

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

**PALEOBIOLOGIA DE *JACHALERIA CANDELARIENSIS* ARAÚJO & GONZAGA,  
1980 E COMENTÁRIOS SOBRE A TERMORREGULAÇÃO EM DICYNODONTIA**

**HEITOR ROBERTO FRANCISCHINI FILHO**

**ORIENTADOR – Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz**

**Porto Alegre, 2014**

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

**PALEOBIOLOGIA DE *JACHALERIA CANDELARIENSIS* ARAÚJO & GONZAGA,  
1980 E COMENTÁRIOS SOBRE A TERMORREGULAÇÃO EM DICYNODONTIA**

HEITOR ROBERTO FRANCISCHINI FILHO

ORIENTADOR – Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Cristina Silveira Vega – Universidade Federal do Paraná

Prof. Dr. Alexandre Liparini Campos – Universidade Federal de Sergipe

Dr. Pablo Gusmão Rodrigues – Secretaria Municipal de Meio Ambiente de  
Triunfo (RS)

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

Porto Alegre, 2014

### CIP - Catalogação na Publicação

Francischini Filho, Heitor Roberto  
Paleobiologia de 'Jachaleria candelariensis'  
Araújo & Gonzaga, 1980 e comentários sobre a  
termorregulação em Dicynodontia / Heitor Roberto  
Francischini Filho. -- 2014.  
137 f.

Orientador: Cesar Leandro Schultz.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal do  
Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências,  
Programa de Pós-Graduação em Geociências, Porto  
Alegre, BR-RS, 2014.

1. Dicynodontia. 2. Paleobiologia. 3. Jachaleria  
candelariensis. 4. Termorregulação. I. Schultz, Cesar  
Leandro, orient. II. Título.

Esta Dissertação de Mestrado está estruturada em torno de artigos publicados em periódicos ou publicações equivalentes. Consequentemente, sua organização compreende as seguintes partes principais:

I) Introdução sobre o tema e descrição do objeto da pesquisa de mestrado, onde estão sumarizados os objetivos, a filosofia de pesquisa desenvolvida, o estado da arte sobre o tema de pesquisa e as respectivas referências bibliográficas;

II) Artigo submetido ao periódico Lethaia, escrito pelo autor durante o desenvolvimento de seu Mestrado;

III) Anexo, contendo um resumo apresentado no XXIII Congresso Brasileiro de Paleontologia, escrito pelo autor durante o desenvolvimento de seu Mestrado.



*“Quero lhe dizer que eu tenho um sonho. Eu  
tenho um sonho e um mar, e o mar sobe,  
desce, sobe, desce.”*

**Cordel do Fogo Encantado**

## **AGRADECIMENTOS**

Um trabalho do porte de uma Dissertação não é concebido unicamente pelo seu autor. Esta pesquisa foi produzida com tinta, suor, lágrimas e sangue, e para que ela pudesse ter se desenvolvido e sido publicada, muitas mãos foram necessárias. Cabe a mim, portanto, não só agradecer, mas reconhecer que sem a ajuda, o apoio, o incentivo, o ombro amigo, os bons e maus momentos, a confiança, a compreensão, o carinho, as palavras ditas e os períodos de silêncio, a dor compartilhada, a paciência e, sobretudo a incondicional amizade de vocês, nada disso teria sido terminado. E, se terminou, foi porque deu certo. Ficam aqui os meus sinceros agradecimentos.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Cesar L. Schultz, por ter me aceito como parte integrante de sua equipe e ter me sugerido este tema tão intrigante. Agradeço pela disposição em me orientar sob condições adversas e compreendido muitos dos meus limites. Sobretudo pela sua importância na minha formação científica, ética e pessoal;

À Profa. Dra. Marina B. Soares por sempre ter me aconselhado, inspirado e incentivado durante a minha formação;

Aos componentes da banca examinadora, composta pelos professores Dra. Cristina Vega, Dr. Alexandre Liparini e Dr. Pablo Gusmão Rodrigues, por terem aceitado participar como avaliadores deste trabalho;

Ao Carlos N. Rodrigues, pela grande ajuda com os espécimes depositados na coleção do Museu Municipal de Aristides Carlos Rodrigues, de Candelária;

À Paula Romo de Vivar, minha grande amiga de vida toda. Por sua extrema sensibilidade, carisma e inteligência, que não só me encantam, mas também me inspiram;

À Ana Luiza Ilha, pela amizade, confiança e ajuda com a bibliografia. Pelo seu exemplo de coragem;

À Alessandra Boos, por compartilhar não só todas suas referências bibliográficas, mas seu conhecimento, suas perspectivas, suas dúvidas e seus anseios sobre os dicinodontes;

À Adriana S. Souza, pelas palavras amigas muito bem escolhidas e pela boa amizade;

A Marcos Sales, Felipe Pinheiro, Marcel Lacerda e Voltaire Paes Neto por, além de proporem inúmeras discussões paleontológicas ao longo destes dois anos, terem se mostrado bons amigos, em quem deposito grande confiança e respeito;

Aos demais companheiros de laboratório (Andressa Paim, Bianca Mattiello, Gaia Hasse, Jéssica Alvarenga, Karine Azevedo, Agustín Martinelli, Bruno Horn, Fábio Veiga, Flávio Pretto, Pedro Xavier, Tiago Raugust, Tomaz Melo e Victor Pauliv) pela excelente companhia e participação na minha formação profissional. Um agradecimento especial à Ana Emilia Figueiredo e ao Daniel Fortier, por terem me auxiliado na adaptação ao Laboratório, ao conseguirem novas referências bibliográficas e na ajuda com softwares;

À Profa. Dra. Paula Dias, pelo inesgotável incentivo, parceria, boas conversas e bons momentos;

A Natália Dutra e Neil Craven, por sua inquebrantável amizade, pelos bons e maus momentos compartilhados e por tanto terem me auxiliado durante minha estada em Porto Alegre;

Ao Rafael A. Góes, pela grande ajuda nos momentos em que precisei;

Ao Luis Ourique Borges, novo amigo e companheiro de leituras e discussões. Pela extrema confiança e por ter me acolhido sempre que precisei;

À Paula Gória por ser um exemplo de superação e coragem e por sua grande amizade;

Ao meu irmão André e à minha mãe Clélia, por serem donos de uma história incrível que me inspira a continuar cada dia. Por seu inesgotável e incondicional amor.

