Devido à natureza dos objetivos deste trabalho fez-se necessário um conjunto de estratégias para a determinação dos métodos de análise e dos materiais fósseis a serem estudados. Em primeiro lugar buscou-se identificar quais materiais fósseis poderiam trazer novas e adequadas informações sobre o desenvolvimento maxilo-dentário em *Hyperodapedon* sp., quando então, se optou por seleccionar estruturas maxilares apenas de animais jovens e jovens adultos, nos quais seria possível observar as estruturas maxilo-dentárias ainda em formação.

Como foram necessárias variadas abordagens essencialmente histológicas, deu-se preferência à seleção e prospecção de fósseis que apresentassem poucas alterações diagenéticas externas e internas, seguindo-se princípios estabelecidos por Holz et al. (1998),

para o estudo de materiais fossilizados em sedimentos da Formação Santa Maria, inferindo-se, assim, suas possíveis alterações macroscópicas, mesoscópicas e microscópicas.

Neste contexto, foi possível localizar áreas e locais onde os processos tafonômicos seriam menos agressivos com os restos esqueléticos, de modo que foi possível encontrar-se material mais adequado, UFRGS-PV0965T, para as fases de análises microscópicas.

A decisão de escolher placas maxilo-dentárias de exemplares juvenis de *Hyperodapedon* sp. mostrou-se, posteriormente, fundamental devido à grande quantidade de informações relacionadas à ontogênese das placas dentárias trazidas para o universo deste estudo.

Da mesma forma também se tomou a decisão de usar materiais parcialmente fraturados, caso apresentassem as específicas condições de conservação diagenética, permitindo uma direta observação visual das estruturas ósseas externas e internas das placas maxilares e também dos órgãos dentários.

Em uma situação específica optou-se por realizar suaves e eficientes escavações, em abordagens quase “cirúrgicas”, na face lateral e na face posterior da placa maxilar UFRGS-PV0966, como única forma para se visualizar a anatomia dental radicular e os tecidos ósseos peri-radulares relacionados com a mesma.

Várias estruturas maxilares foram encontradas isoladas nos leitos fossilíferos e são materiais comuns nos registros paleontológicos locais e, portanto, esta abordagem tecnicamente mais agressiva foi plenamente justificada, inclusive pelas informações histológicas e anatômicas às quais necessitava-se acesso visual.

1. 2. 2 Material

1. 2. 2. 1 Materiais Utilizados em Macroscopia

Crânio de *Hyperodapedon* sp., adulto, UFRGS-PVO967T: material fóssil utilizado para a obtenção das imagens em norma lateral da Figura 6.

Crânio de *Hyperodapedon* sp., adulto, UFRGS-PV0408T: Material fóssil de crânio completo e articulado, coletado junto à Faixa Nova de Camobi, Santa Maria e utilizado para fotografia e análise das relações anatômicas das estruturas maxilares.

1. 2. 2. 2 Materiais Utilizados em Mesoscopia

A placa maxilar MCN-PV3587 refere-se a um maxilar de *Hyperodapedon* sp., adulto, no qual foi possível observar e fotografar detalhes das estruturas ósseas da face posterior. Este material, entre outros, foi gentilmente cedido pelos Dr. Jorge Ferigolo e Dra. Ana M. Ribeiro.

Maxilar de *Hyperodapedon* sp. jovem-adulto UFRGS-PVO966T: Material coletado no afloramento do trevo da rodoviária, em Santa Maria, RS. Apresenta excelente estado de conservação anatômica das estruturas osteo-dentárias e, apesar da fratura na zona anterior, foi designado para análise mesoscópica.

Maxilar de *Hyperodapedon* sp. exemplar adulto, UFRGS-PV0967T: material fóssil fraturado, mas apresentando excelente conservação de detalhes relacionados aos dentes e tecido “ósseo de fixação”, que foi designado para análise mesoscópica.

As imagens obtidas para este estudo foram feitas através de fotografias com equipamento não digital, com películas coloridas e mais tarde as imagens foram digitalizadas

a partir dos negativos. Optou-se por imagens coloridas devido a grande quantidade de tons e semitons que podem ser capturados, com o que foram obtidas informações adicionais.

O equipamento utilizado foi uma máquina fotográfica Yashica Lens ML – ZOOM 35-70 mm., e Yashica FX3 Super, com lente Wetzlar de 60 mm. do Laboratório Fotográfico do Instituto de Geociências, Departamento de Paleontologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, UFRGS.

1.2. 2. 3 Materiais e Metodologia Utilizados em Microscopia.

O material de estudos histológicos compõe-se de um maxilar de exemplar juvenil de *Hyperodapedon* sp. UFRGS-PV0965, que foi selecionado pela s suas excepcionais condições de conservação, no qual foi empregado o método de cortes seriados e desgastes, de maneira a permitir observações microscópicas dos tecidos e, assim, obter-se as informações necessárias sobre a histologia e embriologia maxilo-dentária, da sua organização estrutural e do seu desenvolvimento. O material foi coletado pelo autor, no Sítio Predebon, às margens da RST-149, na Linha da Olaria, nas proximidades do Município de São João do Polêsine.

A técnica utilizada para a fabricação das lâminas delgadas seguiu o seguinte protocolo:

- Fase de impregnação.
 - a) Secagem do material em estufa (40°C) durante uma semana.
 - b) Inclusão em bloco de Resina de Poliestireno Resapol T208.
 - c) Dessecagem do monômero.
 - d) Secagem do Bloco em estufa (40°C) durante duas semanas.

- Fase de fabricação das lâminas.

- a) Corte do bloco em seção transversal com serra diamantada com lubrificação à óleo.
- b) Remoção de fragmentos menores com serra esfriada sob água.
- c) Abrasão inicial com Carbetto de Silício (320-500) Óxido de Alumínio (1.500-3.000).
- d) Abrasão com Carbetto de Silício em placa de vidro.
- e) Lavagem da amostra.
- f) Secagem da amostra em estufa a 50°C por 24 horas.
- g) Colagem das amostras em lâminas de vidro com araldite CY 248 – Catalisador HY 95 (6:1).
- h) Secagem das amostras em estufa (50°C) por 24 horas.
- i) Remoção da espessura excedente da amostra, remanescendo, aproximadamente 1.0 mm de material.
- j) Abrasão com Carbetto de Silício 320 e Óxido de Alumínio 1.500, em equipamento politriz até atingir a espessura necessária.
- k) Lavagem com xilol, secagem e etiquetagem do material.

O nível de desgaste foi controlado através de observação em microscópio, sendo que, posteriormente, foi necessária uma nova e suave abrasão para melhorar a qualidade da translucidez do material. O preparo do exemplar e a confecção das lâminas foram realizados pelo técnico laboratorista Sr. João Henrique Castro, no Laboratório de Lâminas Delgadas do Departamento de Sedimentologia e Petrologia, do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

As microfotografias com luz normal foram realizadas com equipamento automático, acoplado ao microscópio ótico de luz transmitida, modelo CARL ZEISS, MC80. Enquanto

que as microfotografias sob luz polarizada foram realizadas com Microscópio modelo CARL ZEISS, C. E. - Axiolab POL.

Foram utilizados filmes coloridos Kodak GOLD ASA 100 A e filmes coloridos Kodak Ektachrome Slide. A microscopia sob luz polarizada foi realizada com microscópio modelo Carl Zeiss. As microfotografias foram feitas através de equipamento fotográfico Yashica LENS ML, com Zoom de 35-70 mm. Foi utilizado o filme Kodak Ektachrome Slide. As microfotografias foram realizadas pelo autor e pelo Sr. Luiz Flávio Lopes, Técnico em Fotografia e Servidor Público da UFRGS.

1. 2. 3 Instrumental Conceitual

A utilização de conceitos já reconhecidos, para a análise dos resultados de histologia e anatomia encontrados durante este trabalho foi o método mais adequado de uniformização dos resultados obtidos. Assim, optou-se por incluir estas ferramentas de estudo ao corpo deste trabalho.

1. 2. 3. 1. Desenvolvimento Embriológico Oral

Dentro do escopo deste trabalho, fez-se necessária uma avaliação histológica das estruturas anatômicas dentárias e maxilares do gênero *Hyperodapedon*. Neste contexto, foram necessários a uniformização e o estabelecimento dos conceitos de embriologia e histologia dentária e peridentárias, como forma de se designar compreensiva e objetivamente os elementos de análise e estudo do assunto. Como as estruturas dentárias e paradentárias apresentam uma origem embrionária relativamente padronizada e reconhecida, entende-se como imprescindível o resgate destas informações. Assim, a Fig. 1 apresenta resumidamente a

origem embriônica, os estágios de desenvolvimento, as estruturas embriológicas envolvidas e as estruturas anatômicas e histológicas derivadas durante a odontogênese e a periodontogênese. Portanto, quase todas as inferências embriológicas, feitas ao longo deste trabalho, estão estabelecidas no conteúdo deste quadro capturado de Carlson (1990).

Mas, como no gênero *Hyperodapedon* (e em quaisquer outros grupos de vertebrados) são encontrados processos próprios e característicos de desenvolvimento embriológico, isto resultou em estruturas dentárias e parodontárias singulares para este clado fóssil de vertebrados.

Neste trabalho foram encontrados diversos elementos característicos, relativos à embriogênese dentária e perodontária dos rincossauros. Em sua maioria, são apenas resultantes de sutis alterações heterocrônicas nos tempos de diferenciação dos elementos embriônicos das células da lâmina dentária, formadoras dos germens dos órgãos dentais e anexos embrionários do periodonto. Identificar estas características embrionárias que levaram à formação e organização dos dentes e do periodonto dos maxilares de *Hyperodapedon* sp., bem como do modelo de ontogênese maxilo-dentária, requer a utilização dos instrumentos conceituais constantes deste quadro da Fig. 1.

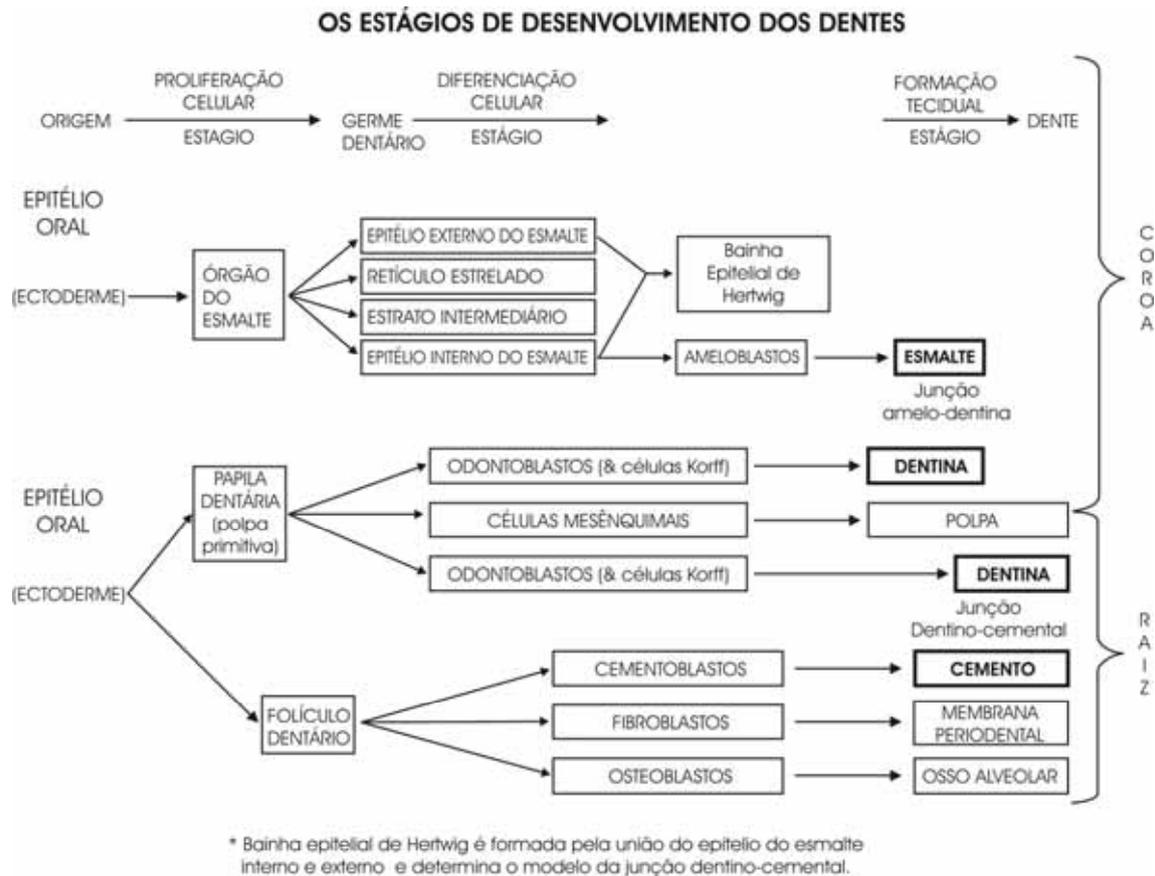


Figura 1. Composição esquemática dos estágios de desenvolvimento dentário. (CARLSON, 1990).

A perspectiva de se trabalhar neste contexto histológico dentário também foi externada por Smith (1995, p. 125), que assim se define quanto às possibilidades: “Também, porque estes tecidos duros retêm um preciso registro interno das variações das atividades secretoras celulares, as amostras fósseis e atuais podem ser comparadas e as informações de desenvolvimento extrapoladas a partir das matrizes teciduais calcificadas”.

1. 2. 3. 2 Embriogênese e Organogênese Dentária e Periodontal

Como se pode observar na Fig. 1 (pág. 24), os princípios básicos que definem a formação dos órgãos dentários e de suas estruturas anexas são relativamente bem conhecidos.

Diversos trabalhos em animais atuais que apresentam o sistema de fixação dos dentes em alvéolos através de ligamento periodontal de fibras conjuntivas, estabeleceram que os três elementos que compõe o chamado “periodonto de inserção” são derivados de células mesênquimais do “folículo dental”, o qual é formado por várias camadas de células que, durante o desenvolvimento embrionário, circundam a “papila dental” e, junto com o “órgão do esmalte”, formariam o embrião do dente, chamado “órgão dental” (POUGH et alii, 1999; OSBORN et TEN CATE, 1985; BAILEY et alii, 1971; AREY, 1966; PEYER, 1968; TORREY, 1978; WALKER, 1966).

O folículo dental apresenta todas as células embrionárias responsáveis e capazes de originar o cimento dentário, as fibras conjuntivas do ligamento periodontal e, também, de dar origem às paredes internas dos alvéolos dentários, que seriam formadas por um tecido ósseo laminar de ancoragem, chamado de lâmina cribiforme.

O órgão dental é a estrutura embriológica responsável pela formação dos tecidos fundamentais do dente, que seriam o esmalte, a dentina e a polpa dental. O órgão dental embriológico seria dividido em três estruturas primordiais: O já citado folículo dental; a papila dentária e também o órgão do esmalte, o qual teria a função básica de secretar e formar a estrutura do esmalte (ou parte do enamelóide) e ainda deveria constituir o indutor embrionário do chamado “periodonto de proteção”, que é constituído pelo tecido gengival, epitélio juncional e pelo epitélio sulcular (HAM, 1977, p. 541).

Adicionalmente às funções formativas e indutivas, o órgão do esmalte teria a função de constituir o “órgão reduzido do esmalte” ou, como refere Arey (1966), “cutícula dental transitória”, ou ainda “Membrana de Nasmyth”, que seria uma capa de tecido mole, formada a partir da redução do órgão do esmalte, a qual isolaria a coroa dental recém-formada dos tecidos conjuntivos que a circundam, protegendo-a e impedindo que o esmalte seja reabsorvido ou recoberto por deposições de tecido ósseo ou cimento dentário.

Este “órgão reduzido do esmalte” também é referido por Ten Cate, (1988, p. 163), como “epitélio dental reduzido”. Também é citado como sendo formado pelos “ameloblastos reduzidos” que então formam uma película de proteção sobre o esmalte recém-formado.

O próprio processo erupcional é efetivamente dirigido e controlado pelas células do órgão reduzido do esmalte. Estas células, além de todas as suas funções já descritas, quando o dente está conclusivo, fusionam-se com o epitélio da mucosa oral formando um cordão epitelial. Este, por sua vez, ao atingir um determinado estágio, passa a ter as suas células centrais em processo de degeneração, gerando um canal através do qual o dente finalmente realiza a sua erupção na cavidade oral propriamente dita (TEN CATE, 1988, p. 203).

Assim, nos diversos sistemas dentários conhecidos, até o momento da erupção da coroa dental na cavidade oral, o esmalte dentário deve ser protegido pelo órgão reduzido do esmalte.

Quanto à papila dental, suas principais funções, até hoje descritas, estariam relacionadas ao desenvolvimento do cilindro dental dentinário coronal e radicular. Teria também a função de induzir, embriologicamente, a atividade dos ameloblastos no limite da lâmina basal do epitélio interno do órgão do esmalte.

As estruturas histológicas dentárias derivadas dos odontódes orais apresentam uma origem embriônica padronizada e regular. Então, as alterações e variações histológicas dentárias e peridentárias ontogênicas devem ter sua origem diretamente relacionada aos fatores embriológicos, embora possam estar relativamente sujeitos às influências de elementos epigenéticos.

1. 2. 3. 3 Origem e Formação dos Tecidos Dentários

A organogênese dental e a formação dos tecidos de suporte e proteção são resultado de uma seqüência de interações embriológicas epitélio-mesenquimais. Este processo, de acordo com Smith (1990), inicia com as primeiras diferenciações nas células da crista neural do embrião.

Na evolução dos vertebrados, quaisquer mudanças heterocrônicas no processo de modulação e diferenciação das células embriogênicas e em seus controles intrínsecos, em nível das células da crista neural, podem resultar em uma cascata de novas modificações sobre as estruturas dentárias e sobre seus anexos periodontais de suporte, fixação e proteção.

Smith (1995, p. 135) ainda refere que a diferenciação heterocrônica e o desenvolvimento em esmalte ou enamelóide seriam uma variação resultante do “... momento relativo de diferenciação dos ameloblastos e odontoblastos e dos eventos de produção e mineralização das matrizes, relacionados com aposição da lâmina basal e da junção do esmalte ou enamelóide”.

Pretende-se, ao longo deste trabalho manter um padrão de definição conceitual objetivo para a classificação das estruturas histológicas reconhecidas, como esmalte-enamelóide-dentina, no estudo dos dentes os rincossauros do gênero *Hyperodapedon*.

1.2.3.4 A Heterocronia e a Origem dos Tecidos Dentários

O tempo relativo de indução e de diferenciação dos ameloblastos e dentinoblastos é um fator heterocrônico fundamental na definição da natureza, da estrutura e das inter-relações dos tecidos dentários básicos, que seriam o esmalte, o enamelóide e a dentina.

Apresentamos neste trabalho um modelo diagramático proposto por Smith (1992), que estabelece um padrão de formação embriônica destes tecidos dentários e que, associado com outros conceitos histológicos, permitem uma diagnose singela e prática dos tecidos dentários. Este diagrama orienta a compreensão das diferentes resultantes histológicas, advindas das interações embriológicas temporais, passíveis de ocorrerem nos odontódes orais.

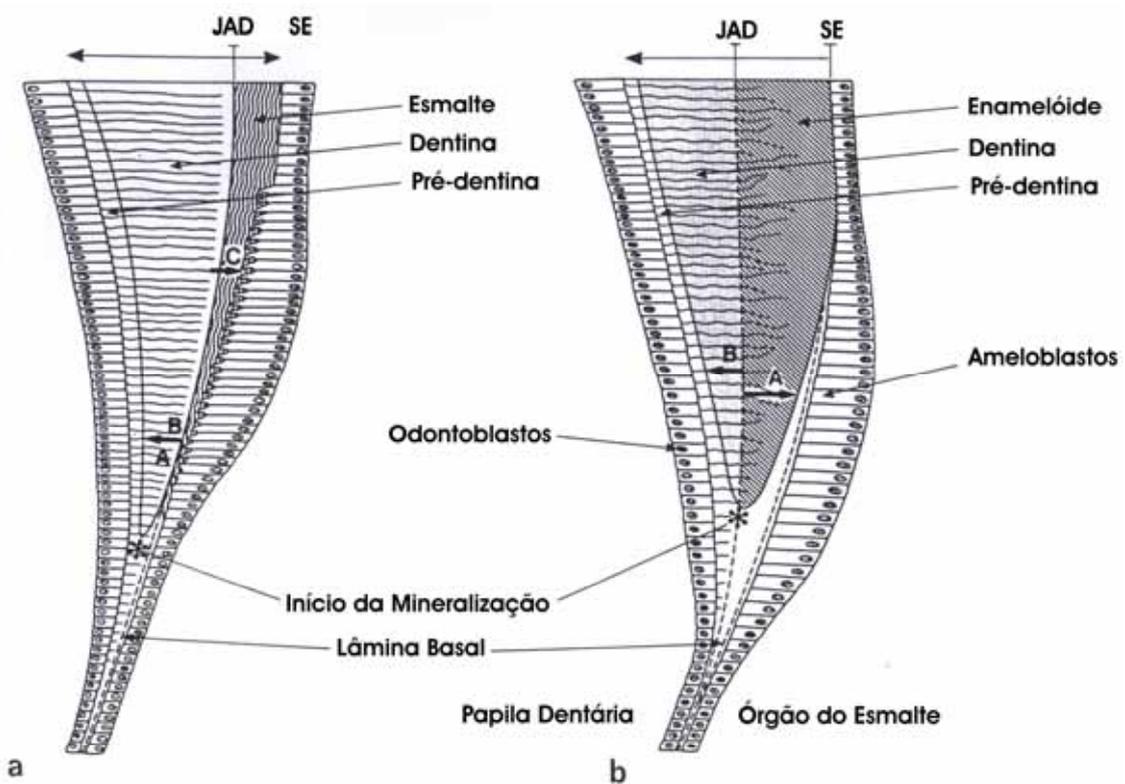


Figura 2. Comparação dos tempos relativos de diferenciação de ameloblastos e odontoblastos e os eventos da produção e mineralização de matriz, relacionados com a posição da lâmina basal e da junção amelo-enamelóide dentinária (JAD), em uma seção através de uma parte de um germe dental em fase final de campânula. Em (a) temos a diferenciação ameloblástica após a diferenciação dos odontoblastos e o esmalte seria formado na direção mostrada (seta C) por crescimento aposicional, depois da dentina ter iniciado a sua calcificação em direção oposta (seta B). A JAD constitui o local da lâmina basal e a calcificação se inicia pela dentina (*) antes da diferenciação dos ameloblastos. Em (b) ameloblastos se diferenciam antes dos odontoblastos secretarem dentina, ambos secretam componentes de matriz para a área abaixo da lâmina basal, antes que a mineralização aconteça (*). A JAD se forma em um nível abaixo da lâmina basal. A mineralização do enamelóide inicia primeiro, na direção mostrada na seta (A) e a dentina logo após, como mostrada na seta (B). SE = superfície do esmalte ou do enamelóide. (SMITH, 1992, p. 135)

Através deste diagrama da Fig. 2 pode-se designar como esmalte verdadeiro todo o tecido derivado do epitélio interno do órgão do esmalte que estiver separado da dentina por uma típica “junção amelo-dentinária”, **JAD**, à qual deve ser associada, secundariamente, à presença necessária de um “manto dentinário”, md, *sensu* Osborn & Ten Cate, (1988, p. 113). Este representaria o primeiro extrato de dentina que se forma, e que, caracteristicamente, não apresenta canalículos dentinários em sua matriz calcificada, mas apresenta outras estruturas típicas chamadas de “Grânulos de Tomes”.

Portanto, ao longo deste trabalho, optou-se por utilizar a presença ou ausência destes reconhecidos elementos histológicos dentinários e da “Junção Amelo-Dentinária”, para a orientação e suporte evidenciador da classificação destes tecidos dentários básicos esmalte-enamelóide-dentina.

1. 2. 3. 5 A Origem Filogenética dos Dentes

A origem dentária era até pouco tempo isenta de controvérsias, uma vez que a teoria proposta por Reif (1982, *apud* Smith, 2003), era aceita sem maiores questionamentos.

Segundo Reif, neste modelo existiria um único sistema morfogênico no qual todos os odontódes, dérmicos ou orais, seriam originários de interações epitélio-mesenquimáticas (ectomesenquimáticas) entre células da crista neural embriônica e o mesoderma subjacente.

No entendimento de Ten Cate (1985, p. 72) a migração das células da crista neural para o primeiro arco branquial formaria uma banda ectomesenquimática sob o epitélio do estomódeo e estas células necessitariam ainda entrar em contato com epitélio bucal embriônico para posteriormente expressarem o seu potencial odontogênico.

Alguns autores como Orr (1986), referem, inclusive, que escamas, dentes ou osteodermas representariam estruturas homólogas. Apesar das fortes diferenças histológicas e

organizacionais destes derivados ectodérmicos, todos eram considerados como estruturas de mesma origem embriológica.

Porém, uma nova e consistente abordagem sobre o assunto, proposta por Smith & Johanson (2003) e Smith (2003), referencia em placodermes mais derivados, a presença de estruturas de placas dentárias, com características histológicas e distribuição espacial compatíveis com a pré-existência de uma lâmina dentária, com os intrínsecos controles heterocrônicos necessários à produção dos odontódes orais.

Nesta nova hipótese, os dentes orais seriam induzidos também pelo endoderma faringeal e teriam tido uma origem anterior e separada, à evolução dos maxilares. Considerando que os modelos de formação histológica, de substituição e da organização espacial dos odontódes dérmicos externos são incompatíveis ao que se observa em dentições orais, deve-se inferir que esta novíssima abordagem quanto à origem embriológica dos dentes é uma possibilidade mais que razoável.

Esta posição se fortalece na medida em que se passa a inferir da imensa importância da aquisição dos elementos ligados aos controles heterocrônicos de ordenação temporal e espacial, os quais são imprescindíveis e são também necessariamente intrínsecos aos sistemas embriônicos morfogênicos de produção das fileiras de odontódes orais.

1. 2. 3. 6 A Origem Embriológica do Osso Maxilar

Segundo Ten Cate (1985, p. 25) a estrutura óssea maxilar surge a partir de um centro de ossificação no mesênquima do primeiro arco branquial, onde inexistiria qualquer sinal de cartilagem de arco branquial ou primária. A ossificação se daria a partir deste único ponto, de forma a originar a estrutura maxilar.

Ainda, Hildebrand (1995, p. 137), refere-se à natureza dos ossos maxilares de sustentação aos dentes como sendo de origem dérmica ou intramembranosa e que surgiram caracteristicamente entre os Crossopterígios. Pough *et alii.* (1992, p. 88) referem-se aos maxilares como derivados do dermatocrânio e como sendo de origem intramembranosa ou dérmica.

Estes ossos dérmicos têm o seu crescimento estabelecido através dos padrões seletivos que determinam a deposição das lâminas ósseas, a direção dos canais vasculares primários, a extensão das laminações e os modelos característicos de acumulação dos períodos de crescimento de cada estrutura óssea e de cada espécie em particular. As laminações são formadas com o longo eixo dos canais vasculares primários formando fileiras circunferencialmente orientadas na direção de crescimento ósseo.

Segundo Enlow, (1969, p. 53), é possível reconstruir os modelos de crescimento e de desenvolvimento ósseos, interpretando a sua história ontogênica, a partir de seus modelos estruturais e da avaliação da natureza periosteal ou endosteal dos depósitos encontrados. Francillon-Vieillot *et alii.* (1990, p. 481) fazem referência ao padrão de crescimento periférico radial primário que poderia ocorrer ativamente nos ossos de membranas, em processos de deposição e ossificação diretamente por produção centrifugal superficial.

1. 2. 3.7 Sistemas de Fixação Maxilo-Dentários

Entre os vertebrados, existem vários modelos básicos de sistemas de como os dentes são afixados às estruturas orais portadoras de dentes, segundo definição de Torrey (1962, pp. 524-525).

No sistema acrodonte (Gr. *akros* = cume, cimo), os dentes são precariamente fixados sobre os bordos das estruturas orais portadoras de dentes por fibras de tecidos conjuntivo,

osso de fixação ou cemento de fixação. O grupo de fibras do tecido conjuntivo é chamado de ligamento periodontal.

O sistema pleurodonte (Gr. *pleuro* = lado) difere do modelo acrodonte porque os dentes estão situados ao lado da borda das estruturas orais portadoras de dentes, situados em uma parede baixa situada do lado vestibular. Os dentes são fixados às paredes orais através de ligamentos periodontais de natureza conjuntiva.

O sistema tecodonte (Gr. *theke* = caixa) que apresenta a retenção dos dentes dentro das estruturas orais portadoras de dentes, os alvéolos, seria a mais complexo, evolutivamente, entre os sistemas vertebrados de fixação dental. Além da presença do ligamento periodontal e do cemento dentário, exige a presença adicional de um elemento anatômico: O alvéolo dentário, um osso laminar especializado de ancoragem, em forma de caixa, que envolve a estrutura dentária radicular, e também chamado de lâmina cribiforme.

O quarto modelo foi proposto por Sigmund (1969, apud Motani, 1996): seria o sistema subtecodonte (Gr. *sub* = menos) onde o dente se encontraria entre duas paredes ósseas baixas, sendo a mais alta situada do lado vestibular e a outra, mais baixa, a lado lingual das estruturas dentíferas, observando que os dentes estariam fusionados em sua base através de tecido ósseo de fixação.

Os rincossauros apresentariam um sistema de fixação dentária no qual, segundo Chatterjee (1974, pp.229-230), os dentes perfeitamente enraizados se encontrariam “anquilosados” e ancorados aos alvéolos bem desenvolvidos, através de tecido ósseo de fixação (bone of attachment). Chatterjee acreditava que o “osso de fixação” não só preenchia o espaço entre o dente e envolvia as paredes alveolares, como também ancorava o dente em sua “base alveolar”. Então, Chatterjee (1974, p.230) designou este modelo de implantação dentária como *Ankylotheodont*, (Gr. *ankylos* = dobrado + *theke* = caixa + *odont* = dente).

1.2.3.8 Conceitos Sobre Tecidos Ósseos

Ao se estudar as análises realizadas em trabalhos anteriormente desenvolvidos sobre as estruturas maxilo-dentárias de rincossauros nota-se diversas controvérsias quanto à classificação dos tecidos ósseos encontrados pelos diversos autores.

