

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

**HISTOLOGIA ÓSSEA DOS HYPERODAPEDONTINAE
(ARCHOSAUROMORPHA, RHYNCHOSAURIA) DO TRIÁSSICO
SUPERIOR DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL**

FÁBIO HIRATSUKA VEIGA

ORIENTADORA: Profa. Dra. Marina Bento Soares

Porto Alegre – 2013

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

**HISTOLOGIA ÓSSEA DOS HYPERODAPEDONTINAE
(ARCHOSAUROMORPHA, RHYNCHOSAURIA) DO TRIÁSSICO
SUPERIOR DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL**

FÁBIO HIRATSUKA VEIGA

ORIENTADORA: Profa. Dra. Marina Bento Soares

BANCA EXAMINADORA:

Prof. Dr. Eliseu Vieira Dias – Universidade Estadual do Oeste do Paraná, UNIOESTE

Profa. Dra. Juliana Manso Sayão – Centro Acadêmico de Vitória, UFPE

Prof. Dr. Sérgio Furtado Cabreira – Universidade Luterana do Brasil, ULBRA

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

Porto Alegre – 2013

CIP - Catalogação na Publicação

Veiga, Fabio Hiratsuka
Histologia óssea dos Hyperodapedontinae
(Archosauomorpha, Rhynchosauria) do Triássico
Superior do Rio Grande do Sul, Brasil / Fabio
Hiratsuka Veiga. -- 2013.
71 f.

Orientadora: Marina Bento Soares.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal do
Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências,
Programa de Pós-Graduação em Geociências, Porto
Alegre, BR-RS, 2013.

1. Rhynchosauria. 2. Triássico Superior. 3.
Supersequência Santa Maria. 4. Histologia óssea. 5.
Padrão de crescimento. I. Soares, Marina Bento,
orient. II. Título.

AGRADECIMENTOS

Muitas pessoas me ajudaram na elaboração desta dissertação, direta ou indiretamente, e eu gostaria de agradecer a todos neste momento final.

Primeiramente gostaria de agradecer à minha família, que apesar de estar longe, sempre esteve apoiando meu trabalho. Especialmente à minha mãe, Hamako Hiratsuka Veiga, que trabalhou duro para garantir uma boa educação aos seus filhos. Para mim, simplesmente um exemplo de mulher guerreira.

À minha orientadora Marina Bento Soares, que me acolheu de braços abertos. Muito obrigado por ter sugerido este projeto, agradeço pelas discussões enriquecedoras, pelas bibliografias e por estar sempre perto ajudando a elaborar esta dissertação.

Agradeço ao Professor Cesar Schultz, que foi meu primeiro contato no mundo da paleontologia e foi quem me abriu as portas para este mundo. Ao professor Vitor Pereira, por ter cedido o microscópio ótico e a câmera digital para a análise do material.

Ao Marcelo Campos e Juliano Rodrigues, técnicos do Laboratório de Preparação de Amostras do IGEO-UFRGS. Ambos me ajudaram muito na preparação dos meus materiais, e tiveram muita paciência comigo nas inúmeras vezes em que fui consultá-los.

Ao meu grande amigo Gabriel Magalhães de Oliveira, pela amizade e especialmente por ter feito a revisão do inglês do artigo contido nesta dissertação.

Gostaria de agradecer a todos os meus amigos e amigas da pós-graduação, todos foram muito importantes para a execução desta dissertação. Um abraço especial para o Bruno Horn que me ajudou muito na metodologia e preparação do material.

Ao PPGGEO e também para o CNPq, pelo auxílio financeiro que possibilitou a execução deste projeto.

Um agradecimento mais que especial para a minha namorada, Nani, que sempre esteve ao meu lado, pelas conversas, dicas e por ter lido esta dissertação inúmeras vezes, corrigindo o português e me auxiliando de diversas formas.

“A utopia está onde está o horizonte. Se me aproximo dois passos, ela avança dois passos. Se caminho dez passos, ela se apressa em deslocar-se dez passos mais adiante. Mesmo que eu continue caminhando, não consigo alcançá-la jamais. Então, para que serve a utopia? Só para isto, nada mais. Para caminhar”.

Eduardo Galeano

RESUMO

Esta dissertação de mestrado, organizada na forma de artigo científico, apresenta uma descrição detalhada da histologia óssea de ossos longos, sendo o primeiro trabalho histológico realizado exclusivamente com rincossauros (Diapsida; Arcossaumorfa), baseado nos Hyperodapedontinae *Teyumbaita sulcognathus* e *Hyperodapedon* sp. provenientes da Supersequência Santa Maria (Sequencia Santa Maria 2) do Triássico Superior do Rio Grande do Sul, Brasil. Os materiais descritos no presente trabalho consistem de ossos longos isolados (fêmur, tíbia, úmero, rádio e costela) que foram seccionados, no sentido transversal, preferencialmente na região da diáfise. Os nossos resultados mostram que o padrão histológico encontrado em ambos os *taxa* é bastante similar, e indica uma relativa alta taxa de crescimento em estágios ontogenéticos iniciais, sendo que esta taxa diminui em estágios ontogenéticos mais avançados, diferentemente do que foi encontrado em descrições pontuais anteriores sobre rincossauros e que indicavam um crescimento lento durante toda a vida dos indivíduos. Adicionalmente, nossos resultados indicam que a capacidade de atingir altas taxas metabólicas já estaria presente nos arcossaumorfos não-arcossauriformes. No entanto, devido ao pouco material analisado, estas constatações ainda devem ser vistas como preliminares. Como complemento ao artigo científico, é apresentado um “estado-da-arte” sobre o conhecimento da osteohistologia em tetrápodes fósseis, com ênfase em arcossaumorfos, além da contextualização sistemática e bioestratigráfica do material utilizado neste estudo.

ABSTRACT

This Master's thesis is organized as a scientific paper and presents a detailed description of the bone histology of long bones, consisting in the first histological study done exclusively with rhynchosaurs (Diapsida; Archosauromorpha), based on the Hyperodapedontinae *Teyumbaita sulcognathus* and *Hyperodapedon* sp. from the Supersequence Santa Maria (Santa Maria 2), Late Triassic of Rio Grande do Sul State, Brazil. The materials described in this present study consisted of isolated long bones (femur, tibia, humerus, radio and ribs) that were sectioned in a transverse direction, preferably in the midshaft region. Our results show that the histological pattern in both taxa are quite similar, and indicates a relatively high growth rate in early ontogenetic stages, which decrease towards the more advanced ontogenetic stages. These results are different from what was found in previous description based on rhynchosaurs that indicate a slow growth rates throughout the full live of the individuals. Additionally, our results indicate that the capacity to reach high metabolic rates was already presented by non-archosauriform archosauromorphs. However, due to the little amount of material that was analyzed our results should be seen as a preliminary analysis. In addition to the scientific paper we also present here the state-of-art of the knowledge on fossil tetrapods osteohistology, with emphasis in archosauromorphs, besides the systematic and biostratigraphic context of the material used in this study.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Cladograma mostrando as relações do Clado Archosauomorpha. ...	7
Figura 2. Cladograma mostrando as relações dentro de Rhynchosauria.	10
Figura 3. Mapa de localização das rochas triássicas da Bacia do Paraná no Rio Grande do Sul.	12
Figura 4. Seção esquemática do pacote Triássico do Rio Grande do Sul.	13
Figura 5. Localidades onde são encontrados espécimes de <i>T. sulcognathus</i> . ..	13
Figura 6. Desenho esquemático de um osso longo.	14
Figura 7. Seção ilustrando o osso compacto e osso esponjoso.	15
Figura 8. Desenho esquemático mostrando as estruturas de um ósteon.	16
Figura 9. Representação esquemática mostrando o crescimento ósseo.	17
Figura 10. Representação esquemática de diferentes tecidos fibrolamelares. ..	18
Figura 11. Desenho esquemático do tecido cíclico e contínuo.	19

SUMÁRIO

Sobre a Estrutura desta Dissertação	5
PARTE I:	
1. INTRODUÇÃO	6
2. OBJETIVOS	9
2. 1. Geral	9
2. 2. Específicos	9
3. CONTEXTUALIZAÇÃO DO CAMPO DE ESTUDO	10
3.1. Sistemática	10
3.2. Contexto geológico/bioestratigráfico	11
4. ESTADO-DA-ARTE	14
4.1. Estrutura geral do tecido ósseo	14
4.2. Crescimento do esqueleto ósseo	16
4.3. Histórico dos estudos histológicos em organismos fósseis	19
4.3.1 O início dos estudos de histologia óssea	19
4.3.2 Estudos de histologia óssea a partir de 1950	21
4.3.3 Estudos de histologia óssea com ênfase em arcossauromorfos não-arcossauros (década de 1990 em diante)	23
5. ANÁLISE INTEGRADORA	26
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	28
PARTE II	
7. ARTIGO	36

Sobre a Estrutura desta Dissertação

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

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

Assim, primeiramente, será apresentada uma contextualização sobre o objeto de estudo, os rincossauros Hyperodapedontinae do Triássico Superior do Rio Grande do Sul, incluindo aspectos sobre a sistemática do grupo e sobre sua posição bioestratigráfica, além dos objetivos gerais e específicos desta dissertação de mestrado.

A seguir, o “Estado-da-Arte” traz uma sucinta consideração acerca do estudo da histologia óssea em tetrápodes fósseis, com ênfase nos estudos sobre Archosauomorpha.

Por fim, é apresentando o artigo resultante desta dissertação, o qual foi submetido ao periódico *Acta Palaeontologica Polonica*.

Na parte final foram anexados alguns resumos publicados em eventos, relacionados ao tema central da dissertação.

PARTE I

1. INTRODUÇÃO

Trabalhos de cunho histológico em vertebrados fósseis vêm sendo realizados há mais de 150 anos (e. g., OWEN, 1842). A histologia óssea é uma ferramenta que pode fornecer informações substanciais sobre a paleobiologia dos animais fósseis, como por exemplo, idade individual, maturidade sexual, taxas e padrões de crescimento. Com estes dados, é possível deduzir vários aspectos da fisiologia, ontogenia e filogenia dos vertebrados fósseis (ERICKSON; TUMANOVA, 2000; HORNER *et al.*, 2000; CHINSAMY-TURAN, 2005).

Um estudo ósteo-histológico completo envolve a descrição de múltiplos elementos de diferentes indivíduos para que seja possível determinar as variações no tecido ósseo que ocorrem devido à histovariabilidade (RAY; CHINSAMY, 2004). No entanto, como a análise histológica é um processo destrutivo, ou seja, o material utilizado precisa ser seccionado, geralmente esqueletos completos não estão disponíveis para este tipo de estudo. Quando possível, as descrições histológicas são realizadas preferencialmente na região da diáfise dos ossos longos, por ser considerada a região que apresenta menor remodelamento ósseo (CHINSAMY; DODSON, 1995; SANDER, 2000).

Existem numerosos trabalhos publicados abordando a histologia óssea em vertebrados fósseis. A maioria dos estudos realizados até então investiga principalmente o grupo dos arcossauros (Diapsida, Archosauria), grupo que inclui crocodilos, aves e seus parentes extintos, especialmente os dinossauros não-avianos (e. g., RICQLÈS, 1983; RICQLÈS *et al.*, 2003; CHINSAMY, 1993a, 1993b, 1995a; HORNER *et al.*, 2000, 2001; PADIAN *et al.*, 2001). Nestes, as descrições ósteo-histológicas são realizadas com base em comparações com os padrões histológicos apresentados pelos vertebrados vivos. No caso dos arcossauros fósseis, é possível fazer inferências ósteo-histológicas a partir de comparações com seus representantes modernos (CHINSAMY-TURAN, 2005).

Como exemplo, podemos citar os estudos de Padian *et al.* (2001) e Ricqlès *et al.* (2003) revelaram uma clara diferença na distribuição do tecido ósseo entre os dois principais clados dentro dos arcossauros (e. g. Crurotarsi e Ornithodira). Nos Ornithodira, o clado pró-aviano, a presença do tecido *fibrolamelar* é predominante, indicando altas taxas de deposição óssea e rápido crescimento (PADIAN *et al.*,

2001), enquanto que nos Crurotarsi, clado pró-crocodiliano, o tecido *lamelar-zonal* seria predominante, indicando baixas taxas metabólicas (RICQLÈS *et al.*, 2003).

Os resultados destes estudos, mais recentemente, têm impulsionado novos trabalhos descrevendo a histologia óssea dos representantes mais basais do Clado Archosauomorpha. Este compreende o grupo monofilético que reúne taxóns mais proximamente relacionados com crocodilos e aves do que com os lepidossauromorfos (BROCHU, 2001). É composto por formas mais basais, como Rhynchosauria, *Trilophosaurus* e Protorosauria (e.g. *Prolacerta*), os quais estão intimamente relacionados com os Arcosauriformes, que incluem os *Proterosuchus*, *Euparkeria*, *Erythrosuchus* e outros gêneros isolados (*sensu* GAUTHIER, 1984), além dos Archosauria propriamente ditos, Ornithodira e Crurotarsi (Fig. 1).

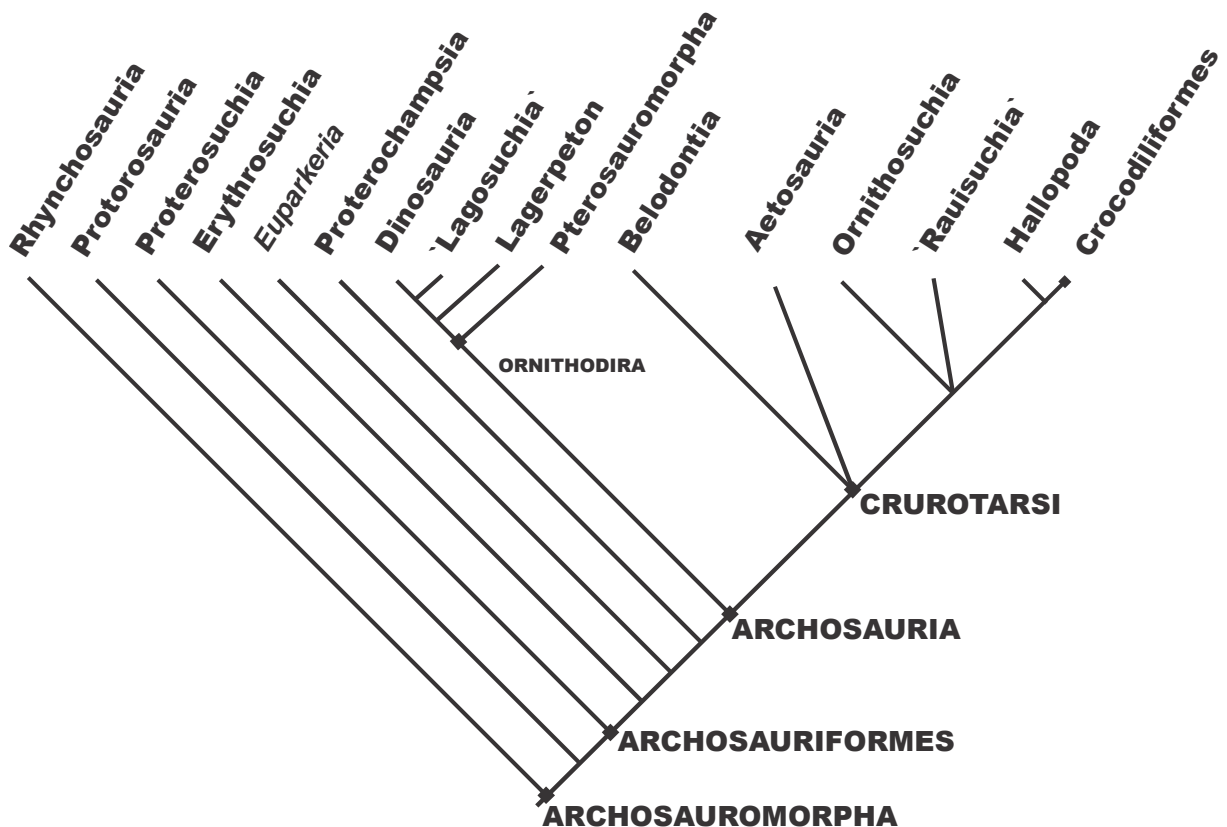


Figura 1: Cladograma mostrando as relações dentro do Clado Archosauomorpha (modificado de Kischlat, 2000).

Atualmente se defende a hipótese de o tecido *lamelar-zonal*, semelhante ao encontrado nos arcossauros Crurotarsi, e em lepidossauromorfos (Diapsida, Lepidosauromorpha) vivos (BUFFRÉNIL; CASTANET, 2000) e tartarugas, representaria o tecido ósseo típico para os arcossauromorfos basais (RICQLÈS *et al.*, 2003). No entanto, descrições recentes da histologia óssea de diferentes grupos

de arcossauromorfos não-arcossauros têm revelado grande diversidade nos padrões de tecido ósseo (RICQLÈS *et al.*, 2008; NESBITT *et al.*, 2009; WERNING; IRMIS, 2010; BOTHA-BRINK; SMITH, 2011). A descrição do tecido ósseo de *Erythrosuchus*, por exemplo, revelou a presença de tecido *fibrolamelar* semelhante ao encontrado nos Ornithodira, enquanto que em *Proterosuchus* o tecido *fibrolamelar* foi encontrado somente em estágios iniciais de crescimento (RICQLÈS *et al.*, 2008; BOTHA-BRINK; SMITH, 2011). *Trilophosaurus* e o rincossauro *Scaphonyx* foram descritos como apresentando um tecido lamelar-zonal (WERNING; IRMIS, 2010; RICQLÈS *et al.*, 2008).

Segundo Ricqlès *et al.* (2008), parece haver uma tendência à predominância do tecido *fibrolamelar* em direção aos arcossauriformes, sugerindo a hipótese de que a habilidade de atingir altas taxas metabólicas, e, conseqüentemente, altas taxas de crescimento, seria uma condição plesiomórfica para Arcosauriformes (incluindo Archosauria); já nos arcossauromorfos não-arcossauriformes, o padrão básico *lamelar-zonal*, semelhante ao dos répteis atuais seria o tecido predominante. No entanto, segundo Ricqlès *et al.* (2008) estes resultados devem ser vistos de forma preliminar, tendo em vista que mais materiais precisam ser descritos e com maior controle ontogenético nos elementos utilizados.

No caso dos rincossauros, répteis herbívoros cosmopolitas dominantes durante o Triássico Médio-Superior, pouco se sabe sobre sua histologia óssea e suas estratégias de crescimento. Até então, nunca foi publicado um estudo de histologia óssea realizado exclusivamente com este grupo, sendo que as descrições anteriores, realizadas com menor detalhe e em conjunto com outros grupos, foram baseadas apenas em costelas ou ossos não identificados do gênero *Scaphonyx* (mencionado acima), todos provenientes da Formação Ischigualasto, Triássico Superior da Argentina (ENLOW; BROWN, 1957; RICQLÈS, 1976a; RICQLÈS *et al.*, 2008). Fósseis de rincossauros são extremamente abundantes em sedimentos triássicos do sul do Brasil, da Formação Santa Maria (sequencia Santa Maria 2, *sensu* ZERFASS *et al.* 2003) a, e uma abordagem ósteo-histológica nestes materiais configura-se em uma importante oportunidade para o estudo de uma série aspectos paleobiológicos relativos a estes répteis.