## SUMÁRIO

### PARTE I

<b>1. INTRODUÇÃO</b> .....	04
1.1. Justificativa e Objetivos.....	05
1.2. Materiais e Métodos.....	05
1.2.1. O material estudado.....	05
1.2.2. Contexto geográfico e estratigráfico.....	07
1.2.3. Metodologia.....	09
<b>2. OS DICYNODONTIA</b> .....	10
2.1 Morfologia e anatomia de Dicynodontia.....	19
2.1.1. Adaptações do aparelho maxilo-mandibular.....	19
2.1.2. Adaptações da cavidade nasal.....	31
2.1.3. Adaptações pós-cranianas.....	34
2.2. Distribuição espaço-temporal dos Dicynodontia.....	39
<b>3. ANÁLISE INTEGRADORA</b> .....	56
<b>4. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	58

### PARTE II

<b>1. ARTIGO SUBMETIDO AO PERIÓDICO LETHAIA</b> .....	01
1.1 Resume.....	02
1.2 Introduction.....	03
1.3 Material and methods.....	05

<b>1.4</b>	Locality and horizon.....	06
<b>1.5</b>	Results.....	07
<b>1.6</b>	Discussion.....	09
<b>1.6.1</b>	Jaw apparatus.....	10
<b>1.6.2</b>	Snout and nasal cavity.....	13
<b>1.6.3</b>	Overall body shape and gait.....	17
<b>1.6.4</b>	Bone microstructure.....	18
<b>1.6.5</b>	Ecology and social behavior among dicynodonts.....	19
<b>1.7</b>	Conclusions.....	21
<b>1.8</b>	References.....	22
<b>1.9</b>	Figures.....	34

### **PARTE III**

<b>1. ANEXO A.....</b>	<b>01</b>
------------------------	-----------

# PARTE I

Texto Integrador

## RESUMO

Dicynodontes (Therapsida: Anomodontia) compreendem os principais herbívoros do intervalo Permiano Médio-Triássico Superior. Algumas de suas características morfofuncionais cranianas têm se mostrado boas adaptações à herbivoria e ao eficiente processamento oral de materiais vegetais, bem como à termorregulação. Dentre estas, a aquisição da propalínia (movimentação ântero-posterior da mandíbula) e a substituição de um aparelho mastigatório com dentes por uma ranfoteca cobrindo boa parte da extremidade anterior do crânio são os mais característicos. Na anatomia corpórea como um todo, a aquisição de uma postura mais ereta (*upright*), o aumento do tamanho corpóreo e a presença de turbinais são indicativos de que o grupo evoluiu para um padrão de vida mais ativo e, conseqüentemente, com um maior gasto energético. Neste trabalho, é apresentada uma revisão bibliográfica sobre tais adaptações e uma discussão sobre sua origem e evolução no clado Anomodontia, focando a espécie *Jachaleria candelariensis* Araújo & Gonzaga, 1980 do Triássico Superior do Rio Grande do Sul, Brasil.

**Palavras-Chave:** Dicynodontia; Paleobiologia; *Jachaleria candelariensis*; Termorregulação.

## ABSTRACT

Dicynodonts (Therapsida: Anomodontia) comprise the main herbivores of the Middle Permian - Upper Triassic interval. Some of their morphological and functional cranial characteristics revealed to be adaptations to herbivory and efficient oral processing of plant materials, as well thermoregulation. Among these, the acquisition of propaliny (anteroposterior movements of mandible) and the replacement of the teeth by a ramphoteca covering most of the snout are the most characteristic adaptations. Regarding to their overall shape, the acquisition of a more erect (upright) gait, the increase in body size and the presence of turbinals indicate that this group evolved toward a more active lifestyle and, consequently with a most energetic cost. In this dissertation, is presented a bibliographic revision about such adaptations and a discussion about its origin and evolution within Anomodontia, focusing the Upper Triassic *Jachaleria candelariensis* Araújo & Gonzaga, 1980, from Rio Grande do Sul State, southern Brazil.