Como forma de evitar a incongruência da utilização de diversas classificações cuja significação fisiológica, histológica e embrionária fossem conflitivas, optou-se por definir alguns elementos de diagnose, como fundamentais para a classificação dos tecidos ósseos que fossem encontrados.

Foram utilizados como referenciais os trabalhos de Fracillon-Vieillot *et alii*, 1990 e também o trabalho de Enlow, 1969.

Entre estes principais fatores classificatórios podemos citar:

- a – A origem do tec. ósseo como sendo intramembranosa;
- b – A natureza celular ou acelular;
- c – A natureza vascular ou avascular;
- d – A instância de ser primário (original) ou secundário, terciário, etc. (de substituição);
- e – A presença de estruturas principais de organização interna do osso, como lamelas, osteóons, trabéculas, etc;
- f – A direção de formação da matriz osteal: centrífuga e centripetal.

Neste trabalho alguns conceitos serão explanados, pois serão usados como ferramentas conceituais.

Os tecidos ósseos maxilares são todos de origem intramembranosa e, neste caso, geralmente a produção de matriz primária ocorre de forma centrífuga, isto é: a membrana ossificante se afasta externamente em relação à camada de osso recém formada, reiniciando

novamente o ciclo para formação e calcificação de uma nova lâmina aposicional de tecido ósseo primário.

Diversos trabalhos experimentais em animais comprovam que os alvéolos são formados como um tecido ósseo especializado que teria origem em células mesênquimais da face externa do folículo dental.

Quanto à sua estrutura organizacional, ossos de natureza mais celular são aqueles em que um grande número de osteócitos está presente e que, geralmente, não apresentam uma organização nítida entre a localização dos osteócitos e a matriz osteóide secretada por eles. Esta maior quantidade e o maior volume dos osteoblastos indicariam que esses tecidos ósseos seriam fácil e rapidamente remobilizados e substituídos.

Os ossos acelulares apresentam pouca quantidade de osteócitos em relação ao volume matricial e geralmente apresentam uma disposição regular em relação à matriz, podendo formar estruturas lamelares contíguas de diversas espessuras e formas.

Tecidos ósseos podem se apresentar mais ou menos vascularizados e a quantidade de vasos também é diretamente proporcional à labilidade fisiológica do tecido.

Ao se conceituar um tecido ósseo como “primário” estar-se-ia indicando que a matriz óssea calcificada e fossilizada representa a primeira estrutura óssea depositada naquela zona, não tendo, portanto, passado por qualquer processo de reabsorção e ou substituição.

Quanto aos tecidos ósseos “secundários”, “terciários”, etc., isto significa que estes já foram reabsorvidos e substituídos fisiologicamente. Aqui, deseja-se trazer ao contexto deste estudo, que tecidos secundários podem ser de natureza lamelar ou Haversiana, em conformidade com os processos de substituição à que forem submetidos.

Quanto ao “osso de fixação” (*attachment bone*) assim referido por todos os autores na historiografia que se segue, deve-se adiantar que não lhe foram atribuídas, até o momento, quaisquer qualidades intrínsecas que justificassem ser o mesmo um tecido ósseo

especializado, excetuando-se referências quanto ao fato de se situar entre os dentes e os alvéolos unindo-os, e que apresentaria uma aparência de “espuma” e natureza vascular reticular.

Ao longo deste trabalho será utilizado o termo “*osso de fusionamento*” uma vez que este tecido ósseo de natureza embrionária apresenta funções altamente especializadas, as quais serão devidamente evidenciadas e referenciadas. Serão justificadas, inclusive, as razões do uso do conceito “*fusionamento*”, e do porquê de não serem utilizados os conceitos “*fixação*”, “*adesão*” ou “*ligação*”, para se explicitar os eventos fisiológicos e embriológicos maxilo-dentários em pauta.

Da mesma forma, ao longo deste trabalho, se estará fazendo uso dos conceitos: “*placa-dental*”, “*placas-dentárias*”, “*placa-maxilar*”, “*placa maxilo-dentária*” ou tão somente estaremos nos referindo à “*placa*”, no sentido de referir às estruturas formadas pelos ossos maxilares dos rincossauros do gênero *Hyperodapedon*, em profunda associação embriológica, histológica e fisiológica com os dentes. Entretanto, se estará utilizando, preferencialmente, o conceito “*placa maxilo-dentária*” que, dadas às características que se pode evidenciar analiticamente, parece ser a terminologia mais adequada, uma vez que os maxilares são as estruturas dentíferas e responsáveis pelos eventos embriológicos de maior envergadura dentro do processo ontogênico que será descrito neste estudo.

2 HISTÓRICO

2.1 OS RINCOSSAUROS: GENERALIDADES

Os Rincossauros (Gr. *rhynchos* = bico + *saurus* = lagarto) são um clado extinto de diápsidas herbívoros que dominavam certas paleofaunas durante grande parte do Período Triássico (245-205 Ma). Apresentavam um tamanho médio entre 1,0 e 2,0 m de comprimento e seus fósseis foram encontrados em quase todos os continentes, com exceção da Antártica e Australásia (HUNT *et al.*, 1991).



Figura 3. Composição de imagem, da possível aparência, de rincossauro do gênero *Hyperodapedon*. (Concepção artística de Joni Marcos Fagundes da Silva).

Devido à estranha forma de seu rosto, com os pré-maxilares em forma de bico e projetados para baixo, situando-se entre as extremidades anteriores abertas e afiladas dos

dentários, acredita-se que eles poderiam apresentar um aparato mastigador com um “bico córneo”, à semelhança e com a aparência dos que vemos em certos papagaios.

Integram, filogeneticamente, o grupo dos diápsidos arcossauromorfos (Benton, 1983a), estando bastante próximos aos trilofossauros, arcosauriformes e prolacertiformes. Durante muito tempo foram consideradas dentro do grupo dos Rhynchocephalia, juntamente com os Lepidossauros, classificações atualmente abandonadas pela maioria dos autores.

2.2 O TÁXON RHYNCHOSAURIA

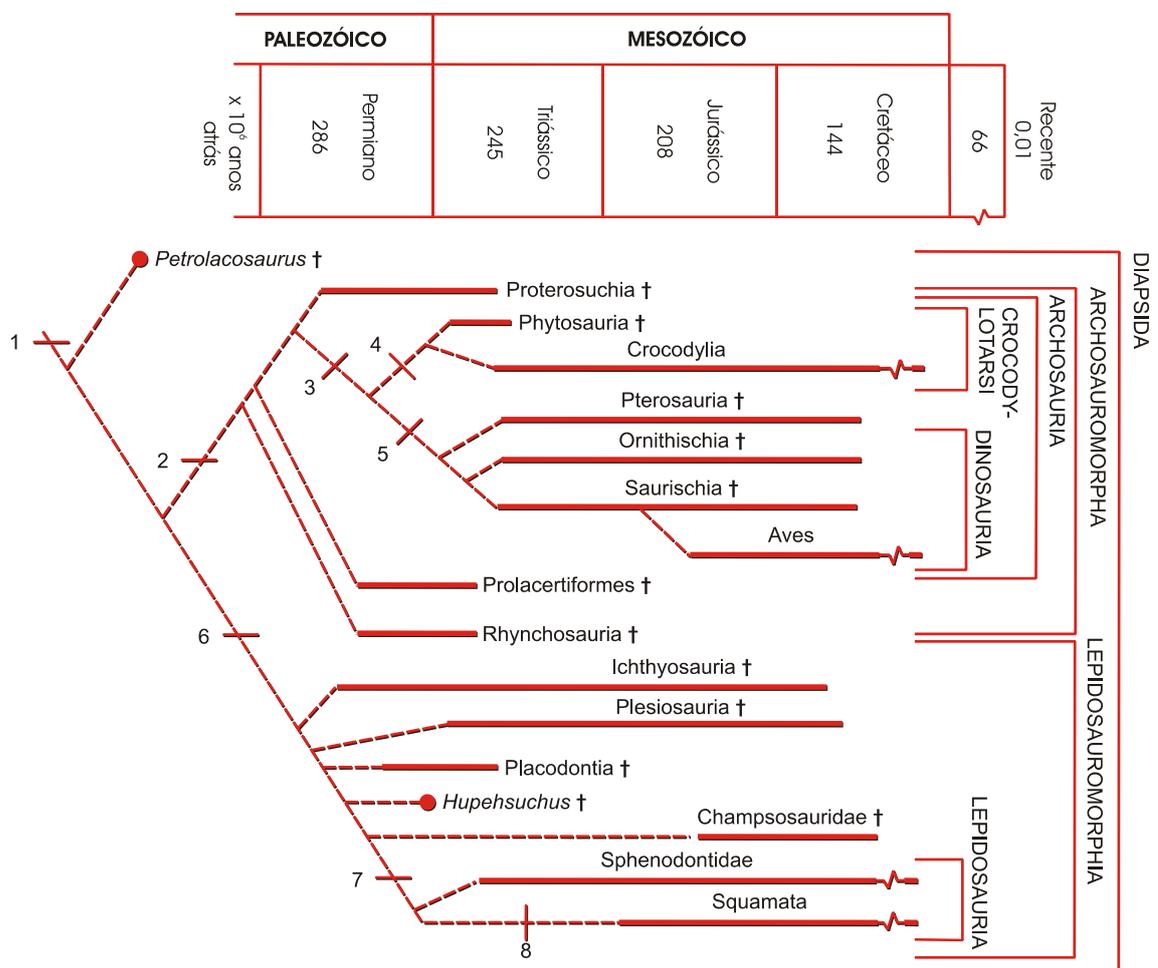


Figura 4. Filogenia dos Diápsidas. Retirado de Pough *et alii.*, 1999.

A ordem Rhynchosauria Osborn (1903) apresenta táxons com os seguintes caracteres de diagnóstico: abertura externa das narinas única e mediana (apomorfia para formas

rincosaurianas); parietais fusionados; contato entre o pré-frontal e o pré-maxilar; ausência de substituição dentária, aposição de fileiras dentárias na região maxilar posterior; pré-maxilares direcionados ventralmente e apresentando a forma de um bico; central participando da série de tarsais proximais. Os táxons que compõe este grupo, *sensu* Langer & Schultz, 2000, são a Família Rhynchosauridae e a Família Hyperapedontidae, e outros táxons externos, como:

Noteosuchus colletti Watson, 1912, da Assembléia de *Lystrossaurus*, Eo-Scitiano, da Bacia do Karroo, na África do Sul;

Mesosuchus browni Watson, 1912, da Assembléia de *Cynognathus*, Neo-Scitiano, Bacia do Karroo, na África do Sul;

Howesia browni Broom, 1905, da Assembléia de *Cynognathus*, Neo-Scitiano, também da Bacia do Karroo, na África do Sul (LANGER & SCHULTZ, 2000. p.250).

A família Hyperodapedontidae Lydekker (1885) é representada por um grupo de rincossauros Meso-Triássicos, que mostram como caracteres diagnósticos um crânio mais largo em seu diâmetro temporal; redução no comprimento rostral; o supratemporal ausente; as órbitas dorsalizadas; crista *anguli oris* do jugal desenvolvida; processo posterior do coracóide ausente; face articular tíbia-astrágalo menor que a do central-astrágalo; quarto tarsal distal menor que o dobro dos demais tarsais distais; supratemporal ausente; aparelho estomatognático composto por duas cristas no dentário e dois sulcos no maxilar ou por uma crista no dentário e um sulco no maxilar (LANGER & SCHULTZ, 2000. p.251).

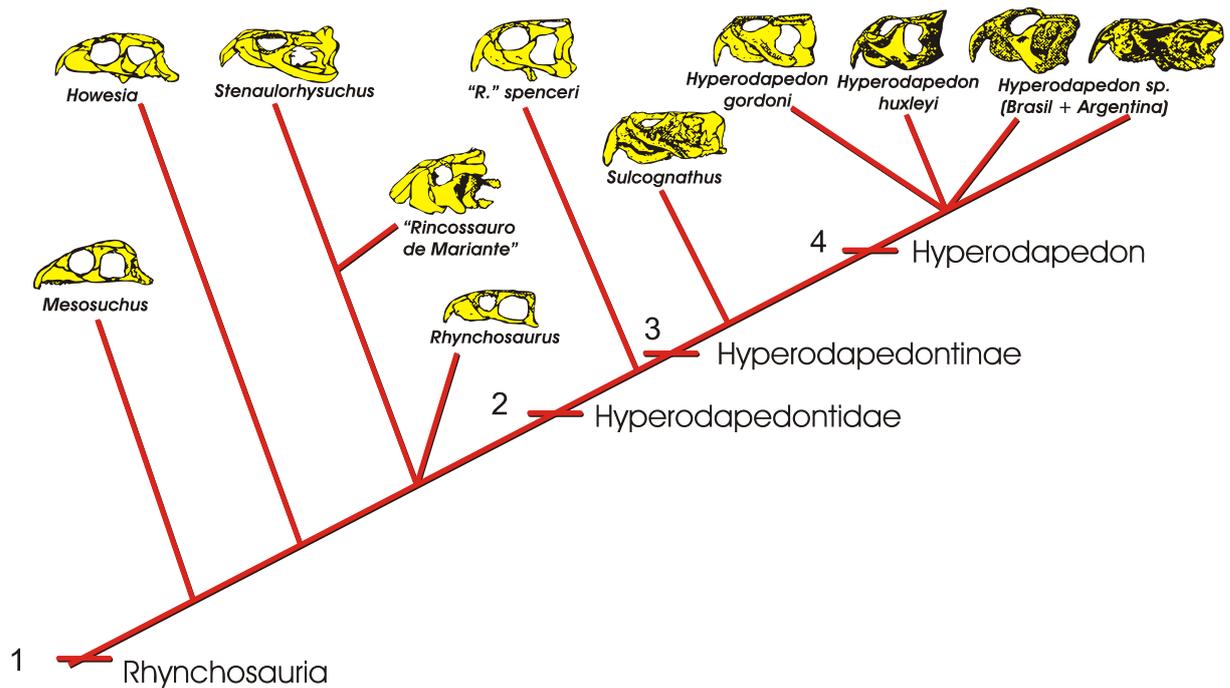


Figura 5. Filogenia de Rhynchosauria. Cladograma copiado e modificado de Langer *et al.* 2000. Desenhos dos crânios em tamanhos equivalentes.

2.2.1 A Subfamília Hyperodapedontinae

Conforme Langer *et al.*, 2000, a subfamília Hyperodapedontinae seria formada por todos os rincossauros descritos previamente para o gênero *Hyperodapedon* Huxley (Chatterjee 1974; Benton 1983), *Scaphonyx* Woodward 1907 e também a plesiomórfica forma de *Scaphonyx sulcognathus* (Azevedo & Schultz 1987). Outras formas brasileiras como *Cephalonia lotziana* e *Scaphonyx Fischeri* seriam relacionadas à espécie *Hyperodapedon sanjuannensis* Sill, 1970.

2.2.2 O Gênero *Hyperodapedon*

O gênero *Hyperodapedon*, cuja dentição é o objeto de estudo deste trabalho, apresenta claros caracteres apomórficos como: apenas uma crista no dentário, ausência de dentes linguais primários no dentário, e várias baterias de dentes maxilares situadas lateralmente ao sulco principal. Estes rincossaurianos mesotriássicos representam formas mais derivadas de crânios diápsidas, o que se manifesta também em um rostro mais curto em relação à outros rincossauros do Eo-Scitiano, que apresentam rostro mais alongado, dentro dos padrões dos diápsidas basais. Assim, todos os rincossauros carnianos, que apresentam a relação diagnóstica antes referida, são relacionados ao gênero *Hyperodapedon* (LANGER & SCHULTZ, 2000).

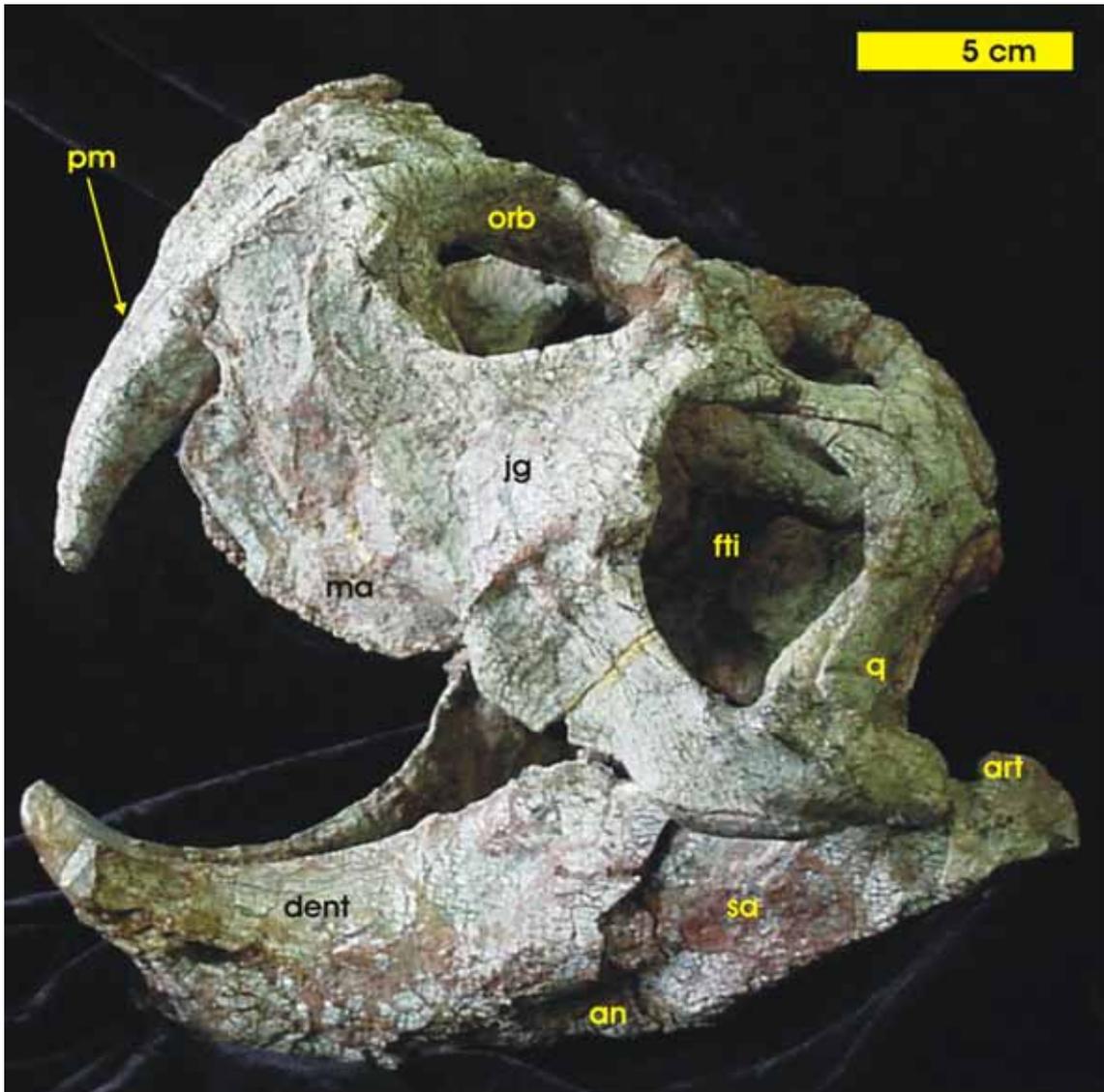


Figura 6. Composição fotográfica de crânio de rincossauro adulto do gênero *Hyperodapedon*. UFRGS-PVO967T. Em vista lateral.

Abreviações: **an**, angular; **art**, articular; **dent**, dentário; **fti**, fenestra temporal inferior; **jg**, jugal; **ma**, maxilar; **orb**, cavidade orbital; **pm**, pré-maxilar; **q**, quadrado; **sa**, surangular.

2.3 CARACTERÍSTICAS DO CRÂNIO DE EXEMPLAR ADULTO DE RINCOSSAURO DO GÊNERO *HYPERODAPEDON*

Este crânio de um exemplar adulto de *Hyperodapedon* sp., da Fig. 6, apresenta os caracteres enunciados anteriormente, salientando-se aqueles relativos ao encurtamento do rostro e um real alargamento do crânio. Estas modificações, muito provavelmente, estavam

associadas às necessárias alterações que são observadas nos maxilares e no dentário, no sentido de aumentar a força de mastigação dos alimentos, como as vegetações, frutos e sementes dos ambientes mais xeromórficos que se seguiram durante o mesotriássico.

Assim, como se pode observar, a maioria das modificações craniais constatadas em *Hyperodapedon* sp. e em outros rincossauros mais derivados, indicariam uma provável relação com um aumento da potencia mastigatória, refletindo uma tendência adaptativa ao forrageio de alimentos mais resistentes e ou mais fibrosos.

2.4 AS POSSIBILIDADES DE FORRAGEAMENTO DE *HYPERODAPEDON* SP.

Quanto à dieta dos rincossauros supõe-se que eles seriam forrageadores de plantas, frutas, sementes (HUENE, 1939; SILL, 1970), entretanto, já se afirmou que eles predariam moluscos (CHATTERJEE, 1974). Também foi sugerido que eles se alimentariam de quase tudo e que cavariam e comeriam bulbos e raízes de plantas triássicas, ou que comeriam folhas de plantas como as samambaias, cicadáceas, ginkgobiláceas, coníferas e inclusive suas sementes (DILKES, 1995, p. 665). Schultz (1991, p. 380) faz algumas analogias entre a dieta do agamidae herbívoro *Uromastix* sp. e *Hyperodapedon* sp., onde pelas suas similaridades dentais e paradentais, desde os primeiros rincossauros como *Howesia* sp., estes répteis já seriam herbívoros.

A grande presença numérica e sua dispersão pangeográfica tornam evidente sua adaptabilidade aos mais variegados ambientes paleoflorísticos, exatamente em situações nas quais os registros sedimentários e fossilíferos refletem uma aridização mais acentuada a partir do Eotriássico em direção ao Neotriássico (BENTON, 1983; HOLZ & BARBERENA, 1994).

Neste contexto paleoclimático mais xeromórfico, o esdrúxulo aparelho estomatognático de *Hyperodapedon* sp., com a face em forma de um bico curvo e suas

estruturas maxilo-dentárias, certamente teve uma importante participação no estabelecimento de sua superioridade biológica, uma vez que em ambientes áridos os herbívoros têm os seus dentes submetidos a um mais profundo e constante desgaste, devido à maior presença de incrustações e cristalizações minerais que são parte das estruturas nos tecidos vegetais.

2.5 REVISÃO DOS CONHECIMENTOS SOBRE A DENTIÇÃO DOS RINCOSSAUROS

As dentições dos rincossauros atraíram a atenção dos paleontólogos em torno de todo o mundo. O estranho sistema mastigador destes animais fez com que Huxley, (1869, *apud* Chatterjee, 1974), descrevesse o mecanismo oclusal como: “(...) uma lâmina de canivete que se fecha dentro de sua empunhadura”. Huene (1939, p. 279) considerava a dentição de Rhynchosauridae como “parecendo ser” acrodonte.

Chatterjee (1974, pp.229-230) estabeleceu a natureza anquilotecodonte da dentição dos rincossauros, na qual os dentes formados na região posterior dos maxilares seriam desenvolvidos em alvéolos, e mais tarde, seriam fixados através de “*osso de ligação*” (*attachment bone*). O termo anquilotecodonte foi cunhado por Chatterjee (1974, p. 230) para explicar a combinação de caracteres tecodontes com os caracteres dos sistemas acrodontes, e os dentes teriam assim uma duração longa de uso relacionada a toda a vida dos répteis que os carregavam.

Chatterjee (1974, p. 233) também fez observações sobre a histologia do “*tecido ósseo de fixação*” (*attachment bone*), classificando-o como tecido ósseo reticular, pela sua característica de ser intensamente vascularizado. Este autor referiu-se também ao modelo de aposição óssea laminar na face posterior das placas dentais maxilares como mecanismo de crescimento ontogênico.

Mais tarde Benton, (1983, 1984a, b), desenvolveu variados e aprofundados estudos do aparelho bucal destes répteis estabelecendo conceitualmente a dentição dos clados de Rhynchosaurinae como segue:

Eles tinham uma bem definida dentição em fileiras múltiplas com uma precisa e poderosa mordida. Seus dentes apresentam uma implantação anquilotecodonte – isto é, os dentes profundamente enraizados seriam fusionados por osso de ligação, o qual poderia também invadir as câmaras pulpares, mas nesse aspecto não seria propriamente um alvéolo. Nesse caso, não seriam típicos dentes reptilianos de substituição por baixo. Detalhadas análises de dois rincossauros típicos, *Stenaulorhynchus* (Triássico médio) e *Hyperodapedon* (Triássico superior), apresentam os dentes em cada maxilar claramente organizados em longitudinal “Zahnreihe”. Em cada Zahnreihe pode ser vista claramente uma série ontogenética dentária, desde a parte de trás até a frente do maxilar, enfileirados desde o mais novo dente recentemente anquilosado até os dentes mais totalmente desgastados e largamente reabsorvidos. Os ciclos de crescimento e reabsorções dentários são controlados para um crescimento maxilar no qual a área de oclusão seria movida para trás constantemente: os dentes parecem flutuar para a oclusão vindos mais de trás e para adiante na área de desgaste. As múltiplas fileiras dentárias efetivamente parecem “congelar” a ontogenia e oferecem importantes informações sobre a substituição dentária em vertebrados, especialmente tendo em vista o fato de que o material fóssil oferece excelente detalhamento histológico (BENTON, 1984a, p.737).

Benton considerava essas estruturas ósseas maxilares como capazes de atuar da mesma forma que os dentes e entre outros elementos anatômicos importantes, utilizou o caráter de implantação anquilotecodonte dos Rincossauros, juntamente com outros caracteres filogenéticos, nas suas análises cladísticas. Benton refere-se à existência de osso compacto junto dos dentes mais velhos, onde os canais radiculares seriam preenchidos por dentina secundária.

O conceito “placa-dental” é utilizado por Benton para designar as estruturas ósseas, dentário-placa-dental e maxilar-placa-dental, onde os dentes estão unidos por osso de ligação (*attachment bone*) formando singulares e incomuns estruturas de oclusão.

Benton (1983, 1984 a, b), Dilkes (1995), Schultz (1991), Langer (1993) e outros utilizaram o termo/conceito “placas-dentais rincossaurianas” ou fizeram referência à classificação como anquilotecodonte (Gr. *ankylos* = curvado, dobrado + *theke* = caixa + *odont* = dente), devido à fixação óssea entre o dente e a estrutura do alvéolo, que se refere às

cavidades existentes nos ossos portadores de dentes que são usualmente chamadas de alvéolos (*L. alveolus* = pequena cavidade).

Langer & Schultz (2000, p. 256) chamam a atenção que estas estruturas maxilo-dentárias, referidas por Chatterjee (1974) como “anquilotecodontes”, não eram exclusivas de rincossauros, uma vez que também estariam presentes em *Trilophosaurus* sp. e em alguns prolacertiformes e arcossauriformes.

Entretanto, chama a atenção uma referência de Langer (1993, p. 230), como uma singular proposição:

“... raízes dos dentes firmemente anquilosadas, através de osso de fixação, aos alvéolos bem desenvolvidos poderia representar a agregação de caracteres evolutivos nos quais a implantação anquilotecodonte, em rincossauros representaria uma característica apomórfica iniciada desde *Howesia* (sendo *Mesosuchus* considerado como acrodonte) e a anquilotecodontia como uma condição através da qual a presença de osso de ligação refletiria uma característica **plesiomórfica** para diápsidas em geral”.

2.6 CONSIDERAÇÕES SOBRE HISTOLOGIA ÓSSEA MAXILAR DOS RINCOSSAUROS

As primeiras considerações relacionadas com a natureza dos tecidos que compõe as estruturas dos maxilares e ossos dentários dos clados de rincossauros foram estabelecidas por Sill (1971) e Chatterjee (1974). Posteriormente Benton (1984a, 1984b) teria adicionado outros conceitos e a composição histológica seria assim definida:

a) A superfície oclusal da placa dental seria composta por camadas de osso compacto a qual, de acordo com Chatterjee, seria formado por tecido ósseo secundário: “... com uma textura plana, e que ocorreria na superfície dos ossos maxilar e dentário e subiriam pela base dos dentes, fixando-os com o osso”.

b) Benton (1984a, p. 746) refere-se a esta camada superficial de cobertura da placa dental como sendo: “... osso laminar fibrolamelar, com osteóons primários longitudinalmente paralelos” o qual estaria concentrado nas zonas de oclusão.

c) Benton (1984a) afirma que as camadas de osso mais internas, às quais formam o corpo da estrutura maxilar e do dentário, seriam formadas por osso reticular (trabecular) fibrolamelar.

d) O osso de “fixação”, “*attachment bone*”, seria o tecido duro que Chatterjee classificaria de “reticular”. Benton (1984a) e Schultz (1991) classificaram como osso “reticular fibrolamelar secundário”, que contornaria os dentes e atravessaria o osso laminar fibrolamelar.

e) Benton (1984a, p. 749) refere-se assim ao osso reticular de fixação como: “... a provável marca da passagem do dente através do osso durante o crescimento maxilar, quando o dente seria mantido em sua posição de oclusão”.

f) Chatterjee (1974) e Sill (1971) classificam o osso de fixação como: “... osso secundário de fixação”, uma característica que identificaram em *Scaphonyx fischeri* (Chatterjee, 1974) e em *Hyperodapedon gordonii* (Benton, 1984). Chatterjee (1974, p. 240), como característica de osso de fixação, assim o descreve: “... de aparência esponjosa, lembrando a forma de numerosas pequenas bolhas”.

e) Benton (1984a, p. 746) ainda refere que: “Os osteóons são ocluídos, por uma grande extensão, através da borda da mandíbula e sobre ambos lados dos dentes, onde o osso poderia ser sujeito ao desgaste. Isto poderia ser funcionalmente equivalente, em parte, às camadas altamente calcificadas de tecido ósseo observadas sobre os lados dos maxilares de *Sphenodon* por Harrison”.

f) Benton (1984a, p. 763) refere-se ainda ao processo de anquilose maxilo-dental: “Rincossauros apresentam dentes profundamente enraizados, fusionados por osso de fixação”.

g) De acordo com Benton (apud Schultz, 1991) um osso periosteal avascular zonal-lamelar ocorreria: "... na borda oclusal anterior da maxila e entorno dos canais dos vasos sanguíneos".