2. OBJETIVOS

2. 1. Geral

O objetivo principal do presente trabalho é realizar o primeiro estudo ósteo-histológico centrado exclusivamente em rincossauros, realizando uma descrição detalhada da histologia óssea de múltiplos elementos (fêmur, tíbia, úmero, rádio e costelas) pertencentes a diferentes indivíduos de dois táxons do Clado Hyperodapedontinae, *Teyumbaita sulcognathus* e *Hyperodapedon* sp., provenientes do Triássico Superior do Rio Grande do Sul.

Os resultados deste trabalho fornecerão novas informações acerca da histologia óssea em rincossauros, contribuindo, assim, para uma melhor compreensão sobre a distribuição dos padrões de tecido ósseo entre os arcossaumorfos basais. Além disso, os resultados deste trabalho serão importantes para testar a hipótese de uma possível origem de altas taxas metabólicas, já bem estabelecidas para arcossauros mais avançados, ao nível dos arcossauros basais.

2. 2. Específicos

- a) Comparar os padrões ósteo-histológicos de *Teyumbaita sulcognathus* e *Hyperodapedon* sp.
- b) Comparar o padrão ósteo-histológico encontrado nos rincossauros brasileiros com de outros arcossaumorfos não arcossauros.
- c) Inferir aspectos da fisiologia de *Teyumbaita sulcognathus* e *Hyperodapedon* sp., especialmente no que tange aos padrões de crescimento.
- d) Contribuir na discussão sobre a possível tendência do aumento das taxas de crescimento ao longo da linhagem dos arcossauros.

3. CONTEXTUALIZAÇÃO DO CAMPO DE ESTUDO

3.1. Sistemática

Os estudos focando as inter-relações filogenéticas dos Rhynchosauria (Fig. 2) apresentam consenso de que os rincossauros do Eotriássico são mais basais com relação aos rincossauros do Meso e Neotriássico (BENTON, 1988, 1990; MONTEFELTRO, *et al.*, 2010). Os gêneros *Mesosuchus* e *Howesia* são encontrados, até então, somente no Eotriássico da África do Sul, caracterizados por serem formas pequenas, sem especializações no crânio e na dentição, sendo *Mesosuchus* mais basal e *Howesia* grupo irmão dos demais rincossauros (BENTON, 1988, 1990; MONTEFELTRO *et al.*, 2010). Já os rincossauros intermediários do Mesotriássico são formas um pouco maiores, representados pela família "Rhynchosauridae" (parafilética) (SCHULTZ, 2009; MONTEFELTRO *et al.*, 2010). Segundo Montefeltro *et al.* (2010) os rincossauros mais derivados, do Neotriássico, são representados pelo clado Hyperodapedontinae, consistindo dos táxons *Isalorhynchus genovefae*, sendo este o grupo irmão dos rincossauros mais avançados *Teyumbaita sulcognathus* e *Hyperodapedon* sp.

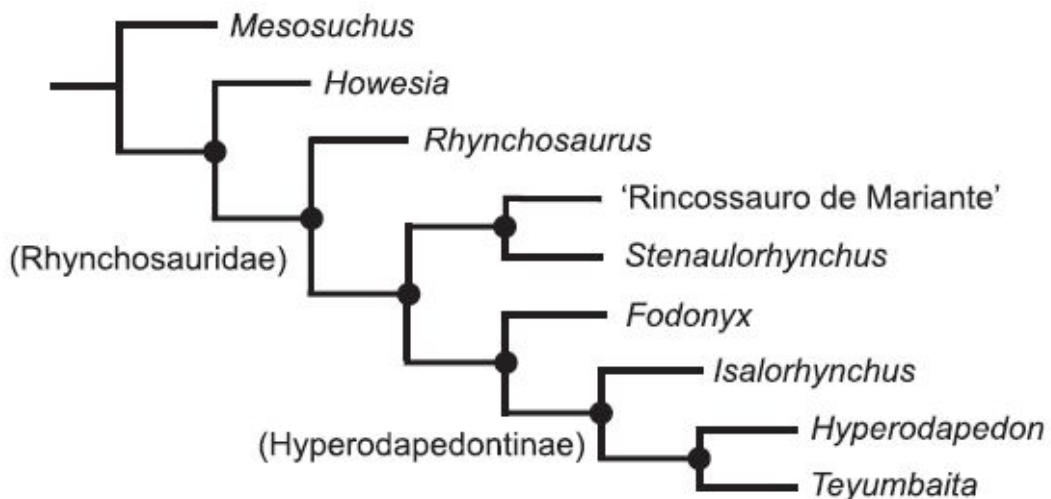


Figura 2. Cladograma mostrando as inter-relações filogenéticas dos Rhynchosauria (modificado de MONTEFELTRO, *et al.*, 2010).

3.2. Contexto geológico/bioestratigráfico

Os materiais estudados estão inseridos na sequência sedimentar de idade triássica que se encontra preservada na região central do estado do Rio Grande do Sul, Brasil (Fig. 3).

Zerfass *et al.*(2003) descreveram este pacote sedimentar, denominando de Supersequência Santa Maria a sequência de segunda ordem, a qual é subdivida em três sequências estratigráficas terceira ordem, denominadas, respectivamente da base para o topo de Sequência Santa Maria 1, 2 e 3 (Fig. 4).

A Sequência Santa Maria 1 e a base da Sequência Santa Maria 2 (de onde são provenientes os fósseis de rincossauros), relacionadas à Formação Santa Maria, caracterizam-se pela predominância de pelitos laminados a maciços, que correspondem a depósitos de origem lacustre e a planícies de inundação, relacionados a um sistema fluvial anastomosado (SCHERER *et al.*, 2000; ZERFASS *et al.*, 2003). Já os depósitos relacionados ao topo da Sequência Santa Maria 2 caracterizam-se pelo predomínio de camadas de areia fina, que ocorrem como lentes maciças ou estratificadas interpretadas como corpos de areia amalgamados relacionados a canais fluviais entrelaçados (ZERFASS *et al.*, 2003; RUBERT; SCHULTZ, 2004).

Trabalhos de cunho bioestratigráfico (*e.g.* BARBERENA *et al.*, 1993; SCHERER, 1994; SCHULTZ *et al.*,1994, 2000; ABDALA *et al.*, 2001; RUBERT; SCHULTZ, 2004; LANGER, 2005; SOARES *et al.* 2011a) e tectônico sedimentar (*e.g.* Zerfass *et al.*, 2003) têm permitido o reconhecimento de diferentes associações fossilíferas (Biozonas do tipo Zonas de Assembleia ou Cenozonas) dentro da Supersequência Santa Maria (Fig. 4).

Na porção basal da Sequência Santa Maria 2 ocorre a Cenozona de *Hyperodapedon*. Esta cenozona reflete uma importante mudança faunística, observada em escala mundial, registrada na passagem do Meso para o Neotriássico, que é o início do domínio dos diápsidos sobre os sinápsidos entre os tetrápodes continentais (SCHULTZ; LANGER, 2007). *Teyumbaita sulcoganthus* e especialmente *Hyperodapedon* sp, ausentes na subjacente Cenozona de *Dinodontosaurus*, passam a ser os répteis herbívoros dominantes na Cenozona de *Hyperodapedon*, sendo que em alguns afloramentos chegam a perfazer mais de 90% dos fósseis coletados (SCHULTZ, 2009).

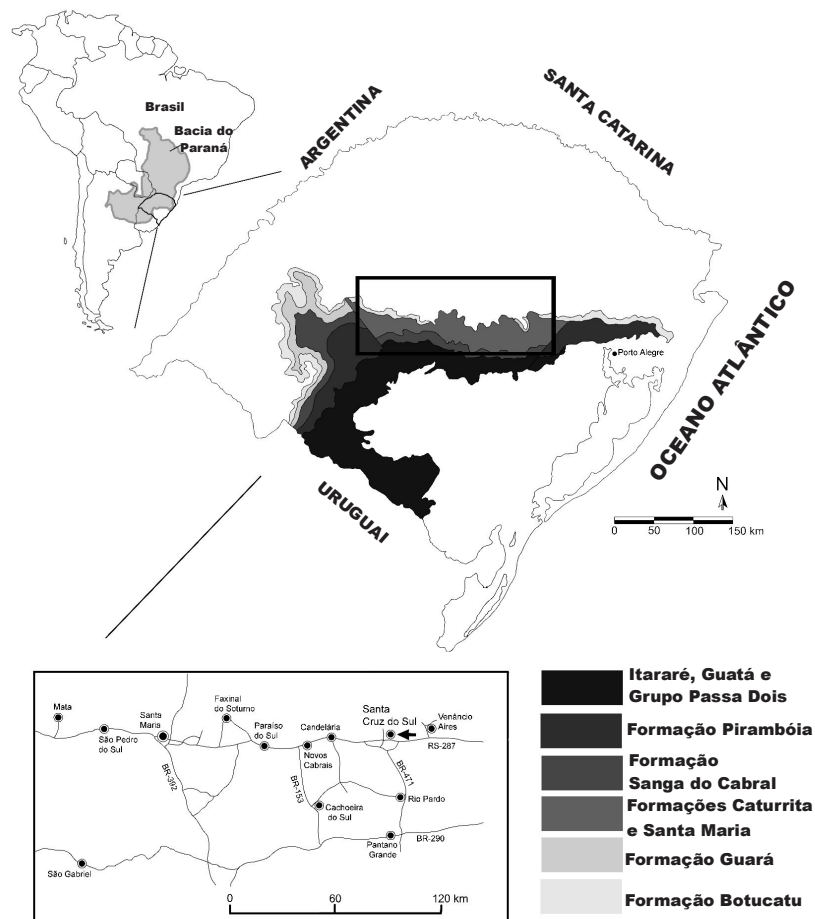


Figura 3: Mapa de localização das rochas triássicas da Bacia do Paraná no Rio Grande do Sul (modificado de SOARES *et al.* 2011b).

T. sulcognathus tem sido encontrado, até o momento, em apenas três afloramentos localizados em Candelária (afloramento Linha Facão) e Santa Maria (afloramentos Faixa Nova e Sanga Wald), ocorrendo em níveis distintos de *Hyperodapedon* sp. (MONTEFELTRO *et al.*, 2010) (Fig. 5).

Segundo Langer *et al.* (2007), aparentemente, os níveis contendo *T. sulcognathus* são encontrados em estratos superiores aos referentes à *Hyperodapedon* sp, sugerindo que os depósitos contendo *T. sulcognathus* representem a parte inferior da Formação Caturrita (topo da Sequencia Santa Maria 2). Contudo mais esforços de coleta ainda se fazem necessários para a elucidação do posicionamento bioestratigráfico de *T. sulcognathus* dentro da Sequencia Santa Maria 2.

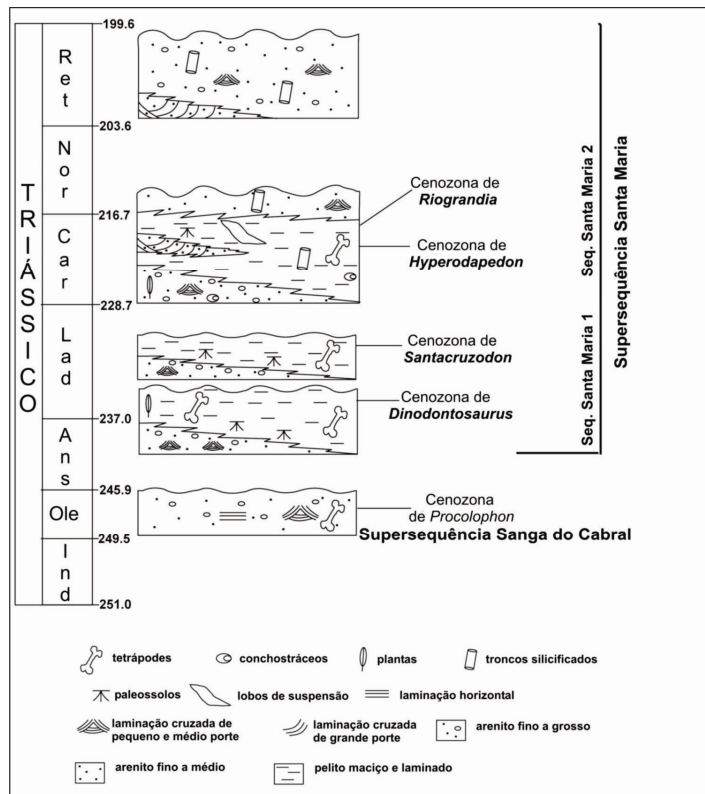


Figura 4: Seção esquemática do pacote Triássico do Rio Grande do Sul, mostrando a divisão em sequências deposicionais, com as biozonas incluídas em cada uma delas (modificado de Zeffass *et al.*, 2003).

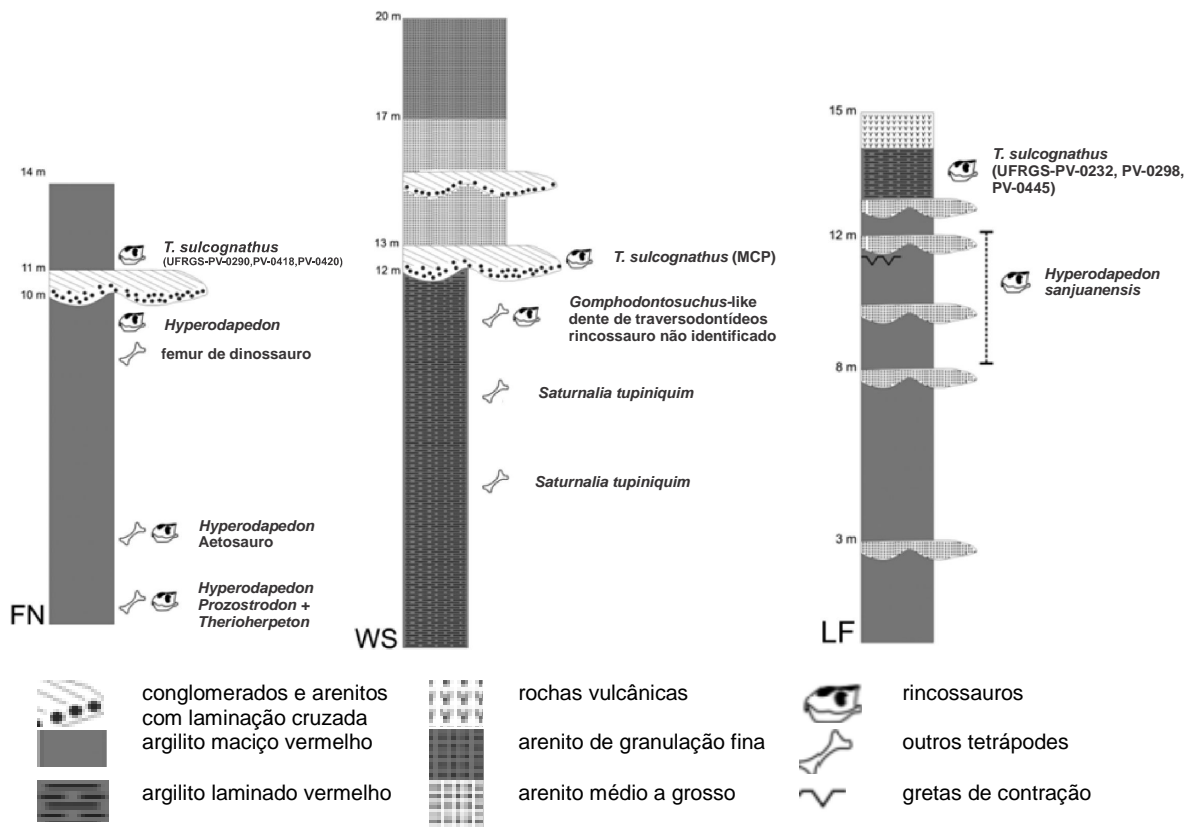


Figura 5. Localidades onde são encontrados espécimes de *T. sulcognathus* no RS. Seção estratigráfica (FN) Faixa Nova, (WS) Sanga Wald e (LF) Linha Facão (modificado de MONTEFELTRO, *et al.*, 2010).

4. ESTADO-DA- ARTE

4.1. Estrutura geral do tecido ósseo

Nas últimas décadas vários aspectos biológicos dos organismos fósseis vêm sendo estudados sob a ótica da microestrutura óssea. Apesar de o fóssil ficar sujeito aos vários processos tafonômicos por milhões de anos, a estrutura microscópica dos ossos mantêm-se preservada (CHINSAMY, 2005). O tecido ósseo fornece informações substanciais sobre a idade, taxa de formação óssea, condições do meio ambiente e adaptações para o modo de vida. A partir destas informações é possível deduzir diversos aspectos da fisiologia, ontogenia e filogenia que influenciam a história de vida dos indivíduos (ERICKSON; TUMANOVA, 2000; HORNER *et al.*, 2000; CHINSAMY, 1997, 2005).

Os ossos de todos os vertebrados são formados basicamente pelos mesmos componentes. Eles consistem de uma parte inorgânica, formada por microcristais de hidroxiapatita ($[\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2]$), que envolve uma parte orgânica, a qual é constituída principalmente por fibras de colágeno, além de células (osteoblastos, osteoclastos e osteócitos), e vasos sanguíneos e linfáticos que ocupam pequenos canais existentes no osso (Fig. 6) (CHINSAMY; DODSON, 1995). Quando o indivíduo morre, os componentes orgânicos se decompõem, enquanto os componentes inorgânicos mantêm a microestrutura geral do osso (RAY *et al.*, 2009).

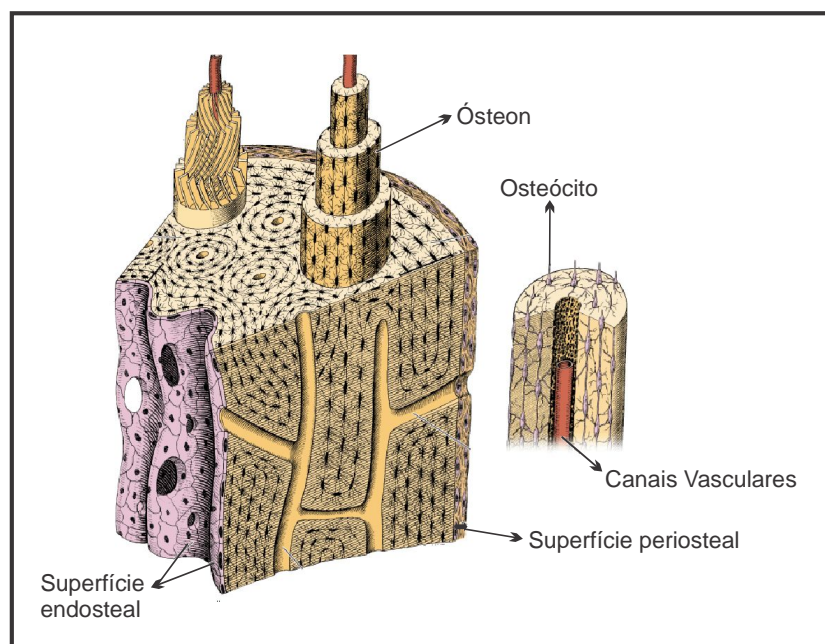


Figura 6: Desenho esquemático mostrando algumas estruturas encontradas em um osso longo. A superfície endosteal fica localizada mais internamente, enquanto que a superfície periosteal é mais externa (modificado de JUNQUEIRA; CARNEIRO, 2005).