**Key-Words:** Dicynodontia; Paleobiology; *Jachaleria candelariensis*, Thermoregulation.



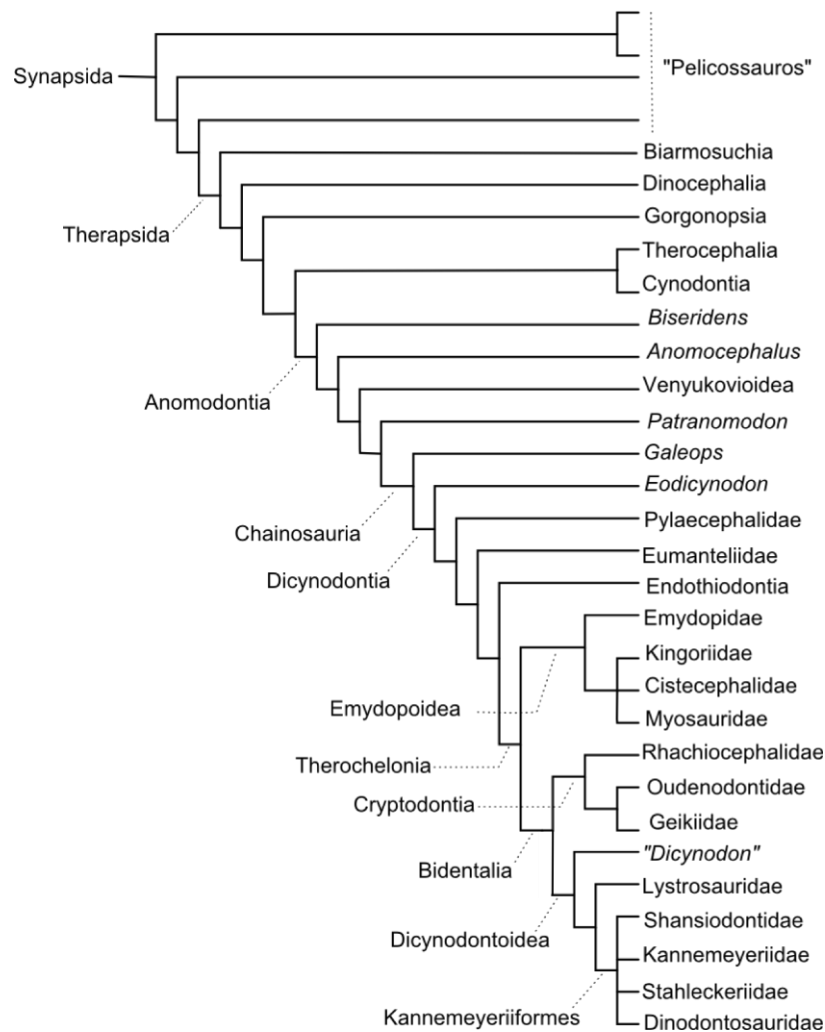
## RESÚMEN

Los dicinodontes (Therapsida: Anomodontia) fueron los principales herbívoros durante el intervalo Pérmico Medio - Triásico Tardío. Presentaban varios caracteres morfofuncionales que reflejan adaptaciones al hábito herbívoro, así como a la termoregulación. Entre las más comunes están la adquisición de la propalinia (movimentación antero-posterior de la mandíbula) y la sustitución de un aparato masticatorio con dientes post-caninos por uno con forma de pico cubierto por una ranfoteca. Otros caracteres como la adquisición de una posición más erecta (*upright*), aumento de la talla corporal y la presencia de turbinales son indicativos de que el clado evolucionó hacia un patrón de vida más activo, y consecuentemente, de un mayor consumo de energía. En este trabajo se realizó una revisión bibliográfica de dichas adaptaciones y se discutió sobre su origen y evolución dentro del grupo Anomodontia, con un enfoque en el taxon *Jachaleria candelariensis* Araújo & Gonzaga, 1980 del Triásico Tardío de Rio Grande do Sul, Brasil.

**Palabras-Clave:** Dicyodontia; Paleobiología; *Jachaleria candelariensis*; Termoregulación.

## 1. Introdução:

Os dicinodontes formam um clado monofilético (Dicynodontia), sendo as formas mais derivadas de Anomodontia (Fig. 1). Seu registro estratigráfico tem amplitude que vai do Permiano Médio (Wordiano) ao Triássico Superior (Rético), demonstrando que o grupo foi um dos poucos sobreviventes à extinção do fim do Permiano. Além disso, o grupo dos anomodontes como um todo possui um registro fóssil relativamente completo quando comparado com outros grupos de tetrápodes terrestres, o que viabiliza estudos de paleobiologia e evolução desta linhagem (Walther & Fröbisch, 2013).



**Figura 1.** Cladograma mostrando o monofilismo de Dicynodontia (cuja espécie mais basal é *Eodicynodon*) e sua posição dentro de Anomodontia e Synapsida. Modificado de Kammerer *et al.* (2011).

Por se tratar de um grupo com um registro fóssil tão diverso e completo e bem representativo no intervalo Permo-Triássico, estudos que integram anatomia, ecologia e distribuição espaço-temporal dos Dicynodontia fazem-se essenciais para entender a evolução do grupo.

### **1.1 Justificativa e objetivos:**

Objetivo Geral:

- Revisar a evolução do clado Dicynodontia, focando os caracteres relacionados à aquisição de um hábito de vida mais ativo.

Objetivos Específicos:

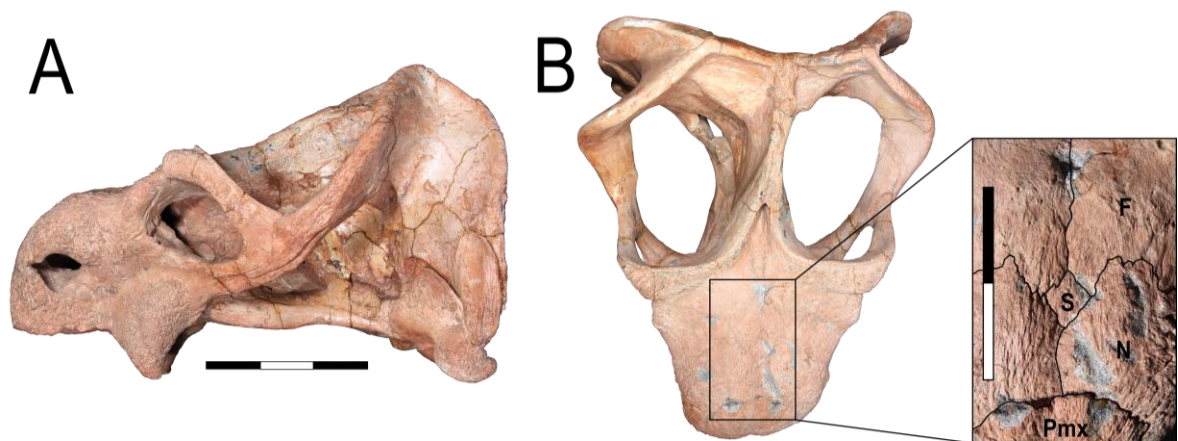
- Fazer uma revisão bibliográfica sobre os principais caracteres morfofuncionais de Dicynodontia relacionados ao seu aparelho maxilo-mandibular e ao processamento oral dos recursos alimentares;
- Analisar quais caracteres de Dicynodontia podem indicar um hábito de vida mais ativo e a presença de regulação térmica;
- Descrever a morfologia das paredes internas da cavidade nasal de *Jachaleria candelariensis* Araújo & Gonzaga, 1980, destacando a presença de estruturas relacionadas à inserção de turbinas respiratórias;
- Comparar a evolução dos caracteres acima mencionados com outras linhagens de Synapsida, principalmente às que originaram os Mammalia.