2.7 CONSIDERAÇÕES SOBRE ANATOMIA E HISTOLOGIA DENTÁRIAS DOS RINCOSSAUROS

As inferências trazidas ao âmbito deste trabalho são aquelas que se referem principalmente à histologia e anatomia dos órgãos dentários, e que estão associadas com o grau de crescimento dental e as conseqüências da fisiologia mastigatória ao longo das diversas fileiras de dentes e das estruturas ósseas maxilares dos rincossauros Hyperodapedontinae.

Entre estas, considerou-se relevante referenciar as que de tratam da análise e da histogênese das estruturas dentais e parodontais ou que, relativas com a anatomia e a fisiologia dental, pudessem trazer maiores subsídios para os objetivos deste trabalho.

Benton (1984a, p. 743-744) definiu as características básicas da anatomia dental entre os Hyperodapedontinae, dentro de um contexto fisiológico em que os maxilares atuariam como placas dentaárias, nas quais os dentes estariam organizados em fileiras diagonais ou longitudinais, os quais seriam adicionados na região posterior das placas dentais maxilares e apresentando áreas de profundas ranhuras longitudinais.

Este autor descreve a forma dos dentes variando de "dentes triangulares piramidais" quando situados nas áreas laterais às ranhuras longitudinais ou "dentes cônicos" quando situados em outras fileiras.

Benton (1984) também constata que: "... eles possuem raízes dentárias bastante cilíndricas que se curvam suavemente para frente e lateralmente".

Tudo que foi referido ao volume dos dentes é que estes seriam menores, ausentes ou reabsorvidos nas regiões mais anteriores dos maxilares e que seu volume aumentaria em direção as partes mais posteriores das placas dentárias. Além disso, mostrariam um desgaste oclusal maior nas áreas anteriores dos maxilares, enquanto um menor desgaste seria visível nos dentes situados nas áreas mais posteriores das placas dentárias. Este desgaste refletiria os padrões de crescimento das placas dentais: “O crescimento relativo faria com que a maxila se curvasse para adiante em direção ao dentário, e, progressivamente, maiores áreas das fileiras dentárias entrariam em oclusão” (BENTON, 1984a, p. 746).

As estruturas dentárias internas atraem a atenção pelos diferentes volumes da cavidade pulpar coronária e radicular, assim como pela variação de forma e tamanho das raízes ao longo das fileiras de dentes oblíquas e longitudinais.

De acordo com Benton (1984a) histologicamente as coroas eram compostas por estratos de dentina primária e secundária, e que o esmalte dental formaria apenas uma fina capa sobre a coroa de dentina, enquanto a cavidade pulpar dentária era considerada estreita e cônica. Para Benton (1984a, p. 750) esta capa superficial coronal seria “esmalte prismático perpendicular”, o qual seria visível em alguns casos.

As raízes dos dentes do dentário eram consideradas curtas e muitas delas apresentavam seus ápices abertos (BENTON, 1984a, pp 750-752) e, histologicamente, a dentina primária, mostraria sua ortodentina, a qual apresentaria seus canalículos dentinários radialmente orientados e, após um curto trajeto, começariam a apresentar desvios e anéis de crescimento, o que indicaria o início da dentina secundária, a qual lentamente iria levar à obliteração da cavidade pulpar.

Esta obliteração da cavidade pulpar não obedeceria a um modelo determinado e dentes próximos poderiam apresentar diferentes graus de rizogenese, o que poderia ser observado em cortes transversais e longitudinais das raízes.

Mas, ao que tudo indica, parece não haver convergência na conceituação da forma histológica das coberturas das coroas dentinárias dos dentes dos rincossauros, que tanto poderia ser uma capa de esmalte como de enamelóide.

A manutenção dos ápices radiculares abertos seria um indicativo de continuada deposição de dentina secundária, segundo Benton (1984a, p. 752): “O forâmen apical está usualmente aberto o que indicaria continuada deposição de dentina secundária”. Não foi feita qualquer inferência à um possível crescimento radicular contínuo.

Benton (1984a, 752) também refere que seria possível se observar alguns dentes com evidência de reabsorção dentinária externa, a qual poderia estar relacionada com o crescimento da raiz de um dente próximo e que, no dentário, os canais radiculares dos dentes da porção média seriam os primeiros a serem ocluídos por dentina secundária, enquanto os canais dos dentes mais anteriores continuavam indefinitivamente abertos durante a vida dos *Hyperodapedontinae*.

Quando descreve as placas dentais maxilares em *Stenaulorhynchus*, Benton (1984a, p. 760) refere-se à ocorrência de uma fina capa de esmalte sobre um dente não erupcionado e não desgastado, situado no osso dentário. Adicionalmente, o mesmo autor define:

1 - “Entre os dentes muito próximos, os osteóons do osso de fusionamento parecem ser retorcidos e largos”.

2 - “A dentição funcional dos rincossauros consiste em diversas Zahnreihen longitudinais ou longitudinal-digonais”.

3 - “Os dentes não são substituídos por baixo, mas seus canais radiculares permanecem abertos enquanto os dentes estão em oclusão”.

4 - “Os dentes seriam formados sobre a lamina dental, a qual estaria situada lingual e posteriormente (*Stenaulorhynchus*) ou posteriormente (*Hyperodapedon*) aos ossos maxilares”.

5 - “Os dentes permaneciam anquilosados aos maxilares na adjacência da lâmina dental e fora da zona de oclusão. Com o crescimento dos maxilares e dos dentários, a área de desgaste se expandia para trás e lingualmente”.

6 - “As evidências que rincossauros adicionavam seus dentes posteriormente incluem a variação no tamanho dos dentes, modelo de desgaste, o volume da câmara pulpar, e o crescimento da placa dental”.

Enfim, Sill (1980, p. 59) considerava as fendas dispostas longitudinalmente nos maxilares como caracteres inerentes ao processo ontogenético dos rincossauros, e não relacionados tão somente ao desgaste advindo do processo mastigatório, embora estas fendas apresentassem, juntamente com os dentes, evidentes características de abrasão fisiológica resultante de forrageio.

3 DESCRIÇÃO E RELAÇÕES ANATÔMICAS DOS OSSOS MAXILARES

3.1 ANATOMIA E AS RELAÇÕES ANATÔMICAS DOS OSSOS MAXILARES

Ao iniciar este estudo, chama-se a atenção que as placas dentárias maxilares e todo o conjunto de ossos que formam o estranho aparelho estomatognático dos *Hyperodapedon* sp. não podem ser interpretadas e analisadas separadamente, uma vez que todas as estruturas ósseas e dentárias do crânio destes répteis atuavam de forma sinérgica e interdependente.

Portanto, este trabalho, objetivamente direcionado às estruturas das placas dentárias maxilares, tem a sua capacidade de resolução naturalmente limitada pela ausência de semelhantes abordagens direcionadas aos outros elementos do aparelho mastigador, como os dentários e as estruturas ósseas de inserção dos músculos da mastigação, etc.

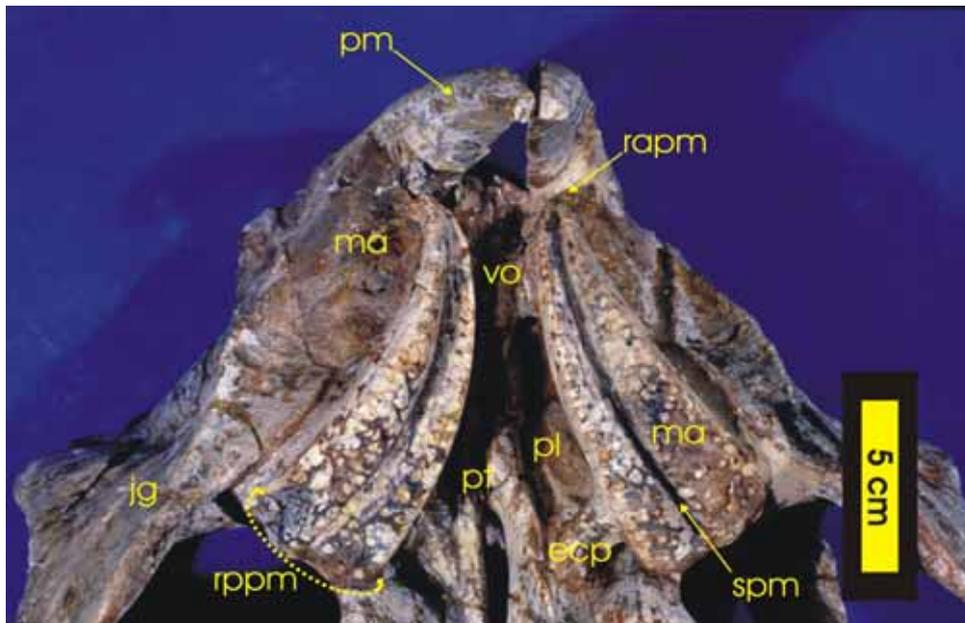


Figura 7. Composição fotográfica dos ossos da base de crânio de exemplar adulto de *Hyperodapedon* sp., UFRGS-PV0408T. Vista inferior. A imagem mostra as estruturas ósseas dentíferas maxilares e suas relações ósseas.

Abreviaturas: **ecp**, ectopterigóide; **jg**, jugal; **ma**, maxilar; **pl**, palatino; **pm**, pré-maxilar; **pt**, pterigóide; **rapm**, região anterior da placa maxilar; **rppm**, região posterior da placa maxilar; **smp**, sulco maxilar principal; **vo**, vômer.

Como se pode observar na Fig. 7 (pág. 51), as estruturas das placas dentárias em *Hyperodapedon* sp. são formadas pelos ossos maxilares (**ma**) que apresentam, em uma vista inferior, uma forma triangular cuja base situa-se posteriormente, (**rppm**) e o ápice está voltado para a região anterior da placa maxilar (**rapm**). Sobre esta face oclusal estão dispostas diversas fileiras longitudinais de dentes que se formam na borda posterior do maxilar e orientam-se no sentido póstero-anterior até um ponto situado logo atrás da face póstero-lateral dos pré-maxilares.

A superfície de mastigação está dividida em duas bordas alargadas por um sulco principal do maxilar (**spm**), que separa dois grupos de fileiras dentárias: um medial e outro lateral ao sulco principal do maxilar. Diversas filas de dentes de diferentes tamanhos e níveis variados de abrasão ocupam ambos os lados do sulco principal.

Na região da face posterior dentígera (**rppm**) o maxilar relaciona-se medialmente com o ectopterigóide (**ecp**) e lateralmente com o jugal (**jjg**). A borda maxilar lateral apresenta-se extremamente alta e está flexionada, lateralmente, desde o seu terço médio até a sua extremidade anterior.

A face lateral do maxilar se apresenta bastante convexa em seus dois terços anteriores e esta curvatura deprime-se mais anteriormente, proximamente ao ápice que é formado pelas faces maxilares convergentes.

Anterior e superiormente os maxilares relacionam-se amplamente sobrepondo-se às faces laterais dos ossos pré-maxilares (**pm**). A borda sinuosa do processo anterior do jugal faz relação com a face superior do maxilar desde a zona posterior até contatar-se com o osso lacrimal, que mais anteriormente também contribui como limite para o osso maxilar.

Interna e medialmente o maxilar relaciona-se mais à frente com o vômer, (**vo**) e póstero-medianamente apresenta contato com o palatino (**pl**) e com o ectopterigóide, (**ecp**). Dorsalmente o maxilar relaciona-se com o osso lacrimal, com um processo do pré-frontal e

com o jugal. Externa e anteriormente o maxilar de *Hyperodapedon* sp. não apresenta relação com o osso nasal, estando separado deste por um processo posterior da pré-maxila.

4 ESTRUTURAS DENTÁRIAS E MAXILARES

4.1 DESCRIÇÃO DAS PLACAS MAXILO-DENTÁRIAS

Nesta fase de trabalho, passa-se a descrever e analisar objetivamente a anatomia e a histologia dos materiais fósseis de placas maxilo-dentárias que se dispõe. Para tanto, procuramos utilizar sempre os conceitos já declinados ou aqueles encontrados na literatura que citamos.

Como se pode notar pelas imagens que se seguem, os materiais maxilo-dentais fossilizados apresentam-se bem conservados e com baixo nível de alterações diagenéticas. Embora muitas vezes apresentem fraturas, as mesmas não interferem com a possibilidade de análise contextual.

As nomações e abreviações que aparecem ao longo desta fase de análise foram criadas pelo autor, que utilizou-se de reconhecidos elementos conceituais histológicos, fisiológicos e embriológicos, os quais foram aplicados como forma de criar o necessário suporte para este estudo.

Também optou-se por realizar, neste segmento, parte do desenvolvimento das hipóteses, como forma de criar elementos de base conceitual para as fases posteriores deste trabalho.

4. 1. 1 - Organização Básica das Fileiras Dentárias Maxilares

As fileiras dentárias das superfícies maxilares dos rincossauros do gênero *Hyperodapedon*, notoriamente, apresentam uma disposição no sentido póstero-anterior. Embora estejam lineares e regularmente dispostas nas zonas anteriores da maxila, as fileiras dentais vão lentamente tendo esta disposição alterada na medida que o maxilar cresce e outras linhas de dentes vão sendo aposicionadas, na zona maxilar posterior (**zmp**) da placa dentária, como pode ser observado na Fig. 8, logo à seguir.

Esta desorganização é resultante do aumento no volume dos odontódes e da área da face maxilar posterior, onde se encontraria a lâmina dentária embrionária. Portanto, em consequência deste maior volume ósseo, gera-se um maior espaço para os odontódes se desenvolverem, tanto no sentido do seu aumento numérico, como no incremento de volume das estruturas dentárias, o que efetivamente pode ser observado nas placas máxilo-dentárias dos exemplares de *Hyperodapedon* sp. mais adultos.

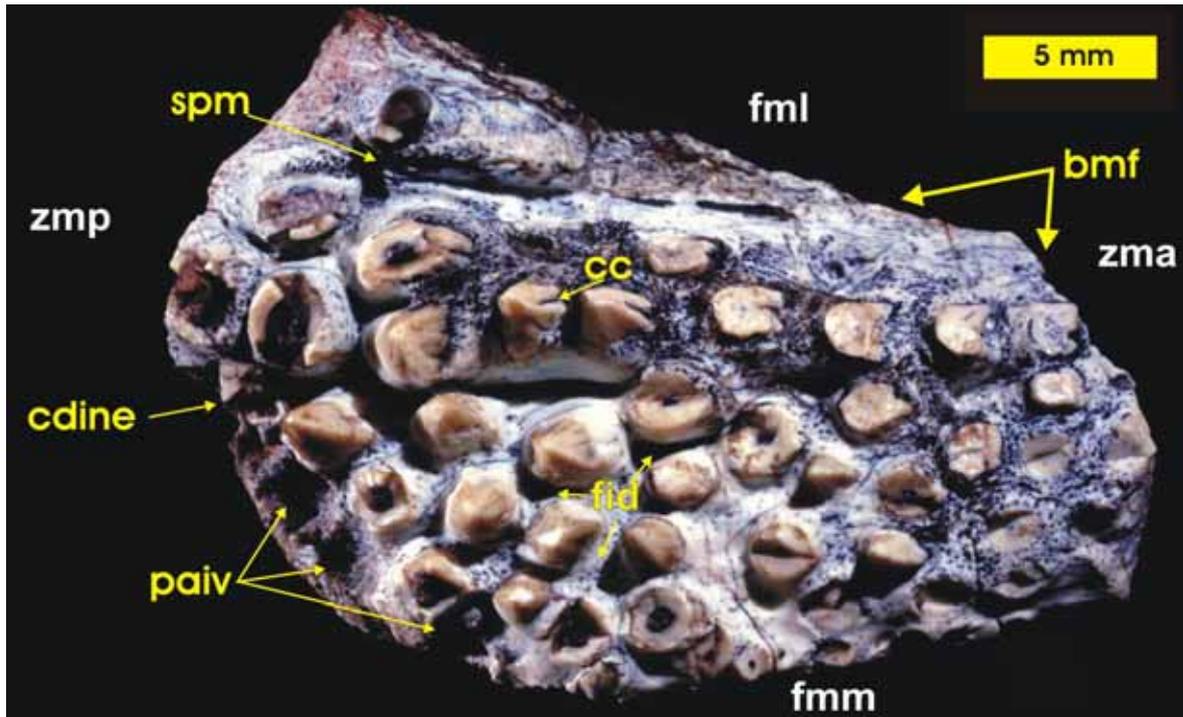


Figura 8. Composição fotográfica de uma placa maxilo-dentária direita, de rincossauro juvenil do gênero *Hyperodapedon*. UFRGS-PV0966T. Vista ventral, com a região posterior posicionada à esquerda.

Abreviações: **bmf**, borda maxilar fraturada; **cc**, constricção coronal; **cdine**, coroa dental imatura e não erupcionada; **fid**, fenda interdental; **fml**, face maxilar lateral; **fmm**, face maxilar medial; **paiv**, proto-alvéolos incompletos e vazios; **spm**, sulco principal do maxilar; **zma**, zona maxilar anterior; **zmp**, zona maxilar posterior.

A imagem deste exemplar da Fig. 8 mostra uma placa maxilo-dentária parcialmente fraturada, apresentando sete ou oito fileiras dentais orientadas póstero-anteriormente. Amplas fraturas das bordas maxilares (**fbm**) modificaram as características anatômicas da placa maxilar.

As coroas são cônicas, mas não são simétricas em seu diâmetro. A maioria das coroas apresenta uma constricção (**cc**) na sua face anterior. Os dentes mais anteriores são pequenos e estão parcialmente cobertos por osso de fusionamento.

O volume e a altura coronária dos dentes aumenta em direção às porções mais posteriores da superfície maxilar, onde os volumes das coroas dentárias são maiores. Além disso, os dentes com coroas fraturadas demonstram que também maiores são as cavidades

pulpaes, nas quais as paredes dentinárias apresentam-se bastante espessas. Os dentes anteriores, por sua vez, apresentam as cavidades pulpaes proporcionalmente menores.

Entre as coroas dentárias das áreas posteriores pode-se visualizar profundas fendas interdentais (**fid**) as quais vão desde a base da coroa dos dentes até o ápice, cuja altura pode ser de até 7.0 mm. Estas fendas estão ausentes entre os dentes localizados na região mais anterior da placa maxilo-dentária.

Na região mais posterior da placa maxilo-dentária, na sua borda, é possível visualizar três estruturas ósseas de forma côncava, que aqui são denominadas de “*proto-alvéolos*”, que estão vazios e incompletos (**paiv**). Estes proto-alvéolos estão formados por osso primário fibrolamelar, com trabéculas e canais vasculares orientados no sentido pósterio-anterior ao maxilar. São lamelas e canais vasculares primários de origem periosteal, segundo Enlow (1969, p.46).

Neste fóssil em questão um outro proto-alvéolo, afortunadamente, aprisionou grande parte de uma coroa dental imatura e não erupcionada (**cdine**) ainda em estágio de desenvolvimento coronário. Este elemento dentário “**cdine**” define e evidencia materialmente a borda maxilar posterior como a margem de atividade maxilo-odontogênica, a qual seria referência para a localização da embriogênica lâmina dentária e também serve de referência para indicar organização das membranas osteogênicas de formação das estruturas ósseas maxilares de suporte dentário.

Neste contexto de análise embriológica e ontogenética acreditamos que “**cdine**” é um singular e extraordinário “fóssil dentro de um fóssil”.

4. 1. 2 - Origem e Desenvolvimento das Fileiras Dentárias

Muitas descrições referem-se às angulações, oblíquas ou longitudinais, para designar as direções em que a lâmina dentária produziria os órgãos dentários nas regiões posteriores dos maxilares. Tais observações que optam pela presença de linhas oblíquas, em maxilares adultos e desenvolvidos em sua quase plenitude, parecem contrárias ao que se observa em maxilares juvenis. Nestes maxilares juvenis fica claro que os dentes surgiam embriologicamente apinhados na borda ativa posterior do maxilar, onde se situaria a lâmina odontogênica maxilar, sem qualquer outro sentido de agrupação que não fosse o de que o odontóde oral ocuparia e se desenvolveria no espaço que lhe coubesse durante a embriogênese.

Como podemos observar na Fig. 9, a seguir, a zona maxilar posterior (**zmp**) apresenta-se como um quase semi-círculo, de convexidade voltada para trás, onde os dentes em estado de desenvolvimento inicial, estão sendo produzidos e agrupados. Também, não existem linhas oblíquas “retilíneas” neste arranjo de formação dos embriões dentários, como podemos notar pelas sinuosidades definidas nas linhas de contorno delineadas pelas fendas interdentais (**fid**).

Neste trabalho de estudo de répteis juvenis não foram encontradas quaisquer evidências embrionárias de um padrão de angulação, o que parece indicar que os odontódes seriam originariamente depositados em seqüência, sob controle da morfogênese maxilar, em fileiras dispostas no sentido pósterio-anterior.

Provavelmente estas aparentes variações angulares no posicionamento das coroas dentárias estariam relacionadas com um aumento ontogênico das dimensões na superfície óssea da face posterior dos maxilares e também com um aumento no volume das coroas dos dentes, sendo que esta última seria um dos reflexos da diminuição dos fatores inibitórios ao crescimento dental devido ao maior afastamento dos odontódes.

Mais apropriadamente pode-se inferir que as novas fileiras de odontódes eram formadas dispostas em uma linha curva, de concavidade anterior, que seguia a forma e o crescimento da face maxilar posterior.

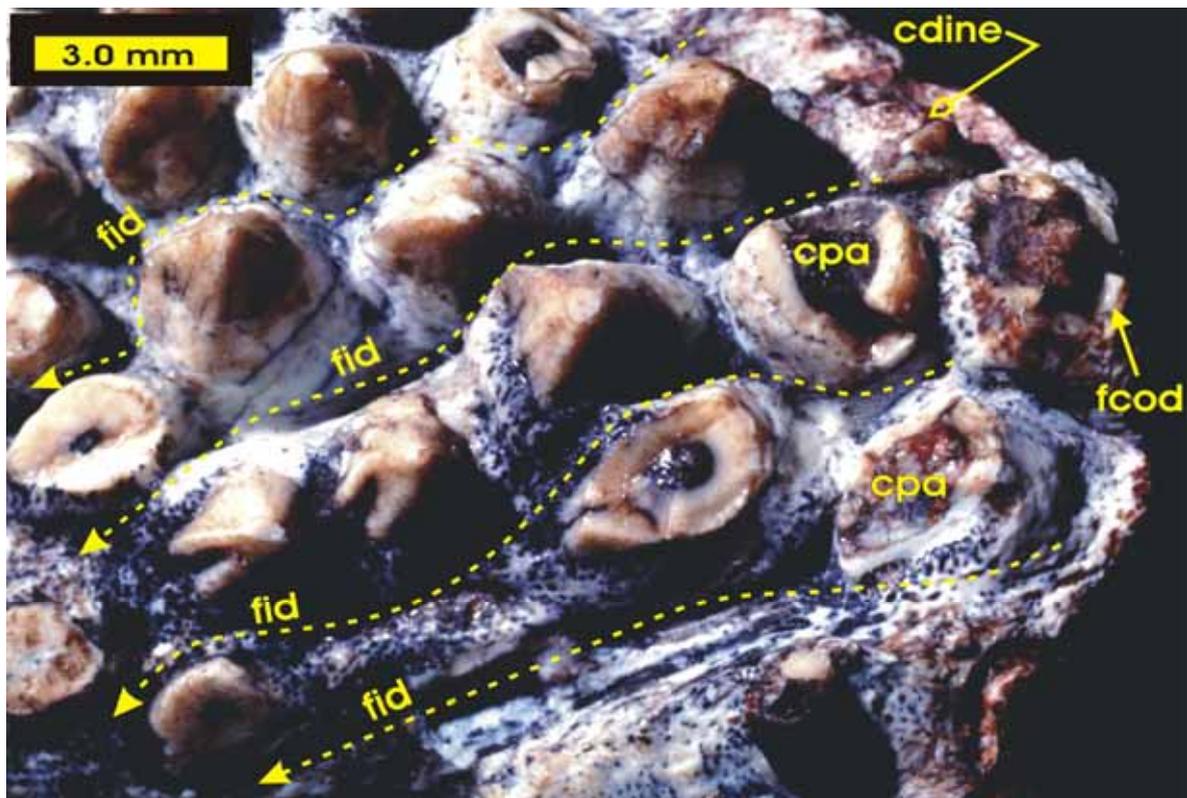


Figura 9. Composição fotográfica das fileiras dentárias maxilares de um exemplar juvenil de *Hyperodapedon* sp., UFRGS-PV0966T. Vista inferior, com a região posterior da placa dentária posicionada à direita da foto.

Abreviações: **cdine**, coroa dental imatura e não erupcionada; **cpa**, cavidades pulpares amplas; **fcod**, finas camadas de ortodentina; **fid**, fendas interdentais.

A imagem da Fig. 9 mostra uma seqüência de desenvolvimento inicial e adição de uma fileira dentária mais embrionária. Sobre a zona maxilar posterior as fileiras dentárias apresentam as coroas dentárias mais imaturas. E esta é a ultima geração de dentes formados e fusionados e representam a área embriologicamente ativa da placa dentária e o limite da lâmina dental-maxilar, a qual estaria posteriormente justaposta a esta região.

As finas camadas de ortodentina (**fcod**) e as cavidades pulpares amplas (**cpa**) comprovam a juvenildade da fase de deposição coronal interna de dentina secundária.

Os dentes jazem sobre uma superfície irregular onde se observam profundas fendas interdentais (**fid**) orientadas no sentido póstero-anterior da placa dental.

Também é possível visualizar-se parte de uma imatura e não erupcionada coroa dental (**cdine**) que seria o mais importante detalhe fóssil, como indicador embriológico, encontrado neste maxilar. Esta ainda embriônica e incompleta coroa dental é a mais adequada evidência da correta localização da margem embriologicamente ativa de adições dentárias e define a exata localização da lâmina dentária maxilar, a qual em rincossauros mantinha-se ativa durante praticamente toda a vida do réptil.

Esta coroa dental embrionária (**cdine**) ainda auxilia na evidenciação de um modelo de formação osteogênica para o processo de crescimento ósseo dos maxilares e de construção das placas dentárias.

4. 1. 3 O Osso de Fusionamento Coronal e seu Padrão de Deposição Laminar

A análise dos padrões de deposição das diversas camadas laminares do osso reticular primário, “especializado de fusionamento”, na face mastigatória da placa dentária maxilar, demonstra que este processo osteogênico intramembranoso reflete um modelo que ocorre sob estrita regulação e sob controles ontogênicos.

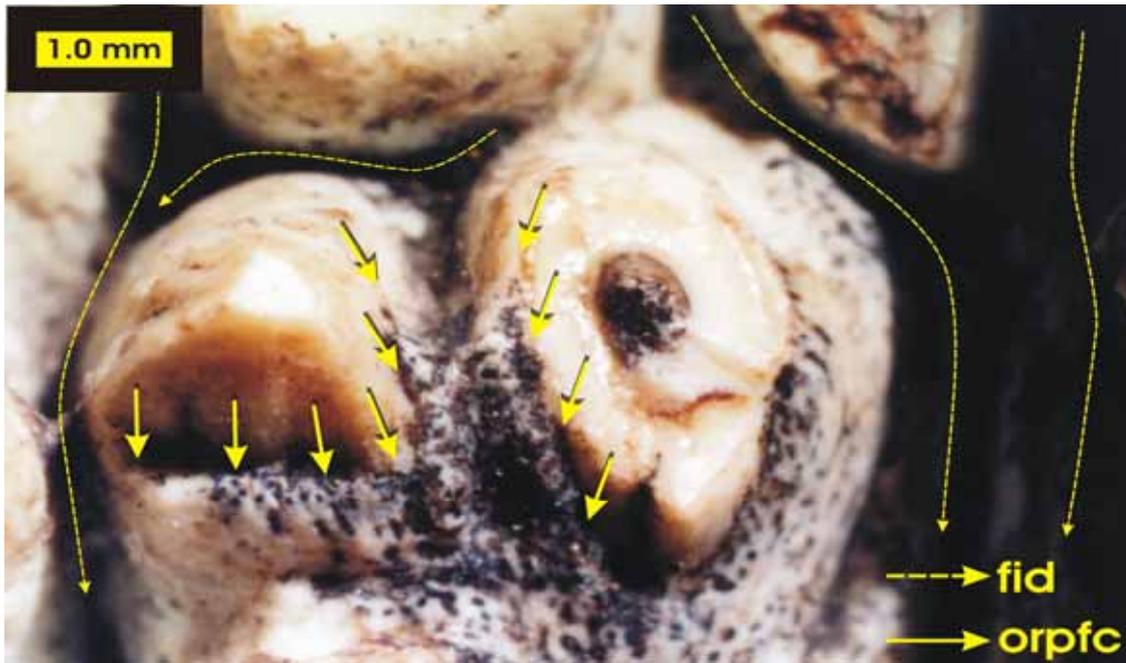


Figura 10. Composição fotográfica de duas coroas dentárias e cobertura por osso de fusão, em maxilar de exemplar juvenil de *Hyperodapedon* sp., UFRGS-PV0966T. Vista inferior, com a região posterior da placa dentária maxilar situada na parte superior da fotografia.

Abreviações: **fid**, fendas interdentais; **orpfc**, osso reticular primário de fusão coronal.

A imagem da Fig. 10 mostra uma coroa dental intacta e uma coroa dental fraturadas localizadas na zona posterior da placa dental maxilar, sendo parcialmente recobertas por lâminas de tecido ósseo de fusão.

As setas indicam uma camada de osso reticular primário de fusão coronal (**orpfc**) a qual recobria e seria fusionada até o terço médio de ambas as unidades dentárias. Na volta dos dentes são visíveis profundas fendas interdentais (**fid**) que resultam dos processos de inibição entre os embriões dentários, os quais ocorriam durante o desenvolvimento odontogênico e maxilogênico.

Esta imagem evidencia o fato de que o processo de osteogênese do tecido ósseo reticular de fixação ocorria após a conclusão da maturidade do esmalte e ainda indica que a síntese e produção da matriz óssea de fixação obedecem a uma retração controlada e retardada do embriônico órgão do esmalte, durante sua fase de proteção coronal.

Adicionalmente, isto indica que, durante o período de formação da placa maxilo-dentária estas estruturas eram recobertas por tecidos moles, provavelmente uma mucosa, a qual faria a proteção das estruturas maxilo-odontogênicas que ainda estivessem em fases desenvolvimento organogenético, ou seja, as séries de órgãos reduzidos de esmalte ainda em retração e ainda sobre as coroas dentárias. Esta mucosa protetiva abrigaria a membrana osteogênica de células mesênquimais responsáveis pela osteogênese das camadas de osso de fusão (attachment bone).