Observando a estrutura óssea geral é possível o reconhecimento de duas morfologias distintas: osso compacto e esponjoso. O osso compacto é mais externo, denso, onde ficam alojados os componentes orgânicos como as células, canalículos, entre outros. O osso esponjoso fica localizado mais internamente, envolvendo a cavidade medular sendo formado por grandes cavidades (Fig. 7).

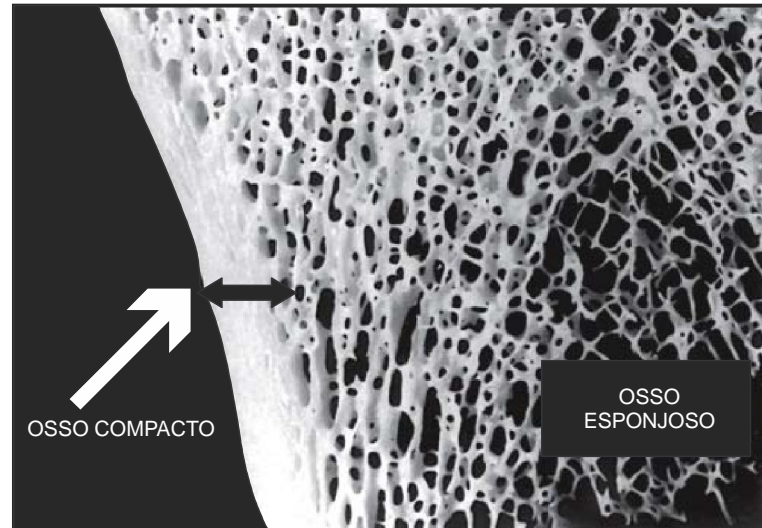


Figura 7: Seção ilustrando a região de osso compacto (córTEX) e a região de osso esponjoso (modificado de JUNQUEIRA; CARNEIRO, 2005).

Em animais vivos, os pequenos canais existentes na matriz óssea (*lacunae*) são ocupados por células chamadas de osteócitos. Cada osteócito se comunica com as células vizinhas através de prolongamentos do citoplasma, que ficam alojados em finas extensões das *lacunae*, denominadas canalículos (Fig. 8). Os osteócitos são responsáveis pela manutenção da matriz óssea, permitindo a troca de nutrientes entre as células, os vasos sanguíneos e a matriz óssea (CURREY, 2002; JUNQUEIRA; CARNEIRO, 2005). A quantidade de *canaliculi*, o grau de ramificação, assim como o tamanho e o formato dos osteócitos é variável, e depende da taxa na qual o osso é formado e no tipo de vascularização presente.

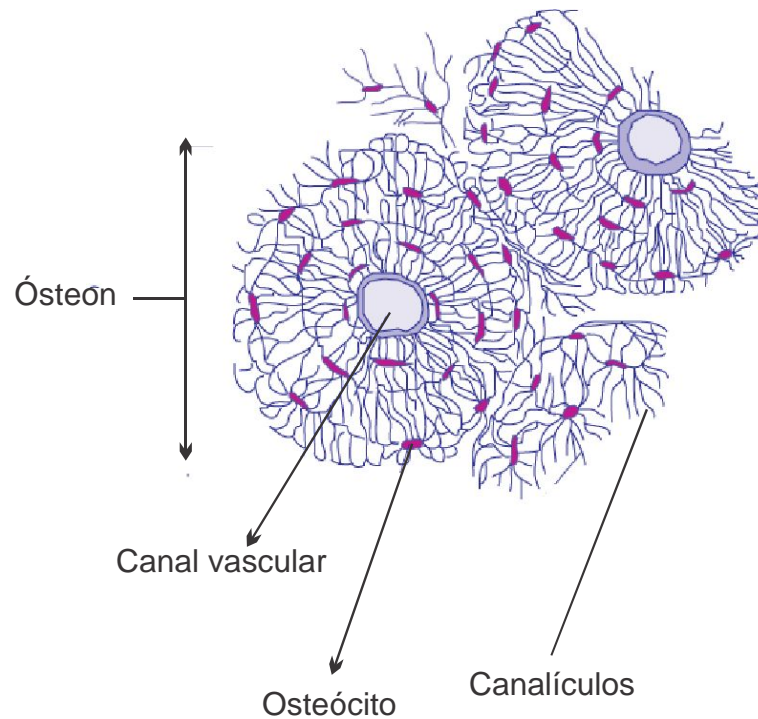


Figura 8: Desenho esquemático mostrando as estruturas presentes em um ósteon. Os canalículos fazem as ligações entre as células ósseas (osteócitos) (modificado de <http://training.seer.cancer.gov/anatomy/skeletal/tissue.html>).

4.2. Crescimento do esqueleto ósseo

O crescimento do esqueleto envolve um processo mútuo de deposição e reabsorção óssea, conhecida como deposição aposicional de superfície. Várias superfícies são reconhecidas no osso: superfície periosteal, endosteal, superfície interna dos ósteons, entre outras (CHINSAMY, 2005).

Um osso longo típico cresce em duas direções: em comprimento (longitudinal) e em diâmetro (transversal). O crescimento em comprimento ocorre por ossificação endocondral, onde o tecido precursor, cartilaginoso, é reabsorvido e substituído pela deposição de tecido ósseo. Já o crescimento em diâmetro envolve as superfícies periosteal (superfície externa) e endosteal (superfície interna). No crescimento aposicional, a adição de osso em qualquer uma das superfícies corresponde na remoção de osso na superfície oposta, um processo conhecido como *drift* (Fig. 9). O osso também sofre remodelações em algumas áreas para se ajustar ao crescimento, tamanho e o formato do osso (CHINSAMY, 2005).

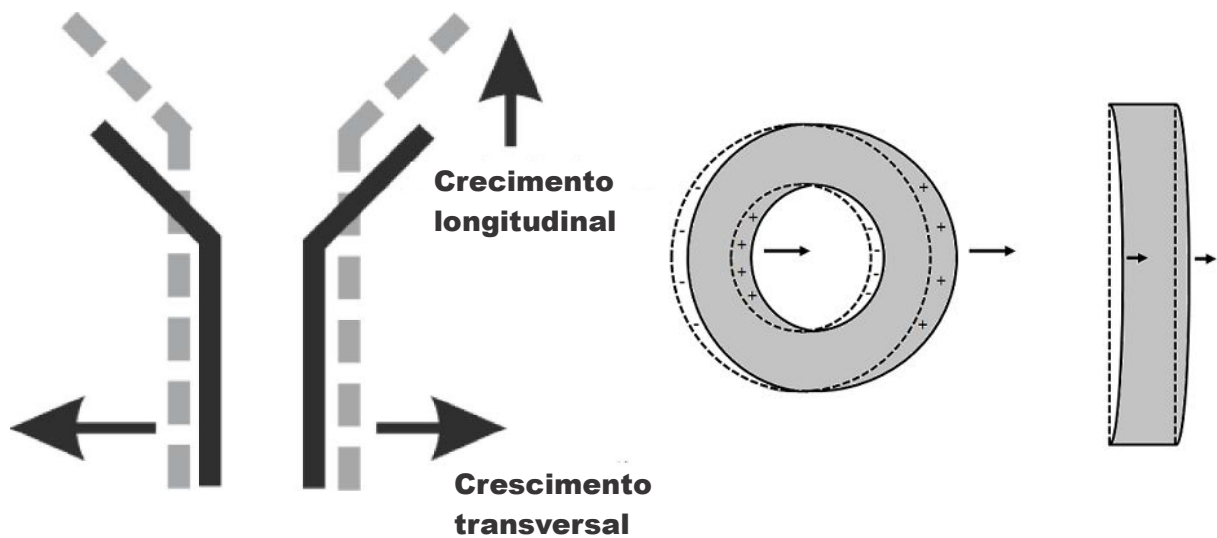


Figura 9: Representação esquemática mostrando como ocorre o crescimento longitudinal e o crescimento transversal nos ossos longos. A deposição óssea (+) em uma superfície acarreta na remoção do tecido ósseo (-) na superfície oposta (modificado de CHINSAMY-TURAN, 2005).

Todos esses processos de remodelação, crescimento, reabsorção e incremento ósseo contribuem para a formação de um osso compacto estratificado. Desta forma, a microestrutura óssea é diferente em cada parte do esqueleto, e até mesmo em um mesmo elemento ósseo. Quanto mais complexo o osso, maior é o processo de remodelação, sendo assim, ossos longos tubulares, principalmente na região da diáfise, são reconhecidos por preservar melhor a integridade da microestrutura, e por contar a história de crescimento do indivíduo, já que sofrem menos remodelação (CHINSAMY, 2005).

A deposição óssea pode formar um tecido ósseo primário ou secundário. Existem diferentes tipos de tecido ósseo primário, enquanto que o tecido secundário é formado pela remodelação nos tecidos primários, por um processo chamado de reconstrução secundária ou remodelação Harvesiana.

Na deposição de osso primário, pode ocorrer a formação de diferentes tipos de tecido primário:

Tecido Ósseo Fibrolamelar - Este tipo de tecido resulta de uma matriz óssea fibrosa e ósteons primários. A presença deste tipo de tecido em vertebrados fósseis indica rápida deposição óssea e rápido crescimento. Dependendo do arranjo dos ósteons primários, o tecido fibrolamelar pode ser subdividido em: laminar, plexiforme, radial e reticular (RAY *et al.*, 2009; CHINSAMY, 2005) (Fig. 10).

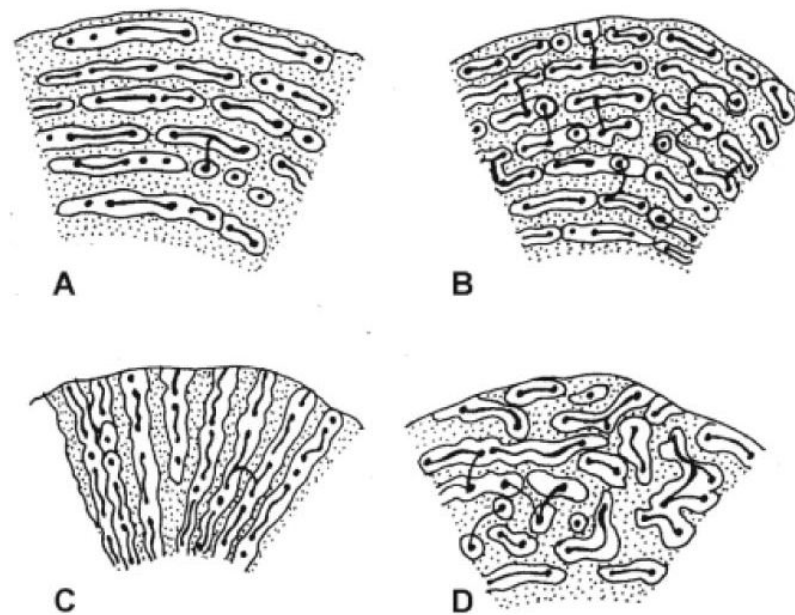


Figura 10: Representação esquemática mostrando os diferentes tipos de arranjo dos ósteons primários no tecido ósseo fibrolamelar: (A) laminar; (B) plexiforme, (C) radial e (D) reticular. Modificado de FRANCILLON-VIEILLOT *et al.*, 1990)

Tecido Ósseo Lamelar ou Lamelar Zonal – Apresenta um arranjo ordenado das fibras de colágeno e das lacunas dos osteócitos. A presença deste tipo de tecido indica uma deposição óssea lenta (RAY *et al.*, 2009; CHINSAMY, 2005).

Tecido Ósseo Paralelo Fibroso – Caracteriza-se por apresentar as fibras de colágeno organizadas paralelamente. A presença deste tecido indica uma condição intermediária entre o tecido fibrolamelar e o tecido lamelar zonal (RAY *et al.*, 2009; CHINSAMY, 2005).

Já a formação de tecido secundário envolve a reabsorção e o alargamento dos ósteons primários, seguido de deposição de osso lamelar na superfície reabsorvida formando ósteons secundários.

A estrutura geral do osso primário fornece acesso direto sobre a forma de deposição óssea, ou seja, se esta ocorreu de forma contínua ou cíclica (Fig. 11). A deposição cíclica fica evidente na região do osso compacto, com formação de distintos anéis de crescimento (marcas de crescimento), ou resultando em bandas formadas por diferentes tipos de tecidos. As bandas são formadas por zonas e por anéis de crescimento que podem se alternar na região de osso compacto. As zonas tendem a ser mais vascularizadas e representar períodos de rápido crescimento. Os anéis de crescimento, que podem ser compostos por *annuli* e/ou linhas de parada de crescimento (*lines of arrested growth* = LAGs). Enquanto os *annuli* são menos

vascularizados e indicam períodos de crescimento lento, as LAGs indicam uma parada total no crescimento.

A deposição contínua, ininterrupta, ocorre sem a formação de ciclos de crescimento na região de osso compacto. Neste tipo de deposição o tecido pode ser totalmente fibrolamelar ou apresentar uma proporção de tecidos lamelar zonal e de fibras paralelas (RAY *et al.*, 2009; CHINSAMY, 2005).

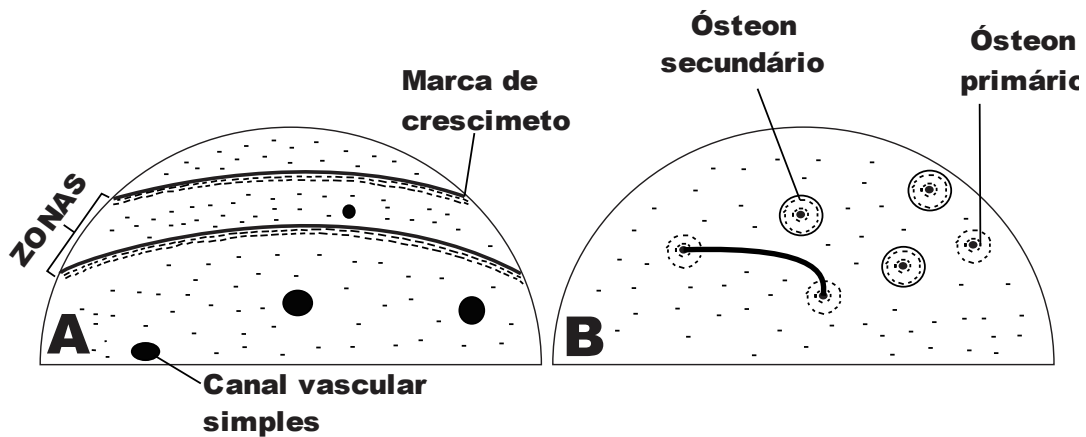


Figura 11: Desenho esquemático diferenciando a deposição cíclica (A) e a deposição contínua (B). As marcas de crescimento podem ser formadas por *annuli* e/ou LAGs.

4.3. Histórico dos estudos histológicos em organismos fósseis

4.3.1 O início dos estudos de histologia óssea.

Os primeiros estudos relacionados com histologia óssea foram impulsionados pela invenção do microscópio de luz, ocorrido no século XVII, provavelmente pelos holandeses Hans e Zacarias Janssen (SCHELLNHUBER, 1999). O conhecimento sobre a microestrutura óssea se desenvolveu em paralelo com o avanço da tecnologia em microscopia (e.g. desde o microscópio de luz, microscópio com luz polarizada e, mais recentemente, os microscópios de varredura e de transmissão de elétrons) (CHINSAMY, 2005).

Os estudos pioneiros foram análises do tecido ósseo de dinossauros, que tiveram início a mais de 150 anos atrás (OWEN, 1840; QUEKETT, 1855). Quekett foi o primeiro a reconhecer as lacunas dos osteócitos nos ossos de *Iguanodon*, as quais foram referidas por ele como "células ósseas" (CHINSAMY, 2005). Inicialmente tais

estudos tinham um caráter apenas descritivo, já que análises comparativas dos dados histológicos e suas implicações paleobiológicas ainda não eram realizadas naquela época (ERICKSON; TUMANOVA, 2000).

O primeiro trabalho sistemático sobre microestrutura óssea foi realizado em 1907, por Adolf Seitz. Neste trabalho ele descreveu a histologia óssea de inúmeros dinossauros (*Megalosaurus*, *Iguanodon*, *Trachodon* [*Anatosaurus*]). Seitz é conhecido por ter estabelecido as diferenças entre canais vasculares primários e secundários no osso compacto, sendo também o primeiro a fornecer uma descrição de zoneamento ósseo em dinossauros, identificando-o em *Allosaurus* e *Stegosaurus*.

Broili (1922) descreveu a microestrutura de tendões ossificados em hadrossauros e, um ano depois, Moodie descreveu tendões ossificados em *Anatosaurus* (hoje conhecido como *Edmontosaurus*). Moodie também é responsável por ter identificado diversas condições patológicas em ossos de dinossauros.

Em 1933, um marco nos estudos ontogenéticos foi o trabalho realizado por Nopsca e Heidsieck, no qual eles utilizaram a microestrutura óssea para distinguir diversas classes ontogenéticas entre juvenis e indivíduos imaturos de hadrossauros. Já nesta época havia ocorrido um grande avanço nos estudos relacionados com a organização fibrilar, principalmente o trabalho de Gross (1934), com a utilização de ossos de *Plateosarus* e *Brachiosaurus* para desenvolver conceitos de osso laminar e estabelecer o real significado de ósteons primários e secundários.

Em 1947 o pesquisador italiano Amprino propôs que as diferenças encontradas no tipo tecido ósseo são resultado de uma variação na taxa de deposição óssea, a qual não é determinada apenas pela quantidade de tecido ósseo depositado, mas também influenciada pela organização fibrilar. Assim, o tecido ósseo é um tecido vivo que registra diretamente a sua taxa de formação ao longo da existência dos indivíduos. De acordo com esta hipótese, uma baixa taxa de formação óssea resultaria em um tecido lamelar-zonal, o qual é caracterizado por um arranjo organizado das fibras do colágeno e dos osteócitos, os quais tendem a ser mais achatados. Ao contrário, uma alta taxa de formação óssea resultaria em um tecido fibrolamelar, caracterizado pelo arranjo aleatório tanto das fibras do colágeno como também dos osteócitos (ver item 4.2.). Esta hipótese é amplamente aceita para identificar a taxa de formação óssea a partir do tipo de tecido ósseo depositado, sendo conhecida como regra de Amprino (*Amprino Rule*).