### **1.2 Materiais e métodos:**

Uma revisão bibliográfica das principais adaptações morfofuncionais dos Anomodontia (com foco em Dicynodontia), bem como de seu registro fossilífero, servirá de base para uma discussão acerca da evolução do clado. Com base nesta revisão e em novos estudos envolvendo técnicas de Tomografia Computadorizada, o táxon brasileiro *Jachaleria candelariensis* Araújo & Gonzaga, 1980, do Triássico Superior (Cenozona de *Riograndia*, Supersequência Santa Maria), servirá como modelo para a discussão sobre a termorregulação em Dicynodontia.

### 1.2.1 O material estudado:

O artigo apresentado se baseará no espécime UFRGS-PV-0151-T (holótipo), que representa um crânio quase completo de *Jachaleria candelariensis*, depositado na coleção do Laboratório de Paleovertebrados da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brasil (Fig. 2). Somente o quadrado direito, partes do esquamosal direito e a mandíbula não estão preservados.

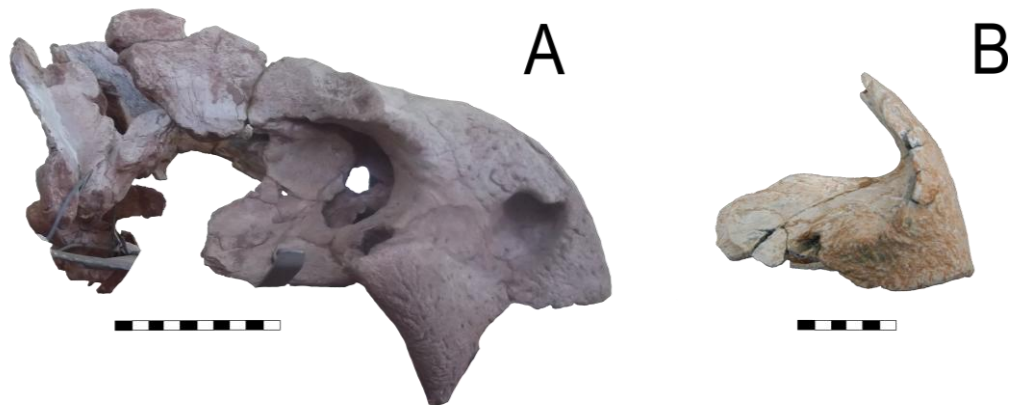


**Figura 2.** Crânio de *Jachaleria candelariensis* (UFRGS-PV-0151-T, holótipo). **A:** Norma lateral esquerda. Escala: 15 cm. **B:** Norma dorsal, com detalhe para a posição do osso extranumerário (S). Escala: 5 cm. Abreviaturas: F: frontais; N:nasais; Pmx: pré-maxilares; S: osso supranumerário (extranumerário).

Além do holótipo, outros materiais cranianos também foram analisados (Fig. 3): um crânio fragmentado (UFRGS-PV-0147-T) em que somente a porção pré-orbital está bem preservada (incluindo a cavidade nasal) e um pequeno fragmento composto pelos pré-maxilares e palato secundário (MMACR-PV-0026-T, depositado na coleção do Museu Municipal Aristides Carlos Rodrigues, em Candelária, RS).

Além dos materiais de crânio, ossos pós-cranianos também foram analisados. Todos estes ossos foram coletados na mesma tafocenose que inclui os materiais cranianos UFRGS-PV-0151-T e UFRGS-PV-0147-T, mas não é possível associar diretamente entre si os materiais cranianos e pós-cranianos, tendo em vista que a associação indica a existência de restos de pelo menos quatro espécimes

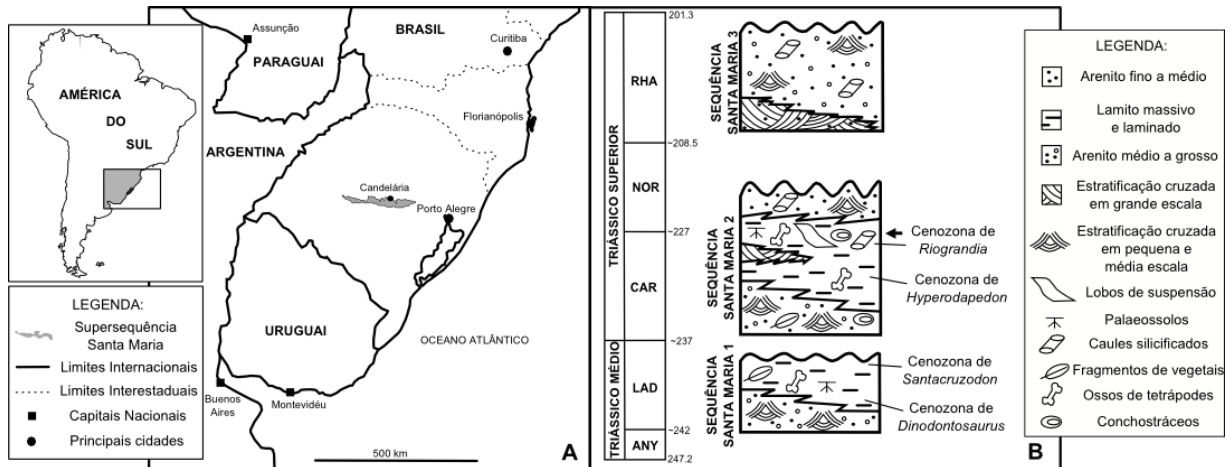
completamente desarticulados. Os restos pós-cranianos incluem vértebras, costelas, esterno, escápula, ulna, rádio, uma cintura pélvica completa, fêmur, tíbia e calcâneo (todos descritos por Vega-Dias & Schultz, 2004). Alguns destes materiais pós-cranianos estão marcados por perfurações e sulcos, interpretados por Vega-Dias & Schultz (2007) como marcas de ação de predadores ou carniceiros, provavelmente arcossauros.