Assim, pode-se entender o processo de formação de contínuas e superpostas camadas de *attachment bone* que, sucessivamente, recobriam as coroas dentárias. Estas camadas fusionadas profundamente ao esmalte dentário iriam gradativa e lentamente preenchendo os espaços vazios e as profundas fendas interdentárias, principalmente na superfície posterior da placa dental maxilar.

Este modelo hipotético de desenvolvimento da placa dental implica que, durante a ontogênese em *Hyperodapedon* sp., ocorria a permanência de toda uma zona embriogênica odontomaxilar, a qual se localizava na região posterior da maxila e que se estendia até a metade dos maxilares.

Seria bem razoável entender que, somente após a total construção e organização da placa dental maxilar, onde, pelo crescimento maxilar, estas áreas prontas já teriam migrado mais anteriormente, é que a mucosa de proteção começaria a desaparecer e onde, naturalmente, a placa dental seria efetivamente submetida aos esforços mastigatórios.

Pode-se hipotetizar que, provavelmente, o processo de formação das camadas sobrepostas de "*attachment bone*", que recobrem o osso maxilar da placa dental e onde se fusionam perfeitamente ao esmalte coronal em lâminas regularmente dispostas e sincrônicas, se faria conjunta e dependentemente de um controle heterocrônico na regressão dos órgãos reduzidos de esmalte.

Assim, os órgãos reduzidos de esmalte, após a construção da coroa dental e maturação do esmalte, atuam através de processos de migração ou regressão celular diferenciada, e expõem “bandas” de esmalte mais cervicais das coroas dentárias recém-formadas aos tecidos mesênquimais internos à mucosa oral de proteção, os quais submetem, então, estas faixas expostas de esmalte aos processos de condicionamento superficial, síntese de matriz osteóide e fusão de camadas de osso reticular primário de fusão.

Desta forma “pulsos de indução” poderiam determinar e controlar a formação sincrônica de lamelas ósseas ao longo de toda a superfície ativa da placa dentária.

4. 1. 4 A Face Odontogênicamente Ativa da Região Maxilar Posterior e o Modelo de Adição Dental

Os aspectos controversos da formação ou não de uma “placa maxilo-dental” também têm a ver com a presença de uma zona de odontogênese e osteogênese em caráter permanente, pois que seria necessária uma lâmina dentária e, igualmente, um centro intramembranoso indutor do processo de formação óssea, que estariam ativos durante um longo período de vida do animal.

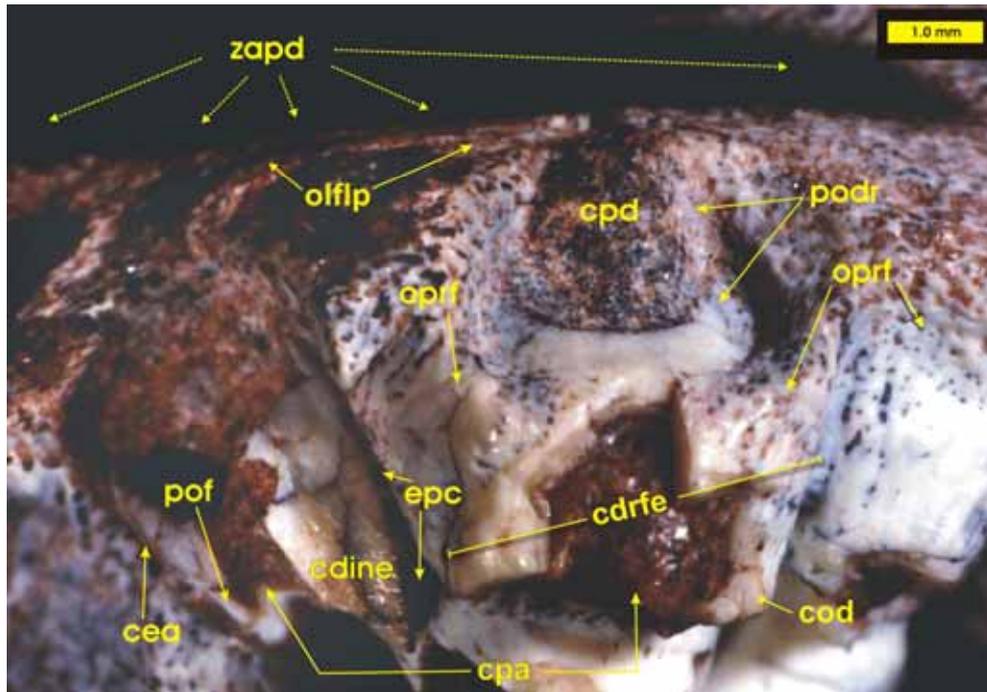


Figura 11. Composição fotográfica da face odontogênica ativa, na região posterior do maxilar de exemplar juvenil do gênero *Hyperodapedon*, UFRGS-PV0966T. Vista posterior. Abreviações: **cdine**, coroa dental imatura e não erupcionada; **cdrfe**, coroa dentária recém-formada e erupcionada; **cea**, capa de esmalte aprismático; **cod**, camada de ortodentina; **cpa**, cavidade pulpar ampla preenchida por calcita diagenética; **cpd**, cavidade da papila dentária; **epc**, espaço pericoronário; **oflp** osso laminar fibrolamelar primário; **oprf**, osso primário de fusionamento; **pof**, parede ortodentinária fina; **podr**, primórdios de ortodentina radicular; **zapd**, zona ativa da placa dental.

A Fig. 11 mostra uma imagem da face posterior de um maxilar de um rincossauro *Hyperodapedon* sp., em desenvolvimento, onde a camada óssea mais externa fossilizada foi parcial e suavemente escavada para expor as estruturas dentárias embrionárias e estruturas ósseas maxilares peridentárias.

As estruturas dentárias ainda em desenvolvimento evidenciam a localização da “zona ativa” da placa dental (**zapd**) ontogeneticamente permanente. As cavidades pulpares são amplas (**cpa**) e estão preenchidas por material diagenético.

Paredes ortodentinárias finas (**pof**) são visíveis nas paredes da coroa dental imatura e não erupcionada (**cdine**) situada ao lado de uma coroa dental recém formada e erupcionada (**cdrfe**) em estágio mais avançado de desenvolvimento como demonstram suas paredes ortodentinárias (**cod**) mais espessas.

Nesta coroa dental não erupcionada (**cdine**) situada em nível mais inferior, pode-se ver a cavidade pulpar ampla (**cpa**), que conteria a papila dental embriônica, responsável pela síntese de dentina. Esta coroa não erupcionada apresenta uma fina capa de esmalte aprismático (**cea**) sobre uma também fina camada de ortodentina (**pof**) o que manifesta a imaturidade organogênica desta estrutura dental, a qual ainda apresenta, no seu entorno, um profundo espaço pericoronário (**epc**), que a separa das coroas dentárias adjacentes e do osso de fusonamento em formação à sua volta.

Adicionalmente, este espaço pericoronário refletiria a presença embrionária do “órgão reduzido do esmalte”, o qual isolaria o esmalte durante o processo, lento e controlado, da curta trajetória de erupção do dente até o seu local definitivo na placa dental e, posteriormente, regularia e controlaria o fusonamento das lâminas de osso primário reticular sobre a fina camada de esmalte.

A coroa dental recém-formada e erupcionada (**cdrfe**), apresenta indício de origem de primórdios de ortodentina radicular (**podr**).

Nas faces externas das coroas dentárias já erupcionadas é possível visualizar a adesão das primeiras camadas de osso primário reticular de fusonamento (**oprfe**). Isto evidencia a precocidade do processo de fusonamento do dente na incipiente placa dental maxilar em formação.

4. 1. 5 Detalhamento Mesoscópico da Zona Embrionicamente Ativa da Placa Dentária

A observação detalhada das estruturas próximas à zona odontogênica propicia a constatação de diversos elementos dentários em fases diferentes de desenvolvimento e contribui para definir as seqüências de formação e fusonamento das coroas dentárias na borda posterior do maxilar em crescimento.

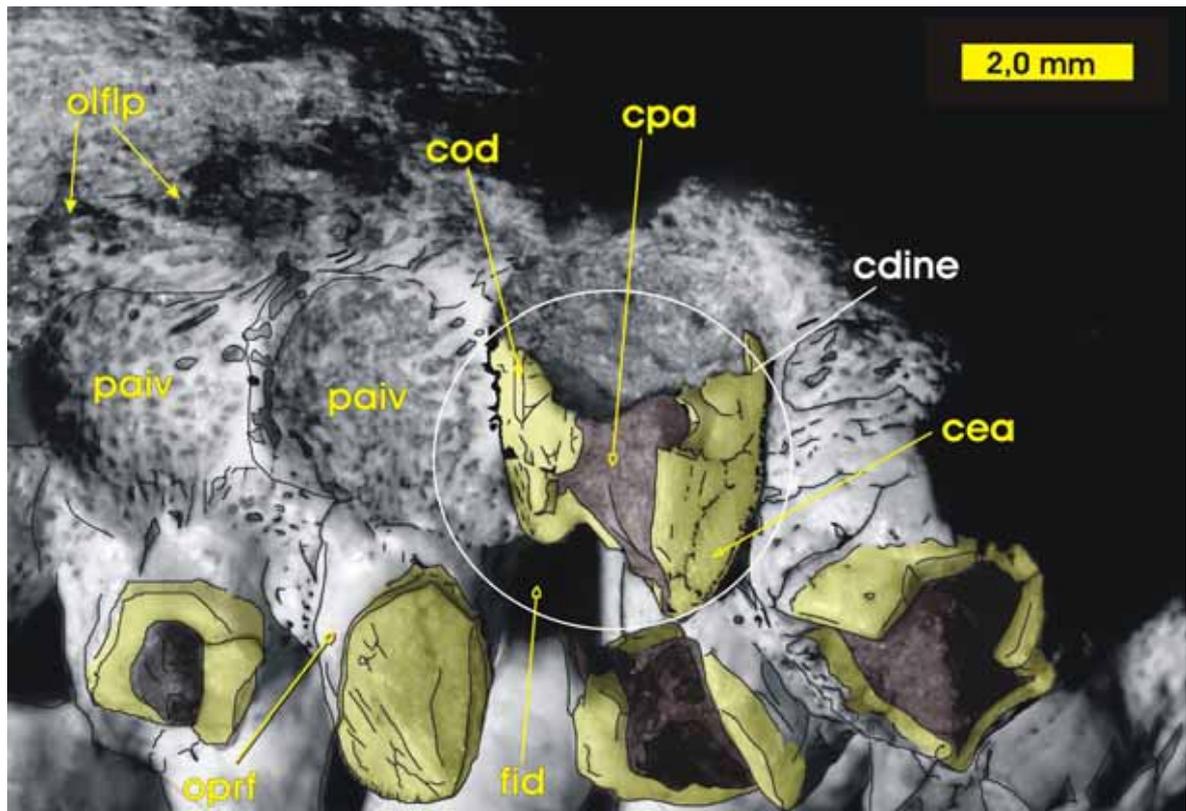


Figura 12. Composição fotográfica de detalhe da região odontogênica ativa, na região posterior do maxilar de exemplar juvenil de *Hyperodapedon* sp., UFRGS-PV0966T.

Vista posterior. Parte da última fileira dental embriônica.

Abreviações: **cdine**, coroa dental imatura não erupcionada; **cea**, capa de esmalte aprismático; **cod**, camada de ortodentina; **cpa**, cavidade pulpar ampla preenchida de calcita; **fid**, fendas interdentárias; **olflp**, osso laminar fibrolamelar primário; **oprf**, osso primário reticular de fusionamento; **paiv**, proto-alvéolos incompletos e vazios.

A imagem da Fig. 12 foi trabalhada graficamente e colorida para tornar proeminentes determinadas estruturas. A cor amarela evidencia as coroas dentais anatômicas. Dois “proto-alvéolos” incompletos e vazios (**paiv**) são visíveis. A parede interior destes proto-alvéolos é formada por osso laminar fibrolamelar primário (**olflp**) de origem periosteal, que seria responsável pelo crescimento do osso maxilar e da placa dental maxilar ao longo da vida do rincossauro.

Pode ser vista, ainda, uma singular imatura e não erupcionada coroa dental, (**cdine**), a qual ainda não mostra sinais de desenvolvimento da sua raiz. Este raríssimo fóssil apresenta uma ampla cavidade pulpar. Uma delicada capa de esmalte aprismático, (**cea**), recobre uma

incipiente camada de ortodentina (**cod**) como uma representativa característica da fase inicial de formação e desenvolvimento desta coroa.

Profundas fendas interdentais (**fid**) fazem a separação das agudas fileiras de coroas dentárias, tornando evidente a ocorrência de um processo de inibição embriológica, a qual definiu as localizações odontogeneticamente aptas ao desenvolvimento dos órgãos dentários e onde as zonas interdentárias representariam halos de inibição ou áreas embrionicamente incompetentes ao desenvolvimento de germens dentais.

Por outro lado, os proto-alvéolos parecem muito próximos entre si, mas as coroas dentárias mais à frente estão separadas pelas fendas interdentais, o que pode indicar o crescimento ósseo entre as estruturas dentais.

Enfim, chama a atenção que este elemento dental não erupcionado (**cdine**), está situado em um nível de aproximadamente 7.0 mm abaixo das coroas dentárias erupcionadas e fusionadas na placa dental mais à frente. Este raro evento embriônico define detalhes elementares do modelo de formação e de desenvolvimento da placa dental maxilar em rincossauros do gênero *Hyperodapedon*.

Nesta zona já são visíveis as finas camadas de osso primário reticular de fusonamento (**opr**), que estão se aderindo sobre o esmalte dentário e nas camadas ósseas reticulares previamente depositadas.

Esta imagem mostra o complexo maxilo-dentário em formação e indica o seu contato com a lâmina dental embriológica, definindo esta como sendo a zona ativa de odontogênese. Assim podemos referir que esta é também a zona osteomaxilogênica, uma vez que, nesta região, ocorre produção centrifugal, (Francillon-Vieillot et al. 1990, p. 497), de camadas aposicionais de osso membranoso subperiosteal, tanto em relação à formação da placa dentária propriamente dita, como para a formação das paredes ósseas que formam a face maxilar pósterodorsal.

4. 1. 6 O Desenvolvimento Dentário e Maxilar Observados Mesoscopicamente

A imagem da Fig. 13, à seguir, é resultado de uma escavação, feita pelo autor sobre a placa dental, para possibilitar a visualização interna das estruturas fósseis, que representam os tecidos ósseos maxilares e dentários e que refletiriam o desenvolvimento e interações embrionárias destas estruturas.

Esta abordagem resultou em um eloqüente grupo de novas informações. Isto só foi possível devido à excelente preservação do material, como pode ser confirmado pelo perfeito estado dos ósteons, pelas lamelas ósseas longitudinais e também pela integridade dos cilindros dentários e das paredes dentinárias. Estão presentes nesta imagem, ainda, cavidades ósseas que indicam as atividades de desenvolvimento e crescimento odontogênico.

Estas inferências qualitativas foram ratificadas através da observação microscópica de materiais fósseis originários da mesma localidade e que apresentavam idênticas qualidades mesoscópicas.

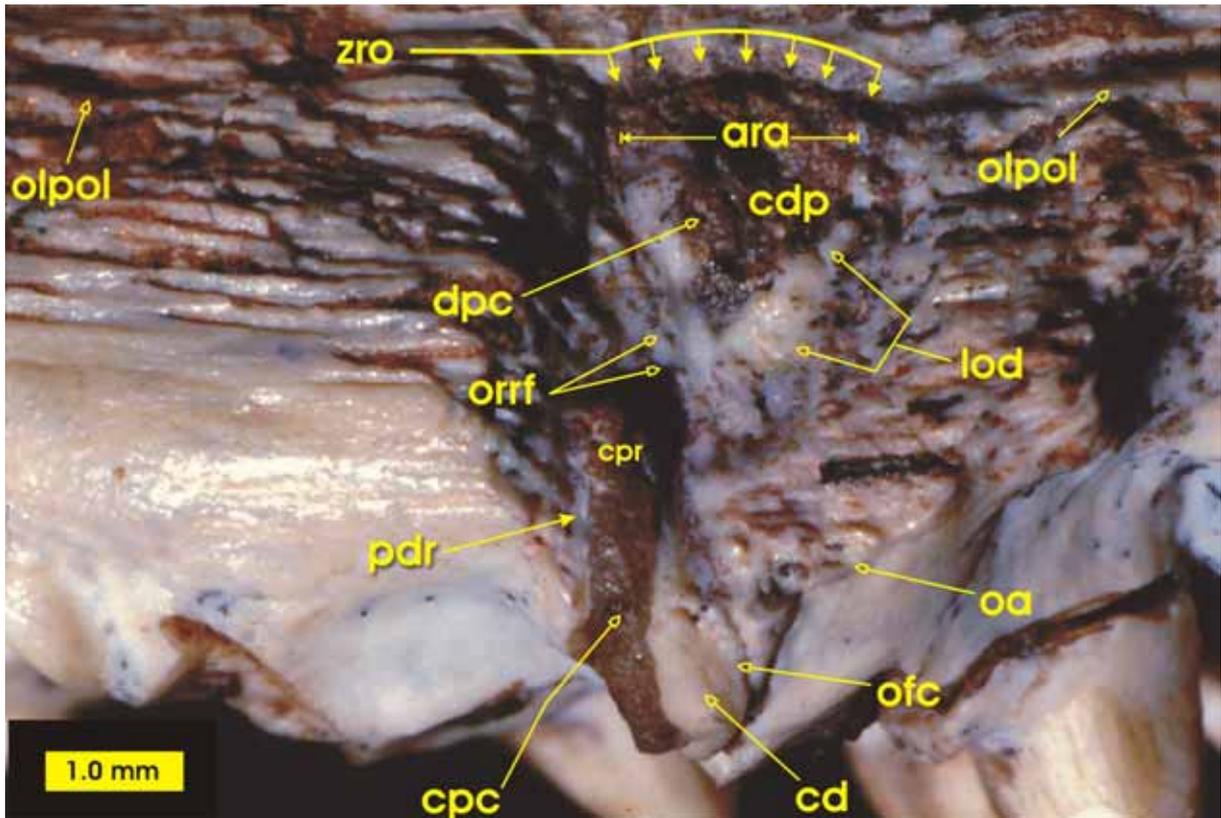


Figura 13. Composição fotográfica de placa dental maxilar de exemplar juvenil de *Hyperodapedon* sp., UFRGS-PV0966T, após escavação artificial das camadas ósseas externas. Vista lateral.

Abreviações: **ara**, ápice radicular; **cd**, coroa dental; **cpc**, câmara pulpar coronária; **cdp**, cavidade da papila dental; **cpr**, câmara pulpar radicular; **lod**, lâmina de ortodentina; **oa**, osteons atrésicos; **ofc**, osso de fusão coronal; **olpol**, osso lamelar periosteal com osteons longitudinais; **orrf**, osso reticular radicular de fusão; **pdr**, parede dentinária radicular; **zro**, zona de reabsorção óssea.

As imagens resultantes desta inusitada abordagem escavatória ajudam a compreender as relações entre os tecidos ósseos maxilares em desenvolvimento e o desenvolvimento e crescimento das estruturas dentárias radiculares.

Na Fig. 13, acima, uma inalterada parede dentinária radicular (**pdr**), delimita a câmara pulpar, que se encontra preenchida de material diagenético (**md**). Estes estratos de ortodentina e dentina secundária não apresentam sinais de infiltração ou ruptura de suas paredes.

Os estratos dentinários que compõe as paredes da coroa dental (**cd**), e que contornam a câmara pulpar coronária (**cpc**), são mais espessas do que aquelas que formam as paredes da

câmara pulpar radicular (**cpr**), que se apresentam mais estreitas em direção ao ápice radicular. Isto reflete um tempo maior de deposição de dentina secundária nas paredes internas da cavidade pulpar, em nível de coroa dental, enquanto a estrutura radicular ainda permanecia em estágio de crescimento e desenvolvimento.

Nítidas lamelas de osso de fusionamento coronal (**ofc**), podem ser vistas envolvendo e contornando as coroas dentárias, fusionadas sobre uma fina capa de esmalte aprismático, sem solução de continuidade entre estes tecidos, promovendo o fusionamento maxilo-dentário imediatamente após a formação das coroas dentais.

Logo abaixo da primeira camada óssea, pode-se também observar que, junto às coroas dentais, aparecem camadas de osso laminar que apresentam ósteons atrésicos (**oa**). Seguem-se a estas, diversas camadas de tecido ósseo lamelar periosteal, com ósteons longitudinais (**olpol**) ao eixo maxilar pósterio-anterior, cujos canais vasculares centrais são gradualmente mais amplos à medida que se afastam da superfície oclusal da placa dental.

O osso reticular radicular de fusionamento (**orrf**) é formado logo que a raiz se forma, completando o processo de fusionamento maxilodental. Pode-se também visualizar que a raiz dentária curva-se moderadamente, no sentido lateral e posteriormente, no interior da estrutura maxilar.

Ao mesmo tempo, pode-se notar que as paredes radiculares tornam-se mais abertas, adquirindo um aspecto bulboso na porção mais terminal do ápice radicular, na medida em que este aumento de diâmetro continua. Visualiza-se ainda que o ápice radicular (**ara**) permanece aberto, refletindo um característico processo de desenvolvimento e crescimento radicular contínuo, como também pode ser inferido pela zona de reorganização de osso periapical previamente depositado.

A ampla cavidade dental papilar (**cdp**), limitada por uma delgada lâmina de ortodentina (**lod**), determina a imaturidade do processo de rizogênese, o qual também se

manifesta como uma côncava e arqueada zona de reabsorção óssea (**zro**), no entorno do ápice radicular.

Nas faces laterais externas das finas paredes de ortodentina radicular pode ser observado o imediato processo de fusionamento das lamelas ósseas.

Nesta imagem, é evidente a ausência do espaço que deveria corresponder, aos tecidos moles do anexo embrionário chamado folículo dental, o qual seria responsável por originar as estruturas do periodonto de inserção: o cimento dental, o ligamento periodontal e o osso alveolar de ancoragem.

4. 1. 7 Relações Superficiais e Internas da e do Fusionamento Maxilo-Dentários

As observações sobre a superfície mastigatória das placas dentárias levaram a se considerar relevantes os vários aspectos que as relações entre os dentes e o tecido ósseo de fusionamento assumiam na conformação da estrutura externa e interna da placa.

Quando se observa esta relação de “fixação” entre os tecidos dentários e as lâminas de osso de fusionamento, pode-se notar a profunda organização dos processos histológicos envolvidos.

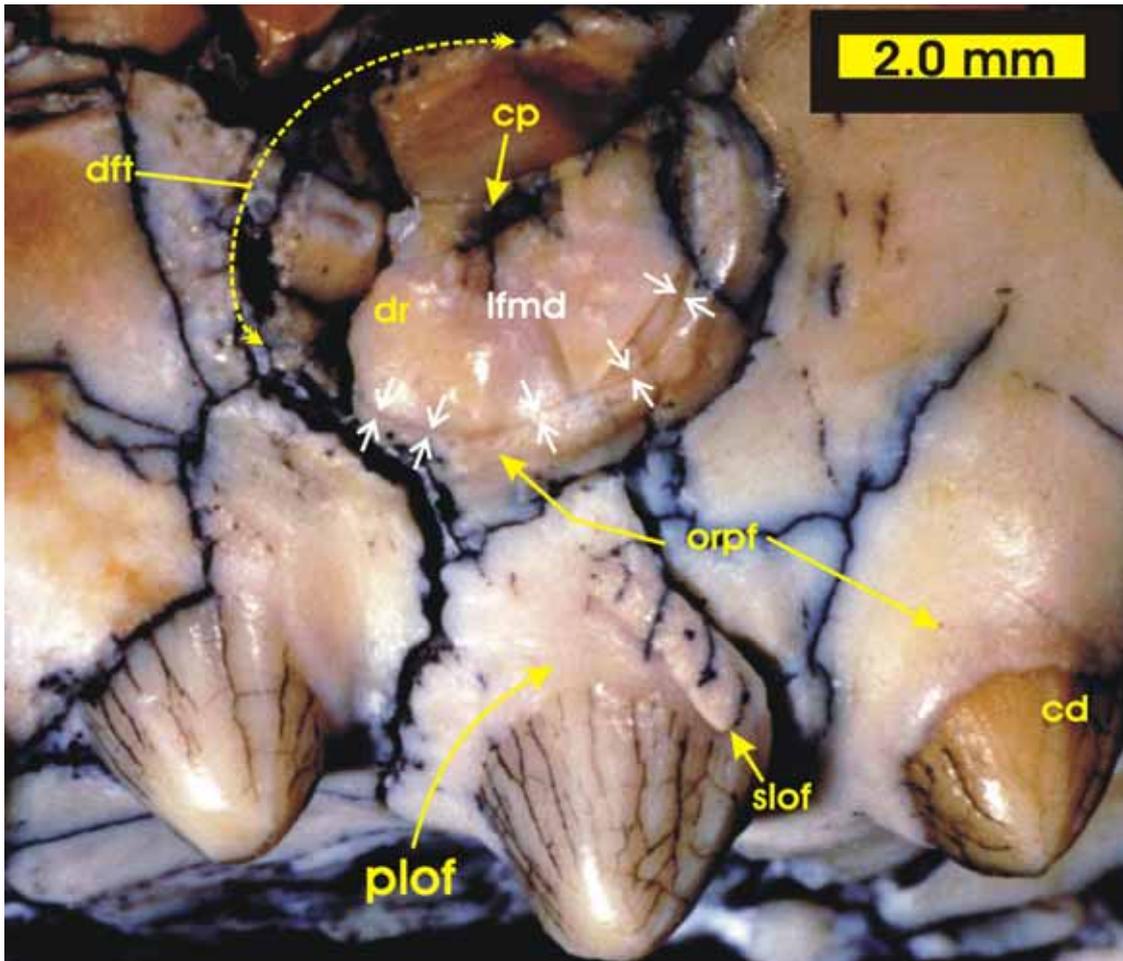


Figura 14. Composição fotográfica de fragmento de placa dental maxilar de exemplar adulto de *Hyperodapedon* sp., UFRGS-PV0967T. Vista lateral posterior.

Abreviações: **cd**, coroa dental; **cp**, cavidade pulpar; **d**, dentina; **dft**, dente fraturado transversalmente; **lfmd**, linha de fusão maxilo-dental; **orpf**, osso reticular primário de fusão; **plof**, primeira lamela de osso de fusão; **slof**, Segunda lamela de osso de fusão.

A imagem fotográfica da Fig. 14 mostra, parcialmente, uma fileira longitudinal constituída por três coroas dentais íntegras (**cd**) e um dente, externo à fileira, que se apresenta fraturado transversalmente (**dft**), provavelmente ainda em nível coronário. Sobre a área onde as coroas dentais estão intactas, nota-se que não existe solução de continuidade entre o esmalte dentário e o osso reticular primário de fusão (**orpf**), da porção coronal. Isto torna evidente a natureza fisiológica do processo de fusão maxilo-dental (**lfmd**), que corresponde à linha de fusão ou linha de fusão ósteo-dental.

Sobre o osso de fusionamento coronal, situado junto à coroa do centro da fileira visualiza-se uma pequena área onde a primeira lamela de osso de fusionamento, (**plof**) mais fina e aderida ao esmalte dentário, aparece sendo recoberta por uma lamela mais espessa, depositada sobre esta área, a qual pode ser designada de segunda lamela de osso de fusionamento (**slof**).

Com isto, pode-se inferir o modelo de formação das estruturas da placa dental como um sistema de aposição de lamelas sucessivas de osso reticular, a partir de uma membrana osteogênica que recobriria estas áreas, até a conclusão do processo de formação e maturação desta placa osteodentária.

Naturalmente, este processo deveria ocorrer sob controle embriológico, para que as lamelas de osso de fusionamento se formassem em um ritmo preciso. Isto tinha como consequência que o posicionamento das lamelas ósseas e os ciclos de maturação e mineralização eram adequadamente sincronizados, pois só assim poderiam ser corretamente justapostas às lâminas ósseas primárias previamente depositadas.

A formação de linhas ósseas de fusionamento extremamente regulares evidencia que os processos de fusão maxilo-coronal ocorriam sob um estrito sistema de controle embriogênico osteosintetizante, o qual atuaria também sobre os órgãos reduzidos do esmalte, provavelmente na borda inferior da “Membrana de Nasmyth”, induzindo a regressão controlada deste epitélio de proteção, para que novas bandas de esmalte dentário fossem expostas ao mesênquima condicionante e osteogênico.

4. 1. 8 - Aspectos Microscópicos do Fusionamento Maxilo-Radicular

O conceito “placa dentária maxilar” se estabelece dentro de um contexto anátomo-fisiológico, no qual as estruturas dentárias seriam indissociáveis dos elementos ósseos maxilares, e isto obrigatoriamente remete este estudo ao nível da análise histológica.

Portanto, são em elementos microscópicos histológicos que devem ser buscadas as necessárias evidências para a diagnose, estabelecimento e afirmação do conceito “placa dentária maxilar”.