Desde os primeiros trabalhos descritivos realizados por Owen e Queket em meados de 1850, poucos trabalhos histológicos foram realizados até a década de 50 do século passado.

4.3.2 Estudos de histologia óssea a partir de 1950.

Entre 1956 e 1958, os americanos Donald Brown e Sidney Enlow publicaram uma série de trabalhos onde foi documentado e fornecido um melhor entendimento sobre os padrões histológicos ocorrentes entre os maiores grupos de vertebrados. Nestas contribuições históricas foi enfatizada a influência dos padrões evolutivos da paleohistologia, histologia óssea comparativa e biologia óssea. A análise comparativa entre animais recentes e fósseis, desde peixes a mamíferos, mostrou a grande variabilidade apresentada pelo tecido ósseo (histovariabilidade). No entanto, em suas conclusões, Enlow e Brown se mostraram um tanto frustrados com os resultados obtidos com esta abordagem comparativa. Segundo eles, não foi possível reconhecer nenhuma correlação entre o tamanho corporal e o padrão de tecido ósseo, por exemplo.

Os trabalhos de Enlow e Brown exerceram uma grande influência nos estudos subsequentes e mudaram a interpretação das causas da histovariabilidade, desde explicações filogenéticas a outras mais funcionais (ontogenéticas). Seus trabalhos histológicos comparativos realizados principalmente com dinossauros, deram um grande impulso na área da ósteo-histologia e muitas informações paleobiológicas, a partir das análises histológicas, começaram a ser inferidas. Desde então, inúmeros pesquisadores têm se interessado pelos estudos de histologia óssea, possibilitando a coleta de informações de diferentes grupos de vertebrados fósseis.

Em 1963, Enlow publicou seu mais famoso livro *Principles of Bone Remodeling*, onde há uma mudança de uma abordagem extensivamente comparativa, para uma análise intensiva em modelos ósseos, selecionando apenas poucas espécies. Para Enlow, para decifrar o significado biológico da diversidade e complexidade do tecido ósseo, é necessário reduzir os possíveis fatores casuais da diversificação, selecionando alguns modelos bem definidos e, a partir disso, estudá-los intensivamente. Esta nova abordagem nos estudos com histologia óssea, mostrou a influência da ontogenia na histovariabilidade. O autor relacionou, em vez da estrutura e função, uma explicação mais completa de remodelação e crescimento de uma maneira funcionalmente significativa.

Na década de 1960, John Currey, pesquisador bastante conhecido pelos seus trabalhos relacionados com propriedades mecânicas de ossos de animais modernos, também contribuiu para um melhor entendimento sobre a estrutura dos tecidos ósseos e, especialmente, sobre a vascularização em diferentes grupos de vertebrados. Em 1962, Currey descreveu o tecido ósseo de dois prossaurópodes provenientes do Zimbábue, verificando que este era densamente vascularizado, mais vascularizado do que o encontrado em répteis modernos (excluindo aves) e equivalentes ao encontrado em mamíferos recentes de tamanho similar. Currey postulou que talvez esse alto nível de vascularização encontrado nos prossaurópodes poderia estar relacionado com especializações fisiológicas que não são vistas nos répteis atuais.

Em 1969, Donald Enlow participou do primeiro volume da famosa série *Biology of the Reptilia* de Carl Gans. Enlow realizou uma detalhada revisão sobre a microestrutura óssea de répteis recentes e fósseis. Ele ilustrou a microestrutura de uma costela de *Triceratops* mostrando a ocorrência de reconstrução secundária. Enlow notou que a presença extensiva de remodelação Harvesiana é em geral uma característica encontrada tanto nos dinossauros ornitíscuos quanto em saurísquios.

No final da década de 1960 e início da década de 1970, o famoso anatomista francês Armand de Ricqlès avançou para o campo de paleohistologia, publicando vários estudos sobre uma grande variedade de tetrápodes extintos, incluindo terápsidos não-mamalianos e dinossauros não-avianos. Os resultados de sua tese de doutorado foram publicados numa série de 12 artigos, todos nos *Annales de Paléontologie* de 1968 até 1981, sob o título geral *Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes*. (RICQLÈS, 1968, 1969, 1972, 1974a, 1974b, 1975, 1976b, 1977a, 1977b, 1978a, 1978b, 1981). Estes trabalhos foram inovadores, pois analisaram a geração do tecido ósseo e a forma como este cresce dentro do esqueleto apendicular, explicando como um único osso pode expressar diferentes subtipos de tecidos em diferentes regiões, bem como a presença de diferentes subtipos de tecido durante o desenvolvimento, até à maturidade do indivíduo.

Em seus trabalhos, Armand de Ricqlès adicionou um importante nível de inferência nas suas análises paleohistológicas, relacionando a taxa de deposição óssea com a fisiologia. Desde o início dos seus trabalhos, Ricqlès estava interessado na conexão entre o tecido ósseo e o metabolismo. Ricqlès (1974c, 1976a, 1980) analisando a distribuição do tecido ósseo em diferentes grupos de tetrápodes reportou que o tecido ósseo compacto dos dinossauros é composto por

tecido fibrolamelar, apresentando remodelação Harvesiana, diferentemente do tecido lamelar zonal típico dos répteis, e sendo mais parecido com o tecido encontrado em mamíferos e aves, que apresentam alta taxa de crescimento e rápida deposição óssea. Esta afirmação foi posteriormente contestada por Reid (1981).

Em 1981, Robin Reid, anunciou a presença de tecido lamelar zonal em dinossauros saurópodes. Esta publicação chamou muita atenção, pois veio em uma época onde se começava a aceitar a ideia de que o tecido ósseo depositado em dinossauros seria resultado de altas taxas de deposição, como encontrado em animais endotérmicos. Posteriormente, Reid publicou uma série de artigos relacionando a microestrutura óssea com a fisiologia (e.g. REID, 1984a, 1984b, 1987, 1990, 1993, 1997a) e crescimento (e.g., REID, 1997b) em dinossauros.

No final da década de 1980, Armand de Ricqlès iniciou uma parceria John R. Horner, da Universidade de Montana, nos Estados Unidos. Horner havia descoberto uma série ontogenética de esqueletos de um dinossauro indeterminado que variavam desde embriões até indivíduos adultos, o que o estimulou a estudar o crescimento e o desenvolvimento destes animais (HORNER; MAKELA, 1979; HORNER; GORMAN; 1988). A partir destes trabalhos, Horner fundou um dos maiores laboratórios de preparação de lâminas histológicas conhecidos atualmente, tendo uma das maiores coleções de material histológico do mundo e sendo responsável pela formação de diversos pesquisadores na área de histologia óssea. A partir da década de 1990, Ricqlès e Horner passaram a focar suas pesquisas no crescimento e na evolução do tecido ósseo, mas não somente numa única espécie, e, sim, analisando o grupo dos arcossauros como um todo. Eles identificaram quatro fatores que parecem controlar a presença de determinado tecido ósseo numa certa região: ontogenia, filogenia, meio ambiente e fatores mecânicos.

4.3.3 Estudos de histologia óssea com ênfase em arcossauromorfos não-arcossauros (década de 1990 em diante)

Além dos acima citados, vários outros autores têm contribuído na análise da distribuição e descrição do tecido ósseo dentro da linhagem dos arcossauros. Uma das mais importantes é Anusuya Chinsamy. Os trabalhos de Chinsamy são largamente comparativos, utilizando-se de indivíduos recentes e fósseis (CHINSAMY, 1990, 1993a, 1993b, 1994, 1995b).

Mais recentemente outros trabalhos histológicos têm focado na comparação do tecido ósseo dos dinossauros com répteis viventes e extintos (incluindo aves) (RICQLÈS *et al.*, 2003; HORNER *et al.*, 2001; MAIN *et al.*, 2005; PADIAN *et al.*, 2001), outros trabalhos têm comparado o crescimento nos dinossauros com relação aos pterossauros (RICQLÈS *et al.*, 2000; PADIAN *et al.*, 2004) e também aos crurotársios (RICQLÈS *et al.*, 2003).

Ultimamente, trabalhos analisando a histologia óssea de arcossauromorfos não-arcossauros têm fornecido importantes informações sobre os padrões de crescimento destes grupos (*e.g.* RICQLÈS *et al.*, 2008; NESBITT *et al.*, 2009; BOTHA-BRINK; SMITH, 2011). Ricqlès *et al.*, (2008) descreveram a histologia óssea de diversos grupos basais, entre eles o rincossauro *Scaphonyx*, caracterizado como tendo um crescimento tipicamente reptiliano, isto é, apresentando crescimento lento durante toda a sua vida. Cabe salientar que estas conclusões são muito pontuais, pois basearam-se em apenas costelas e em ossos não identificados de materiais provenientes do Triássico Superior da Argentina (Formação Ischigualasto). Neste trabalho Ricqlès e colaboradores também descreveram diversos grupos de arcossauriformes merecendo destaque a descrição realizada para o eritrosúquio, *Erytrosuchus africanus*, o qual foi caracterizado por apresentar um tecido ósseo similar ao encontrado nos dinossauros de crescimento rápido. Este táxon também foi descrito por Botha-Brink e Smith, (2011), tendo os autores encontrado o mesmo tipo de tecido descrito por Ricqlès e colaboradores em 2008. Devido a estes resultados, ambos os estudos (*e.g.* RICQLÈS *et al.*, 2008; BOTHA-BRINK; SMITH, 2011) propuseram que a capacidade de atingir altas taxas de crescimento estaria presente a partir dos arcossauriformes, enquanto que os arcossauromorfos não-arcossauriformes manteriam a condição reptiliana. No entanto, a presença de outros arcossauriformes (*e.g.* *Vancleavea*; *Euparkeria*) com crescimento similar a *Scaphonyx*, e levando-se em consideração os poucos materiais analisados, fazem com que estes resultados sejam vistos de maneira preliminar (RICQLÈS *et al.*, 2008; BOTHA-BRINK; SMITH, 2011).

Armand de Ricqlès continua trabalhando no campo da histologia óssea sendo responsável pela formação de inúmeros pesquisadores na área, tais como: Jacques Castanet, Vivienne de Buffrénil e Helene Francillon-Vieillot, que se especializaram na pesquisa da histologia óssea de vertebrados recentes e fósseis. Entre os trabalhos mais importantes realizados pelo grupo de pesquisadores formados por Ricqlès, podemos citar Francillon-Vieillot *et al.*, (1990), que normatizou a

nomenclatura e classificação do tecido ósseo sendo atualmente referência para muitos autores.

Entre os pesquisadores contemporâneos que realizam trabalhos histológicos com arcossauros, mas especialmente com foco em dinossauros não-avianos, podemos citar: Kevin Padian, David Varricchio, Kristi Currey-Rogers, Greg Erickson e Jennifer Botha-Brink.

Trabalhos publicados sobre histologia óssea em arcossauromorfos ainda são muito escassos no Brasil. Como exemplo pode ser citado o trabalho de Sayão, (2003) realizado com pterossauros provenientes da Formação Santana (Cretáceo Inferior).

5. ANÁLISE INTEGRADORA

Os materiais dos rincossauros Hyperodapedontinae *Teyumbaita sulcognathus* (UFRGS-PV-0232-T; UFRGS-PV-0290-T; UFRGS-PV0298-T) e *Hyperodapedon* sp. (UFRGS-PV-0293-T; UFRGS-PV-0247-T; MMACRPV-018; UFRGS-PV-0408-T; UFRGS-PV-1217-T; UFRGS-PV-0271-T) analisados no artigo apresentado no corpo desta dissertação “*Osteohistology of Hyperodapedontinae rhynchosaurs (Diapsida, Archosauromorpha) from the Late Triassic of Southern Brazil*”, submetido à ACTA PALAEONTOLOGICA POLONICA, são todos provenientes da Supersequência Santa Maria, Sequência Santa Maria 2, Triássico Superior do estado do Rio Grande do Sul.

O artigo aborda aspectos inéditos sobre a histologia óssea de *T. sulcognathus* e *Hyperodapedon* sp., sendo seus principais resultados apresentados a seguir:

- O padrão histológico encontrado em ambos os *taxa* é bastante similar, caracterizando-se por um tecido bem vascularizado na região mais interna do córtex, o qual muda para um tecido tipicamente lamelar zonal, com diminuição na vascularização e concentração de marcas de crescimento na região mais externa do córtex.
- O padrão histológico observado nos dois *taxa* indica uma alta taxa de crescimento em estágios ontogenéticos iniciais, a qual diminui em estágios ontogenéticos mais avançados (possivelmente na fase de maturidade sexual).
- Esta proposta difere das descrições realizadas anteriormente (com base unicamente no gênero *Scaphonyx*), as quais propõem que os rincossauros apresentariam um crescimento lento durante todo o seu desenvolvimento.
- Os resultados do presente estudo indicam que a capacidade de atingir altas taxas metabólicas já estaria presente nos arcossauros não-arcossauriformes, contrariando estudos anteriores.

Assim, o estudo histológico de *T. sulcognathus* e *Hyperodapedon* sp. contribuiu com novas informações a respeito do padrão de crescimento nos rincossauros. Ao invés das evidências anteriores (RICQLÈS *et al.*, 2008) que apontavam para um

crescimento contínuo, como o observado nos Lepidosauromorpha em geral, os materiais analisados de rincossauros indicam que a tendência para aquisição de taxas metabólicas mais altas, revelada pelo crescimento mais rápido nos estágios ontogenéticos iniciais, já estaria estabelecida na base de Archosauromorpha, trazendo, assim, novas informações para o entendimento da evolução do tecido ósseo na linhagem dos arcossauros.

Contudo, devemos salientar dois pontos:

T. sulcognathus e *Hyperodapedon* sp. compõem o clado Hyperodapedontinae, derivado dentro de Rhynchosauria (MONTEFELTRO *et al.*, 2010). Assim, pode ser que esta tendência de aumento nas taxas metabólicas na fase juvenil seja uma característica apenas dos rincossauros mais avançados, permanecendo os mais primitivos (*e.g.* *Howesia*, *Mesochus* e, até mesmo, os “Rhynchosauridae”) com uma biologia mais semelhante aos lepidosauromorfos.

Apesar das estruturas ósseas descritas no artigo se mostrarem de forma bastante clara nas lâminas histológicas observadas, é importante salientar que, devido ao pouco material analisado, os nossos resultados devem ser vistos ainda como preliminares. Novos materiais, incluindo outros rincossauros, especialmente os mais primitivos, deverão ser analisados para tornar as conclusões obtidas com este estudo, bem como os estudos subsequentes mais consistentes.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABDALA, F.; RIBEIRO, A. M.; SCHULTZ, C. L. A rich cynodont fauna of Santa Cruz do Sul, Santa Maria Formation, Middle-Late Triassic, Southern Brazil. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte**, v. 2001, p. 669-687, 2001.

AMPRINO, R. La structure du tissu osseux envisage comme expression de differences dans la vitesse de l'accroissement. **Archives de Biologie**, v. 58, p. 315–330, 1947.

ANDREIS, R. R.; BOSSI, G. E.; MONTARDO, D. K. O Grupo Rosário do Sul, Triássico no Rio Grande do Sul. In: XXXI Congresso Brasileiro de Geologia, 1980. Camboriú. **Anais 2**, p. 659-673.

BARBERENA, M. C.; FACCINI, U. F.; SCHERER, C. M. S. Situação atual e perspectiva da bioestratigrafia da Formação Santa Maria. In: Simpósio Sobre Cronoestratigrafia da Bacia do Paraná, 1, 1993, Rio Claro. **Boletim de Resumos**, p. 100-101.

BENTON, M. J. 1988. The phylogeny of rhynchosaurs (Reptilia, Diapsida), and two new species. In: Currie, P. M.; Coster, E. H. (Ed.). **Fourth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Short Papers. Occasional Papers of the Tyrrell Museum of Palaeontology**. v. 3, p. 2–17, 1988. (Drumheller, Alberta: Royal Tyrrell Museum of Palaeontology).

_____. The species of *Rhynchosaurus*, a rhynchosaur (Reptilia, Diapsida) from the Middle Triassic of England. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**, Series B. v. 328, p. 213–306, 1990.

BOTHA-BRINK, J.; SMITH, H. M., R. Osteohistology of the Triassic Archosauromorphs *Prolacerta*, *Proterosuchus*, *Euparkeria*, and *Erythrosuchus* from the Karoo Basin of South Africa. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 31(6), p. 1238-1254, 2011.

BROCHU, C. A. Progress and future directions in archosaur phylogenetics. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 75, p. 1185–1201, 2001.

BROILI, F. Ueber den feineren Bau der “verknöcherten Sehnen“ (=verknöcherten Muskeln) von *Trachodon*. **Anatomischer Anzeiger**, v. 55, p. 465-475, 1922.

BUFFRÉNIL, V. DE.; CASTANET, J. Age estimation by skeletochronology in the Nile Monitor (*Varanus niloticus*), a highly exploited species. **Journal of Herpetology**, v. 34, p. 414–424, 2000.

CHINSAMY, A. Physiological implications of the bone histology of *Syntarsus rhodesiensis* (Saurischia: Theropoda). **Paleontologia Africana**. v. 27, p. 77–82, 1990.

_____. Image analysis and the physiological implications of the vascularization of femora in archosaurs. **Modern Geology**, v. 19, p. 101–108, 1993a.

_____. Bone histology and growth trajectory of the prosauropod dinosaur *Massospondylus carinatus* Owen. **Modern Geology**, v. 18, p. 19–329, 1993b.

_____. Dinosaur bone histology: implications and inferences. In: ROSENBERG G. D.; WOLBERG, D. L. (Ed.). **DinoFest**. 1994. p. 213–227. (Paleontological Society Special Publication 7).

_____. Ontogenetic changes in the bone histology of the Late Jurassic ornithomimid *Dryosaurus lettowvorbecki*. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 15, p. 96–104, 1995a.

_____; CHIAPPE, L. M.; DODSON, P. Mesozoic avian bone microstructure: physiological implications. **Paleobiology**, v. 21(4), p. 561–574, 1995b.

_____. Assessing the biology of fossil vertebrates through bone histology. **Palaeontologia Africana**, v. 33, p. 29–35, 1997.

CHINSAMY-TURAN, A. **The microstructure of dinosaur bone**. Baltimore, Maryland: Johns Hopkins University Press, 2005, 195 p.

_____; DODSON, P. Inside a dinosaur bone. **American Scientist**, v. 83, p. 174–180, 1995.

CURREY, J.D. The histology of the bone of a prosauropod dinosaur. **Paleontology**, v. 5, p. 238–246, 1962.

_____. **Bones: structure and mechanics**. Princeton University Press, Princeton, N.J. 2002. 436 p.

ENLOW, D.H. **Principles of bone remodeling**. Thomas, C. C. (Ed). Springfield, Illinois. 1963.