**Figura 3.** Materiais cranianos de *Jachaleria*. **A:** Crânio fragmentado de *J. candelariensis* (UFRGS-PV-0147-T) em norma lateral direita. Escala: 10 cm. Imagem de Jéssica Guimarães Alvarenga. **B:** Fragmento compreendendo a porção mais rostral do “bico” formado por pré-maxilares, em norma lateral esquerda, “espelhada” (MMACR-PV-0026-T). Escala: 5 cm. Imagem de Tiago Raugust.

### 1.2.2. Contexto geográfico e estratigráfico:

Todo o material estudado foi coletado na localidade de Cerro Botucaraí (-29° 40' 48" S; -52° 50' 24" O), no município de Candelária, região central do estado do Rio Grande do Sul, Brasil (Fig. 4A). Nesta localidade afloram sedimentos da Sequência Santa Maria 2 (Fig. 4B), cujos níveis representam uma sucessão transgressiva e são compostos predominantemente por argilitos e, em menor escala, por lentes de arenito e arenitos sigmoidais, massivos ou com laminação estratificada cruzada (Langer *et al.*, 2007; Lavina, 1988; Milani *et al.*, 2007; Zeffass *et al.*, 2003).



**Figura 4.** A Supersequência Santa Maria. **A:** localização geográfica do município de Candelária, onde se localiza o Cerro Botucaraí. **B:** Cronoestratigrafia e registro fóssilífero. A seta aponta o nível estratigráfico em que os materiais de *Jachaleria candelariensis* são encontrados. As idades absolutas estão de acordo com a Carta Estratigráfica Internacional de 2013. Abreviaturas: ANY: Anisiano; LAD: Ladiniano; CAR: Carniano; NOR: Noriano; RHA: Rético. Modificado de Zerfass *et al.* (2003).

A localidade de Cerro Botucaraí é biozoneada como pertencente à Cenozona de *Riograndia*, pela presença do cinodonte brasilodontídeo *Riograndia guaibensis* (Bonaparte *et al.*, 2001; Langer *et al.*, 2007; Soares *et al.*, 2010). Além dos terápsidos já mencionados, um anfíbio estereospôndilo, fragmentos de dinossauros saurpodomorfos, vértebras de dinossauros indeterminados; um fitossauro indeterminado e dentes de arcossauros indeterminados também já foram registrados para esta localidade (Bittencourt *et al.*, 2012a; Bittencourt *et al.*, 2012b; Dias-da-Silva *et al.*, 2009; Dornelles, 1990; Kischlat & Lucas, 2003). A fauna da Cenozona de *Riograndia* também é registrada em outras localidades e é composta por cinodontes não-mamíferos (*R. guaibensis*, *Brasilitherium riograndensis*, *Brasilodon quadrangularis*, *Irajatherium hernandezii* e *Minicynodon maieri*, além de brasilodontídeos indeterminados), dinossauros basais (*Sacisaurus agudoensis*), dinossauros (*Guaibasaurus candelariensis* e *Unaysaurus tolentinoi*), ornitodíros basais (*Faxinalipterus minima*), procolofonídeos (*Soturnia caliodon*) e lepidossauros (*Cargninia enigmatica* e *Clevosaurus brasiliensis*) (Bonaparte & Sues, 2006; Bonaparte *et al.*, 1999; Bonaparte *et al.*, 2003; Bonaparte *et al.*, 2010; Cisneros & Schultz, 2003; Ferigolo & Langer, 2006; Langer & Ferigolo, 2013; Leal *et*

*al.*, 2003; Martinelli *et al.*, 2005), além de icnofósseis (*Eubrontes* isp.) atribuídos a grandes dinossauros (Silva *et al.*, 2012).

### **1.2.3. Metodologia:**

O crânio holótipo de *Jachaleria candelariensis* (UFRGS-PV-0151-T) foi submetido à Tomografia Computadorizada, em um aparelho Phillips/Brilliance 16 localizado no Hospital das Clínicas de Porto Alegre, Rio Grande do Sul. O escaneamento produziu 350 slices com 512 x 512 pixels, tendo cada pixel o tamanho de 0,912 mm. Com este procedimento foram gerados dados digitais (formato DICOM) que, processados pelo software MIMICS® 10.01, permitiram que o material pudesse ser visto em 3 dimensões e em alta qualidade.

Além do holótipo submetido à análise tomográfica, os outros espécimes também foram analisados e fotografados (os materiais estão descritos e ilustrados na seção 1.2.1). Para tanto, foram visitadas as seguintes coleções científicas: a do Laboratório de Paleovertebrados da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, em Porto Alegre; e a do Museu Municipal de Candelária Aristides Carlos Rodrigues, em Candelária, região central do Rio Grande do Sul. Os materiais foram comparados com os resultados obtidos pela tomografia computadorizada e pela análise da bibliografia disponível, incluindo teses de doutorado (Schwanke, 1998; Vega-Dias, 2005) e dissertações de mestrado (Morato, 2006) não publicadas oficialmente. Os resultados desta pesquisa, bem como uma discussão sobre o tema serão publicados na forma de artigo, submetido ao periódico *Lethaia* (Parte II deste trabalho).