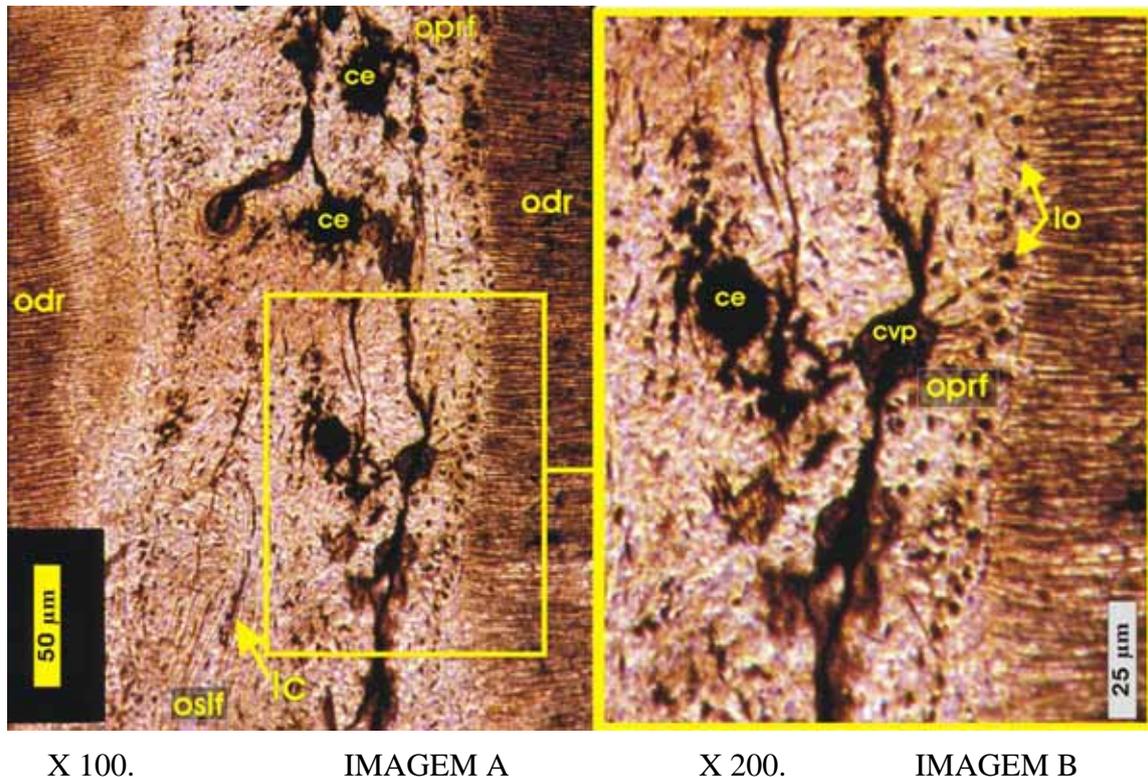


Figura 15. Composição fotográfica do processo de fusão maxilo-dentinária (maxilo-radicular) em rincossauro juvenil, do gênero *Hyperodapedon*, UFRGS-PV0965T. Zona interdental. (100 X & 200 X).

Abreviaturas: **ce**, canal de erosão; **cvp**, canal vascular primário; **lc**, linha cimentante; **lo**, lacuna de osteócito; **odr**, ortodentina radicular; **opr**, osso primário reticular de fusão; **oslf**, osso secundário lamelar de fusão.

Na Fig. 15 a imagem “A” mostra a zona de fusão situada entre duas raízes dentárias, das quais pode-se notar a estrutura de ortodentina radicular (**odr**), em ambos os lados da figura.

Ao centro pode-se observar que diversos elementos ósseos formam a zona de tecido ósseo de fusão. Isto infere diferenças no tempo de substituição do osso celular primário reticular de fusão (**opr**), o qual se apresenta mais à direita da zona de fusão, em relação ao osso secundário lamelar de fusão (**oslf**), que se situa mais à esquerda.

Estas correlações de atividade de substituição óssea também podem ser vislumbradas na imagem “B” onde se pode observar que as lacunas dos osteócitos (**lo**), são mais numerosas, estão aleatoriamente dispostos e apresentam-se preferencialmente globulosas, refletindo, assim, características de células que apresentariam um alto nível osteosintetizante, comumente encontradas em áreas de deposição, remobilização e substituição rápida de tecido ósseo (FRANCILLON-VIEILLOT *et alii*, 1990, p. 508).

Matrizes ósseas com caráter embriogênico, como os tecidos ósseos vasculares primários originados por membranas, geralmente apresentam natureza reticular, associando à densa vascularização uma baixa organização espacial e alta concentração de osteoblastos. Nesta área, em particular, o osso primário reticular está sendo substituído caracteristicamente por tecido ósseo secundário de natureza lamelar (ENLOW, 1969, pág. 49).

Amplios canais de erosão (**ce**), que apresentam um contorno interno irregular, substituem os canais vasculares primários (**cvp**), mais regulares internamente, iniciando o processo de reabsorção e redeposição óssea.

Na imagem “A” pode-se notar que a zona mais a direita apresenta um amplo cilindro de osso lamelar secundário de fusionamento (**olsf**), limitado por uma linha cimentante (**lc**), característica dos ossos de substituição. Isto permite inferir um tempo maior de fusionamento da estrutura radicular situada à direita em relação ao dente fixado do lado esquerdo.

4. 1. 9 Maximização da Análise Microscópica e Evidenciação da Linha de Fusionamento Maxilo-Dentinária

Os elementos histológicos que evidenciam as interações teciduais de fusionamento entre o osso maxilar de fusionamento e a dentina radicular podem e devem ser considerados como resultantes de um processo fisiológico em caráter ontogênico e, portanto passíveis de

serem diagnosticados em nível de microscopia. Neste sentido, a Fig. 16, a seguir, apresenta alguns dos elementos necessários à avaliação do sistema de fusionamento maxilo-radicular.

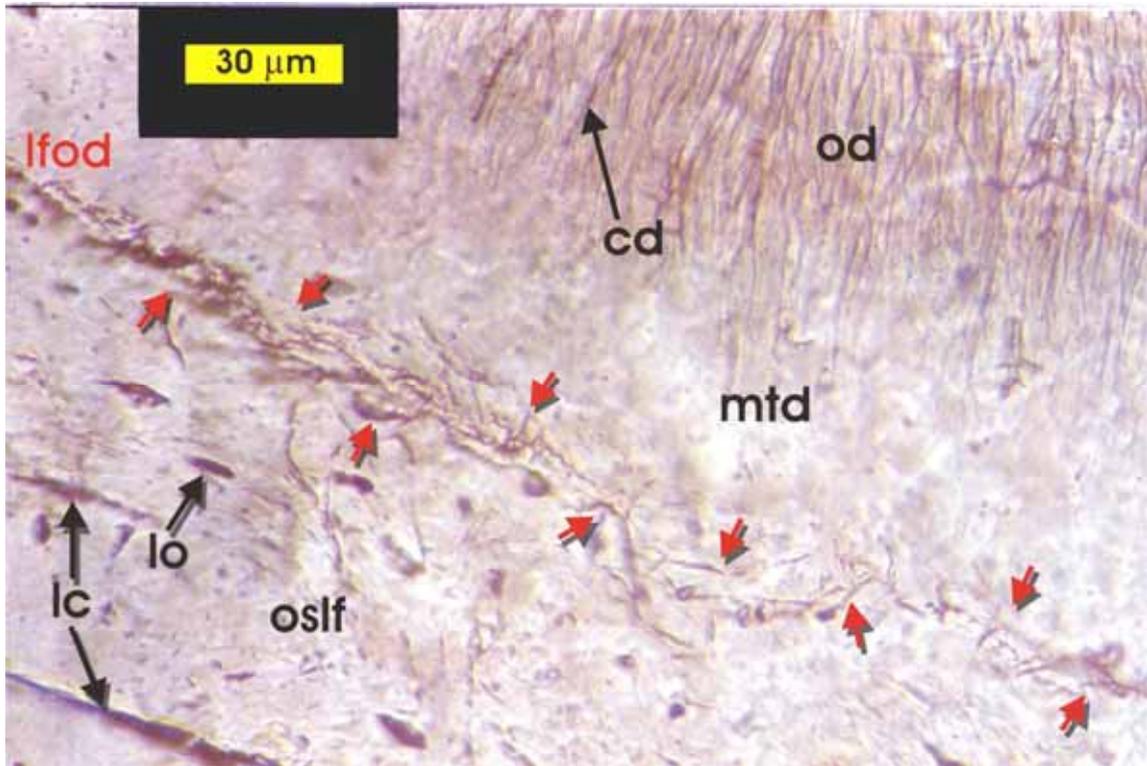


Figura 16. Composição fotográfica do processo de fusionamento ósteo-dentinário (maxilo-radicular), em exemplar juvenil de *Hyperodapedon* sp., UFRGS-PV0965T. (400 X). **Abreviações:** **cd**, canalículos dentinários, **lc**, linha cimentante; **lfod**, linha de fusionamento ósteo-dentinária; **lo**, lacuna de osteócito; **mtd**, manto da dentina; **od**, ortodentina; **oslf**, osso secundário lamelar de fusionamento.

A imagem da Fig. 16 mostra em sua porção mais superior duas zonas características da dentina primária. A ortodentina (**od**) apresenta os calículos dentinários regulares e quase perpendicularmente orientados em relação à parede radicular externa.

Entre a face radicular externa e os términos dos túbulos dentinários da ortodentina, está depositado um primeiro estrato dentinário, chamado de “manto da dentina” (**mtd**) que representa a primeira dentina a ser sintetizada logo após a diferenciação dos odontoblastos e que se caracteriza por não apresentar canalículos dentinários (**cd**), (OSBORN & TEN CATE, 1988, P.113).

Na parte mais inferior a imagem mostra tecido ósseo secundário lamelar de fusionamento (**oslf**) com diversas lacunas de osteócitos (**lo**) comprimidos e com seu longo eixo direcionado paralelamente a superfície radicular e as lamelas de matriz óssea. Sinais de linhas cimentantes (**lc**) podem ser vistas entre as lamelas ósseas e são comuns em zonas de reabsorção e redeposição ósseas (FRANCILLON-VIEILLOT et al, 1990, p. 506).

Entre o tecido ósseo e o manto da dentina pode-se observar uma linha de fusionamento osteo-dentinária (**lfod**), a qual representa a interface de contato destes tecidos e constitui o processo de fusionamento maxilo-dental. Caracteristicamente, esta linha se apresenta extremamente irregular. A interface de contato ocorre por imbricamento e fusionamento dos tecidos, sem evidenciar qualquer sinal de solução de continuidade entre a estrutura dentinária radicular e o tecido ósseo de fusionamento.

Isto leva à inferência de que este processo de fusionamento ocorria em nível de forma e também, muito provavelmente, em caráter histoquímico, através de adesão por síntese de matriz osteóide e de fibras colagênicas, às quais seriam posteriormente mineralizadas.

Alguns elementos histológicos vistos junto à linha de fusionamento podem representar “vestígios” de células epiteliais, resultantes da desagregação de partes da “Bainha de Hertwig”, elemento odontogênico ectodérmico derivado da borda cervical do órgão do esmalte, cuja função é orientar o desenvolvimento radicular, fazendo a indução e diferenciação das células da papila dental em odontoblastos radiculares.

Assim, deve-se considerar este sistema de fusionamento como um processo embriofisiológico complexo e único, que apresentava estágios histológicos progressivos, totalmente regulados, certamente sob controle embriônico celular e tissular.

Este conjunto de reguladores embrionários de morfodiferenciações teciduais permitia que o “osso de fusionamento” pudesse exercer as suas especializadas funções de condicionar e preparar as superfícies dentárias, do esmalte e da dentina, de forma a permitir a perfeita união

químico-mecânica dos tecidos ósseos maxilares, a qual também seria realizada pelo próprio osso de fusão.

4. 1. 10 Aspectos Mesoscópicos do Fusionamento Maxilo-Coronal

A formação das camadas ósseas na superfície mastigatória da placa dentária e seu subsequente fusão ao esmalte coronal podem ser observados também em nível de mesoscopia. Na Fig. 17, pode-se notar a íntima relação entre estes elementos anatômicos.

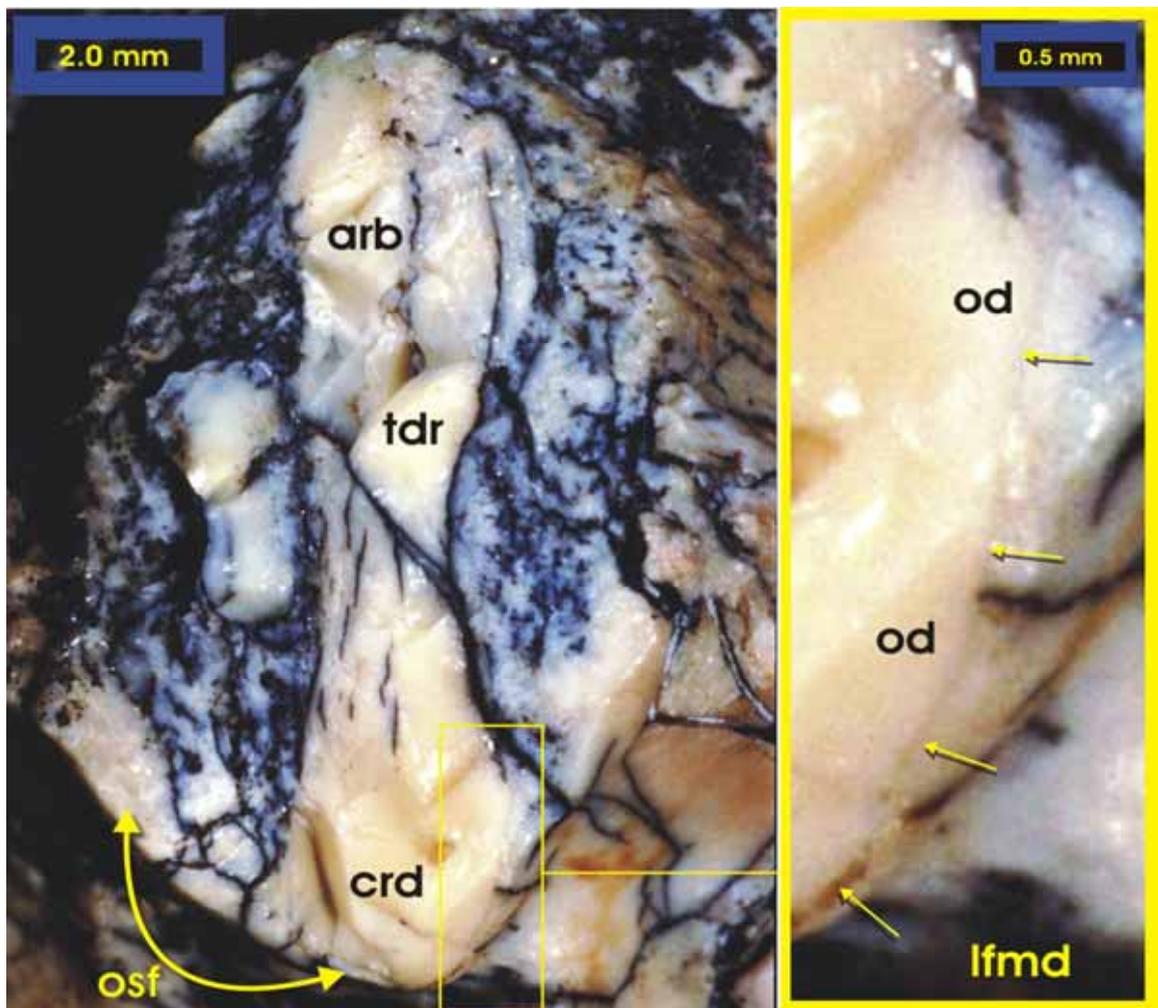


Figura 17. Composição fotográfica de maxilar e de dente maxilar, ambos fraturados, de exemplar adulto de um rincossauro do gênero *Hyperodapedon*, UFRGS-PV0967T.

Abreviações: **arb**, ápice radicular bulboso; **crd**, coroa dental; **lfmd**, linha de fusão maxilo-dentário; **odr**, tecido dentinário radicular; **od**, ortodentina; **osf**, osso secundário de fusão.

A imagem situada à esquerda do quadro da Fig. 17 mostra um dente cuja coroa dental (**crd**), se encontra totalmente recoberta por osso secundário de fusionamento (**osf**), o qual preencheu todo o espaço pericoronariano, eliminando qualquer indício das ranhuras interdentais que podem ser visualizadas em áreas maxilares com dentes jovens.

Entre a estrutura dental e o tecido ósseo maxilar, tanto em nível dental coronal como radicular, não existe o espaço periodontal ou qualquer gênero de espaço anatômico que indique a formação e ou presença de ligamento periodontal.

As estruturas ósseas não apresentam qualquer evidência de formação e organização macroscópica de estrutura de alvéolos ou de fusão entre uma parede alveolar regular e o tecido dentinário radicular (**tdr**). O ápice da raiz tem a forma bulbosa (**arb**), e também se apresenta fusionada ao osso maxilar.

Observando as relações de volume e comprimento coronal e radicular, pode-se concluir que a raiz dentária em *Hyperodapedon* sp. é desproporcionalmente mais longa e volumosa do que usualmente se observaria em outros vertebrados, e o dente parece estar incorporado e fazer parte do corpo da estrutura óssea maxilar.

Já na imagem ampliada à esquerda, pode-se notar detalhes da linha de fusionamento maxilo-dental (**lfmd**), em nível coronal, que não apresenta solução de continuidade entre o osso de fusionamento e a ortodentina (**od**). Entretanto, uma observação mais acurada indica que o tecido ósseo de cobertura da placa dental maxilar situado lateralmente à coroa dental parece formar uma parede cortical óssea bucal muito espessa. Esta superfície constituía a parte óssea fisiologicamente ativa da placa dental maxilar, estava exposta ao meio externo oral e participava da dinâmica mastigatória da placa dental.

O fato de que toda a coroa dentária está submersa sob osso de fusionamento sugere que as estruturas do periodonto de proteção, principalmente o epitélio juncional, não teriam sido formadas, inexistindo sua função de aderência ao esmalte.

Portanto, as estruturas dos tecidos gengivais de proteção não teriam sido formadas, permitindo a plena exposição e funcionalidade da placa dentária.

4. 1. 11 Aspectos Microscópicos da Linha de Junção Amelo-Dentinária em Dente Maxilar de Exemplar Juvenil de *Hyperodapedon* sp.

A formação dos tecidos dentários de *Hyperodapedon* sp. e a sua organização histológica evidenciam os processos embriônicos relacionados ao tempo de diferenciação dos odontoblastos e ameloblastos, uma vez que as matrizes teciduais calcificadas e fossilizadas registraram as seqüências dos eventos odontogênicos durante a formação dos odontódes.

A presença de esmalte ou enamelóide, por exemplo, pode ser inferida à partir de análises histológicas baseadas nas evidências microscópicas encontradas (SMITH, M. M. 1995).

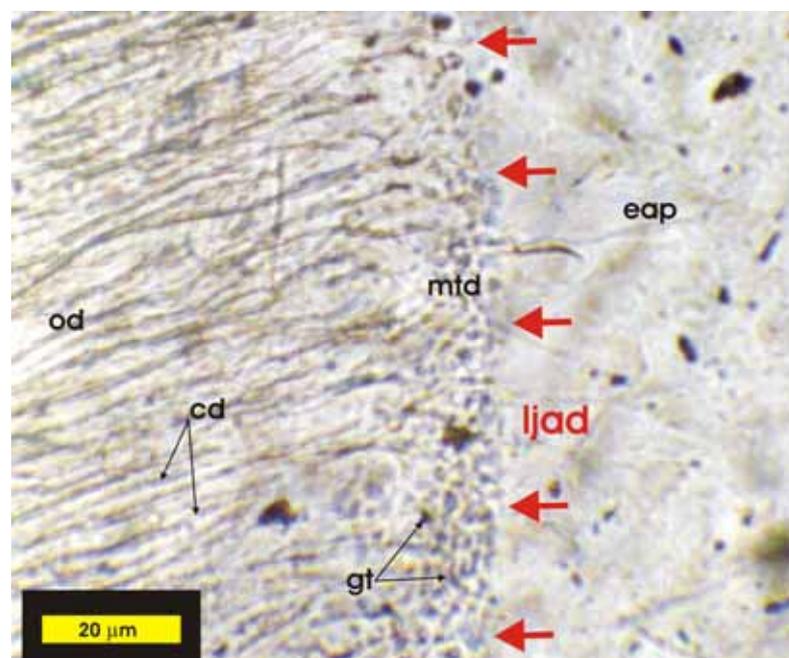


Figura 18. Composição fotográfica da “Linha de Junção” amelo-dentinária de dente maxilar de exemplar juvenil de *Hyperodapedon* sp., UFRGS-PV0965T. (600 X).

Abreviações: **cd**, canalículos dentinários; **eap**, esmalte aprismático; **gt**, Grânulos de Tomes; **ljad**, linha de junção amelo-dentinária (setas vermelhas); **mtd**, manto da dentina; **od**, ortodentina.

Na Fig. 18 (pág. 80), as grandes setas vermelhas indicam a “linha de junção amelo-dentinária” (**ljad**), que é a interface de contato entre o manto da dentina (**mtd**) e a camada de esmalte aprismático (**eap**), que se situa à direita da imagem. Mais ao lado esquerdo tem-se uma típica camada de ortodentina, (**od**), com seus canalículos dentinários (**cd**) bastante regulares.

Também é possível visualizar, ao lado direito da linha de junção amelo-dentinária, uma grande concentração de estruturas dentinárias pequenas e globulosas chamadas de Grânulos de Tomes (**gt**), as quais representariam a forma característica da extremidade inicial dos prolongamentos dos odontoblastos, após sua diferenciação e lenta síntese de matriz dentinária, constituída pelo manto dentinário (TEN CATE, 1985, p. 138).

A existência do manto de dentina e a delimitação de uma nítida “linha de junção” são evidências de uma regulação e de controles embriológicos intrínsecos, que determinaram que a diferenciação dos ameloblastos ocorresse somente após os odontoblastos secretarem uma primeira camada de matriz pré-dentínica (SMITH, 1995, p. 131).

Conseqüentemente a dentina é produzida e depositada centripetamente em relação à linha de junção amelo-dentinária, enquanto os odontoblastos migram em direção à câmara pulpar. Por outro lado, a produção de esmalte ocorre centrifugamente à lamina basal do epitélio interno do órgão do esmalte, com os ameloblastos migrando em direção ao órgão do esmalte.

Nestas condições, os produtos sintetizados por odontoblastos e ameloblastos não se misturam, pois ambas as matrizes são secretadas em direções divergentes à lâmina basal embrionária do epitélio interno do órgão do esmalte. Isto define objetivamente, embora de forma indireta, que a natureza da secreção externa ao manto dentinário trata-se de verdadeiro esmalte dentário.

Também se pode notar que este esmalte, embora não apresente boas condições de

análise da sua estrutura organizacional interna, denota a inexistência de estruturas originárias da presença de canalículos dentinários (**cd**), característicos das matrizes de típico enamelóide. Todos estes elementos orientam para que se possa classificar o material sintetizado externamente à junção amelo-dentinária, em rincossauros do gênero *Hyperodapedon*, como sendo de “verdadeiro esmalte”.

4. 1. 12 Aspectos Microscópicos e as Relações Entre Uma Coroa Dental e Camadas de Osso de Fusionamento

Os dentes maxilares dos rincossauros do gênero *Hyperodapedon* apresentam um conjunto de interações com o osso maxilar de fusionamento e com as camadas superpostas de tecido ósseo de fusionamento coronal. O fusionamento das camadas ósseas ao esmalte dentário e os processos histológicos e celulares decorrentes deste fenômeno também se encontram registrados nas matrizes dos tecidos calcificados do esmalte e das lâminas ósseas fossilizadas.

A análise destes tecidos, apresentados na Fig. 19, permite inferir e evidenciar, quais os processos de osteogênese que estariam envolvidos na formação destes elementos da placa dentária.

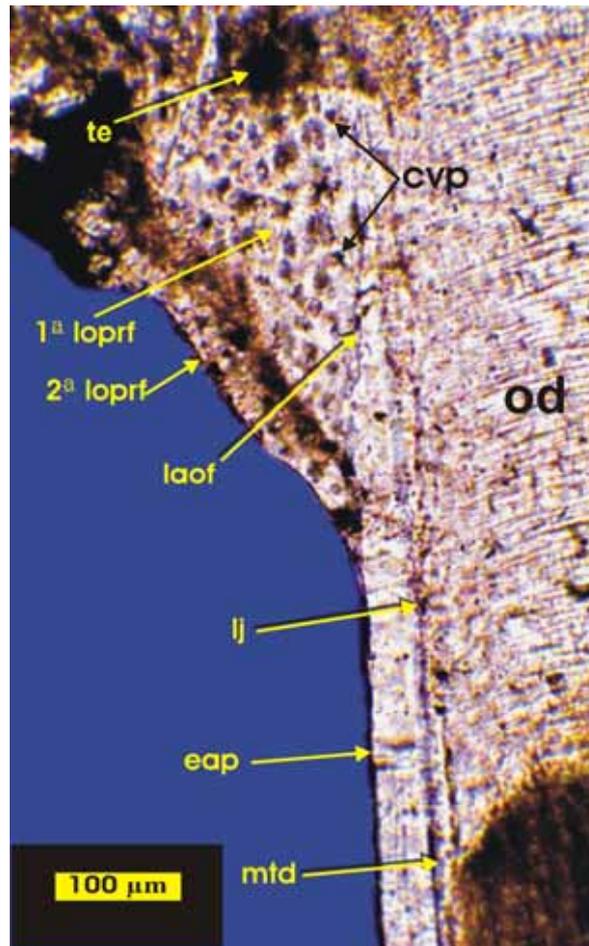


Figura 19. Composição fotográfica da zona de fusão maxilo-dental coronal em exemplar juvenil de *Hyperodapedon* sp., UFRGS-PV0965T. (100 X).

Abreviações: **cvp**, canais vasculares primários; **eap**, esmalte aprismático; **laof**, linha amelo-osteal de fusão; **lj**, linha de junção; **mtd**, manto da dentina; **od**, ortodentina; **oprf**, osso primário reticular de fusão; **te**, túneis de erosão.

A imagem da Fig. 19 mostra, à direita, em corte longitudinal, a face lateral de uma parte da estrutura dental interna, formada por ortodentina (**od**), seguindo-se o fino estrato do manto da dentina (**mtd**). A seguir, a estrutura dental mostra a capa estreita de esmalte aprismático (**eap**). Entre o manto da dentina e a cobertura de esmalte encontra-se a “linha de junção” (**lj**). Na parte superior esquerda, duas lâminas de osso primário reticular de fusão (**oprf**), apresentam inúmeros canais vasculares primários (**cvp**). Estes registram processos de reabsorção interna que levam à formação de “túneis de erosão”, (**te**), que representam a primeira fase do processo de substituição do tecido ósseo primário de fusão por osso secundário lamelar de fusão. A primeira camada de osso de

fusionamento (**1ª oprf**), fusionou-se ao esmalte através de uma imbricada e irregular linha amelo-osteal de fusionamento (**laof**), onde não existem indícios de solução de continuidade entre ambos. Uma **2ª oprf**, mais fina e mais externamente localizada, parece subir por sobre a primeira camada de osso reticular de fusionamento e se fusionar a uma estreita faixa de esmalte exposta mais apicalmente.

Hipoteticamente, a razão dos imbricamentos na linha amelo-osteal de fusionamento poderia estar relacionada a uma suave e reabsortiva ação do mesênquima osteogênico sobre o esmalte recém-formado, previamente à formação de matriz do osso de fusionamento, o que tornaria o processo de fusão maxilo-dental mais eficiente. Isto deveria ocorrer após a controlada e ritmada retração da faixa cervical de células epiteliais de proteção que formavam o órgão reduzido do esmalte.

4. 1. 13 Esquematização das Relações Histológicas Entre Um Dente e Camadas de Tecido Ósseo de Fusionamento

Nesta composição esquemática é possível demonstrar as formas das interfaces de contato entre as superfícies teciduais envolvidas no fusionamento entre o esmalte dentário e o osso de fusionamento.

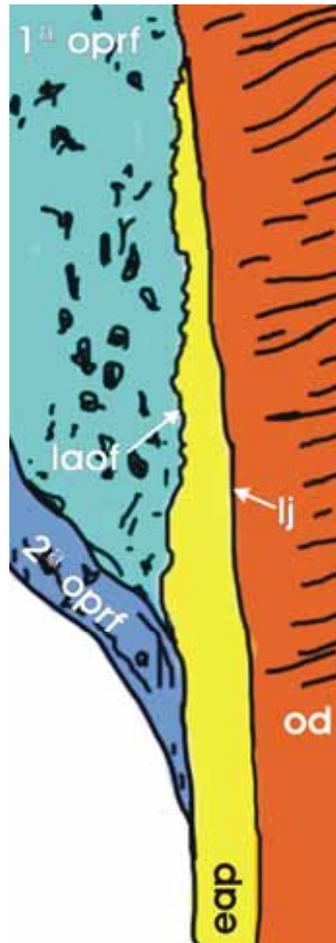


Figura 20. Composição esquemática da zona de fusão maxilo-dental coronal em exemplar juvenil de *Hyperodapedon* sp., UFRGS-PV0965T. (100 X). Conforme a Fig. 19 (pág 84).

Abreviações: **eap**, esmalte aprismático; **laof**, linha amelo-osteal de fusão; **lj**, linha de junção amelo-dentinária; **od**, ortodentina; **oprf**, osso primário reticular de fusão.

Nesta figura, pode-se obter uma melhor observação da natureza irregular e dos imbricamentos físicos que aparecem sobre a linha amelo-osteal de fusão (**laof**), que são sugestivos de que a superfície externa do esmalte aprismático sofreu uma ação de caráter erosional ou prévia corrosão, a qual seria um efeito condicionante no sentido de potencializar a “adesão” químico-mecânica do fusão ósseo posterior.

Como alguns estudos de Ten Cate (1998, p. 169) puderam comprovar, os cristalitos orientados perpendicularmente à linha de junção amelo-dentinária (**lj**), são mais suscetíveis de sofrerem condicionamento a partir de substâncias ácidas. Desta maneira, a presença destas irregularidades em dentes fusionados de *Hyperodapedon* sp., poderia potencializar a união

entre o esmalte aprismático (**eap**) e o osso primário reticular de fusionamento, (**opr**f). Isto evidenciaria a existência de um sistema de regulação e de controle seqüencial de modulação e diferenciação das células e tecidos envolvidos no processo de preparação, condicionamento das superfícies e secreção das matrizes deste sistema de fusionamento maxilo-dentário.

4. 1. 14 Relações Entre Duas Camadas de Tecido Ósseo de Fusionamento e o Esmalte Dentário, Sob Microscopia de Luz Polarizada

A justaposição e o fusionamento das lâminas de osso reticular coronal ao esmalte dentário podem ser evidenciados por diferenças nas estruturas vasculares presentes nas matrizes de tecido ósseo e, também, pelas alterações nas matrizes de esmalte, na zona de contato entre estes tecidos.