_____. The bone of Reptiles. In: Gans, C. (Ed.) **Biology of the Reptilia**, 1, Academic Press, London, 1969, p. 45–80.

_____; BROWN, S. O. A comparative histological study of fossil and recent bone tissues. Part I. **Texas Journal of Science**, v. 8, p. 403–443, 1956.

_____; _____. A comparative histological study of fossil and recent bone tissues. Part II. **Texas Journal of Science** v. 9, p. 185–214, 1957.

_____; _____. A comparative histological study of fossil and recent bone tissues. Part III. **Texas Journal of Science**, v. 10, p. 187–230, 1958.

ERICKSON, G. M.; TUMANOVA, T. A. Growth curve of *Psittacosaurus mongoliensis* Osborn (Ceratopsia: Psittacosauridae) inferred from long bone histology. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 130, p. 551–566, 2000.

FRANCILLON-VIEILLOT, H.; BUFFRÉNIL, V. DE.; CASTANET, J.; GERANDIE, J.; MEUNIER, F. J.; SIRE, J. Y.; ZYLBERBERG, L. L.; RICQLÈS, A. J. DE. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. In: CARTER, J. G.

(Ed). **Skeletal biomineralization: Patterns, process and evolutionary trends**. New York: Van Nostrand Reinhold, 1990. p. 471–530.

GAUTHIER, J. A. **A cladistic analysis of the higher systematic categories of Diapsida**. 1984, 564 f. Ph.D. dissertation, University of California, Berkeley, California, 1984.

GROSS, W. Die Typen des mikroskopischen Knochenbaues bei fossilen Stegocephalen und reptilien. **Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte**, v. 203, p. 731–764, 1934.

HORNER, J.; MAKELA, R. Nest of juveniles provides evidence of family structure among dinosaurs. **Nature**. v. 282, p. 296–298, 1979.

_____; GORMAN, J. 1988. **Digging Dinosaurs**. New York: Workman. 1988, 210 p.

_____; RICQLÈS, A. J. DE ; PADIAN, K. The bone histology of the hadrosaurid dinosaur *Maiasaura peeblesorum*: growth dynamics and physiology based on an ontogenetic series of skeletal elements. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v.20, p. 15–129, 2000.

_____; _____. Comparative osteohistology of some embryonic and perinatal archosaurs: developmental and behavioral implications for dinosaurs. **Paleobiology**, v. 27, p. 39–58, 2001.

JUNQUEIRA, L. C.; CARNEIRO, J. **Basic Histology: text & atlas**. São Paulo: São Paulo, 2005, 554 p.

KISCHLAT, E. - E. Tecodôncios: A Aurora dos Arcossáurios no Triássico. In: HOLZ, M.; DE ROS, L. F. (Ed.). **Paleontologia do Rio Grande do Sul**, Porto Alegre: Editora da UFRGS, p. 246-272, 2000.

LANGER, M. C. Studies on continental Late Triassic tetrapod biochronology. I. The type locality of *Saturnalia tupiniquim* and the faunal succession in south Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 19, p. 205-218, 2005.

_____; RIBEIRO, A. M.; SCHULTZ, C. L.; FERIGOLO, J. 2007. The continental tetrapod-bearing Triassic of South Brazil. In: LUCAS, S. G.; SPIELMANN, J. A. (ED) **The Global Triassic: New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin**, Albuquerque, New Mexico: 2007, p. 201–218.

MAIN, R. P.; RICQLÈS, A. DE.; HORNER, J. R.; PADIAN, K. The evolution and function of thyreophoran dinosaur scutes: implications for plate function in stegosaurs. **Palaeobiology**. v. 31, p. 291–314, 2005.

MONTEFELTRO, F. C.; LANGER, M. C.; SCHULTZ, C. L. Cranial anatomy of a new genus of hyperodapedontine rhynchosaur (Diapsida, Archosauromorpha) from the Upper Triassic of Southern Brazil. **Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh**. 101 (01): 27-52, 2010.

MOODIE, R. L. **Palaeopathology**. University of Illinois Press, Urbana, 1923.

NATIONAL CANCER INSTITUTE. Disponível em <<http://training.seer.cancer.gov/anatomy/skeletal/tissue.html>> Acesso em: 13 dez. 2012.

NESBITT, S. J.; STOCKER, M. R.; SMALL B. J.; DOWNS, A. The osteology and relationships of *Vancleavea campi* (Reptilia: Archosauriformes). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 157, p. 814–864, 2009.

NOPCSA, F. V.; HEIDSIECK, E. On the bone histology of the ribs in immature and half-grown trachodont dinosaurs. In: **Proceedings of the Zoological Society of London**, v. 12, p. 221–226, 1933.

OWEN, R. **Odontography, a treatise on the comparative anatomy of teeth, etc.** H. Baillière, London, 1840-45, 655 p.
_____. Report on British fossil reptiles. Part 2. **Report of the British Association for the Advancement of Science**, v. 11, p. 60-204, 1842.

PADIAN, K.; RICQLÈS, A. J. DE. ; HORNER, J. R. Dinosaurian growth rates and bird origins. **Nature**, v. 412, p. 405–408, 2001.

_____. Growth in small dinosaurs and pterosaurs: the evolution of archosaurian growth strategies. **Journal of Vertebrate Paleontology**. v. 24, p. 555–571, 2004.

SCHERER, C.M.S.; FACCINI, U.F.; LAVINA, E.L. Arcabouço estratigráfico do Mesozóico da Bacia do Paraná. In: HOLZ, M.; DE ROS L.F. (Eds.). **Geologia do Rio Grande do Sul**, CIGO/UFRGS, Porto Alegre, p. 335-354, 2000.

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

SOARES, M.B.; ABDALA, N.F.;BERTONI-MACHADO, C. A sectorial toothed cynodont from the Santa Cruz do Sul fauna, Santa Maria Formation and comments on the Brazilian continental Triassic biostratigraphy. **Geodiversitas** 33(2):5-18, 2011b.

QUEKETT, J. T. **Descriptive and illustrated catalogue of the histological series contained in the Museum of the Royal College of Surgeons of England**. London, v. 2, 1855, 320 p.

RAY, S.; CHINSAMY, A. Diictodon feliceps (Therapsida, Dicynodontia): bone histology, growth, and biomechanics. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 24, n. 1, p. 180-194, 2004.

REID, R. E. H. Lamellar-zonal bone with zones and annuli in the pelvis of a sauropod dinosaur. **Nature**, v. 292, p. 49-51, 1981.

_____. The histology of dinosaur bone, and its possible bearing on Dinosaurian physiology. In: FERGUSON, M. W. J. (Ed.). **Structure, Development and Evolution**

of Reptiles. Academic Press, London. 1984a, p. 629–663. (Symposium of the Zoological Society of London No. 52).

_____. Primary bone and dinosaurian physiology. **Geological Magazine**. v. 121, p. 589–598, 1984b.

_____. Bone and dinosaurian “endothermy”. **Modern Geology**. v. 11, p. 133–154, 1987.

_____. Zonal “growth rings” in dinosaurs. **Modern Geology**. v. 15, p. 19–48, 1990.

_____. Apparent zonation and slowed late growth in a small Cretaceous theropod. **Modern Geology**. v. 18, p. 391–406, 1993.

_____. Dinosaurian physiology: the case for “intermediate” dinosaurs. In: FARLOW J. O.; BRETT-SUR-MAN, M. (Ed.). **The complete dinosaur**. Indiana University Press, Bloomington. 1997a. p. 449–473.

_____. How dinosaurs grew. In: FARLOW, J. O.; BRETT-SURMAN, M. K. (Ed.), **The Complete Dinosaur**. Indiana University Press, Bloomington and Indianapolis. 1997b, p. 403–413.

_____; BANDYOPADHYAY, S.; BHAWAL, D. Growth patterns as deduced from bone microstructure of some selected neotherapsids with special emphasis on dicynodonts: phylogenetic implications; **Paleoworld**, v. 18, p. 53–66, 2009.

RICQLÈS, A. J. DE. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes I. — Origine du tissu osseux plexiforme des dinosauriens sauropodes. **Annales de Paléontologie**. v. 54, p. 133–145, 1968.

_____. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes II. — Quelques observations sur la structure des os longs des thériodontes. **Annales de Paléontologie**. v. 55, p. 3–52, 1969.

_____. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes III. — Titanosuchiens dinocéphales et dicynodontes. **Annales de Paléontologie**. v. 58, p. 17–60, 1972.

_____. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes IV. — Eothériodontes et pélycosaures. **Annales de Paléontologie**. v. 60, p. 1–39, 1974a.

_____. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes V. — Cotylosaures et mésosaures. **Annales de Paléontologie**. v. 60, p. 171–216, 1974b.

_____. Evolution of endothermy: histological evidences. **Evolutionary Theory**. v. 1, p. 51–80, 1974c.

_____. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes VII. — Sur la classification, la signification fonctionnelle et l’histoire des tissus osseux des tétrapodes. Première partie, structures. **Annales de Paléontologie**. v. 61, p. 51–129, 1975.

_____. On bone histology of fossil and living reptiles, with comments on its functional and evolutionary significance. In: BELLAIRS, A. D'A.; COX, C. B. (ED) **Morphology and Biology of Reptiles**. Academic Press: London, 1976a, p. 123-150.

_____. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes VII. — Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tétrapodes. Deuxième partie, fonctions. **Annales de Paléontologie**. v. 62, p. 71–126, 1976b.

_____. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes VII. — Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tétrapodes. Deuxième partie, fonctions, suite. **Annales de Paléontologie**. v. 63, p. 33–56, 1977a.

_____. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes VII. — Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tétrapodes. Deuxième partie, fonctions, fin. **Annales de Paléontologie**. v. 63, p. 133–160, 1977b.

_____. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes VII.—Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tétrapodes. Troisième partie, évolution. **Annales de Paléontologie**. v. 64, p. 85–111, 1978a.

_____. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes VII.—Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tétrapodes. Troisième partie, évolution, fin. **Annales de Paléontologie**. v. 64, p. 153–184, 1978b.

_____. Tissue Structures of Dinosaur Bone—Functional Significance and Possible Relation to Dinosaur Physiology. In: Thomas, R.D.K., Olson, E.C. (Ed.), **A Cold Look at the Warm Blooded Dinosaurs**. New York, 1980, p. 103–139. (American Association for the Advancement of Science),

_____. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes. VI.—Stégocéphales. **Annales de Paléontologie**. v. 67, p. 141–160, 1981.

_____. Cyclical growth in the long limb bones of a sauropod dinosaur. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 28, n. 225–232, 1983.

_____; _____; _____; Francillon-Vieillot, H. Palaeohistology of the bones of pterosaurs (Reptilia: Archosauris): anatomy, ontogeny, and biomechanical implications. **Zoological Journal of the Linnean Society**. v. 129, p. 349–385, 2000.

_____; PADIAN, K.; HORNER, J. R. On the bone histology of some Triassic pseudosuchian archosaurs and related taxa. **Annales de Paléontologie**, v. 89, p. 67–101, 2003.

_____; _____; _____; KNOLL, F. On the origin of high growth rates in archosaurs and their ancient relatives: complementary histological studies on Triassic archosauriforms and the problems of a “phylogenetic signal” in bone histology. **Annales de Paléontologie**, v. 94, p. 57–76, 2008.

RUBERT, R. R.; SCHULTZ, C. L. Um novo horizonte de correlação para o Triássico Superior do Rio Grande do Sul: **Pesquisas**, v. 31, p. 71-88, 2004.

SANDER, P. M. Long bone histology of the Tendaguru sauropods: implications for growth and biology. **Paleobiology**, v. 26, p. 466–488, 2000.

SAYÃO, J. M. Histovariability of two pterodactyloid pterosaurs from the Santana Formation, Araripe Basin, Brazil: preliminary results. **Geological Society Special Publications**, Londres, v. 217, p. 335-342, 2003.

SCHELLNHUBER, H. J. Earth system analysis and the second Copernican revolution. **Nature**, v. 402, p. 19-23, 1999.

SCHERER, C. M. S. **Análise faciológica e bioestratigráfica do Triássico Superior (Topo da Formação Santa Maria) na região de Candelária - RS**, 1994. (Dissertação de Mestrado, Programa de Pós-Graduação em Geociências), Porto Alegre, UFRGS.

SCHULTZ, C. L. Rincossauros – os herbívoros que dominaram o mundo no Triássico. In: da Rosa, A. A. S. (ED) **Vertebrados fósseis de Santa Maria e Região**. 2009, p. 209-231.

_____; LANGER, M. C. Tetrápodes Triássicos do Rio Grande do Sul. In: **Paleontologia: cenários de vida**. p. 269-282, 2007.

_____; SCHERER, C. M. S.; BARBERENA, M. C. Uma nova proposta de zoneamento estratigráfico para o Triássico Superior Sul-Rio-Grandense. In: Congresso Brasileiro de Geologia, 38, Camboriú, 1994. **Boletim de Resumos**, p. 107-108.

_____; _____. Biostratigraphy of the southern Brazilian Middle-Upper Triassic. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 30(3), p. 491-494, 2000.

SEITZ, A. L. Vergleichenden Studien über den mikroskopischen Knochenbau fossiler und rezenter Reptilien. **Nova Acta Abhandlungen der Kaiserlichen Leopold-Carolignischen Deutschen Akademie der Naturforscher**. v. 37, p. 230–370, 1907.

WERNING, S.; IRMIS, R. Reconstructing the ontogeny of the Triassic basal archosauromorph *Trilophosaurus* using bone histology and limb bone morphometrics. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 30 (3, Supplement), p. 185A–186A, 2010.

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

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

PARTE II

7. ARTIGO

Comprovante de Submissão no periódico Acta Palaeontologica Polonica do artigo “*Osteohistology of Hyperodapedontinae rhynchosaurus (Diapsida, Archosauromorpha) from the Late Triassic of Southern Brazil*”.

Instant Grammar Checker - www.Grammarly.com/Grammar_Checker - Correct All Grammar Errors And Enhance Your Writing. Try Now! [Qual o motivo deste anúncio?](#)

Confirmation of your submission Entrada x

APP editorial service <app@app.pan.pl> 25 jan (4 dias atrás) ☆

para mim

inglês > português Traduzir mensagem Desativar para: inglês x

Your electronic submission was received in our office on January 25, 2013 and assigned manuscript tracking number APP130125154332. Our technical editor will check if the appropriate manuscript components and forms have been included with the submission. If items essential to the evaluation process are missing, the corresponding author will be contacted and asked to send those required items.

The manuscript and your cover letter will be made available to an expert Editor who will decide whether the article may be appropriate for Acta Palaeontologica Polonica. The Editor may reject the paper without further review or elect to have it sent to reviewers. We will notify you when the Editor decides to approve, reject or ask for revision of your manuscript.

If you need to contact the Editorial office for any reason, please refer to your manuscript tracking number.

APP editorial service

Journal

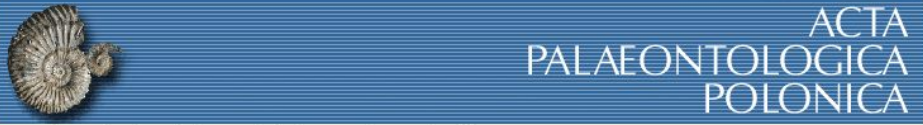
- Editors
- Subscription
- Copyright policy
- APP-alert

Issues

- Current Issue
- Archives
- Forthcoming papers
- Search

Submission & Review

- Reviews
- Upload files
- My account
- Logout



Acta Palaeontologica Polonica > Submission & Review > Submission

Manuscript uploading

Paper ID **APP130125154332**

Osteohistology of Hyperodapedontinae rhynchosaurus (Diapsida, Archosauromorpha) from the Late Triassic of Southern Brazil.

FÁBIO HIRATSIKA VEIGA and MARINA BENTO SOARES

To upload your files please click the [Browse...] button, select the file and click [Upload file].

Please note that only limited file types are allowed to upload, including **doc**, **docx**, **rtf** and **pdf**. The upper limit of a file size is 50 MB.

File to upload:*

A list of files successfully uploaded to APP.

- cover letter.docx (14.2 kB)
- figures_tables.pdf (3.6 MB)
- manuscript.docx (59.6 kB)

The above list shows your files **successfully** uploaded to APP. If the list is complete, please fill up your **Personal Data Form** or just **Logout**. Please note that you can always login to the APP editorial service and upload some additional files or correct your personal data.

© 1997-2013 Instytut Paleobiologii PAN :: Copyright policy

Osteohistology of Hyperodapedontinae rhynchosaur (Diapsida, Archosauromorpha) from the Late Triassic of Southern Brazil.

FÁBIO HIRATSUKA VEIGA and MARINA BENTO SOARES

We present the results of the first histological study focused exclusively in rhynchosaur (basal non-archosauriform archosauromorph), based on the Hyperodapedontinae rhynchosaur taxa *Teyumbaita sulcognathus* and *Hyperodapedon* sp. from the Late Triassic of Southern Brazil. The bone histology of both taxa indicates relatively rapid growth rate in early ontogenetic stages and its turn into a rather typical lamellar zonal structure in the outer cortex, characterized by slow, interrupted growth with several growth marks. Contrary to previous studies, that have pointed a typical non-archosaur reptile bone development pattern for rhynchosaur, with growth marks spread across the whole bone tissue, we demonstrate that the initial growth processes have operated fast in comparison to later growth in both studied Hyperodapedontinae. Thus, we speculate that relatively rapid growth, during, at least, the early ontogenetic stages, indicates that the ability to reach high metabolic rates would be already present in basal non-archosauriform archosauromorph.

Key words: Rhynchosauria, Hyperodapedontinae, Archosauromorpha, bone histology, growth patterns, Late Triassic.

Fábio Hiratsuka Veiga [fhveiga@gmail.com] and Marina Bento Soares [marina.soares@ufrgs.com.br], Universidade Federal do Rio Grande do Sul,

Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Av. Bento Gonçalves 9500, 91540-000, Porto Alegre RS, Brazil.

Introduction

Bone microstructure gives important information about the paleobiology of extinct animals, such as age of the individuals, sexual maturity, and both growth rate and patterns. From these data it is also possible to deduce many aspects of physiology, ontogeny and phylogeny of fossil vertebrates (Erickson and Tumanova 2000; Horner et al. 2000; Chinsamy 2005). As consequence, bone histology shows to be an important tool in paleontological studies.

Research describing bone histology and growth patterns of fossil vertebrates has become very recurrent in the literature in the last years, mainly focusing on the Archosauria clade, which includes crocodiles, birds and their extinct relatives (e.g. pterosaurs, dinosaurs) (Ricqlès 1983; Chinsamy 1993a, 1993b, 1995; Horner et al. 2000, 2001; Padian et al. 2001; Ricqlès et al. 2003). However, there is still a gap of knowledge concerning bone histology and growth patterns of the more basal groups related to archosaurs (e.g. archosauromorphs and archosauriforms). More recently Ricqlès et al. (2008) and Botha-Brink and Smith (2011) described the bone histology of some basal archosaurs in a comparative approach. These studies have shown that the capacity to achieve high growth rates may be a plesiomorphic character for the archosaurs, a condition that has already existed in the archosauriforms level. The non-archosauriform archosauromorph, on the other hand, are stated as displaying a non-archosaur reptilian pattern of slow and continuous growth. Moreover, according to Ricqlès et al. (2008), the results of such papers must be interpreted as a

preliminary result, since few materials were analysed and no control regarding the ontogenetic age was taken.