## 2. Os Dicynodontia:

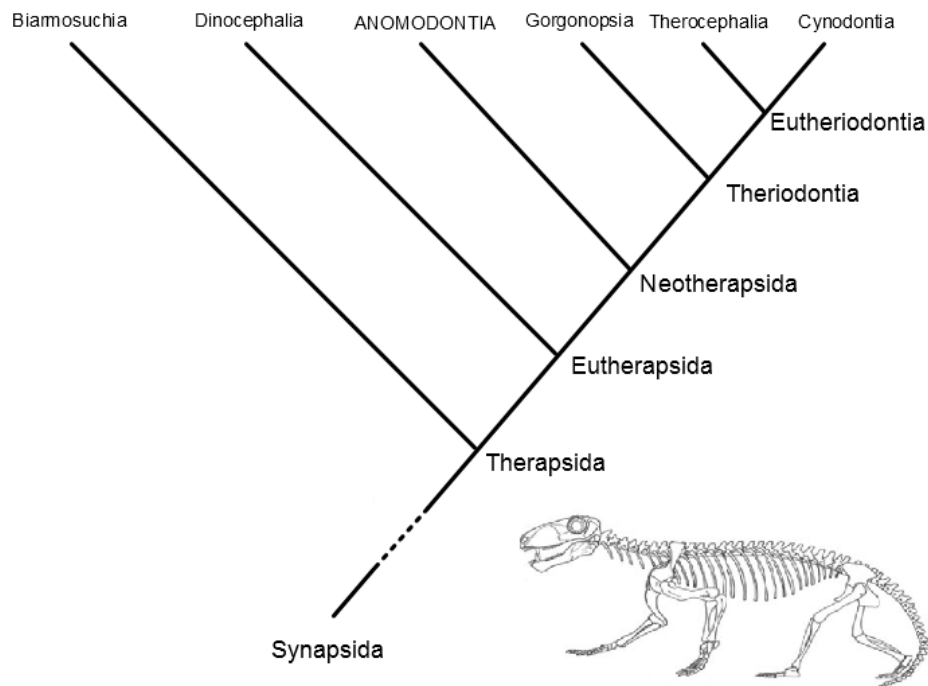
Os Dicynodontia (*sensu* Owen, 1859) encontram-se inseridos na Subclasse Synapsida, juntamente com outros ancestrais dos mamíferos atuais, os chamados “répteis mamaliaformes” (ou *mammal-like reptiles*). King, em 1990, assinala para Synapsida as seguintes sinapomorfias: um único osso pós-parietal disposto na superfície occipital do crânio; uma projeção do assoalho craniano (a *dorsum sellae*) formada pelo osso pró-óptico; osso septo-maxilar com um processo posterior e, mais tipicamente, uma única fenestra temporal no crânio.

Em Synapsida, encontram-se a Ordem Therapsida (*sensu* Broom, 1903) e outras formas mais primitivas, os Synapsida-não-Therapsida (grupo polifilético anteriormente denominado “Pelycosauria”) que inclui os Eothyrididae, os Caseidae, os Varanopseidae, os Ophiacodontidae, os Edaphosauridae e os Sphenacodontidae, sendo este último o grupo-irmão de Therapsida (Kemp, 1982; Kemp, 2006a; Moore, 1981; Romer & Price, 1940). Kemp (2006a) afirma que as circunstâncias ambientais e biológicas (aridização das paisagens terrestres da região equatorial da Pangea) do intervalo Permiano Inferior – Permiano Médio causaram uma pressão seletiva por um padrão com maior eficiência metabólica (permitindo a aquisição de estruturas que regulem a temperatura corporal e conservem a umidade do organismo) e, por isso, mais adaptável às mudanças ambientais. Tais circunstâncias teriam permitido o surgimento dos Therapsida a partir dos ancestrais “pelicossauros” e a substituição ecológica destas formas basais pelas mais derivadas.

Sendo mais derivados, os Therapsida possuem como sinapomorfias: processo internasal do pré-maxilar longo; margem alveolar do pré-maxilar levemente voltada para cima; processo facial do septo-maxilar presente; contato entre maxilar e pré-frontal; fenestra temporal aumentada; periótico com margens para a inserção muscular; musculatura da fenestra temporal com inserção na borda lateral da fenestra; forame parietal elevado, como uma “chaminé”; supratemporal ausente; face internasal do vômer alargada na porção medial; superfície ventral do vômer com sulcos laterais e alargamento medial; coanas alongadas posteriormente; região pós-coanal mais profunda em relação à superfície palatal; presença de crista coanal; presença de saliências ou sulcos no palato; ausência de dentes no ectopterigoide; moderado grau de rotação do occipício; meato auditivo externo do esquamosal



pouco profundo; quadrado reduzido em altura; quadrado contatando igualmente o processo paroccipital e o esquamosal; processo paroccipital com orientação moderadamente pôstero-ventral e lateral; articulação basicranial fusionada; columela (*stapes*) reduzida em massa, com um grande forame estapedial; processo estapedial dorsal disposto distalmente; coronoide anterior ausente; posição do esplênica confinada à face medial; emarginação posterior da lâmina refleta do angular longa; lâmina refleta com padrões de sulcos radiais e presença de encaixes; glenoide articular sem a forma típica de parafuso; grandes dentes do dentário na posição caniniforme; incisiviformes com tamanhos similares; ausência de dentes pré-caninos no maxilar; número de pós-caninos menor que 12; vértebras platicélicas; glenoide arredondada e com face pôstero-lateral; lâmina escapular comprimida; razão da largura medio-final da clavícula pelo seu comprimento total menor que um terço; processo supinador do úmero ausente; cabeça do úmero em forma de alongação oval; tamanho do intermédio relativo ao menor central lateral; quinto carpal distal presente e fusionado ao quarto carpal; segunda falange do terceiro dígito manual curta e em forma de disco; segunda e terceira falanges do quarto dígito manual curtas; acetábulo circular e profundo; fossa intertrocantérica do fêmur ausente; cabeça do fêmur inclinada medialmente; cabeça articular do fêmur oval; côndilo distal posterior se estende levemente distalmente em relação ao nível do côndilo distal anterior; trocânter maior presente; articulação intertarsal entre astrágalo e calcâneo altamente móvel; pés plantígrados; segunda falange do terceiro dígito pedal curta e em forma de disco; segunda e terceira falanges do quarto dígito pedal curtas e segunda falange do quinto dígito pedal curta (Kemp, 2006a). A Ordem Therapsida, em uma definição por base nodal, compreende o último ancestral comum entre os biarmossúquios e os mamíferos e todos os seus descendentes, agrupando as seguintes Subordens: Biarmosuchia, Dinocephalia, Anomodontia, Gorgonopsia, Therocephalia e Cynodontia (Fig. 5).



**Figura 5.** Filogenia de Synapsida, com destaque para a Subordem Anomodontia. O agrupamento polifilético “Pelycosauria” foi suprimido. O animal representado é uma reconstrução do ancestral hipotético de Therapsida. Modificado de Kemp (2006a).