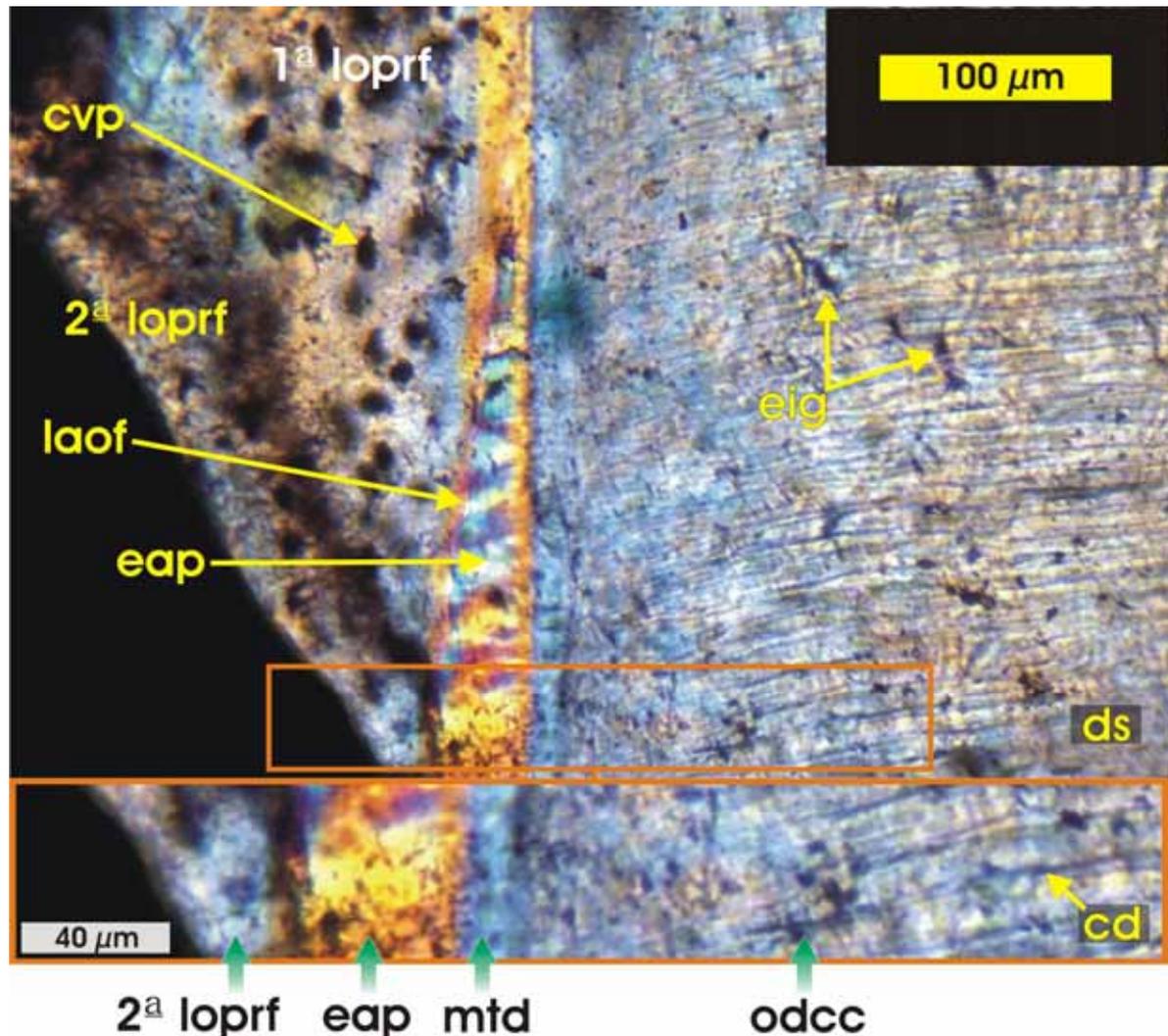


Figura 21. Composição fotográfica da zona de fusão maxilo-dental coronal, sob luz polarizada, em exemplar juvenil de *Hyperodapedon* sp., UFRGS-PV0965T. (32 X).

Abreviações: **1ª loprf**, camada inferior de osso primário reticular de fusão; **2ª loprf**, camada externa de osso primário reticular de fusão; **cd**, canalículo dentinário; **cvp**, canais vasculares primários; **ds**, dentina secundária; **eap**, esmalte aprismático; **eig**, espaços interglobulares; **laof**, linha amelo-osteal de fusão; **mtd**, manto da dentina; **odcc**, ortodentina coronal circumpulpar.

A imagem da Fig. 21 mostra o contato esmalte-dentinário e a cobertura de duas camadas de tecido ósseo de fusão. Ao lado direito da figura pode-se notar os primeiros estratos de dentina coronal, que eram depositados provavelmente de forma muito rápida.

Externamente à uma camada de ortodentina coronal circumpulpar (**odcc**), pode-se visualizar um estrato dentinário externo diferenciado, que é o manto dentinário (**mtd**), o qual, por apresentar feixes de fibras colágenas grosseiras, pode ser observado sob microscopia de

luz polarizada, devido aos diferentes índices de refração que apresenta em relação à ortodentina, que foi sintetizada logo a seguir.

Entre os canalículos dentinários, podem ser vistas as estruturas chamadas de “espaços interglobulares” (**eig**), que refletiriam falhas no padrão globular de calcificação das matrizes dentínicas e que estariam associadas a processos rápidos de dentinogênese e de desenvolvimento acelerado das estruturas dentinárias (TEN CATE, 1985, p. 137).

Sobre a área central, um fino estrato de esmalte aprismático, (**eap**), reflete a cor amarela. Do lado esquerdo, são visíveis duas camadas superpostas de tecido ósseo primário reticular de fusionamento (**oprf**), que recobrem a face externa do esmalte dentário e apresentam numerosos canais vasculares primários (**cvp**). Estas duas camadas de osso primário de fusionamento estão fortemente fusionadas à superfície do esmalte dentário por uma linha de fusionamento amelo-osteal (**laof**). Esta linha apresenta-se sem qualquer indício de solução de continuidade entre ambos os tecidos, estando ausente o espaço para a existência de qualquer estrutura de natureza periodontal.

Adicionalmente, pode-se notar que, na primeira camada de osso primário reticular de fusionamento os canais vasculares primários circulares estarão se tornando levemente irregulares, devido às atividades osteoclásticas que levam à reabsorção do tecido ósseo primário de fusionamento, sob a forma de túneis de erosão, e ao subsequente preenchimento destes túneis por tecido ósseo de natureza lamelar secundária.

4. 1. 15 Aspectos Histológicos da Zona Apical Intra-Radicular e Peri-Apical de Dente em Desenvolvimento de Exemplar Juvenil de *Hyperodapedon* sp.

O crescimento dentário radicular estava diretamente relacionado com os processos de remobilização dos tecidos ósseos maxilares da região peri-apical, em presença dos elementos

que refletem a reabsorção das trabéculas ósseas formadas anteriormente para a criação do espaço necessário ao pleno desenvolvimento radicular.

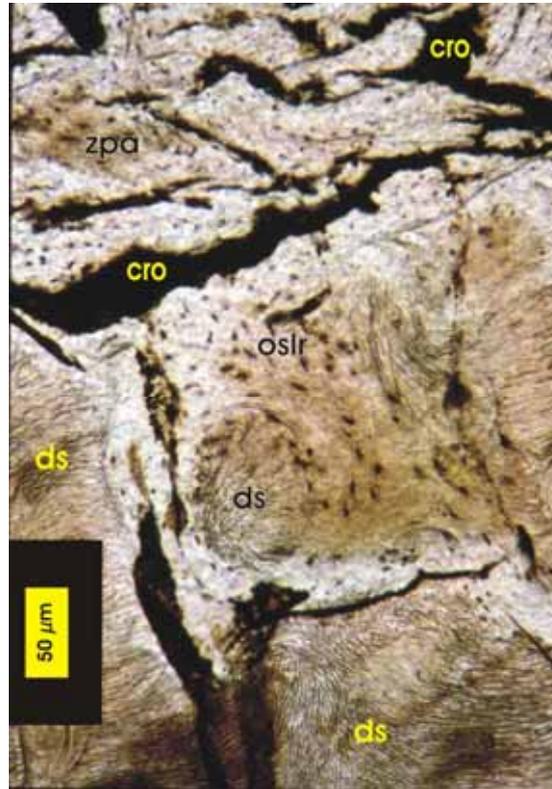


Figura 22. Composição fotográfica da zona apical, intra-radicular, de dente em desenvolvimento, de exemplar juvenil de *Hyperodapedon* sp., UFRGS-PV0965T. (32 X).
Abreviações: **cro**, cavidade de reabsorção óssea; **ds**, dentina secundária; **oslr**, osso secundário lamelar residual; **zpa**, zona periapical.

A imagem da Fig. 22 mostra parte do interior da câmara pulpar apical, o ápice radicular aberto e as estruturas ósseas maxilares periapicais.

No entorno do forâmen apical nota-se a presença de camadas de dentina secundária (**ds**), que envolvem estruturas ósseas remanescentes de atividade osteoclástica, constituídas por osso secundário lamelar residual (**oslr**), ou de natureza Haversiana, e que constituíam a estrutura maxilar. Sobre a zona periapical (**zpa**), ocorria uma grande presença de cavidades de reabsorção óssea de caráter fisiológico (**cro**), às quais preparavam o espaço necessário ao crescimento radicular.

Esta imagem evidencia que os rincossauros do gênero *Hyperodapedon* apresentavam um processo contínuo de crescimento radicular, o qual exigia um também persistente processo de reabsorção das estruturas ósseas maxilares da região do periápice, no sentido de constituir o espaço necessário ao desenvolvimento radicular e organização do processo de fusionamento radicular apical.

Este crescimento radicular permanente se dava dentro de um contexto de desenvolvimento ontogenético do maxilar, com a aposição dorsal do maxilar, em caráter centrifugal, de tecido ósseo laminar fibrolamelar primário sob controle da zona ativa, localizada na região maxilar posterior, em sincronia com a atividade odontogênica da lâmina dentária.

Deve ser lembrado que este modelo de desenvolvimento radicular permanente implicava na retenção de uma bainha de Hertwig, em caráter embriogênico, durante todo o tempo de crescimento radicular, o que infere alterações heterocrônicas destas células epiteliais, quando se compara com as raízes dentárias de muitos outros Diápsidas, os quais apresentavam um crescimento radicular embrionicamente limitado pela esfoliação dentária contínua do modelo polifiodonte e da substituição dentária “por debaixo”.

4. 1. 16 Detalhamento Microscópico da Zona de Reabsorção Óssea Periapical e Evidenciação dos Processos de Osteoclasia

Ao analisar as estruturas ósseas periapicais dos maxilares de exemplares juvenis de *Hyperodapedon* sp. notam-se imensas zonas de reabsorção, as quais podem ser avaliadas microscopicamente no sentido da evidenciação dos processos fisiológicos relativos aos altos níveis de atividade osteoclástica.

Na Fig. 23, essas atividades de osteoclasia ficam caracterizadas pela presença das

linhas arqueadas de reabsorção óssea e outras estruturas microscópicas características.

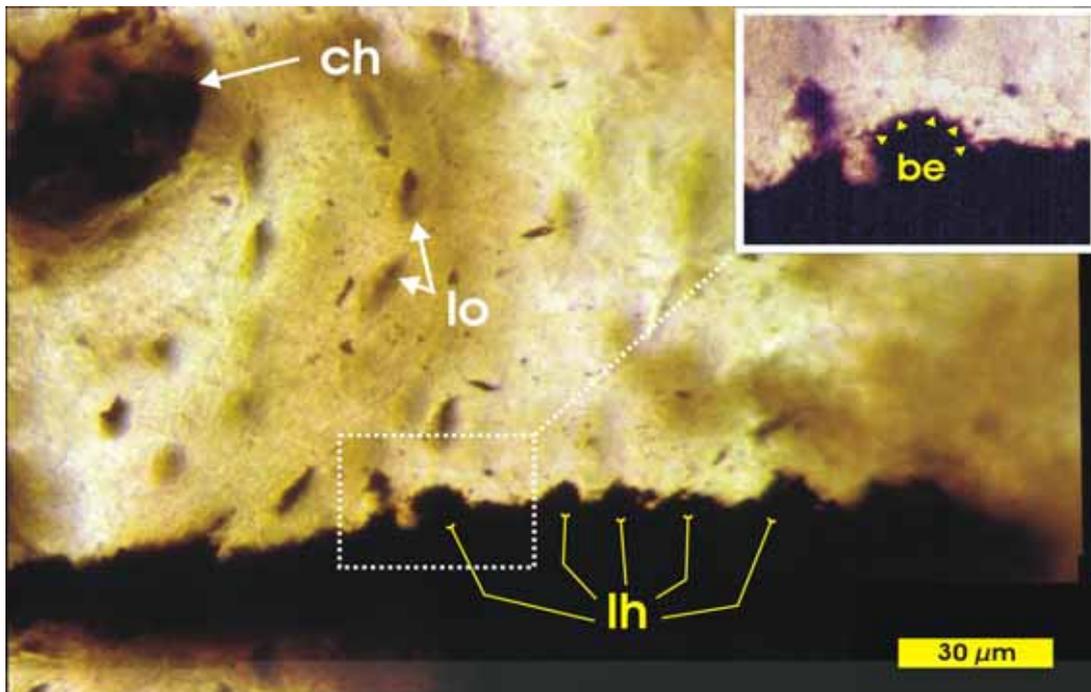


Figura 23. Composição fotográfica de uma linha de reabsorção óssea periapical em exemplar juvenil de *Hyperodapedon* sp., UFRGS-PV0965T. (400 X).

Abreviações: **be**, borda em escova; **ch**, canal Haversiano; **lh**, Lacunas de Howship; **lo**, lacunas dos osteócitos.

A imagem maior na Fig. 23 mostra, em detalhes uma parte restante de um osteón secundário, onde o canal Haversiano (**ch**) pode ser visto acima, à esquerda. Também podem ser vistas as lacunas dos osteócitos (**lo**), que se referem às cavidades das células que sintetizaram a matriz óssea calcificada em seu entorno e que formaram as diversas lamelas do osteón.

Uma linha óssea arqueada e com uma margem irregular apresenta um conjunto de lacunas de osteoclastos, também chamados de Lacunas de Howship (**lh**). Nas trabéculas submetidas aos processos de reabsorção óssea, como visto por ampliação na imagem menor, acima e à direita, as lacunas dos osteoclastos mostram a característica “borda em escova” (**be**), (BAILEY, 1976, P. 121).

Estas zonas osteolíticas são comuns no interior das placas-dentais maxilares de *Hyperodapedon* sp., e juntamente com os túneis de erosão periapicais, evidenciam os eventos

de remobilização e reorganização ósseas resultantes dos processos de crescimento e desenvolvimento dentais radiculares, bem como do crescimento e desenvolvimento das estruturas ósseas maxilares.

4. 1. 17 Detalhes da Estrutura dos Cristalitos do Esmalte Aprismático em Dente de *Hyperodapedon* sp., Sob Luz Polarizada

Ao analisar o esmalte dentário sob microscopia de luz polarizada, pode-se evidenciar a sua real natureza pela organização, a extensão e a direção dos cristalitos do esmalte.

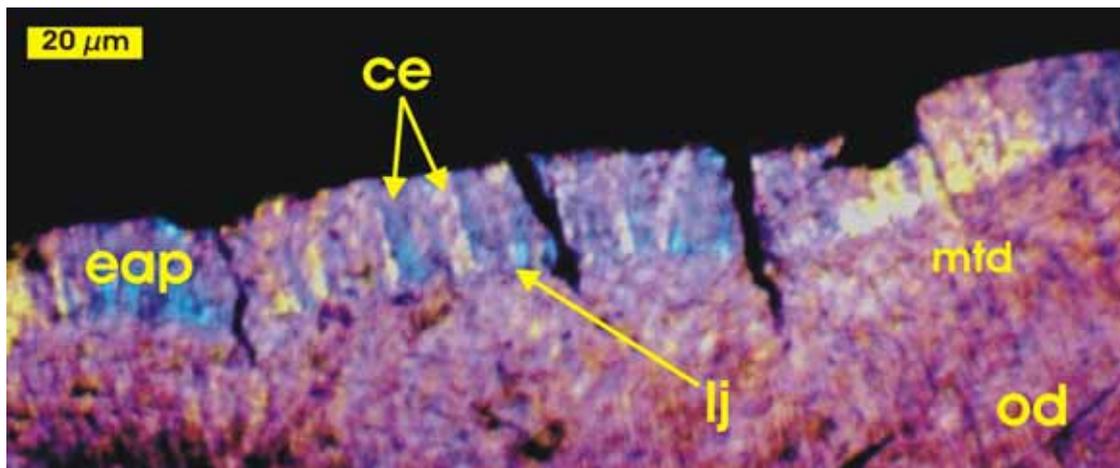


Figura 24. Composição fotográfica do esmalte dentário de dente maxilar em exemplar juvenil de *Hyperodapedon* sp., UFRGS-PV0965T, sob microscopia de luz polarizada, em superfície externa livre, não recoberta por osso de fusionamento. (100 X).

Abreviações: **ce**, cristalitos de esmalte; **eap**, esmalte aprismático; **lj**, linha de junção; **mtd**, manto da dentina; **od**, ortodentina.

A imagem da Fig. 24 mostra uma camada regular de esmalte aprismático (**eap**), onde todos os cristalitos de esmalte (**ce**), se originam centrifugamente a partir da linha de junção (**lj**) e se dirigem perpendicularmente orientados em relação à esta linha amelo-dentinária. Pode-se observar, ainda, que todos os cristalitos estão organizados em visível paralelismo entre si.

Todos os cristalitos, aparentemente, atingem a superfície externa do esmalte, a qual, contrariamente ao que vemos nas áreas recobertas por osso de fusionamento, aqui se apresenta bastante regular. Também em sua espessura, a camada de cristalitos de esmalte se mostra bastante regular e uniforme, acima do estrato do manto da dentina (**mtd**) e da camada subjacente de ortodentina (**od**).

A presença da linha de junção, os cristalitos orientados perpendicularmente a ela, e o paralelismo mútuo destes cristalitos são características de esmalte aprismático, senso Carlson (1990. p. 535).

4. 1. 18 A Formação Osteogênica Intramembranosa e o Centro de Formação Óssea Maxilar em *Hyperodapodon* sp. .

Nestas observações, constatou-se que os ossos maxilares, de rincossauros *Hyperodapodon* sp. apresentavam apenas um centro de ossificação bem definido, cuja função era inicializar, organizar e orientar a deposição das camadas laminares de tecido ósseo e a organização dos canais vasculares primários na camada osteogênica do perióstio.

A presença deste único centro de ossificação intramembranosa no desenvolvimento embriológico dos maxilares está de acordo com o que é padronizado para os tetrápodes terrestres por Ten Cate, (1985). Assim, o crescimento do osso maxilar seguia processos pré-definidos ontogênicamente em associação com a lâmina dentária, a qual também permanecia embriologicamente ativa durante toda a vida reptiliana.

Como se pode ver na Fig. 25 (pág. 94), este centro de desenvolvimento ósseo estava situado na face posterior da placa dentária maxilar, localizando-se próximo ao ângulo lateral inferior desta face.

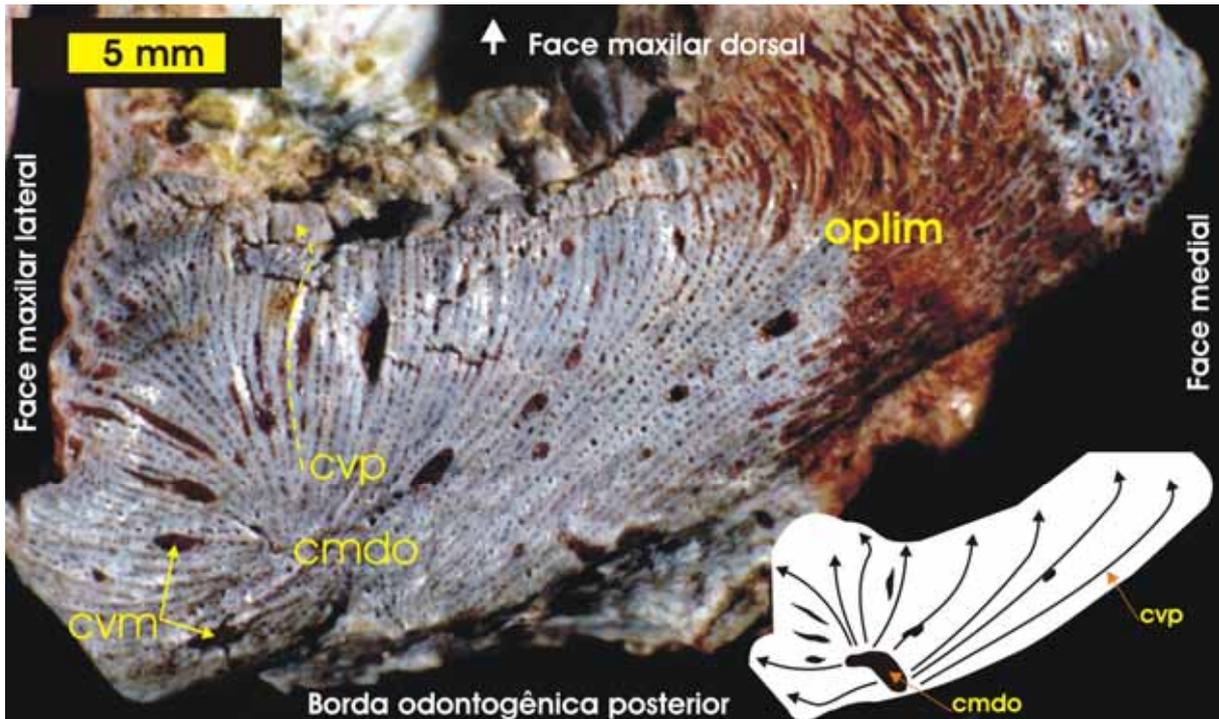


Figura 25. Composição fotográfica e esquemática do centro de inicialização do processo de ossificação intramembranosa, na face maxilar posterior de exemplar adulto de rincossauro do gênero *Hyperodapedon*, MCN-PV3587. Vista posterior.

Abreviações: **cmdo**, centro maxilar de desenvolvimento ósseo; **cvm**, canal vascular maxilar; **cvs**; canais vasculares primários, **oplim**, osso primário laminar intramembranoso.

O desenvolvimento ontogênico característico de um osso intramembranoso, em maxilar de *Hyperodapedon* sp., é perfeitamente observado e analisado no contexto formacional e organizacional.

Nesta imagem, da Fig. 25, pode-se notar que a formação óssea e a orientação dos canais vasculares primários (**cvm**) apresentam um padrão de radiação, desde o centro maxilar de desenvolvimento ósseo (**cmdo**), no qual a direção inicial é no sentido látero-lateral e praticamente em todas as direções. Somente ao atingirem as bordas da face maxilar posterior é que estes canais vasculares primários flexionam-se no sentido pósterio-anterior do maxilar. Este tecido ósseo é, por definição, um osso primário fibrolamelar laminar e, portanto, não osteonal.

É ainda possível observar, nesta face posterior, a presença de canais vasculares maxilares (**cvm**), que representariam o conjunto de vasos sanguíneos que transitam dentro das

estruturas maxilares e que, muito provavelmente, eram responsáveis pela irrigação sanguínea e trânsito neuronal dos dentes e dos ossos maxilares.

4.1.19 A Placa Dentária Maxilar e a Fisiologia Mastigatória: Evidência Microscópica de Abrasão e Exposição Oral do Tecido Ósseo de Fusionamento

Entre as questões que intrigam a todos os que estudam a fisiologia mastigatória dos rincossauros está aquela que se refere a uma possível exposição – inclusive com desgaste - do osso de fusionamento, ou seja: sem cobertura de uma gengiva protetiva. Ainda se questiona, constantemente, se o osso de fusionamento (osso de cobertura do maxilar) tomaria parte ativa no processo mastigatório, ou seja, se atuaria junto com os dentes no processamento dos alimentos durante o forrageio destes rincossauros.

Estes fatos não são respondíveis com absoluta certeza, mas, em algumas imagens de microscopia, é possível encontrar evidências que corroboram que o tecido ósseo de fusionamento da superfície maxilar das placas dentárias encontrava-se exposto, sem cobertura de mucosa protetiva resiliente ou córnea, e seria efetivamente atuante durante a mastigação, formando parte ativa da superfície de mastigação dos alimentos.

Na Fig. 26 pode-se notar, em um corte realizado junto à vertente lateral do sulco principal de um maxilar, uma raiz dentária cortada em bisel juntamente com o osso de fusionamento de seu entorno. Este corte em bisel forma uma linha reta entre a estrutura dentinária radicular e o osso ao seu lado, indicando que ambos os tecidos foram submetidos à abrasão do processo mastigatório.

Como se observa, não existe qualquer indício de esmalte presente entre a dentina e o tecido ósseo de fusionamento. Isto denota tratar-se de uma área de desgaste na qual já teriam sido desgastadas camadas de dentina coronal, do esmalte aprismático e também do osso

coronal de fusão.

Visualiza-se, também, que o tecido ósseo apresenta-se pouco vascularizado e, portanto, seria um osso lamelar ou Haversiano de natureza secundária ou terciária.

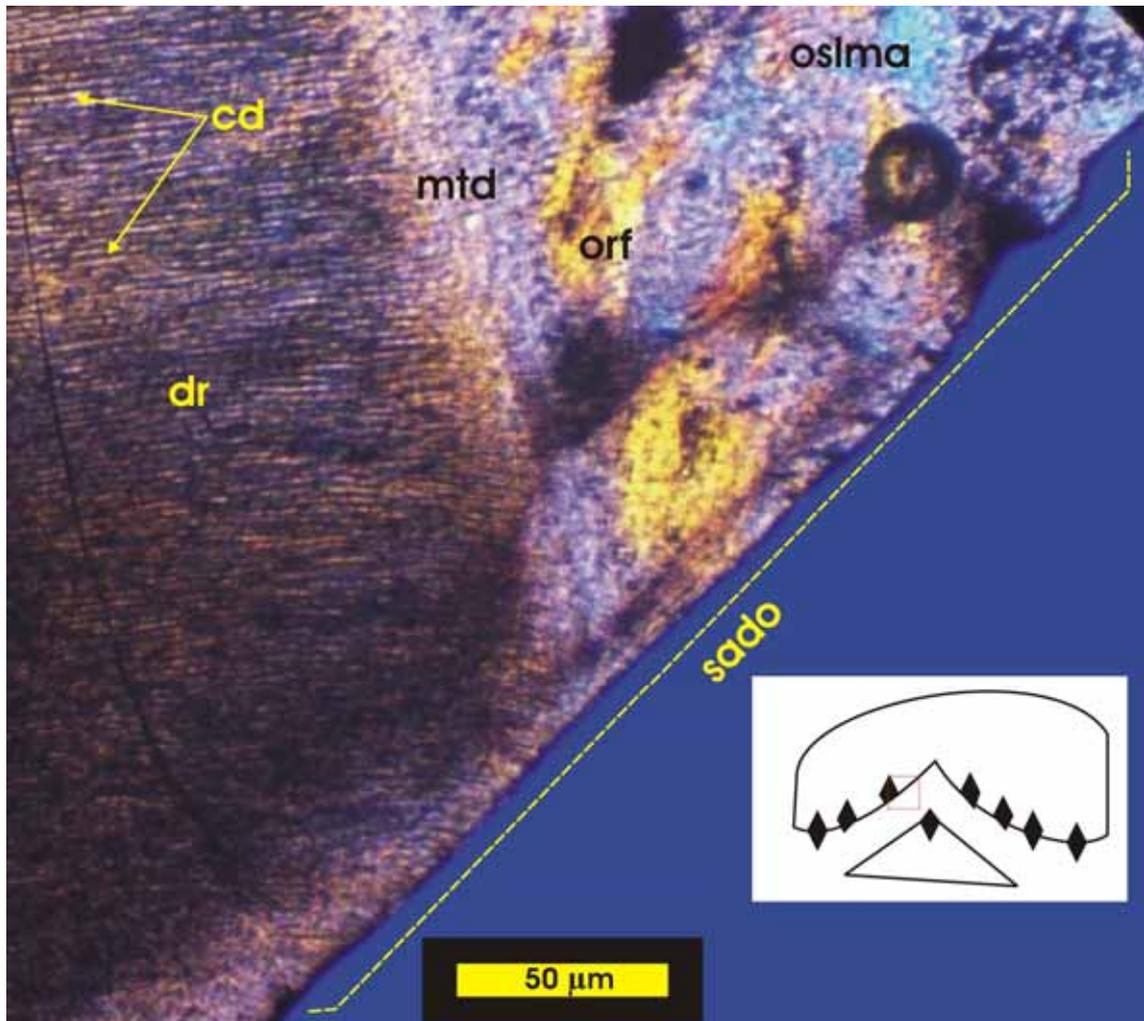


Figura 26. Composição fotográfica de corte em bisel da área de superfície mastigatória dentino-osteal maxilar em *Hyperodapedon* sp., juvenil, UFRGS-PV0965T, sob microscopia de luz polarizada. (100 X). No pequeno quadro o desenho esquemático orienta qual área mastigatória da placa maxilo-dentária está sob observação microscópica.

Abreviaturas: **cd**, canálculos dentinários; **dr**, dentina radicular; **mtd**, manto dentinário; **orf**, osso radicular de fusão; **oslma**, osso secundário lamelar maxilar sob abrasão; **sado**, superfície de abrasão dentino-osteal.

Na Fig. 26, pode-se notar que a linha de fusão entre a dentina radicular e o osso maxilar não apresenta qualquer indício de diferencial no índice de resistência à abrasão entre ambos os tecidos, uma vez que a linha gerada neste corte apresenta-se totalmente

retilínea e regular. Isto também evidencia que o osso estaria totalmente exposto, sem qualquer tecido gengival de cobertura e proteção, sendo submetido às ações abrasivas do forrageio de plantas e às atividades bacterianas da microbiota oral anfíbio.

Isto somente foi possível devido às transformações ocasionadas pelas substituições dos tecidos ósseos vasculares primários por tecidos ósseos osteonais secundários e até terciários, de natureza mais laminar, e também por deposição intersticial simples de matriz osteóide acelular e sua posterior mineralização.

Ao serem submetidos a estas remobilizações e redeposições, os tecidos ósseos de cobertura das placas dentárias teriam seus osteons, lacunas de osteócitos, canais de Haver, canais de Volkmann e canalículos dos osteócitos totalmente obliterados, o que lhes conferiria uma grande resistência à abrasão mastigatória e às ações patológicas bacterianas.