The Rhynchosauria, basal non-archosauriform archosauromorph, were herbivorous reptiles that can only be found in the Triassic continental beds along the entire world (Chatterjee 1980; Langer and Schultz 2000; Lucas et al. 2002). The rhynchosaurians are usually arranged into three groups: the most basal, of Early Triassic, consisting of taxa *Mesosuchus browni* (Watson 1912) and *Howesia browni* (Broom 1906); the intermediate of Middle Triassic represented by the “Rhynchosauridae” family (paraphyletic) and the more derivate rhynchosaurians of Late Triassic represented by the Hyperodapedontinae clade consisting of *Isalorhynchus genovefae* (Buffetaut 1983), *Teyumbaita sulcognathus* (Montefeltro et al. 2010), and *Hyperodapedon* sp. (Huxley 1859) (Schultz 2009; Montefeltro et al. 2010) (Fig. 1). In the Late Triassic, the rhynchosaurians became the main components of many terrestrial faunas, with a cosmopolitan distribution, especially the genus *Hyperodapedon* (Schultz 2009; Lucas et al. 2002; Langer 2005).

Figure 1 near here

Notwithstanding the importance of rhynchosaurians in Triassic continental rocks, very little is known about its bone histology and, consequently, its growth patterns. The only descriptions until now (e. g. Enlow and Brown 1957; Ricqlès 1976; Ricqlès et al. 2008) were based solely in ribs and non-identified bones from the Ischigualasto Formation, Upper Triassic of Argentina, all related to *Scaphonyx* (Woodward 1907), genus that was considered a *nomen dubium* (Langer and Schultz 2000).

Our main goal in this study is to perform the first histology study focused exclusively in rhynchosaurs. We aim to describe with details the bone histology of the two above mentioned rhynchosaurs taxa, *Teyumbaita sulcognathus* and *Hyperodapedon* sp. from the Late Triassic of Brazil, based on several elements (i.e. femur, tibia, humerus, radius and ribs). In addition, we discuss the growth patterns in basal archosaurs (e.g. archosauromorphs and archosauriforms) and the hypothesis of a possible origin of high metabolic rates in these animals.

Institutional abbreviations. – MMACR: Museu Municipal de Candelária Aristides Carlos Rodrigues; UFRGS: Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil.

Other abbreviations. – LAG, Line of arrested growth.

Material and methods

The available material for this study comes entirely from the *Hyperodapedon* Assemblage Zone (AZ), Supersequence Santa Maria, Sequence Santa Maria 2 (Upper Triassic), of Rio Grande do Sul State, Brazil (Zerfass et al. 2003; Soares et al. 2011). In general terms the pelitic fossiliferous beds where the fossils are found are interpreted as being deposited in a floodplain during a transgressive stage (Zerfass et al. 2003). The materials described here consist of long isolated bones, including humerus, femur, tibia, radius and ribs, of two rhynchosaurs taxa (*Teyumbaita sulcognathus* and *Hyperodapedon* sp.) (table 1).

Table 1 near here

Long bones were preferentially selected because they contain the least secondary remodelling in the midshaft region, and as a consequence they can better register the entire growth of the animals during their lives (Francillon-Vieillot et al. 1990; Horner et al. 1999).

The thin-sectioning process was made at the Laboratório de Preparação de Amostras, Instituto de Geociências of Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brazil, following the procedures adopted by Chinsamy and Raath (1992).

All elements were measured with a caliper rule and photographed with the digital camera Canon Power Shot SX 110 IS prior to the thin-sectioning. The materials were embedded in a clear resin (Aradur® HY 951 and Araldite© GY279), sectioned in the required direction, grounded and polished. The resulting petrographic slides were examined under ordinary and polarized light microscope (LEICA DMLP). The terminology used follows Francillon-Vieillot et al. (1990) and Reid (1996) (Fig. 2). The term “growth mark” is used for annuli and lines of arrested growth (LAGs). Annuli represent temporary slow growth, whereas LAGs suggest complete cessation of growth (Francillon-Vieillot et al. 1990).

Figure 2 near here

Results

Both *Teyumbaita sulcognathus* and *Hyperodapedon* sp. show that the initial growth processes have operated fast in comparison to their later growth. The inner cortex is plentifully vascularized and turns into a rather typical lamellar zonal structure in the outer cortex, with decrease in vascularization and concentration of growth marks, which become closer to each other near the periosteal surface.

Teyumbaita sulcognathus

The *Teyumbaita sulcognathus* materials include a radius, a humerus and a rib from one individual (UFRGS-PV-0298-T), and tibias of two other individuals (UFRGS-PV-0232-T; UFRGS-PV-0290-T).

The radius and rib of UFRGS-PV-0298-T are very similar in microstructure. They both contain a large medullar cavity surrounded by a narrow cortex. Enlarged resorption cavities are spread in the deep (perimedular) region. The cortex is poorly vascularized, with some simple vascular channels arranged longitudinally. Growth marks are absent (Fig. 3A₁; A₂). The humerus comprises a small medullary cavity with incomplete cortex preservation. Secondary remodeling is extensive in the perimedular region, but no secondary osteons were observed. The cortex is more vascularized than that of the radius and rib, and it is arranged as simple longitudinal vascular channels distributed parallel to one another (Fig. 3A₃). About five growth cycles (zones and growth marks) occurred in the mid- and outer cortex. The zones are more developed in the deep cortex and tend to become more avascular towards the periosteal surface.

The tibia of UFRGS-PV-0232-T (Fig. 3B) consists of a narrow cortex that surrounds a large medullary cavity. Secondary remodeling in the perimedular region is extensive, with large erosion cavities, although secondary osteons are absent. The

cortex shows three to four growth cycles. The zones are more developed in the deep cortex, where the vascularization reaches a sub-plexiform pattern and becomes to be less vascularized towards the periphery.

The tibia of UFRGS-PV-0290-T (Fig. 3C) consists of a small medullary cavity surrounded by a thick cortex. Resorption cavities are extensive and several erosion reconstructions occur in the inner cortex extending into the mid-cortex. The bone tissue is poorly vascularized and tends to become more avascular towards the periosteal surface with sparse longitudinal primary osteons and simple channels. There are five to six growth marks, one of these in the mid- cortex while the others are concentrated in the outer cortex.

Figure 3 near here

***Hyperodapedon* sp.**

The *Hyperodapedon* material includes a tibia, a humerus and a rib from one individual (UFRGS-PV-0247-T), a radius (UFRGS-PV-1217-T), one femur (UFRGS-PV-0271-T), a tibia (UFRGS-PV-0293-T) and humerus of two other individuals (UFRGS-PV-0408-T; MMACR-PV-018).

The rib of UFRGS-PV-0247-T (Fig. 3D) consists of a small medullary cavity surrounded by a relatively thick cortex. There are some resorption cavities in the perimedular region, but they are not extensive. The vascular channels are abundant, globular, arranged haphazardly as longitudinally oriented primary osteons. It is possible to identify up to five growth marks in the cortex. The zones are best

developed in the inner and mid-cortex and tend to be non-vascular towards periphery. The tibia (Fig. 4A1) has a large medullary cavity surrounded by a narrow cortex with some secondary remodeling in the perimedular region. Growth marks are present in the mid- to outer cortex. The zones are best developed in the inner and mid-cortex and moderately vascularized by primary osteons with short anastomoses. In the humerus (Fig. 4A2), resorption cavities are extensive, with large erosion reconstructions in the perimedular region, but secondary osteons are absent. Growth marks are present in the mid- to outer cortex. The zones are best developed in the deep cortex with a plentiful vascularization, which reaches a sub-plexiform pattern. Near to the periosteal surface the cortex tends to be non-vascular and concentrating three to four growth marks.

In the radius of UFRGS-PV-1217-T (Fig. 4B) both medullary cavity and cortex occupy roughly the same area. Resorption cavities are not extensive. The cortex is highly vascularized by longitudinal primary osteons. The osteocytes lacunae are abundant and globular. Canaliculi are absent. One growth mark occurs only near the periosteal surface. There is no decrease in vascularization towards the periphery.

The femur of UFRGS-PV-0271-T has been diagenetically altered, particularly in the inner and mid-cortex, but in some places it is possible to identify some structures. The cortex is narrow and presents vascular channels arranged as longitudinally oriented primary osteons and simple vascular channels, with a decrease in vascularization towards the periphery. Growth marks are absent.

The tibia of UFRGS-PV-0293-T (Fig. 4C) consists of a relatively narrow cortex surrounding a large medullary cavity. Secondary remodeling is extensive in the perimedular region and extends to the mid-cortex, but secondary osteons are absent. The cortex is poorly vascularized and contains mostly longitudinally oriented simple channels with few primary osteons, without a decrease in vascularization towards the

periphery. Two growth cycles are formed, one in the mid- and other in the outer cortex.

MMACR-PV-018 (Fig. 4D) is a humerus that comprises a narrow cortex and a large medullary cavity. Secondary remodeling is extensive and large resorption cavities occur in the inner and mid-cortex, while secondary osteons are absent. The narrow cortex suffered some diagenesis and therefore it is not well preserved. Growth marks occurs from the mid- to outer cortex. The zones contain a variable component of vascular channels mostly organized as longitudinally primary osteons, without decrease in vascularization towards periphery.

The humerus of UFRGS-PV-0408-T (Fig. 4E) consists of a relatively narrow cortex that surrounds a large medullary cavity. In the perimedular region resorption cavities are extensive and extend to the mid-cortex. Four to five growth cycles are formed in the mid- and outer cortex and the vascularization in the zones are formed by simple channels and primary osteons, oriented longitudinally with a decrease in vascularization towards periphery.

Figure 4 near here

Discussion

The analyzed bone tissue of *Teyumbaita sulcognathus* is formed by a large number of growth cycles, concentrated mainly in the outer cortex. The zones contain a variable component of vascular channels that consist of: simple vascular channels and primary osteons oriented longitudinally. The decrease in vascularization and the

concentration of growth marks near the periosteal surface indicate a decrease in the growth rates towards periphery. It is clear from both, gross morphology and bone microstructure, that all the specimens of *T. sulcognathus* had already reached the adult status at the time of their death.

All the *Hyperodapedon* elements used in the present study, due to their dimensions, were considered to be adult *a priori*. As occurs in *T. sulcognathus*, a decrease in the growth rate is indicated by relatively small vascularization in the periphery of the cortex, if compared to the perimedullary region, and by the concentration of growth marks in the outer cortex.

Differences in bone microstructure may be observed among the elements of the same individual in both taxa. These differences are based on the overall bone microstructure, such as the changing incidence of growth marks and the degree of vascularization. The most striking histovariability is observed in the bone microstructure of the *T. sulcognathus*. The specimen UFRGS-PV-0298-T presents rib and radius almost non-vascular without growth marks, while the tibia is plentifully vascularized with five growth marks throughout the cortex. The *Hyperodapedon* specimen UFRGS-PV-0247-T also shows histovariability in its elements, especially regarding the composition of vascular channels.

Experiments on extant non-archosaurs reptiles have shown that growth marks are deposited annually during unfavorable climatic seasons (Hutton 1986; Reid 1990), them being spread across the whole bone tissue. The climate in the Late Triassic of Southern Brazil is suggested to be seasonal, characterized by the alternation of dry-wet seasons (Schultz et al. 2000). Thus, the vascularized zones could represent periods of growing, and the growth marks, periods of slowed down or ceased growth during an unfavorable season. In *T. sulcognathus* and *Hyperodapedon* sp. however, the distribution of growth marks are generally

concentrated in the outer cortex, what suggests that their growth was more influenced by inherent (genetic) rhythm than by environmental seasonality.

Recent studies on non-archosaurian archosauromorph bone histology have provided important information about the growth patterns of these groups (e.g. Ricqlès et al. 2008; Nesbitt et al. 2009; Botha-Brink and Smith 2011). Botha-Brink and Smith (2011) have revealed a relatively fast, uninterrupted growth for the derived non-archosauriform archosauromorph *Prolacerta broomi* (Parrington 1935). The bone tissue pattern of *Prolacerta* is characterized by parallel-fibered bone with longitudinal primary osteons, and localized woven bone matrix. The growth pattern of the more derived non-archosaurian archosauriforms *Proterosuchus fergusi* (Broom 1903) (Botha-Brink and Smith 2011) and *Chanaresuchus* sp. (Romer 1971) (Ricqlès et al. 2008), are similar and consists of a relatively early rapid continuous growth, with a transformation into a slow and interrupted growth late in ontogeny. The non-archosaurian archosauriforms *Erythrosuchus africanus* (Broom 1905) exhibits an uninterrupted rapid growth similar to the fasted-growing dinosaurs, as revealed by the presence of relatively highly vascularized fibro-lamellar bone (Gross 1934; Ricqlès 1976; Ricqlès et al. 2008; Botha-Brink and Smith 2011). According Ricqlès et al. (2008) and Botha-Brink and Smith (2011) there appears to be an increase in the high growth rates within the archosauriforms. However, others non-archosaurian archosauriforms such *Euparkeria capensis* (Broom 1913) (Botha-Brink and Smith 2011) and *Vancleavea campi* (Long and Murry 1995) (Nesbitt et al. 2009) deviate from this pattern showing a slow growth rate (Botha-Brink and Smith 2011).

Previous observations (e.g. Enlow and Brown 1957; Ricqlès 1976; Ricqlès et al. 2008) described rhynchosaur bone histology as a typical lamellar-zonal structure, characterized by a slow growth throughout ontogeny, a typical non-archosaur reptile pattern. Botha-Brink and Smith (2011) present a stratocladogram of

archosauromorpha osteohistology (Fig. 5A), where Rhynchosauria is figured as having lamellar zonal bone only. However, we have to take into account that such information was based only in ribs and non-identified bones.

The new data from the Hyperodapedontinae rhynchosaur *Hyperodapedon* and *T. sulcognathus* presented here indicates a relatively rapid growth during the early ontogenetic stages, revealing that the ability to reach high metabolic rates would be present already in basal archosauromorphs (Fig.5B).

Figure 5 near here

Once the available sample used in this study was small, and considering the histovariability of these taxa as well as the extensive secondary remodeling of perimedular region, our results should be received as preliminary. Analysis of more materials, including other rhynchosaur taxa, specially the most basal ones (e.g. *Mesosuchus*, *Howesia* and “Rhynchosauridae”), with a better control of ontogeny, are required to make these conclusions more consistent.

Acknowledgments

We thank Marcelo Campos and Juliano Rodrigues of the Laboratório de Preparação de Amostras, Instituto de Geociências, of Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brazil, for the mechanical preparation of the bone samples. *Hyperodapedon* (MMACR-PV-018) were given by Carlos Nunes Rodrigues of MMACR. This study

was sponsored by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq - Project N°476868/2010-6).

References

- Botha-Brink, J. and Smith, H, M, Roger. 2011. Osteohistology of the Triassic Archosauromorphs *Prolacerta*, *Proterosuchus*, *Euparkeria*, and *Erythrosuchus* from the Karoo Basin of South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31(6):1238-1254.
- Chatterjee, S. 1980. The evolution of rhynchosaurs. *Mémoires de la Société Géologique de France* 1658: 203-8.
- Chinsamy, A. and Raath. M. A. 1992. Preparation of fossil bone for histological examination. *Palaeontologia Africana* 29: 3–44.
- Chinsamy, A. 1993a. Bone histology and growth trajectory of the prosauropod dinosaur *Massospondylus carinatus* Owen. *Modern Geology* 18: 319–329.
- Chinsamy, A. 1993b. Image analysis and the physiological implications of the vascularisation of femora in archosaurs. *Modern Geology* 19: 101–108.
- Chinsamy, A. 1995a. Ontogenetic changes in the bone histology of the Late Jurassic ornithopod *Dryosaurus lettowvorbecki*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15 (1): 96–104.
- Chinsamy, A. 2005. *The Microstructure of Dinosaur Bone: Deciphering Biology With Fine-scale Techniques*. 224pp. Johns Hopkins University Press, Baltimore.

- Enlow, D.H. and Brown, S.O. 1957. A comparative histological study of fossil and recent bone tissues. Part II. *The Texas Journal of Science* 9: 136–214.
- Erickson, G. M. and Tumanova, T. A. 2000. Growth curve of *Psittacosaurus mongoliensis* Osborn (Ceratopsia: Psittacosauridae) inferred from long bone histology. *Zoological Journal of the Linnean Society* 130:551–566.
- Francillon-Vieillot, H., de Buffrénil, V., Castanet, J., Geraudie, J., Meunier, F.J., Sire, J.Y., Zylberberg, L., and de Ricqlès, A. 1990. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. In: J.G.Carter (ed.), *Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends*, 471–548. Van Nostrand Reinhold, New York.
- Gross, W. 1934. Die Typen des mikroskopischen Knochenbaues bei fossilen Stegocephalen und Reptilien. *Zeitschrift für Anatomie* 103:731–764.
- Horner, J. R., de Ricqlès, A. and Padian, K. 1999. Variation in dinosaur skeletochronology indicators: implications for age assessment and physiology, *Paleobiology* 25: 295–304.
- Horner, J. R., de Ricqlès, A., and Padian, K. 2000. Long bone histology of the hadrosaurid dinosaur *Maiasaura peeblesorum*: growth dynamics and physiology based on an ontogenetic series of skeletal elements. *Journal of Vertebrate Palaeontology* 20: 115–129.
- Horner, J. R., Padian, K., and de Ricqlès, A. 2001. Comparative osteohistology of some embryonic and perinatal archosaurs: developmental and behavioral implications for dinosaurs. *Paleobiology* 27: 39–58.

- Hutton, J.M. 1986. Age determination of living Nile crocodiles from the cortical stratification of bone. *Copeia* 2: 332–341.
- Langer, M. C. 2005. Studies on continental Late Triassic tetrapod biochronology. I. The type locality of *Saturnalia tupiniquim* and the faunal succession in south Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* 19: 205–18.
- Langer, M. C. and Schultz, C. L. 2000. Rincossauros – herbívoros cosmopolitas do Triássico. In Holz, M. and de Ros, L. F. (eds) *Paleontologia do Rio Grande do Sul*: 246–72.
- Lucas, S. G., Heckert, A. B., and Hotton, N. III. 2002. The rhynchosaur *Hyperodapedon* from the Upper Triassic of Wyoming and its global biochronological significance. *Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science* 21: 149–156.
- Montefeltro, F. C., Langer, M. C. and Schultz, C. L. 2010. Cranial anatomy of a new genus of hyperodapedontine rhynchosaur (Diapsida, Archosauriformes) from the Upper Triassic of Southern Brazil. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 101 (01): 27-52.
- Nesbitt, S. J., Stocker, M. R., Small, B. J., and Downs, A. 2009. The osteology and relationships of *Vancleavea campi* (Reptilia: Archosauriformes). *Zoological Journal of the Linnean Society*. 157: 814–864.
- Padian, K., de Ricqlès, A., and Horner, J. R. 2001. Dinosaurian growth rates and bird origins. *Nature* 412: 405–408.
- Reid, R.E.H. 1990. Zonal “growth rings” in dinosaurs. *Modern Geology* 15: 19–48.