Anomodontia (*sensu* Owen, 1860) é um clado monofilético, ainda que táxons atualmente externos a este já tenham sido incluídos no grupo (como os dinocéfálios e outros grupos não-sinápsidos, como os Gnathodontia). Para Kammerer & Angielczyk (2009), a definição de Anomodontia é “todo táxon mais estreitamente relacionado a *Dicynodon lacerticeps* Owen, 1845, do que a *Tapinocephalus atherstonei* Owen, 1876, *Ictidorhinus martinsi* Broom, 1913, *Gorgonops torvus* Owen, 1876 ou *Scylosaurus sclateri* Broom, 1903”. Segundo Fröbisch (2009), o grupo é representado por 128 espécies válidas, inseridas em 68 gêneros e distribuídas em 77 assembleias faunísticas durante o Paleozoico Superior e o Mesozoico Inferior. Fröbisch (2007), Fröbisch & Reisz (2008), Kammerer & Angielczyk (2009) e Modesto *et al.* (1999) apontam as principais sinapomorfias para Anomodontia: dentes maxilares decrescentes em tamanho posteriormente; ausência de recortes nos dentes marginais; base do processo supratemporal do jugal estreita e em forma de vareta; arco zigomático recurvado dorsalmente sobre a linha dos dentes, o basicrânio e a articulação da mandíbula; presença de uma eminência coronoide

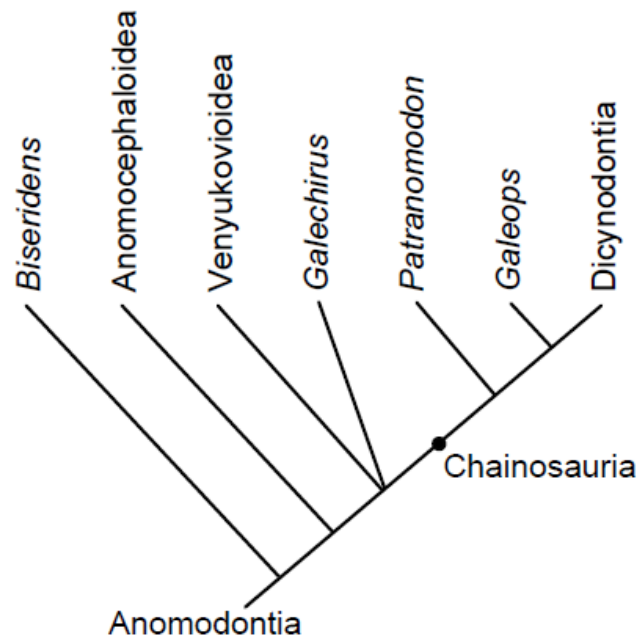
formada pelo dentário e pelo supra-angular; presença de fenestra mandibular bem desenvolvida; canino ausente no maxilar<sup>1</sup>.

Segundo Cisneros *et al.* (2011), o clado Anomodontia compreende o táxon basal *Biseridens* e seu grupo-irmão, um clado monofilético formado por Anomocephaloidea e uma politomia composta por Venyukovioidea (*sensu* Watson & Romer, 1956), Chainosauria (*sensu* Nopcsa, 1923) e o táxon *Galechirus* (Fig. 6). Anomocephaloidea é um clado recentemente erigido, que inclui *Anomocephalus* e *Tiarajudens* (Cisneros *et al.*, 2011). O grupo dos Venyukovioidea era representado originalmente por *Otsheria*, *Suminia*, *Ulemica* e *Venyukovia*, todos táxons do Permiano Médio-Superior da Rússia (segundo Kammerer & Angielczyk, 2009, *Venyukovia* é um táxon muito incompleto, sendo suprimido na maioria das vezes das análises filogenéticas). *Galechirus*, juntamente com *Galepus* e *Galeops*, também compunham originalmente um clado monofilético, Dromasauria (King, 1990). Com o advento de novas análises filogenéticas mais apuradas e a descoberta de novos táxons, este grupo passou a ser polifilético, com *Galechirus* formando uma politomia com Chainosauria e Venyukovioidea, *Galeops* como um Chainosauria não-Dicynodontia e *Galepus* passou a não ser mais inserido em filogenias (segundo Angielczyk, 2004, por ser representado por um único espécime mal preservado)<sup>2</sup>. Chainosauria é o clado composto por *Patranomodon*, *Galeops* e Dicynodontia (*sensu* Owen, 1860), sendo estes dois últimos, grupos-irmãos.

---

<sup>1</sup> Segundo Kammerer & Angielczyk (2009), os Anomodontia *sensu* Owen (1960) não possuem dentes caninos nos maxilares. Por seu turno, Fröbisch (2007) considera que algumas espécies possuem este dente transformado em presa. Nesse contexto, as descobertas de *Tiarajudens eccentricus* e *Biseridens qilanicus* (Cisneros *et al.*, 2011; Liu *et al.*, 2010) ambos portando caninos, mostram que esta apomorfia deve ser revista para todo o grupo.

<sup>2</sup> Na análise filogenética de Castanhinha *et al.* (2013), *Galepus* e *Galechirus* formam um clado monofilético, cujo grupo irmão é composto por *Galeops* e Dicynodontia.