Não se pode descartar a possibilidade de que, além das alterações das reorganizações histológicas, os tecidos ósseos de fusão pudessem ter sido submetidos a processos de hipercalcificação fisiológica das matrizes ósseas, semelhantes aos que ocorrem em certos processos de esclerose óssea fisiológica. Isto poderia explicar o alto nível de obliteração dos osteons das estruturas das placas maxilares dos rincossauros do gênero *Hyperodapedon*, habilitando-as, ainda mais, à exposição ao meio bucal e a serem utilizadas para a mastigação, juntamente com as peças dentárias.

5 DISCUSSÃO

5.1 A ELABORAÇÃO DE UM MODELO HIPOTÉTICO PARA A ONTOGÊNESE DAS PLACAS MAXILO-DENTÁRIAS

As dentições dos rincossauros, apesar de serem estudadas há muito tempo, ainda têm mantido sem respostas uma série de questões que intrigam os pesquisadores.

As dificuldades pregressas para se estabelecer uma histologia óssea e dentária dos rincossauros, que correspondesse aos fundamentos básicos da odontogênese, da ontogênese da estrutura óssea maxilar e do aparelho estomatognático como um todo, resultou, com certeza, de não terem sido analisadas espécimes juvenis, cujo estado de conservação tafonômica tivesse sido adequado aos estudos macroscópicos, mesoscópicos e microscópicos necessários.

Paralelamente, a ausência de sistemas dentários homólogos em animais vivos certamente dificultou o desenvolvimento de um “modelo ontogênico hipotético”, ao qual poderiam ser atribuídos os mecanismos embriológicos que levariam à provável origem das placas dentárias maxilares dos rincossauros.

Por outro lado, deve-se manifestar que diversas inferências, estabelecidas na bibliografia referencial como premissas válidas sobre os tecidos dentários dos rincossauros, mostraram-se dúbias durante a realização deste trabalho. Outras, ainda, revelaram-se total ou parcialmente equívocas, principalmente devido aos conceitos histológicos inconsistentes que foram utilizados por diversos autores para efetivar seus diagnósticos teciduais.

Portanto, este trabalho foi desenvolvido de forma que se possa descrever holisticamente, classificar e explicar a presença dos diversos tecidos e órgãos dentários que compõem a placa dental maxilar de *Hyperodapedon* sp.. Assim, procurou-se trabalhar em um

contexto da ontogênese dos órgãos dentais e das estruturas ósseas maxilares como um todo, utilizando conceitos embriológicos e histológicos universais.

Entretanto, a descrição e a análise da placa dentária será realizada inicialmente por partes, como forma de se facilitar o estudo e a compreensão, enfatizando que, entre todas as avaliações analíticas, estar-se-ão destacando aquelas que apresentem uma melhor e mais adequada capacidade de resolução crítica.

5.2 SUPERFÍCIE MASTIGATÓRIA DA PLACA MAXILO-DENTÁRIA

Em primeiro lugar, deve-se estabelecer, com precisão e de modo coerente, a localização da lâmina dental embrionária, a qual se estenderia por toda a face posterior da placa dental maxilar. E provavelmente cresceria e acompanharia o desenvolvimento ontogenético do crânio durante a vida do réptil.

Como se observa nas Figuras 8 e 12, (págs. 56, 66) em um exemplar de placa maxilo-dental de um *Hyperodapedon* sp. juvenil, UFRGS-0966T, pode-se notar diversas estruturas, que serão aqui denominadas de proto-alvéolos incompletos e vazios (**paiv**), as quais representam as localizações de desenvolvimento dos germens dentários. Entende-se que a inicialização do processo odontogênico e a formação do “ninho ósseo” que o abrigaria, ocorriam ao mesmo tempo.

Estamos utilizando a expressão “ninho ósseo” para nos referirmos ao que tecnicamente designar-se-ia de proto-alvéolo, pois não se encontra na bibliografia referência a este elemento embriônico, que mesmo sem ser um alvéolo verdadeiro, uma vez que não apresenta as suas paredes internas delimitadas por tecido ósseo laminar característico, a lâmina cribiforme, é o local de desenvolvimento embrionário de órgãos dentais completos.

Um bom exemplo para entender este peculiar “ninho ósseo” destas placas dentárias é

fornecido pelo elemento designado por uma “coroa dental imatura não erupcionada” (**cdine**), presente nas Fig. 8, 9, 11 e 12 (págs. 56, 59, 64 e 66) ,que representa um achado fóssil singular e inestimável para o entendimento do processo de formação das placas dentárias maxilares. Este excepcional achado fóssil “**cdine**” é uma coroa dental, ainda em fase de desenvolvimento embrionário inicial, que afortunadamente ficou retida em um também não desenvolto “proto-alvéolo”, onde se pode notar que apenas um fino estrato de ortodentina primária foi depositado nas paredes que contornam a coroa dental, envolta ainda por uma fina capa de esmalte.

Esta situação, de desenvolvimento coronal bastante incipiente foi então sustada pela morte do réptil, o que permitiu registrar esta fase odontogênica de forma fidedigna.

Outro fator que torna razoável conceituar os “ninhos ósseos” como “proto-alvéolos”, relaciona-se com o fato de que estes depositários dos órgãos dentários se formam em nível do órgão do esmalte, “antes de qualquer evidência de formação da raiz dentária”, o que indica que não são embriônicamente originários do folículo dentário.

Um fato que chama a atenção é que, tomando-se por padrão o nível das coroas dentárias erupcionadas e fixadas logo à sua frente, esta coroa dentária “**cdine**” está situada em um nível anatomicamente inferior. Este pequeno trajeto de apenas 7,0 mm. representa a curta distância de “erupção” e fixação definitiva das coroas dentais, ainda embrionárias, na placa maxilar, por meio de osso de fusionamento. Neste caso, não ocorria um processo de “erupção” dental, no sentido estrito do termo, uma vez que, para sair do proto-alvéolo e elevar-se ao nível da sua fixação, no plano das demais coroas dentárias já fusionadas, não era necessário ao embrião dental em formação irromper através de paredes de osso maxilar. Isto parece claro, ao se observar que as coroas dentárias eram formadas junto à estrutura da “lâmina dentária” e depositadas acoladas as camadas de tecido ósseo intramembranoso, já próximas à borda inferior da parede posterior do corpo do maxilar.

Pode-se notar que as coroas dentárias fixadas mais à frente desta coroa dental imatura estão em fase odontogênica mais adiantada, devido ao fato de apresentarem suas paredes dentinárias coronárias mais espessas, pelo acréscimo de estratos de dentina secundária.

Por seu turno, esta singular coroa dental “**cdine**” apresenta uma ampla cavidade pulpar, o quê também indica sua imaturidade. Adicionalmente, observa-se, no seu entorno, um estreito espaço pericoronar (**epc**) que a separa das estruturas vizinhas, evidenciando a provável presença do órgão reduzido do esmalte, o qual protegeria e isolaria a capa de esmalte dentário enquanto a placa dental estivesse em desenvolvimento.

5.3 A NATUREZA DO ESMALTE DENTÁRIO DE *HYPERODAPEDON SP.*

O tecido de cobertura das coroas dentárias que é encontrado em todas as lâminas, feitas através de cortes seriados e desgaste, no exemplar juvenil de *Hyperodapedon sp.* UFRGS-PV0966T, demonstrou-se como sendo formado de finas capas de “verdadeiro esmalte aprismático”.

A presença de tecido dentário duro de natureza de esmalte foi comprovada pela utilização de critérios histológicos, *sensu* Smith (1995), onde aspectos relativos à embriologia dos elementos histológicos dentários são os principais caracteres na análise e identificação tecidual. Neste contexto, esta autora considera relevante o controle heterocrônico sobre a diferenciação das células epitélio-mesênquimais, no limite da lâmina própria do epitélio interno do órgão de esmalte, e a natureza precisa das matrizes teciduais sintetizadas que eram resultantes destas modulações celulares, as quais poderiam originar secreções matriciais mineralizáveis, definidas como verdadeiro esmalte ou então enamelóide.

Assim, a presença coronal de determinadas características histológicas nos estratos

do tecido dentinário em dentes de *Hyperodapedon* sp. como, por exemplo, um evidente manto da dentina (**mtd**) e a presença de característicos Grânulos de Tomes (**gt**) definem a heterocronia dos eventos e os caminhos da síntese das matrizes teciduais. O modelo de diferenciação, evidenciado pela presença do manto da dentina e da linha de junção amelo-dentinária, indica uma total separação durante a produção e mineralização das matrizes produzidas pelos ameloblastos e odontoblastos na interface epitélio-mesênquimal.

Através de microscopia, tanto sob luz normal quanto sob luz polarizada as presenças do manto da dentina e ou da linha de junção amelo-dentinária podem ser claramente evidenciadas, devido às grandes diferenças de mineralização e organização entre estas matrizes como, por exemplo, nas Fig. 18, 19, 21 e 24 (págs. 80, 83, 87, 92).

Reconhece-se que este é um método indireto para estabelecer a natureza de esmalte da capa coronária dos dentes em *Hyperodapedon* sp., mas como as estruturas do esmalte apresentam-se histologicamente ambíguas, esta é uma maneira adequada e oportuna de avaliação. Conseqüentemente, preconiza-se a utilização destes princípios, *sensu* Smith (1995), como extremamente válidos para a conceituação do tecido de cobertura dos dentes de *Hyperodapedon* sp., como sendo de “verdadeiro esmalte”.

Quanto à caracterizar este esmalte como “aprisimático”, utilizar-se-ão os conceitos preconizados por Carlson (1990, p.535-536), onde a autora desconsidera o termo “prisma” para se referir à estrutura cristalográfica interna do esmalte e passa a utilizar o conceito “cristalito”, no qual se refere ao conjunto de agulhas de cristais que seriam sintetizados e mineralizados, unitariamente, por um único ameloblasto.

Neste contexto, ao se observar a Fig. 24 (pág. 92) é possível notar que os cristalitos apresentam uma direção de síntese, em relação à linha de junção (**lj**), na qual estão orientados perpendicularmente a esta linha de junção amelo-dentinária, são mutuamente paralelos e todos atingem a superfície externa do esmalte. Isto ocorre sem a formação de feixes

organizados e sem a realização de qualquer angulação destas estruturas, e essas são formas características que a autora considera como próprias do esmalte aprismático.

Portanto, para *Hyperodapedon* sp. infere-se a presença de um “Esmalte Verdadeiro”, de natureza “Aprismática” (Gr. *a* = não + *prisms* = prisma).

5. 4 A FORMAÇÃO DA PLACA MAXILO-DENTÁRIA

Os dentes maxilares apresentam suas paredes dentinárias coronais progressivamente mais espessas na medida em que os dentes se afastam da borda maxilar posterior, e isto evidencia uma maior maturidade destes órgãos dentais situados mais anteriormente.

A presença de ranhuras interdentais mais profundas sobre as áreas dentárias posteriores da placa dental demonstra um modelo de adicionamento aposicional subperiosteal para a deposição das camadas de osso primário reticular de fusão, as quais recobrem sucessivamente outras lâminas de osso de fusão anteriormente depositadas.

Uma descrição sumária da formação da dentição de rincossauros do gênero *Hyperodapedon* deixa claro que a formação das placas dentárias maxilares segue um modelo básico embriológico de odontogênese, em profunda sincronia e interação com a organização da membrana osteogênica. Por isto, acredita-se que o processo de formação de osso reticular primário de fusão acontece sobre as camadas previamente depositadas e sobre o esmalte coronal, formando e fusionando sucessivas lâminas, as quais, quando analisadas, revelam e evidenciam um diferenciado mecanismo de controle heterocrônico, intrínseco aos embrionários órgãos reduzidos de esmalte embrionários, também chamados de epitélios dentais reduzidos. Este mecanismo de controle de deposição coronal das camadas de osso de fusão passava se manifestar após a curta trajetória de “erupção” dental, pela regressão controlada dos órgãos reduzidos do esmalte.

A perfeita ritmicidade e nivelamento das linhas de contorno na superfície de esmalte coronal e a precisão do fusionamento destas lâminas de osso reticular primário, como se pode verificar nas imagens macro e microscópicas, tornam evidentes que o processo de fabricação de osso de fusionamento deve ter ocorrido sob controle embrionário e protegido do ambiente oral externo. Conseqüentemente, os processos de deposição de osso de fusionamento coronal foram realizados por uma membrana subperiosteal oclusal, a qual apresentava, externamente, uma proteção epitelial oral. Esta cobertura oclusal de tecidos moles estaria situada sobre a área da placa dental em estágio de desenvolvimento, que seria submetida a uma precisa, regular e intermitente regressão dos órgãos reduzidos de esmalte, em interação com a sincrônica modulação da membrana osteogênica sobrejacente.

Este modelo de interações ritmadas entre a produção de tecido ósseo primário reticular e o seu fusionamento coronal gradualmente mais apical, parece significar que as bordas cervicais dos “epitélios dentais reduzidos” regrediam em sincronia ao longo da superfície da placa dental em formação.

Assim, novas ondas laminares de osso reticular eram então depositadas sobre as placas dentárias em desenvolvimento, o que determinava o incremento da espessura da placa dental e o recobrimento das coroas dentárias sob várias camadas de osso de fusionamento.

Por outro lado, logo que depositadas estas camadas de osso reticular vascular primário, as lâminas ósseas eram então submetidas ao processo de reabsorção fisiológica e substituição por osso secundário ou terciário de fusionamento, de natureza lamelar ou Haversiana, como se pode visualizar nas Fig. 15 e 16 (págs. 74 e 76). Esta substituição de osso reticular primário por osso laminar secundário ou terciário resultaria em um modelo incremental de resistência para suportar as forças mastigatórias do esmagamento e desgaste exercidos sobre a placa dental.

As evidências histológicas deste evento de substituição são indicadas pelos

diâmetros dos canais vasculares primários do osso de reticular, cujas paredes, regulares nas lâminas ósseas mais externas, apresentam-se como verdadeiros túneis de erosão nas lâminas ósseas mais internas, representando a fase inicial de substituição de osso primário. Desta forma, o frágil e vascularizado osso reticular fusionado às coroas dentárias era transformado em uma dura e impermeável placa dental, de tecido ósseo lamelar de substituição, constituindo-se num osso bem mais adaptado a ser exposto ao desgaste oclusal e às agressões biológicas da cavidade oral.

Estes conjuntos complexos de controles embrionários formariam o sistema capaz de desenvolver a superfície óssea oclusal das singulares placas dentárias maxilares dos rincossauros e causar a imersão das fileiras dentárias sob uma proteção óssea cada vez mais dura e espessa.

As lâminas superpostas de tecido ósseo primário reticular de fusionamento eliminariam as irregularidades associadas com as ranhuras interdentárias originais e com o volume das coroas dentais das regiões maxilares posteriores, que constituíam as zonas ativas de formação embriológica, gerando, desse modo, as superfícies mais planas e regulares que formam as áreas mais anteriores da placa dental.

5. 4. 1 A Formação da Superfície Mastigatória da Placa Maxilo-Dentária

O modelo embriológico hipotético da placa maxilo-dentária, a partir da involução controlada das bordas do órgão reduzido do esmalte, que se consegue inferir ao longo deste trabalho, teve como base o conceito de que a organização da face mastigatória dos maxilares expunha modelos histofisiológicos padronizados e regulares para os processos de deposição e substituição do osso de fusionamento.

Portanto, isto tornava razoável o entendimento que esta era uma condição ontogênica

fundamental, a qual requeria mecanismos embriônicos reguladores e controles para a sua adequada consecução.

A partir disto, passou-se a considerar quais os tecidos embrionários celulares envolvidos no processo poderiam apresentar mudanças (nos controles intrínsecos no tempo de diferenciação celular) e onde estas possibilidades de variação poderiam culminar com as deposições regulares das lâminas de tecido ósseo primário de fusão, e que seriam compatíveis com as observações microscópicas encontradas nas Figuras 19 e 21 (págs. 83 e 87).

Neste sentido, quando se passa a considerar as células do órgão reduzido do esmalte pode-se avaliar que elas já possuíam alguns dos mecanismos heterocronos necessários, relacionados ao controle do tempo de regressão, básicos para o desenvolvimento de todos os odontódes orais.

5.4.1.1 Modelo Hipotético de Controle de Deposição das Lâminas Ósseas e o Fusão Maxilo-Dentário Coronal.

Após a análise histológica das estruturas das placas maxilo-dentárias em *Hyperodapedon* sp. foi possível inferir um modelo hipotético básico, o qual é apresentado esquematicamente na Fig. 27.

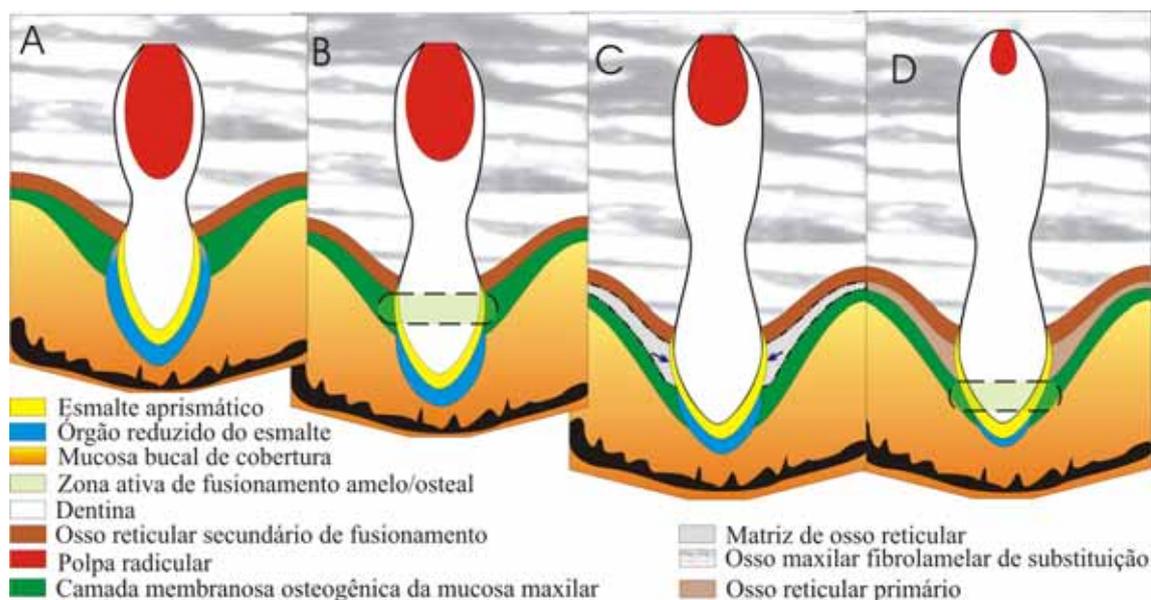


Figura 27. Composição esquemática do modelo hipotético do processo de fusão osteo-coronal e da ontogênese da superfície oclusal da placa maxilo-dentária, em exemplar juvenil de *Hyperodapedon* sp..

A Fig. 27a pode demonstrar como uma coroa dental, recém-erupcionada e fusionada ao osso fibrolamelar maxilar, apresentar-se-ia com seu esmalte coronal (em amarelo) totalmente recoberto e protegido pelo órgão reduzido do esmalte (em azul), o qual estaria submerso em uma mucosa maxilar de cobertura (em laranja).

Sobre o osso fibrolamelar maxilar estaria presente uma membrana perióstica, que estaria em contato com as faces externas dos órgãos reduzidos do esmalte, o qual impediria o contato entre a membrana osteogênica e o esmalte aprismático de cobertura.

Na Fig. 27b, em uma fase mais avançada de desenvolvimento dentário e maxilar, observa-se que a barra cervical do órgão reduzido do esmalte sofre uma pequena regressão, causada por fatores intrínsecos de controle do tempo de diferenciação destes ameloblastos reduzidos. Neste momento, o esmalte dentário entraria em contato direto com o mesênquima da membrana osteogênica, com o conseqüente condicionamento erosivo da superfície do esmalte, formando uma zona de fusão amelo-osteal (em verde claro). Na Fig. 27c acontecia a subseqüente produção e fusão de matriz laminar (setas) de osso reticular primário, com o afastamento centrifugal da membrana osteogênica.

Na seqüência, a Fig. 27d demonstra como acontecia a maturação e mineralização desta primeira camada de osso reticular anteriormente fusionada, enquanto a barra cervical do órgão reduzido do esmalte reiniciava mais uma fase de regressão de suas células mais cervicais, para assim tornar a expor uma nova faixa de esmalte à ação do mesênquima da membrana osteoprogenitora.

Este é o modelo embriológico que é possível propor como capaz de produzir as diversas camadas de osso de fusionamento, com perfeita adaptação coronal das lâminas de osso reticular, seqüencial e perfeitamente fusionadas às dezenas de coroas dentais maxilares, de forma a constituir as placas dentárias maxilares, em conformidade com as evidências histológicas e anatômicas que foram referenciadas anteriormente.

5.4.1.2 O Modelo Hipotético do Processo de Condicionamento do Esmalte e o Fusionamento Ósseo Maxilo-Dentário

A partir das observações histológicas das atividades de fusionamento maxilo-dentário coronal, foi possível desenvolver um modelo hipotético, Fig. 28, que explicitasse o sistema de reações teciduais capaz de realizar a união entre estas estruturas.

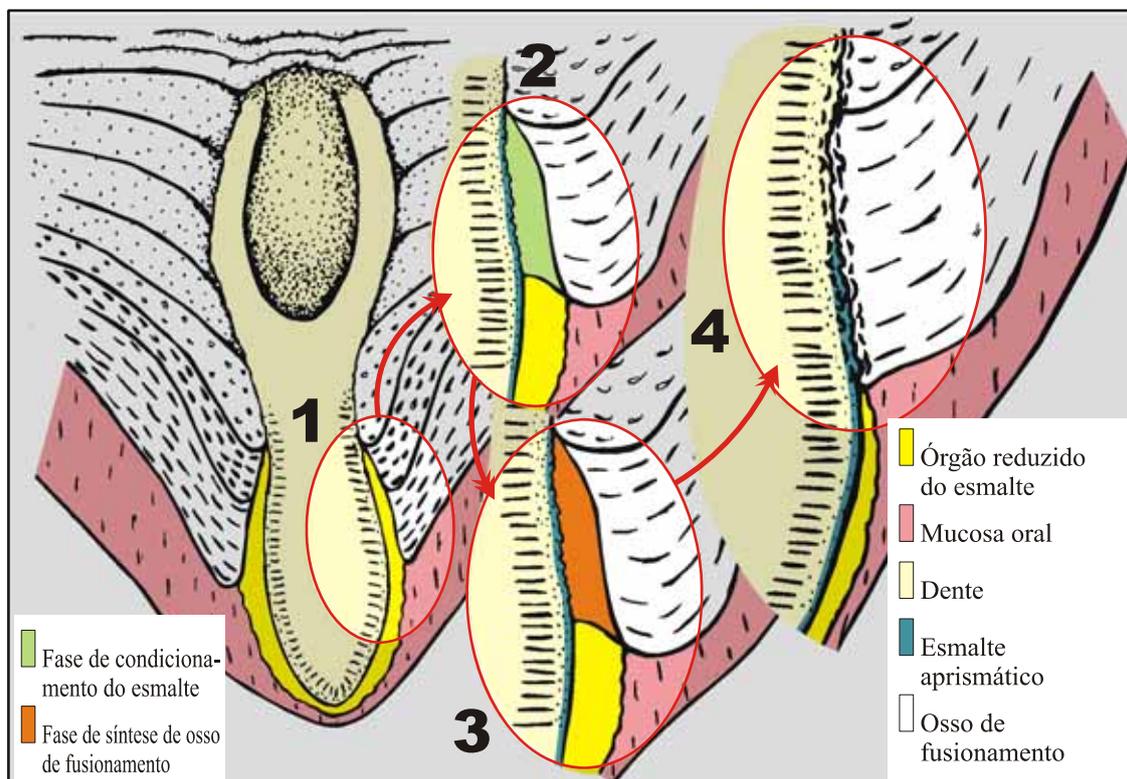


Figura 28. Composição esquemática, hipotética, das fases de condicionamento da superfície do esmalte dentário e de fusão ósseo.

Deve-se observar este processo de fusão maxilo-dental como um conjunto de atividades citológicas de caráter morfogênico, reguladas e controladas constantemente, que garantiam a construção do sistema dentário em rincossauros do gênero *Hyperodapedon*. Este processo deveria apresentar as seguintes fases:

1- **Fase protetiva do “órgão reduzido do esmalte”**: nesta fase, camadas de células epiteliais do órgão reduzido do esmalte estariam protegendo o esmalte subjacente, evitando que o mesmo entrasse em contato com o mesênquima osteogênico da mucosa oral, impedindo, assim, suas atividades condicionantes dentárias e a osteogênese.

2- **Fase de preparação das superfícies do esmalte**: nesta fase, a regressão controlada de pequena parcela de células da região mais cervical do órgão reduzido do esmalte, exporia o esmalte às ações de enzimas e substâncias cálcio-quelantes, formadas pelo mesênquima da submucosa, as quais “atacariam” a superfície do esmalte, tornando-a irregular e formando a linha amelo-osteal de fusão (**laof**) observável nas Figs. 19, 21 (Págs. 83,

87).

3 - **Fase de síntese da “matriz óssea de fusionalamento”**: momento de produção de elementos da matriz óssea fusionalante, formada principalmente por mucopolissacarídeos, fibras colágenas, etc., à qual seria sobreposta às superfícies dentárias previamente “condicionadas”.

4 - **Fase de Mineralização da “matriz óssea de fusionalamento”**: nesta fase a matriz osteóide, depositada entre as superfícies dentárias condicionadas e as estruturas ósseas maxilares, passaria por um processo de precipitação de sais minerais, mineralizando e “fusionalando” estas estruturas entre si.

Este sistema de fusionalamento maxilo-dentário seria garantido por um conjunto de diferenciações celulares sob regulação e controle embriológico molecular e tissular.

5. 4. 2 A Formação das Estruturas Internas da Placa Maxilo-Dentária: Atividade Odontogênica e Osteogênica

Assim como foi necessário desenvolver um modelo embriológico para explicar o desenvolvimento da superfície externa da placa dental maxilar dos rincossauros, deve-se buscar e discernir um modelo hipotético que, baseado nas evidências anatômicas e histológicas, propicie o entendimento de quais caminhos embriológicos levaram à formação das raízes dentárias e das estruturas ósseas maxilares e também desencadearam o fusionalamento entre elas.

Como bem se pode visualizar na Fig. 11 (pág. 64), os primeiros estratos de ortodentina radicular (**podr**) são formados logo que o dente erupciona e é fusionalado à placa dental em desenvolvimento, logo adiante da lâmina dentária, como se nota pela proximidade destes dentes já erupcionados e fusionalados com a mais imatura coroa dental não erupcionada (**cdine**).

É possível observar também que camadas de osso subperiosteal primário fibrolamelar já estão sendo acrescentadas ao maxilar em desenvolvimento e que estes primeiros estratos de ortodentina mergulham perpendicularmente a estas lamelas ósseas. Isto demonstra que o fusionamento dentinário ao osso maxilar ocorre prontamente e de forma direta, na medida em que as raízes vão-se desenvolvendo, sem que qualquer estrutura periodontal, derivada do folículo dental, seja formada, ou seja: não existem indícios de formação de alvéolo dentário, tecido cementário e ligamento periodontal ou sinais de espaço peri-radicular para sua existência.

As características das estruturas anatômicas indicam que a deposição de lâminas de osso fibrolamelar maxilar e dos germens dentários eram acrescentados, como produtos de uma lâmina osteodental embriologicamente ativa, que persistia durante praticamente toda a vida destes animais. Esta estrutura embriônica permanente seria responsável pela “construção” da placa dental durante todo o crescimento ontogênico dos maxilares, praticamente durante toda a vida dos rincossauros, segundo o modelo que se pode visualizar nesta Fig. 11 (pág. 64).

Estes fatores associados faziam com que rincossauros não substituíssem seus dentes, caracterizando, portanto, uma dentição monofiodonte.

Assim, a presença e a retenção de uma lâmina osteodentária em estágio embriônico permanente é necessária para se explicar uma contínua formação das fileiras dentárias e de suas estruturas ósseas de suporte, e como ambos os elementos seriam associativamente formados durante toda a vida reptiliana.

5. 4. 3 O Fusionamento da Placa Maxilo-Dentária

As complexas placas dentárias dos rincossauros do gênero *Hyperodapedon* apresentam um crescimento ontogênico pósterio-anterior, onde as primeiras gerações de dentes

são menores, mais desgastados e localizados nas áreas anteriores da estrutura dos ossos maxilares.

Ao mesmo tempo em que as placas dentárias cresciam para adiante, elas também precisavam crescer e desenvolver-se em largura e em altura, implicando na necessária existência de um sistema de formação, crescimento e desenvolvimento permanente das estruturas ósseas e dentárias das placas dentais maxilares dos *Hyperodapedon* sp. durante a vida daqueles répteis.

A escavação artificial que foi executada na placa dentária de um exemplar juvenil de *Hyperodapedon* sp. (Fig. 13, pág. 69), expôs uma raiz dentária em crescimento e o fusionamento maxilo-dentário e demonstrou os relacionamentos entre os elementos dentários radiculares e as estruturas ósseas, durante o desenvolvimento ontogênico. Além disso, diversas imagens deste trabalho, como por exemplo, na Fig. 14 (pág. 72), mostram, mesoscópicamente, o profundo contato entre o tecido ósseo e as estruturas dentárias coronais e radiculares (**lfmd**) e comprovam a íntima relação entre estas estruturas. Entretanto, é em nível histológico microscópico que se pode melhor atestar que o processo de fixação entre o tecido ósseo de fusionamento e as estruturas dentárias ocorre em nível celular e intersticial.

Como se observa na Fig. 11 (pág. 64), o fusionamento entre o osso reticular e as paredes radiculares externas da dentina acontece logo após a formação dos primeiros estratos dentinários. Neste grau de magnificência da imagem, pode-se observar que o tecido ósseo de fusionamento apresenta características histológicas e celulares condizentes com altos níveis de atividade metabólica e secretora, manifestados através da profusão de vasos dispersos na matriz de osso reticular e no grande número, volume e dispersão dos osteócitos no interior desta matriz de osso celular.

Além destes elementos microscopicamente detectáveis, deve-se observar que a presença e a atividade deste “osso de fusionamento” implicam em um perfeito e conseqüente

processo de fixação maxilo-dentária, o que com certeza acontecia mediante processos complexos de modulação e diferenciação celular e histológico, sob estrito controle dos elementos embriônicos em níveis celulares e intersticiais.