- Reid, R.E.H. 1996. Bone histology of the Cleveland–Lloyd dinosaurs and of dinosaurs in general, Part I: Introduction: Introduction to bone tissues. *Geology Studies* 41: 25–71.
- Ricqlès, A., de 1976. On bone histology of fossil and living reptiles, with comments on its functional and evolutionary significance. In: A. d’A. Bellairs and C.B. Cox (eds.), *Morphology and Biology of Reptiles*, 123–150. Academic Press, London.
- Ricqlès, A. de 1983. Cyclical growth in the long limb bones of a sauropod dinosaur. *Acta Paleontologica Polonica* 28: 225-232.
- Ricqlès, A. de., Padian, K., and Horner, J.R. 2003. On the bone histology of some Triassic pseudosuchian archosaurs and related taxa. *Annales de Paléontologie* 89: 67–101.
- Ricqlès, A. de., Padian, K., Knoll, F., and Horner. J. R. 2008. On the origin of high growth rates in archosaurs and their ancient relatives: complementary histological studies on Triassic archosauriforms and the problems of a “phylogenetic signal” in bone histology. *Annales de Paléontologie* 94:57–76.
- Schultz, C. L. 2009. Rincossauros – os herbívoros que dominaram o mundo no Triássico. In da Rosa, A. A. S. (eds) *Vertebrados fósseis de Santa Maria e Região*: 209-231.
- Schultz, C. L., Scherer, C. M. S., and Barberena, M. C. 2000, Biostratigraphy of southern Brazilian Middle-Upper Triassic: *Revista Brasileira de Geociências*. 30: 491-494.
- Soares, M. B., Schultz, C. L., Horn, B. L. D. 2011. New information on Riograndia guaibensis Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 2001 (Eucynodontia, Trithelodontidae)

from the Late Triassic of southern Brazil: anatomical and biostratigraphic implications. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 83: 329-354.

Zerfass, H., Lavina, E. L., Schultz, C. L., Garcia, A. G. V., Faccini, U. F. and Chemale, F. Jr. 2003. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of southernmost Brazil, a contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. *Sedimentary Geology* 161: 85–105.

Figure captions

Figure 1. Cladogram showing the phylogenetic relationship within Rhynchosauria (modified from Montefeltro et al. 2010).

Table 1. Specimens thin sectioned in this study.

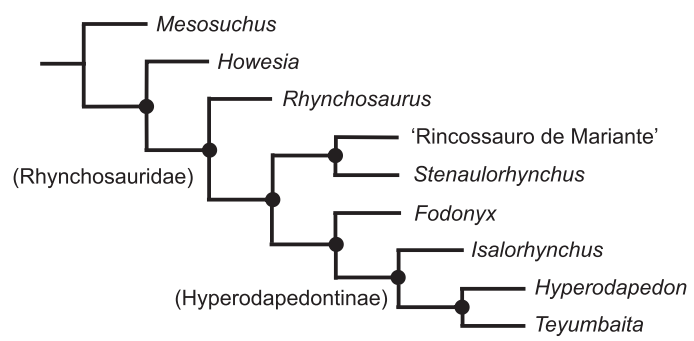
Figure 2. Schematic representation of a transverse section of a long bone microstructure showing its various components (modified from Ray et al. 2009).

Figure 3. Transverse section of *T. sulcognathus* (**A₁**, **A₂**, **A₃**, **B**, **C**) and the *Hyperodapedon* sp. (**D**). (**A₁**) Radius (UFRGS-PV-0298-T), enlarged resorption cavities with non-vascular cortex (double-headed arrow). (**A₂**) Rib (UFRGS-PV-0298-T), the cortex is poorly vascularized, with some simple vascular channels (arrow). (**A₃**) Humerus (UFRGS-PV-0298-T), vascular channels highly organized parallel to one another and presence of growth marks (arrow). (**B**) Tibia (UFRGS-PV-0232-T) highly vascularized with a sub-plexiform pattern and zones more developed in the perimedullary region (double-headed arrow). (**C**) Tibia (UFRGS-PV-0290-T) showing the growth marks concentrated in the outer cortex (arrows). (**D**) Rib of *Hyperodapedon* sp. (UFRGS-PV-0247-T) with several growth marks and longitudinal primary osteons (arrow). Scale bars = 1mm.

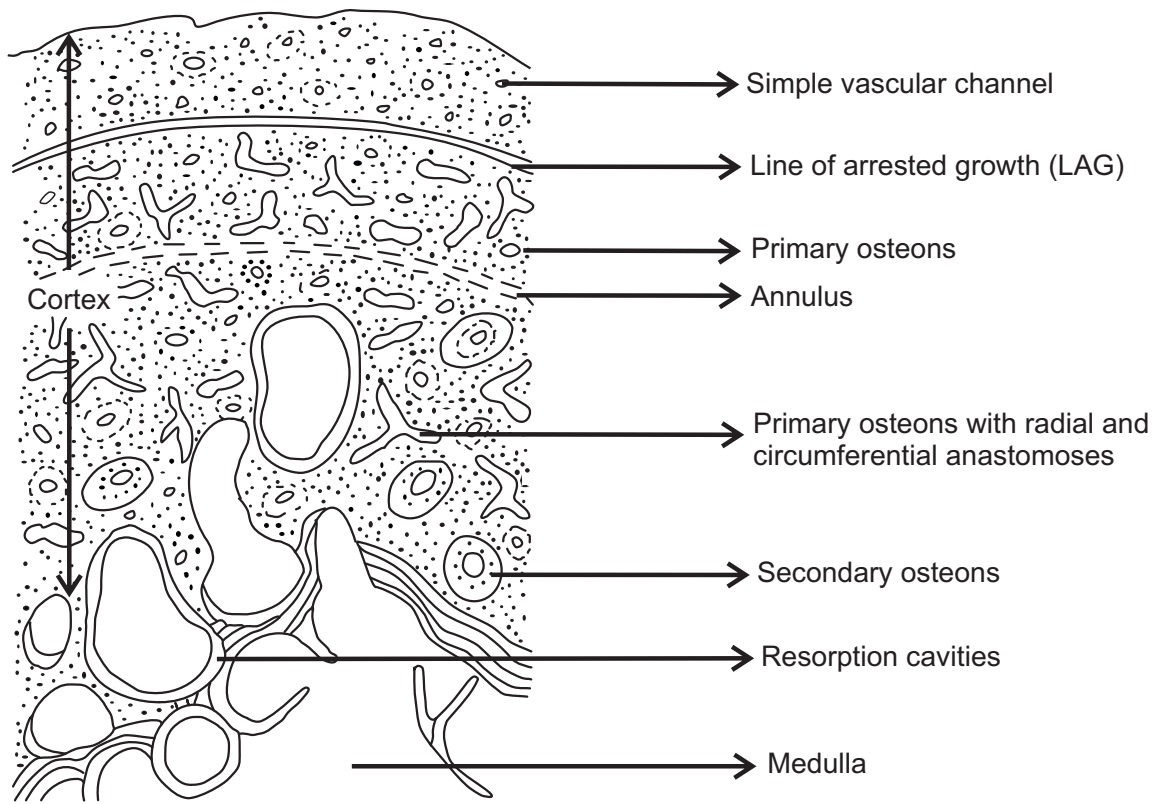
Figure 4. Transverse section of *Hyperodapedon* sp. (**A₁**) Tibia (UFRGS-PV-0247-T) consists of primary osteons longitudinally oriented with some anastomoses. Arrows

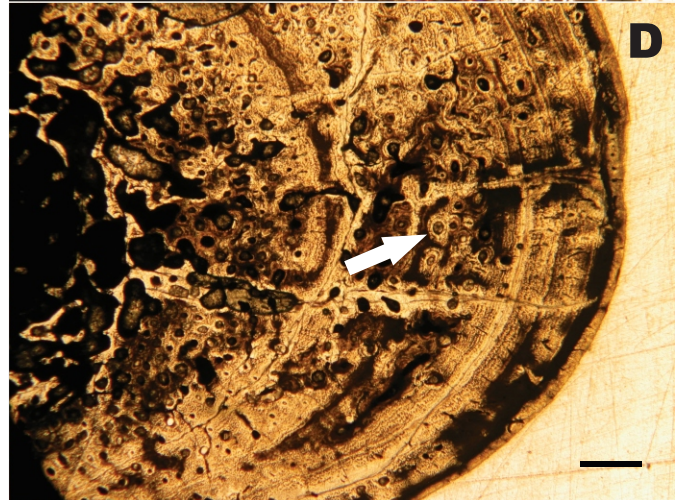
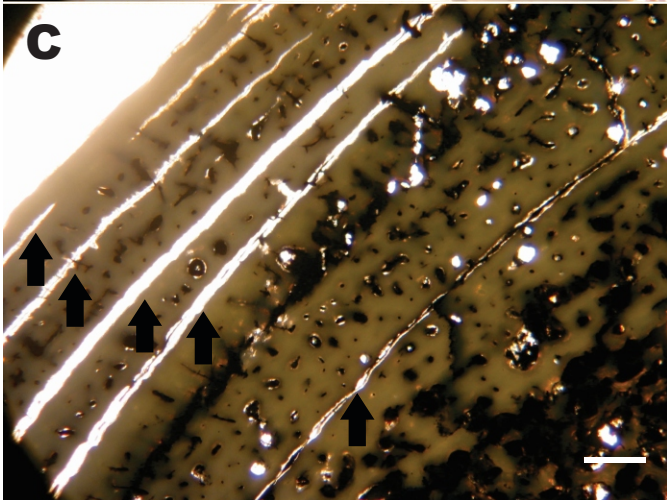
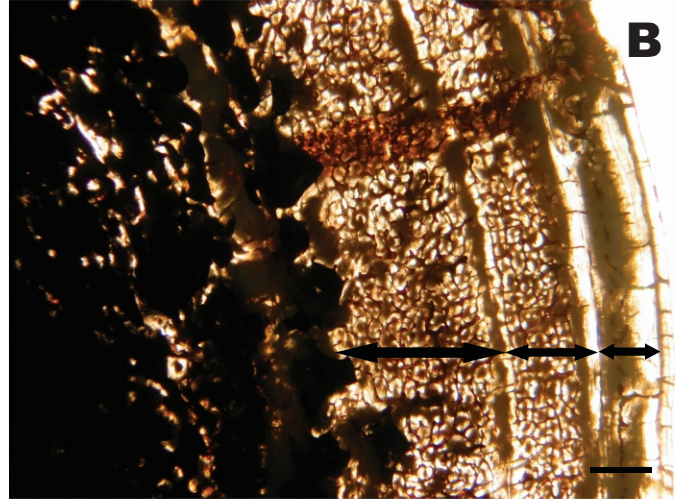
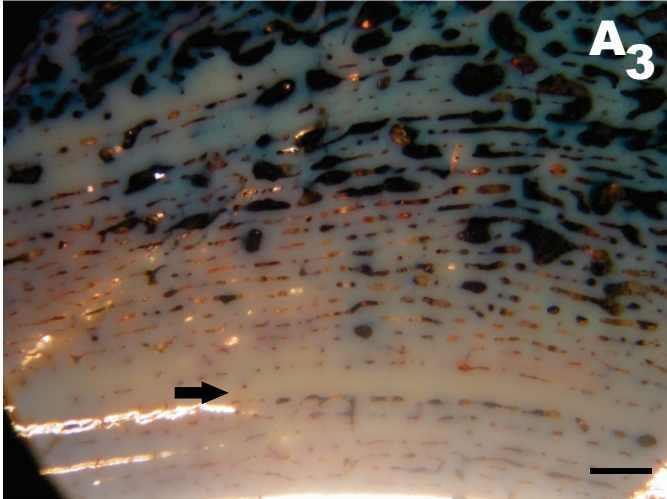
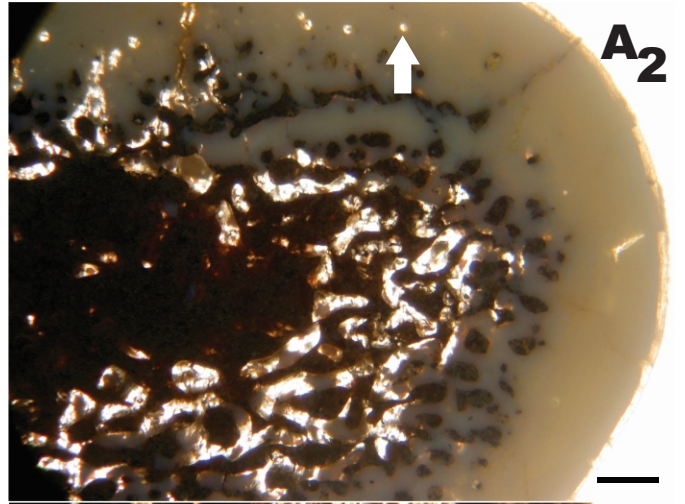
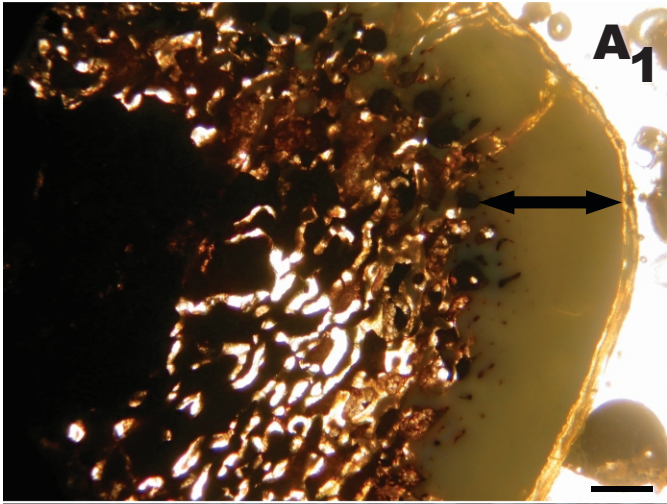
indicate the presence of growth marks. **(A₂)** Humerus (UFRGS-PV-0247-T), the zones are more developed in the deep cortex, where the vascularization reaches a sub-plexiform pattern (black double-headed arrow) and becomes to be less vascularized towards the periphery (white double-headed arrow). **(B)** Radius (UFRGS-PV-1217-T) with one growth mark in the outer cortex (white arrow) and highly vascularized with longitudinal primary osteons (black arrow). **(C)** Tibia (UFRGS-PV-0293-T) poorly vascularized and with a growth mark in the mid- cortex (arrow). **(D)** Humerus (MMACR-PV-018) is moderately vascularized with the presence of growth marks in the mid- and outer cortex. Arrows indicate a primary osteons. **(E)** Humerus (UFRGS-PV-408-T) present the vascular channels oriented longitudinally. Arrow indicates the highly circular primary osteons. Scale bars = 1mm.

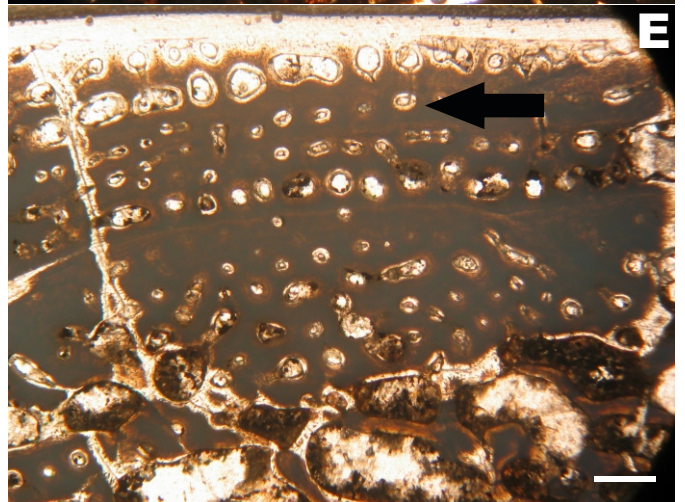
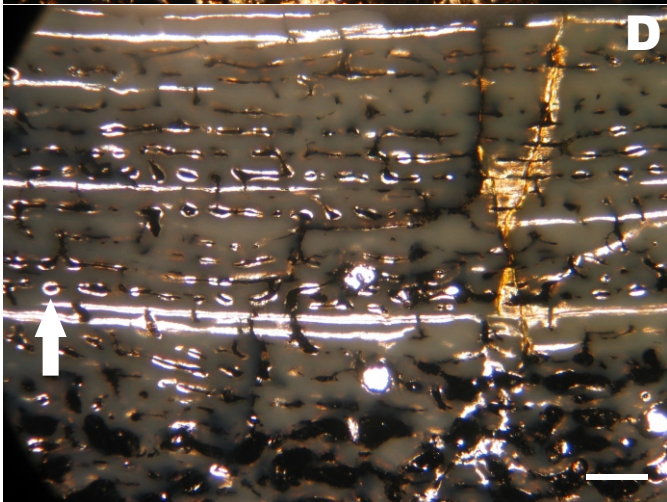
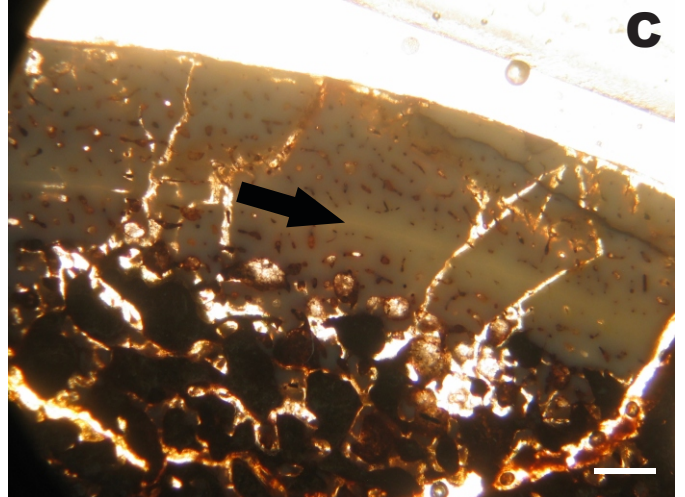
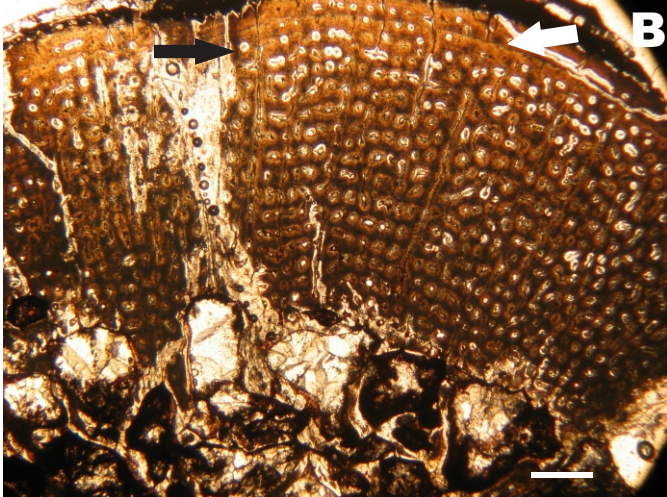
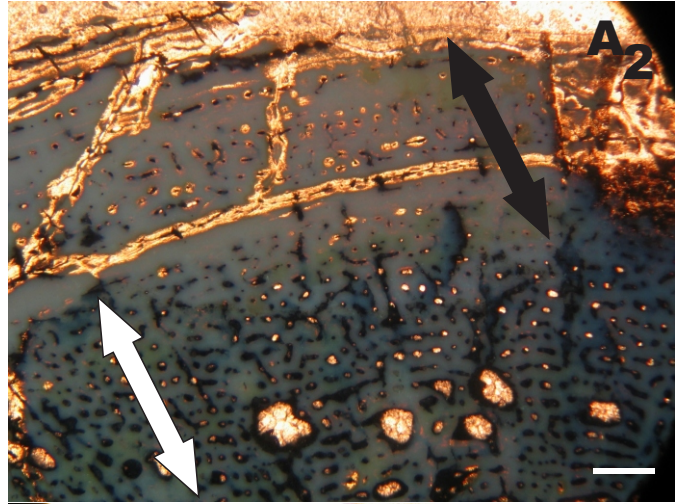
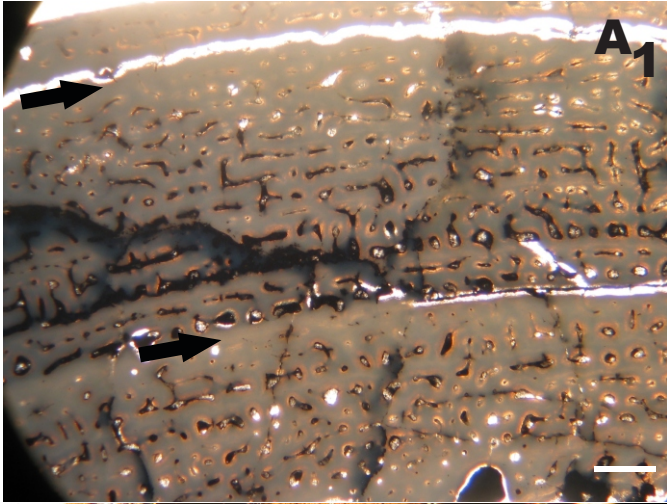
Figure 5. **(A)** Stratocladogram of archosauromorph bone histology retired from Botha-Brink and Smith (2011). White shading indicates lamellar-zonal bone, black shading indicates fibro-lamellar bone, and grey shading indicates parallel-fibered bone tissue. In the Rhynchosauria, the white shading indicates the presence of lamellar-zonal bone throughout ontogeny. **(B)** Stratocladogram of archosauromorph bone histology modified from Botha-Brink and Smith (2011) with the new data from the present study. The Rhynchosauria **shows** a black shading that indicates a relatively rapid growth during the early ontogenetic stages. Phylogeny taken from Sues (2003), Dilkes and Sues (2009), and Nesbitt et al. (2009). Histological information taken from de Ricqlès et al. (2008), Nesbitt et al. (2009), Werning and Irmis (2010), and Botha-Brink and Smith (2011). Time scale taken from Walker and Geissman (2009). Numbers indicate million years ago. Abbreviations: Chsn, Changhsingian; Olkn, Olenekian; PTB, Permo-Triassic boundary (modified from Botha-Brink and Smith 2011).

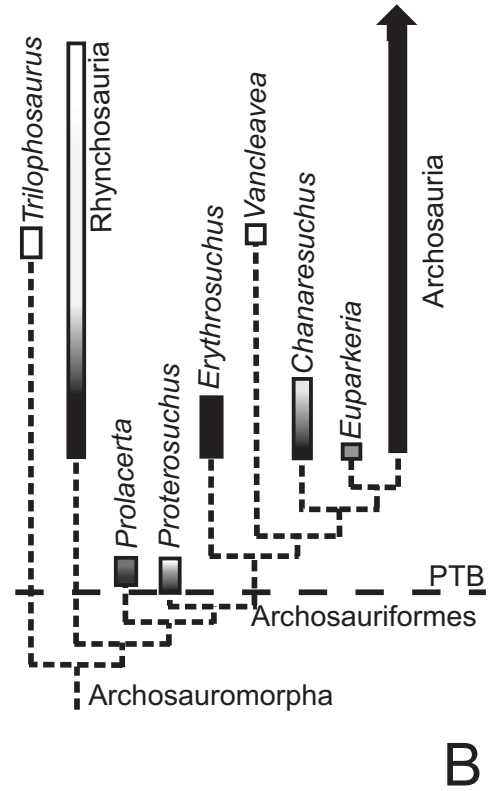
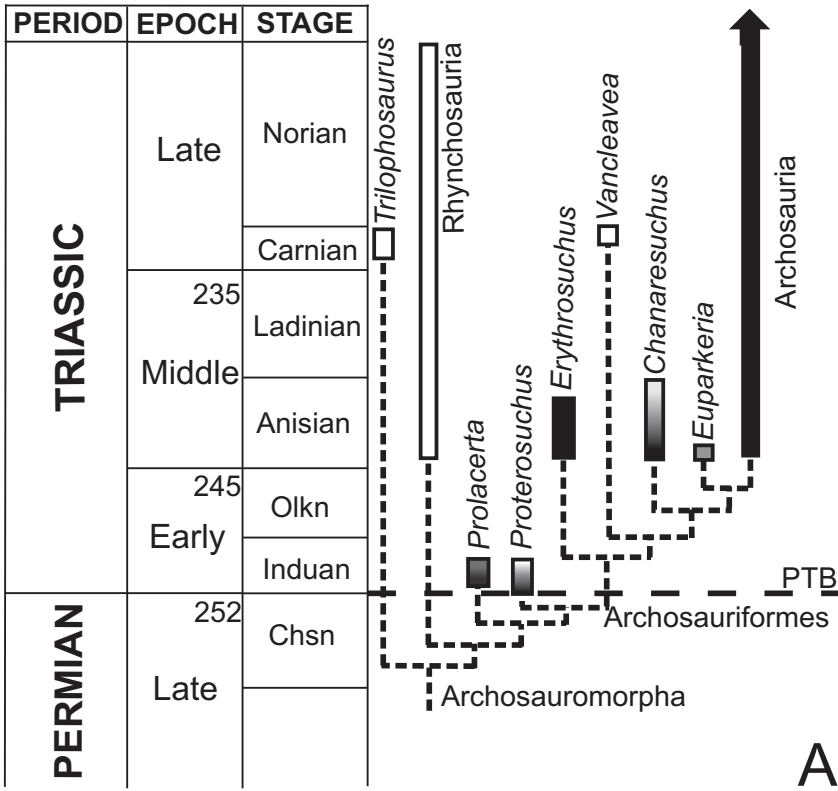


Species name	Specimen number	Skeletal element	Portion sectioned	Diameter (mm)
<i>T. sulcognathus</i>	UFRGS-PV-0298-T	radius	proximal	24,20
	UFRGS-PV-0298-T	rib		15,25
	UFRGS-PV-0298-T	humerus	proximal	41,40
	UFRGS-PV-0232-T	tibia	midshaft	20,60
	UFRGS-PV-0290-T	tibia	midshaft	37,70
<i>Hyperodapedon</i>	UFRGS-PV-0247-T	rib		14,35
	UFRGS-PV-0247-T	tibia	proximal	63,60
	UFRGS-PV-0247-T	humerus	midshaft	40,75
	UFRGS-PV-1217-T	radius	midshaft	16,90
	UFRGS-PV-0271-T	femur	proximal fragments	44,45
	UFRGS-PV-0293-T	tibia	midshaft	29,40
	UFRGS-PV-408-T	humerus	midshaft	48,80
	MMACR-PV-018	humerus	proximal	85,80









ANEXOS

Evidencias acerca del modo de crecimiento de *Hyperodapedon sp* (Archosauromorpha, Rhynchosauria) de la Formación Santa Maria (Triásico Medio-Superior), Rio Grande do Sul, Brasil, con base en la microestructura ósea

F.H. VEIGA¹; M.B. SOARES¹ y B.L.D. HORN¹

Ese trabajo presenta la descripción de la microestructura ósea de *Hyperodapedon sp* sensu Langer & Schultz 2000, un rincosaurio de la Formación Santa Maria (Triásico Medio-Superior), del estado de Rio Grande do Sul, Brasil. Fueron analizados huesos largos de tres muestras (UFRGS-PV-1217-T; PV-0247-T; PV-0293-T). UFRGS-PV-1217-T un individuo juvenil, presenta la corteza altamente vascularizada, formada por muchos osteones primarios. No se produce discontinuidad en el crecimiento en la región más interna de la corteza. Solamente en la superficie sub-periosteal existe la formación de una región avascular, posiblemente relacionada a un *annulus*. UFRGS-PV-0247-T y PV-0293-T presentan la cavidad medular circundada por tejido esponjoso, con remodelación interna. Externamente presentan la corteza formada por zonas y marcas de crecimiento, *annuli* y/o LAGs (*lines of arrested growth*), que alternan hasta la superficie sub-periosteal. Las zonas en la región más interna de la corteza son muy espesas y vascularizadas, presentan osteones primarios dispersos por la corteza. La espesura de las zonas disminuye y el tejido se torna avascular en la región cortical más externa. Los *annuli* son avasculares, menos espesos que las zonas y se tornan más numerosos en la superficie sub-periosteal. La histología de *Hyperodapedon sp* indica un crecimiento zonal, patrón típicamente reptiliano, en las etapas ontogenéticas más avanzadas. La presencia de muchos osteones primarios, zonas vascularizadas espesas en la región más interna del córtex y la formación de un *annulus* solamente en la superficie sub-periosteal del individuo juvenil, puede indicar alta velocidad de crecimiento en el inicio del desarrollo.

¹Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Av. Bento Gonçalves, 9500, 91540-000, Porto Alegre, RS, Brasil. Email: fhveiga@gmail.com; marina.soares@ufrgs.br; bruno.horn@ufrgs.br

Análisis de la microestructura ósea en Rhynchosauria (Diapsida, Archosauromorpha) en un contexto filogenético

F.H. VEIGA¹; M.B. SOARES¹ y B.L.D. HORN¹

Estudios recientes acerca de la microestructura ósea realizados con arcosauromorfos abordan los patrones de crecimiento en un contexto filogenético. Huesos largos de arcosauromorfos basales han sido descritos como poco a moderadamente vascularizados, con una corteza interrumpida por múltiples marcas de crecimiento (*annuli* y/o LAGs [*lines of arrested growth*]), formando un tejido llamado lamelar-zonal, lo que indica crecimiento lento y cíclico. En grupos más derivados el tejido es más vascularizado. Estos pueden presentar altas tasas de crecimiento en el inicio del desarrollo, tornándose cíclico en períodos posteriores, o presentar altas tasas de crecimiento ininterrumpido durante todo su desarrollo. Existen pocos estudios acerca de la histología de rincosaurios (archosauromorfos basales). Este trabajo tuvo como objetivo analizar la microestructura de distintos huesos largos de *Teyumbaita sulcognathus* Montefeltro *et al.* 2010 y de *Hyperodapedon* *sp* sensu Langer & Schultz 2000, dos formas provenientes de la Formación Santa Maria (Triásico Medio-Superior), Rio Grande do Sul, Brasil. El objetivo fue contribuir para el mejor entendimiento acerca de la evolución de los patrones de crecimiento en arcosauromorfos. La mayoría de los materiales presentó una corteza formada por un tejido lamelar-zonal. Un material referido a un individuo juvenil de *Hyperodapedon* *sp* exhibió una corteza muy vascularizada y sin presentar un crecimiento cíclico. El análisis histológico indica una alta tasa de crecimiento en periodos ontogenéticos iniciales, y posteriormente tornándose cíclico. En términos filogenéticos, ese patrón de crecimiento característico de arcosauromorfos más derivados (i.e Archosauriformes, Archosauria), ya puede estar presente en representantes más basales del clado.

¹Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Av. Bento Gonçalves, 9500, 91540-000, Porto Alegre, RS, Brasil. Email: fhveiga@gmail.com; marina.soares@ufrgs.br; bruno.horn@ufrgs.br

Evidências sobre o modo de crescimento de *Teyumbaita sulcognathus* (Archosauromorpha, Rhynchosauria) da Formação Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil, com base na microestrutura óssea

1 Fábio Hiratsuka Veiga*, Marina Bento Soares

A análise da microestrutura óssea de vertebrados fósseis permite, entre outros aspectos, obter informações sobre a dinâmica de crescimento dos indivíduos. Alguns estudos têm sido publicados sobre a histologia óssea de arcossauromorfos não-arcossauriformes, entretanto, não existem trabalhos histológicos feitos exclusivamente com rincossauros e pouco se sabe sobre o modo de crescimento desse grupo de répteis. Desta forma este trabalho visa descrever a microestrutura óssea do rincossauro *Teyumbaita sulcognathus*, além de investigar seu modo de crescimento. O material utilizado para este estudo é composto por duas tíbias (UFRGS-PV-0290-T e UFRGS-PV-0232-T) e um úmero (UFRGS-PV-0298-T) de indivíduos em diferentes estágios ontogenéticos, provenientes da Formação Santa Maria (Sequência Santa Maria 2), no estado do Rio Grande do Sul. Os materiais foram seccionados preferencialmente na região da diáfise, por ser a região com menos remodelação óssea. A tíbia UFRGS-PV-0232-T, referente a um indivíduo juvenil, possui a região perimedular bastante vascularizada, com pouca remodelação óssea, apresentando osteons primários orientados longitudinalmente. Na região mediana do córtex, o tecido é interrompido por uma linha de crescimento, formado por um annulus, sendo esta associada a uma LAG (line of arrested growth). A seguir ocorre uma zona formada pelo mesmo tecido presente na região perimedular, seguido por mais um annulus e uma LAG. Este ciclo de deposição se repete na região mais externa do córtex. A tíbia UFRGS-PV-0290-T, de um indivíduo adulto, apresenta grandes cavidades erosivas, produzindo alto grau de remodelação na região perimedular. Ciclos de deposição também ocorrem na região mediana e externa do córtex deste indivíduo, sendo possível identificar entre cinco ou seis ciclos. Em direção à região mais externa do córtex, a espessura da zona vascularizada torna-se cada vez menor, formando um tecido praticamente avas-

cular. O úmero UFRGS-PV-0298-T, também de um indivíduo adulto, apresenta a região perimedular com bastante remodelação. Na região mediana do córtex há uma zona ricamente vascularizada, bem espessa, que apresenta osteons primários orientados longitudinalmente. No córtex externo ocorrem dois ciclos de deposição bem visíveis, e uma superfície periosteal avascular. A ocorrência de ciclos de deposição, resultando em interrupções no crescimento em todos os indivíduos, indica mudanças na taxa de deposição do tecido ósseo ao longo do desenvolvimento, um padrão considerado tipicamente reptiliano. No entanto, a presença de uma região bastante vascularizada, sem interrupções, na região perimedular do indivíduo juvenil, pode indicar um crescimento constante e com altas taxas de deposição, pelo menos no início do desenvolvimento ontogenético. [* Bolsista CNPq].

1 Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Av. Bento Gonçalves, 9500, 91540-000, Porto Alegre, RS, Brasil. Email: fhveiga@gmail.com; marina.soares@ufrgs.br

Comparação da microestrutura entre *Teyumbaita sulcognathus* e *Hyperodapedon* sp (Archosauromorpha, Rhynchosauria), da Formação Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil

1 Fábio Hiratsuka Veiga*, Marina Bento Soares

O estudo comparado das características microestruturais entre diferentes táxons permite a identificação de possíveis variações na histologia óssea dos grupos. Sendo assim, este trabalho visa comparar a microestrutura óssea de dois rincossauros: *Teyumbaita sulcognathus* e *Hyperodapedon* sp. Os materiais utilizados neste estudo são compostos por uma tíbia (UFRGS-PV-0290-T) e um úmero (UFRGS-PV-0298-T) de indivíduos adultos de *T. sulcognathus*, e materiais de *Hyperodapedon* sp, também compostos por tíbia (UFRGS-PV-0247-T) e úmero (UFRGS-PV-0247-T) de indivíduos adultos. Todos os materiais são provenientes da Formação Santa Maria, no estado do Rio Grande do Sul. Os elementos similares, tíbias e úmeros, foram comparados entre si. A tíbia de UFRGS-PV-0290-T apresenta alto grau de remodelação ao redor da cavidade medular, com formação de grandes cavidades erosivas. O córtex é pouco vascularizado, e interrompido por muitas linhas de crescimento, compostas por annulis associadas à LAGs (lines of arrested growth). UFRGS-PV-0247-T apresenta a tíbia com grande cavidade medular, e um pouco de remodelação na região perimedular. O córtex é estreito, bastante vascularizado, com ósteons primários organizados paralelamente à superfície periosteal. O tecido é interrompido por linhas de crescimento, annulis e LAGs, na região mediana e externa do córtex. UFRGS-PV-0298-T apresenta o úmero com grandes cavidades erosivas na região perimedular. O córtex é bastante vascularizado, organizado paralelamente à superfície periosteal e interrompido pela presença de linhas de crescimento, formadas por annulis associadas à LAGs. O úmero de UFRGS-PV-0247-T apresenta a região perimedular com grandes cavidades erosivas e bastante vascularizado. A vascularização forma um arranjo bem organizado, paralelo à superfície periosteal, sendo interrompida na região mediana do córtex por uma linha de crescimento, formada por annulus ou LAGs. Parece não haver diferenças

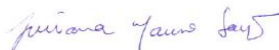
na histologia óssea dos dois táxons. Em ambos, a região mediana e externa do córtex apresenta um crescimento sazonal, com formação de linhas de crescimento, formado por annulis e/ou LAGs, que interrompem o tecido vascularizado, sendo este normalmente organizado paralelamente à superfície periosteal. A região perimedular normalmente apresenta remodelação do tecido primário, sendo que algumas diferenças ocorrem somente com relação ao grau de remodelação do tecido nesta região, que pode estar relacionada com o estágio ontogenético dos indivíduos. [* Bolsista CNPq].

1 Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Av. Bento Gonçalves, 9500, 91540-000, Porto Alegre, RS, Brasil. Email: fhveiga@gmail.com; marina.soares@ufrgs.br

MENÇÃO HONROSA

A comissão científica do VIII Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados, confere menção honrosa a **Fabio Hiratsuka Veiga** pela apresentação do trabalho “*Comparação da microestrutura entre Teyumbaita sulcognathus e hyperodapedon sp. (Archosauromorpha, Rhynchosauria) da Formação Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil*” na categoria de estudante de Mestrado, apresentação poster.

Recife, 31 de agosto de 2012



Juliana Manso Sayão
Presidente do VIII SBPV