O desenvolvimento sincrônico das fileiras de embriões dentários, o desenvolvimento das coroas dentárias e o seu precoce fusionamento à placa dental, a formação das primeiras camadas de osso reticular coronal, todos estes passos precisamente organizados no tempo e espaço em que ocorreram, evidenciam a presença de um complexo sistema molecular intrínseco de indução e diferenciação celulares que, sob controle epigenético, levava à formação das placas dentárias.

Estes eventos de controle das fases de diferenciações celulares e histológicos também parecem evidentes ao serem observados os processos que levavam ao fusionamento maxilo-radicular nas placas dentárias. Quando se analisa que os processos de formação das raízes dentárias implicam em desenvolvimento das bainhas de Hertwig, sua ação de indução sobre as células mesênquimais da papila dental embrionária para a diferenciação dos odontoblastos e formação do primeiro estrato de dentina, o manto da dentina (**mtd**, Fig. 16, pág. 76) deduz-se que o processo de fusionamento ocorria logo após esta fase dentinogênica.

Este mecanismo é evidenciado, na Fig. 15 (pág. 74) devido à presença do osso celular reticular primário bastante vascularizado nas zonas de fusionamento recente das paredes dentinárias recém formadas (**opr**), enquanto o tecido ósseo secundário lamelar de fusionamento (**oslf**) aparece em locais onde a fusão osteo-dentinária ocorreu anteriormente.

Como se pode depreender de tais evidências, o processo de fusionamento também seguia uma rota heterocrônica de induções e diferenciações histológicas em claro compasso com as atividades de desenvolvimento das estruturas dentárias radiculares.

O processo de fusionamento também é evidenciado pela presença de uma estrutura que denominamos de “linha de fusionamento ósteo-dentinário” (**lfod**, na Fig. 16, pág. 76) na

qual podemos notar que o manto da dentina (**mtd**) e o tecido ósseo secundário lamelar de fusionamento (**oslf**) estão profundamente imbricados, fusionados e mineralizados em nível tissular, sem qualquer solução de continuidade entre ambos.

As irregularidades que se observam na superfície externa do manto dentinário podem ter sido causadas por algum gênero de descalcificação enzimática, realizada por enzimas teciduais que precederiam o processo de osteosíntese e teriam por objetivo otimizar a adesão mecânica e química entre ambos os tecidos.

O conceito “fusionamento”, ao ser aplicado a estas relações entre o tecido dentário e o osso primário reticular refere-se às interações físico-bioquímicas constituídas pelos micro-imbricamentos e pela deposição e mineralização de matriz osteóide sobre estas estruturas dentárias, resultando em uma interface de contato maxilo-dentária, sem qualquer indício de descontinuidade entre estes tecidos.

5. 4. 4 O Crescimento Radicular Contínuo em *Hyperodapedon* sp.

Histologicamente, estes processos de crescimento radicular contínuo implicariam em atividade dentinogênica com a produção de dentina radicular pós-erupcional, a qual poderíamos considerar de caráter fisiológico e, portanto, sendo classificável como dentina secundária.

Poucas evidências, em nível histológico, indicam melhor este desenvolvimento radicular constante, quanto às atividades de osteólise periapicais que se manifestam sob a forma de extensas zonas de reabsorção óssea (**zro**), que se apresentam côncavas e arqueadas, (Fig. 13, pág. 69), atuando sobre o osso maxilar secundário de natureza haversiana.

Dentro deste característico modelo de raízes dentárias em contínuo crescimento e fusionamento, deve-se observar que o crescimento ontogênico da estrutura maxilar implicava

em que mais camadas de osso fibrolamelar deveriam ser superpostas às faces dorsais, mediais e laterais da placa dental maxilar. Porém, contraditoriamente ao efeito usual, o crescimento contínuo das raízes não resultava na extrusão das estruturas dentais de seus locais de fusão, mas sim ocasionava um desenvolvimento radicular **para dentro** das massas ósseas às quais as paredes dentinárias iam sendo fusionadas.

Estes eventos de reabsorção óssea apical e crescimento radicular constante, durante longos períodos de tempo, implicam em manutenção da atividade embriológica das estruturas responsáveis por regular e controlar estas atividades odontogênicas: a papila dental propriamente dita e a bainha de Hertwig.

Devido às interações entre os ápices radiculares abertos, ainda em crescimento contínuo, e as estruturas ósseas periapicais encontra-se estruturas ósseas ocupando o interior da região pulpar apical (Fig. 22, pág. 89), as quais representam partes residuais de osso maxilar secundário ou terciário, de natureza Haversiana, também chamado osso de substituição, que estaria sujeito às permanentes ações dos processos de reabsorção periapical.

Deve-se notar que este retardo ou retenção de caracteres de desenvolvimento também estaria relacionado às estruturas embriônicas derivadas da lâmina dentária e, conseqüentemente, estaria agregado a processos heterocrônicos relativos à alteração da capacidade temporal de modulação e diferenciação de células derivadas da crista neural embrionária.

Assim sendo, este modelo organizado e sincrônico, de contínuas reabsorções ósseas periapicais, crescimento radicular duradouro e fusão maxilo-radicular, fazia parte de um complexo crescimento ontogênico da placa dental maxilar em *Hyperodapedon* sp..

Adicionalmente, considerando as premissas que evidenciam a não presença dos derivados do folículo dental, poder-se-ia considerar este elemento embrionário como não atuante, inativo ou suprimido no desenvolvimento embrionário. Portanto, deve-se inferir que a

atividade constante de osteólise periapical, este mecanismo tão necessário ao crescimento radicular, deveria ser controlado embriologicamente. Como se pode depreender pela presença de inúmeras Lacunas de Howship visíveis na Fig. 23 (pág. 91), a reabsorção periapical, muito provavelmente, seria uma atividade adicional realizada pelas papilas dentais, únicos elementos embriônicos dos órgãos dentais que restariam próximos às zonas periapicais das raízes dentárias e que restariam ainda embriologicamente ativos.

Infere-se, também, que todos estes eventos aqui relacionados, mesmo os aparentemente mais insignificantes, representam passos embrionariamente regulados e organizados como elementos fundamentais para a compreensão da ontogênese da dentição de *Hyperodapedon* sp.

6 CONCLUSÕES

1 - Nos maxilares dos rincossauros do gênero *Hyperodapedon*, uma lâmina dentária embrionicamente ativa localizava-se na região posterior, em uma ranhura que se situava entre a face posterior e uma borda formada pelos ossos ectopterigóide e parte do jugal. Os embriões dentários eram ali adicionados continuamente, em fileiras depositadas ritmadamente, as quais, após um curto trajeto erupcional, eram imediatamente fusionadas ao maxilar em desenvolvimento. Após as coroas dentárias imaturas serem fusionadas em seu nicho maxilar definitivo, estas continuavam os seus processos de desenvolvimento dentário coronal e radicular. Assim, pode-se considerar que a região maxilar posterior se constituía em uma zona osteodentária embrionicamente ativa durante toda a vida daqueles répteis.

2 - Todo o osso maxilar era envolto por uma membrana osteogênica, excetuando-se as áreas oclusais maduras da placa maxilo-dentária. Seu centro primário de desenvolvimento ósseo se situava junto à lâmina dentária, mas muito provavelmente no entorno das regiões anteriores, não mastigatórias, o periósteo deveria cumprir funções de modelagem dos ossos maxilares através de processos osteogênicos e de osteólises, fisiologicamente relacionados ao desenvolvimento rostral e cranial.

3 - Na face posterior do maxilar, a lâmina dentária e o centro de “controle” de ossificação da membrana osteogênica maxilar interagem embrionicamente, produzindo fileiras dentárias e camadas ósseas seqüenciais, de forma a manter o crescimento harmônico e contínuo da placa dentária maxilar durante o desenvolvimento ontogênico. O centro ósseo de desenvolvimento, na face maxilar posterior, não representa uma área de crescimento ósseo intersticial, mas sim seria o ponto de irradiação do processo de indução osteogênica, interno à membrana periosteal, a qual, interagindo em sincronia com a lâmina dentária, orientaria a

aposição centrifugal de novas lâminas de osso fibrolamelar primário no entorno do maxilar. Conseqüentemente, teríamos um crescimento aposicional organizado e harmônico da placa dentária e das demais faces do osso maxilar.

4 - Durante o desenvolvimento ontogênico não se formavam estruturas histológicas ou anatômicas de quaisquer dos elementos derivados do folículo dental, como os alvéolos dentários ou cemento dentário e não se encontram evidências da presença de espaço periodontal, necessário a abrigar um ligamento periodontal em estado embrionário. Optou-se, neste trabalho, por preconizar a não formação embriológica do folículo dental e a conseqüente não formação dos seus derivados, levando com isto, ao desenvolvimento do fusionamento maxilo-dentário ontogênico, como proposta mais coerente para a origem e evolução das placas dentárias maxilares neste clado.

5 - Propõe-se ainda que *Hyperodapedon* sp. apresentava dentes com um inusitado sistema de crescimento radicular contínuo ao longo da vida do animal, e que isto refletia mudanças embriológicas importantes nas células da papila dentária, na medida em que os odontoblastos continuariam a ser induzidos por partes remanescentes e ativas das Bainhas de Hertwig, cujas células, necessariamente, manter-se-iam embriônicamente competentes ao longo da vida dos animais.

6 - Propõe-se ainda que, como este crescimento radicular era contínuo, isto implicava na necessidade de mais espaço peri-radicular. Portanto, pode-se deduzir que a papila dentária agregava também a função de manter-se embriologicamente ativa, no sentido de estimular e controlar a osteólise das estruturas ósseas maxilares do periápice, para permitir o singular desenvolvimento das raízes bulbosas dos dentes de *Hyperodapedon* sp..

7 - Propõe-se ainda que, estimular e controlar a osteólise periapical, atividades ainda não declinadas na literatura especializada, também seriam importantes e secundárias funções das papilas dentais, além de suas funções já reconhecidas, que seriam a indução à

diferenciação dos ameloblastos, a geração de odontoblastos e a formação de segmentos da polpa dentária madura.

8 - Infere-se que *Hyperodapedon* sp. apresentava um complexo sistema ontogênico que culminava com o perfeito fusionalamento entre as estruturas ósseas maxilares e dentárias. As coroas dentárias eram fusionadas precocemente à estrutura maxilar recém-formada por osso reticular primário de fusionalamento, de origem intramembranosa. Neste processo, não ocorria a formação de alvéolos dentários e as raízes em desenvolvimento eram direta e imediatamente fusionadas ao tecido ósseo maxilar, através de osso de fusionalamento de natureza celular e estrutura reticular, que logo seria substituído por osso secundário lamelar. O desenvolvimento ontogenético dos maxilares levaria lentamente a zona de mastigação ativa mais para trás, e gradativamente incorporaria, fisiologicamente, novas fileiras dentais. As coroas dentárias das regiões maxilares posteriores da placa dental não eram imediatamente recobertas por camadas de osso de fusionalamento e o processo de formação de osso reticular primário de fusionalamento ocorria de forma centrifugal a partir de uma membrana osteogênica sobrejacente. Assim, as camadas ósseas externas seriam sempre mais jovens e com natureza mais celular e vascular, suscetíveis de serem rapidamente reabsorvidas e substituídas por tecido ósseo secundário. Somente nas áreas mais anteriores e onde a placa dentária era fisiologicamente ativa o tecido ósseo de cobertura da placa dentária estaria exposto à abrasão e traumas mastigatórios.

9 - Conclui-se pela presença de uma mucosa oral de revestimento, proteção e osteosíntese, a qual recobriria somente as áreas posteriores da placa dentária maxilar. Este tecido de revestimento teria a função de abrigar, proteger e nutrir os remanescentes dos órgãos reduzidos de esmalte situados sobre as coroas dentárias. Também seria função desta mucosa o condicionamento da superfície de esmalte e a formação das camadas aposicionais de osso primário reticular de fusionalamento, em conformidade com o desenvolvimento e crescimento

da placa dental maxilar. Esta cobertura gengival estaria ausente das áreas mais anteriores da maxila, onde a placa dentária exposta já estaria fisiologicamente ativa e onde as estruturas dentárias e ósseas da placa dental estariam ontogeneticamente competentes para serem submetidas aos rigorosos esforços, desgastes e impactos do processo mastigatório.

10 - Preconiza-se que um sistema de controle do tempo de diferenciação das células do órgão reduzido do esmalte, associado às induções por parte do centro de controle de ossificação membranas maxilar, seria o elemento responsável pela organização do modelo de formação da placa dentária em rincossauros do gênero *Hyperodapedon*.

11 - O tecido mineralizado de cobertura das coroas dentárias era de natureza de verdadeiro esmalte aprismático, tendo por evidências as demais estruturas encontradas em nível histológico, como: linha de junção amelo-dentinária, manto da dentina e granulos de Thomes, todos característicos do processo embriológico de formação de esmalte verdadeiro. A natureza aprismática deste esmalte é inferida pela angulação dos cristalitos, perpendicularmente dispostos à junção amelo-dentinária e mutuamente paralelos entre si.

12 - A avaliação básica da fisiologia mastigatória das placas dentárias tem como fatores determinantes os resultados dos processos de ontogênese maxilar e dentária. Os dentes apresentam-se fisicamente fusionados à estrutura maxilar desde as suas porções coronais até as porções radiculares. Portanto, infere-se que os mesmos não atuavam como estruturas dentárias individualizadas, uma vez que as forças oclusais não agiam apenas sobre o dente unitariamente, mas sim se dispersavam por toda a estrutura da placa dentária. Dentro deste contexto, *Hyperodapedon* sp. apresentava um modelo de fixação dentário singular e com funções diferentes às que usualmente encontramos entre os vertebrados terrestres, sendo que as e as constatações e inferências histológicas e embriológicas não tornam este sistema de fixação maxilo-dental classificável como acrodonte, pleurodonte ou tecodonte. Os conceitos anquilotecodonte e subtecodonte, utilizados até o presente momento para designar este

modelo anátomo-histológico, apresentam-se igualmente inadequados, uma vez que pressupõe a presença de alvéolos.

13 - Propõe-se o uso do termo “placa maxilo-dentária” para designar este conjunto, no qual a estrutura do osso maxilar está histológica e fisiologicamente ligada aos dentes por “osso de fusionalamento”, de forma a atuarem em unicidade durante a mastigação e forrageio.

14 - Propõe-se também o uso dos termos “ *fusão*” e “ *fusionalamento*”, em português, para designar os processos fisiológicos de fixação, por meio de tecido ósseo especializado aos tecidos dentários, do esmalte e da dentina radicular. Chamariamos a este tecido de “*osso de fusionalamento*” uma vez que sua natureza embriológica reticular e celular lhe confere as inusitadas propriedades de, durante a formação da sua matriz osteóide, interagir junto às estruturas dentárias, preparando-as e fusionando-se tissularmente à elas. Estes termos seriam equivalentes e substituintes dos consagrados conceitos “*attachment*” e “*attachment bone*” em inglês, e caracterizariam processos fisiológicos não patogênicos que, advindos de alterações embriônicas funcionais positivas ao desenvolvimento ontogênico, levariam à fixação funcional dos dentes aos ossos maxilares. Como o termo anquilose é originariamente utilizado para declinar situações patológicas, deve ser considerado inadequado para designar ou classificar estes processos, que são fisiológica e ontogênicamente normais em *Hyperodapedon* sp..

15 - A dentição do gênero *Hyperodapedon* apresentaria um conjunto de adaptações que contribuem para a aceitação do conceito de “placa maxilo-dental”, como o fato de que, na maior parte das vezes, apenas uma ínfima parte da coroa dentária ficaria exposta para atuar diretamente no processamento dos alimentos durante o forrageio. Praticamente noventa por cento da estrutura dental, tanto coronal como radicular, encontrava-se imersa nas estruturas ósseas maxilares. Adicionalmente ao fusionalamento radicular, pode-se observar que os ápices radiculares assumiam uma forma bulbosa singular. Certamente isto não ocorria sem um

evidente propósito fisiológico, que estaria relacionado com uma maior dispersão das forças de esmagamento mastigatório através das estruturas ósseas maxilares fusionadas. Ao aumentar sua capacidade mastigatória através de adaptações maxilo-dentais, e talvez outras modificações nas estruturas e formas miocraniais associadas ao aparelho estomatognático, os rincossauros puderam mudar e otimizar a sua capacidade de forrageio ao longo do Triássico, acompanhando a xeromorfização da paleoflora. Isto, eventualmente explicaria a crescente e maciça dispersão deste clado através das assembléias fossilíferas Triássicas e justificaria o porquê da sobrevivência deste clado durante uma fase de profundas mudanças paleoambientais, as quais foram determinantes para a extinção de diversos outros grupos de vertebrados.

16 - Neste trabalho, pode-se inferir que os processos embriônicos de origem deste sistema osteo-dentário, nos *Hyperodapedon* sp., refletem características plesiomórficas em relação aos Diápsidas em geral, que estas características biológicas, eficientes em ambientes Triássicos xeromórficos custou a perda de potenciais evolutivos (alvéolos, ligamento periodontal, reposição dentária, etc.), a qual, mais tarde, pode ter sido uma das causas da não readaptabilidade destes répteis aos paleoambientes mais úmidos que se seguiram.

17 - Pode-se aceitar que, etologicamente, poderiam ocorrer importantes estratégias comportamentais relacionadas à estrutura etária das manadas de *Hyperodapedon* sp., que seriam possíveis resultantes das variações ontogênicas do aparelho mastigador. Como exemplo, infere-se que o aumento do diâmetro dos ápices radiculares ampliaria a capacidade de resistência e de dispersão das forças mastigatórias nas placas maxilares e, assim, quando o réptil jovem-adulto atingisse uma determinada faixa de desenvolvimento ontogênico, ele poderia mudar o padrão dietário para o forrageio de alimentos mais resistentes. Esta é uma mudança comportamental comum entre herbívoros atuais que dedicam maiores cuidados às suas proles, inclusive como estratégia usual para evitar a competição intra-específica entre os

animais jovens e os mais adultos.

18 - Dentro deste contexto, a partir das evidências citadas anteriormente propor-se-ia que os rincossauros eram herbívoros generalistas, que viviam associativamente em manadas e ou pequenos grupos, onde praticavam cuidados parentais e proteção mútua.

19 - Propõe-se, em parte, que a origem e evolução das placas dentais maxilares em rincossauros *Hyperodapedon* sp., estariam diretamente relacionados às mudanças no tempo de diferenciação em elementos embrionários derivados das células da crista neural e dos seus derivados embriogênicos, formadores das lâminas dentárias maxilares e estruturas ósseas maxilares. Estas alterações mutacionais resultaram em adaptações morfogênicas nos ossos maxilares, órgãos dentários e da organização periodontal. Entre estes processos heterocrônicos podemos destacar:

a. A manutenção de uma lâmina dentária embrionicamente ativa durante toda a vida reptiliana, localizada na região posterior da maxila.

b. A lâmina dental ativa interagia com uma membrana osteogênica maxilar, também ativa embrionariamente, durante praticamente toda a vida e desenvolvimento dos *Hyperdapedon* sp. .

c. A supressão do folículo dental embrionário e não formação de seus derivados: os alvéolos dentários, o tecido cemento dental radicular e o ligamento periodontal.

d. Os epitélios reduzidos de esmalte apresentavam um processo de involução retardada e controlada das suas bordas cervicais, regulando e orientando o fusionamento das camadas de osso primário de fusionamento.

e. As supressões dos elementos derivados tardiamente do epitélio reduzido do esmalte, como o epitélio juncional, epitélio sulcular e do epitélio gengival, resultariam conseqüentemente na exposição das lamelas ósseas externas da placa dental em atividade mastigatória.

f. Os rincossauros mantinham uma bainha de Hertwig embriônicamente ativa, induzindo a papila dentária na formação de dentina primária e, portanto o processo de crescimento radicular ocorria durante todo tempo em que o ápice permanecia aberto.

g. A papila dental se mantinha ativa embriônicamente durante o tempo em que a raiz dentária apresentava-se com o ápice radicular aberto, realizando as suas funções de controlar a produção de dentina primária ou secundária e realizar a reabsorção óssea periapical para propiciar espaço para o crescimento radicular.

20 - Pretende-se propor o uso do termo “*maxiloplacodonte*” (Gr. *maxillus* = maxilar + *plax* = placa + *odont* = dente) como sendo o mais apropriado para designar este sistema dentário fisiológico no qual os dentes se formavam junta e diretamente com a estrutura óssea maxilar, sem a presença de alvéolos verdadeiros, e são fusionados, através de tecido ósseo especializado, o “osso de fusionamento”. Neste conceito afirma-se que os dentes estão fisiologicamente fusionados entre si, em resposta a um processo ontogênico complexo, e que atuavam unitariamente, constituindo um aparelho estomatognático de ação tritoral e ou de corte.

21 - Finalmente, propõe-se que o tecido de cobertura da coroa dentária em *Hyperodapedon* sp. seria formado por verdadeiro esmalte aprismático.

6. 1 RESUMO DOS PRINCIPAIS OBJETIVOS ALCANÇADOS

1- Identificação da natureza histológica do esmalte dentário em *Hyperodapedon* sp., como sendo um “Esmalte Verdadeiro” e “Aprismático”.

2- Evidenciação de estruturas histológicas dentinárias como: Grânulos de Tomes; Manto da Dentina; Junção Amelo-dentinária; Dentina inter-globular; Dentina Primária e Dentina Secundária, etc.

3- Evidenciação da localização da lâmina dentária maxilar na face posterior do maxilar e descrição das suas funções.

4- Evidenciação, caracterização e conceituação do Tecido Ósseo de Fusionamento.

5- Evidenciação dos processos de fusionamento maxilo-dentinário e amelo-maxilar, bem como conceituação e designação histológica de elementos como: Linha Osteo-dentinária de Fusionamento, Linha Amelo-Osteal de Fusionamento, etc.

6- Identificação e localização do centro de controle da ossificação intramembranosa maxilar, e descrição das suas funções.

7- Identificação e evidenciação de um novo modelo de fixação maxilo-dental: “*maxioplacodonte*”.

8- Identificação e evidenciação de um novo modelo dental de crescimento radicular contínuo.

9- Evidenciação do modelo morfogênico de desenvolvimento do osso maxilar e da placa maxilo-dentinária em rincossauros do gênero *Hyperodapedon*.

6.2 PERSPECTIVAS

Entende-se que estudos adicionais através de microscopia eletrônica de varredura e microscopia ótica devem ser realizados como forma de se buscar informações adicionais quanto aos processos histológicos, embriológicos e ontogênicos que levaram à formação das placas maxilo-dentárias dos rincossauros, e estes métodos também poderiam ser aplicados ao estudo dos ossos dentários e seus dentes, bem como das pré-maxilas em forma de bico, que são características singulares destes animais. Acredita-se que a utilização destes métodos de estudos histológicos pode propiciar as necessárias informações para uma melhor compreensão da natureza dentária e da origem dos mecanismos ontogênicos que permitiram o desenvolvimento e evolução destas e de outras estruturas dentárias e mastigatórias similares

em outros clados de vertebrados. Da mesma forma isto poderá permitir uma melhor compreensão da biomecânica do sistema mastigatório dos rincossauros, propiciando suporte para inferências quanto à alimentação destes répteis. Por outro lado, esta abordagem, sobre a histologia osteo-dentária, a embriogênese e a filogênese dos tecidos dentários, abre um novo horizonte de pesquisas para materiais fósseis de tetrápodos e de outros vertebrados.

7 REFERÊNCIAS

- AZEVEDO, S. A. K. & SCHULTZ, C. L. **Scaphonyx sulcognathus sp. nov., Um Novo Rincossaurídeo Neotriássico do Rio Grande do Sul**, Anais do X Congresso Brasileiro de Paleontologia, 1987.
- BAILEY, F. R. et al; **Histologia**. São Paulo: Ed. Edgar Blucher Ltda, 1976. p.613.
- BENTON, M. J., Tooth Form, growth, And Function In Triassic *Rhynchosaurs*. (Reptilia, Diapsida). **Paleontology**. Vol. 27, part 4, pp. 737-776. 1984.
- BENTON, M. J. The Triassic Reptile *Hyperodapedon* From Elgin: **Functional Morphology And Relationships**. Phil. Trans. R. Soc. Lond. Vol. 302, p. 605-717. 1983.
- CARLSON, S. Vertebrates Dental Structures. In: J. G. Carter, (ed.) **Skeletal Biomineralization: Patterns, Process and Evolutionary Trends**. Vol. I, pp. 531-556. 1990.
- CHATTERJEE, S. A Rhynchosaur From the Upper Triassic Maleri Formation of India. **Phil. Trans. R. Soc. Lond.** Vol. 267, p.209-261. 1974.
- CHATTERJEE, S. The evolution of Rhynchosaurs. Mém. Soc. Géol. De France. France, n° 139. 1980. pp.57-65.
- CURREY, J. D. The Histology of the Bone of a Prosauropod Dinosaur. **Paleontology**, Vol. 5, p.238-246. 1962.
- DILKES, D. W. The Rhynchosaur *Howesia browni* From The Lower Triassic of South Africa. **Paleontology**. Vol. 38. Part 3. The Paleontological Association. 1995.
- ENLOW, D. H. The Bone of Reptiles. in: C. Gans. (ed.) **Biology of The Reptilia**. London. Academic Press. Vol. 1. Morphology. 1969.
- FRANCILLON-VIEILLOT, H. et Alii. Microstructure and Mineralization of Vertebrates Skeletal Tissues. In: J. G. Carter. (ed.) **Skeletal Biomineralization: Patterns, Process and Evolutionary Trends**. Vol. I. p.471-530. 1990.
- GRAVESON, A. C. et al. Neural Crest Potential For Tooth Development in: **Urodele Amphibian: Developmental and Evolutionary Significance**. Developmental Biology. Vol. 188. p.34-42. 1997.
- HAM, A. W. **Histologia**. Sétima Edição. Ed. Guanabara koogan. Rio de Janeiro, 1977. p.872.
- HOLZ, M. & SCHULTZ, L. C. Taphonomy of the South Brazilian Triassic Herpetofauna: Fossilization Mode and Implications for Morphological Studies. **Lethaia**. Vol. 31. p.335-345. 2002.

- HUENE, V. F. F. In: Pedro L. P. Sartori (ed.) **Répteis Fósseis do Gondwana Sul-Americano**. Dep. de Geociências, Universidade Federal de Santa Maria. 391p.1990.
- HUNT, A. P. & LUCAS, S. G. **A New *Rhynchosaur* From The Upper Triassic of West Texas And The Biochronology of Late Triassic *Rhynchosaurs***. *Paleontology*. Vol. 34. Part 4, p.927-938, 1991.
- JOHANSON, Z. & SMITH, M. M. **Placoderm Fishes, Pharyngeal Denticles, and the Vertebrate Dentition**. *Journal of Morphology*. Vol. 257 pp. 289-307. 2003.
- LANGER, M. C. **Rincossauros sul-brasileiros: histórico e filogenia**. Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências.UFRGS, 1996. 361p.
- LANGER, M. C. ; FERIGOLO, J.; SCHULTZ, C. L. **Heterochrony and tooth evolution in hyperodapedontine rhynchosaurs** (Reptilia, Diapsida). *Lethaia* 33. 2000. pp.119-128.
- LANGER, M. C. & SCHULTZ, C. L. Rincossauros – herbívoros cosmopolitas do Triássico. In Holz, M. & De Ros, L. F. (Editores) **Paleontologia do Rio Grande do Sul**. Centro de Investigação dp Gondwana, UFRGS, 2000. 398 p.
- MOTANI, R. Redescription of The Dental Features of an Early Triassic Ichthyosaur, Utatusaurus Hataii. **Journal of Vertebrate Paleontology** 16(3): 396-402. September 1996.
- OSBORN, J. W. & CATE, A. R. T. **Histologia Dental Avançada**. 4ª Edição. Ed. Quintessence. 1983.
- ORR, R. T. **Biologia dos vertebrados**. 5ª Edição Universitária.Ed. Roca Ltda. São Paulo, 1986. 508 p.
- PARKER, R. B. & TOOTS, H. Trace Elements in Bones as Paleobiological Indicators. In: Behrensmeyer, A. K. & Hill, A. P. (ed), **Fossils in the Making**. University of Chicago Press. Chicago. pp. 197-207. 1980.
- PEYER, B. **Comparative Odontology**. The University of Chicago Press. 1968. p. 349.
- POUGH, F. H. et Alii. **A Vida dos Vertebrados**. In 1ª Edição Brasileira. Editora Atheneu, São Paulo, 1992. p. 839.
- POUGH, F. H. et Alii. **A Vida dos Vertebrados**. In 2ª Edição Brasileira. Editora Atheneu, São Paulo, 1999. 839p.
- ROBINSON, P. L. How *Sphenodon* and *Uromastix* Grow Their Teeth and Use Them. **Morphology and Biology of Reptiles**. Linneam Society Symposium Series. Nº 3. 1976.
- SCHULTZ, C. L. **Os Rincossauros-Sul Americanos e Suas Relações Com Outros Representantes do Grupo**. Tese de Doutorado – Instituto de Geociências. Curso de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. 1991.
- SILL W. D. Scaphonyx Sanjuanesis, Nuevo Rincosaurio (Reptilia) de la Formación Ischigualasto, Triássico de San Juan, Argentina. **Revista de la Asociación Paleontológica**

Argentina. N° 4 , pp. 341-354. Tomo VII. 1970.

SMITH M. M. Heterochrony In The Evolution of Enamel In Vertebrates. **Evolutinary Change and Heterochrony.** 1995.

SMITH, M. M. & JOHANSON, Z. Separate Evolutionary Origins of Teeth From Evidence in Fossil Jawed Vertebrates. **Science.** Vol. 299. p. 1235-1236. Feb. 2003.

SMITH, M. M. Vertebrate Dentitions at the Origin of Jaws: When and How Pattern Evolved. **Evolution & Development.** 5:4, pp. 394-413. 2003.

TEN CATE, A. R. **Histologia Bucal.** Desenvolvimento, Estrutura e Função. Segunda Edição, Ed. Guanabara. Rio de Janeiro, 1988. p.395.

TORREY, T. W. **Morfogénesis de los Vertebrados.** Tercera edición. Editorial Limusa. México. 1978.

VOROBYEVA, E. I. et al. Teeth and Scales of the Endemic *Crossopterigian* Fishes from the Early Carboniferous of East Siberia. **Paleontological Journal,** Vol. 33. 1999.

WALKER, W. F. JR. 1966. **Functional Anatomy of the Vertebrates.** An Evolutionary Perspective. Seventh Edition. Saunders Company. Philadelphia and London. 1966.