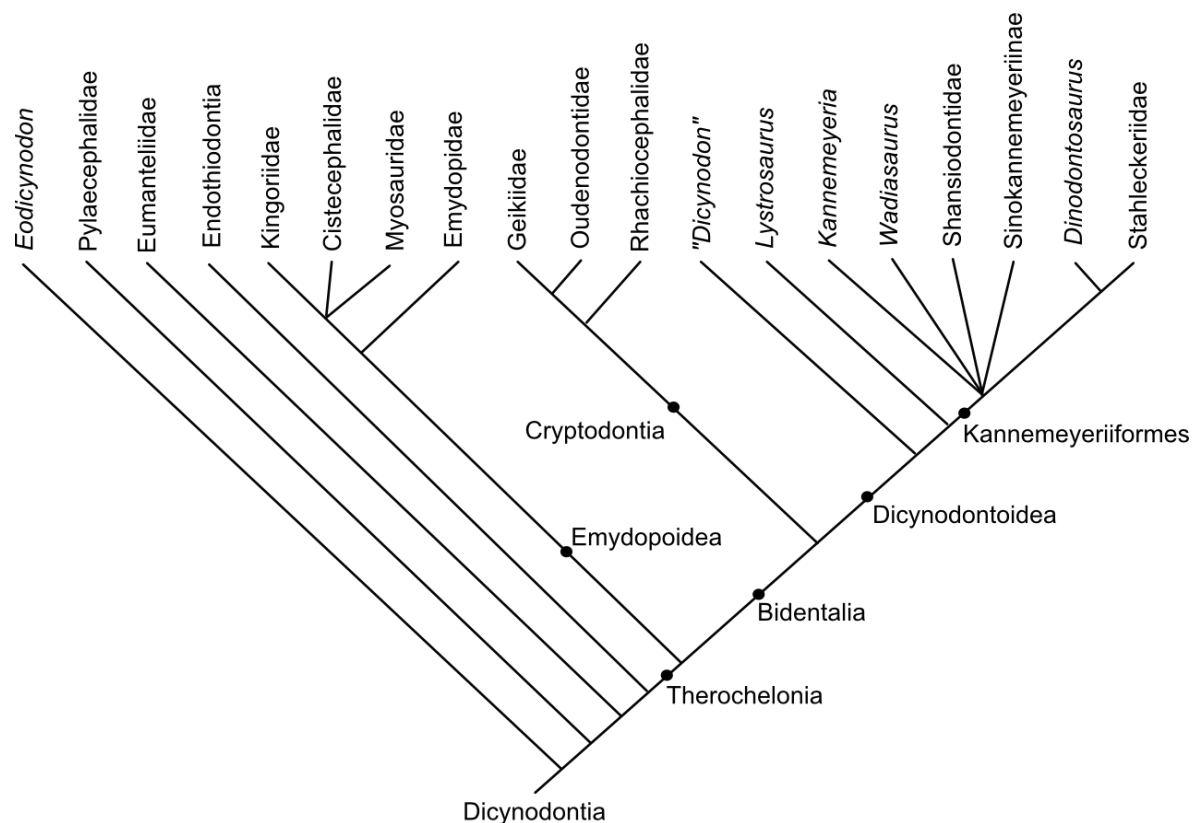
**Figura 6:** Filogenia de Anomodontia (segundo Cisneros *et al.*, 2011).

Dicynodontia é um clado definido como “todo táxon mais estreitamente relacionado a *Dicynodon lacerticeps* Owen, 1845, do que a *Galeops whaitsi* Broom, 1912” (Kammerer & Angielczyk, 2009; Modesto *et al.*, 2003). Angielczyk (2004 e 2007), Fröbisch (2007), Fröbisch & Reisz (2008), Kammerer & Angielczyk (2009), Modesto *et al.* (1999), Modesto *et al.* (2003) e Modesto & Rybczynki (2000), propõem as seguintes sinapomorfias para este clado: dentes caniniformes presentes e longos; ausência de dentes no pré-maxilar; ausência de dentes maxilares anteriormente; bico edentado formado por pré-maxilar, maxilar e dentário; bossas nasais presentes, como uma intumescência medial com uma margem posterior contínua; processo caniniforme com um entalhe na borda do processo anterior da presa; assoalho da narina interna bem desenvolvido e formado primariamente por pré-maxilar e maxilares; sulco mediano posterior na superfície palatal do pré-maxilar com uma área anterior plana e expandida; vacuidade interpterigoide comprida, porém sem alcançar o nível de exposição palatal dos palatinos; forames palatais laterais localizados no nível das expansões palatais anteriores dos palatinos; palatinos alargando-se anteriormente; vômeres contribuem para a formação da vacuidade interpterigoide; pterigoides separados dos vômeres pela vacuidade interpterigoide; processo lateral do pterigoide direcionado ventralmente,

relativamente largo e em forma de asa; borda transversal do pterigoide reduzida e projetada anteriormente; processo anterior do esquamosal comprimido dorso-ventralmente; processo zigomático do esquamosal expandido transversalmente; esquamosal com uma fossa lateral para origem do ramo lateral do *musculus adductor mandibulae externus*; entalhe dorso-lateral distinto e diagnóstico na vista occipital do esquamosal; base do processo supratemporal do jugal expandido transversalmente; fenestra temporal lateral grande, não menor que 45% do comprimento total do crânio; quadradojugal em forma de placa distalmente; margem da fenestra oval formada por porções aproximadamente iguais do basisfenóide e do basioccipital; forame pineal elevado ou parcialmente elevado na superfície dorsal do crânio; dentários fundidos numa sínfise; presença de uma plataforma (*shelf*) dentária lateral; espleniais fundidos numa sínfise; coronoide ausente; lâmina vertical do supra-angular ausente; pré-articular sem exposição lateral posteriormente; articular fusionado (ao menos parcialmente) ao pré-articular; e articulação da mandíbula permitindo movimentos parassagitais extensivos.

De acordo com as análises filogenéticas mais recentes, a de Kammerer *et al.* (2011) e a de Vega-Dias *et al.* (2004), o táxon mais basal de Dicynodontia é *Eodicynodon*, gênero do Wordiano da África do Sul (Fig. 7). A família Pylaecephalidae (*sensu* Van Hoepen, 1934) é composta por dois gêneros de dicinodontes eopermianos: *Diictodon* e *Robertia*. Eumantelliidae (*sensu* Broom, 1935) é uma família monoespecífica, composta unicamente por *Pristerodon mackayi*. O clado Endothiodontia (*sensu* Owen, 1876), representado por *Chelydontops*, *Endothiodon* e *Lanthanosthegus*, é o grupo-irmão de Therochelonina (*sensu* Seeley, 1894), clado composto por dois outros clados mais inclusivos: Emydopoidea (*sensu* Cluver & King, 1983) e Bidentalia (*sensu* Owen, 1876). Emydopoidea é composto por Emydopidae (*sensu* Cluver & King, 1983) e uma politomia mais derivada (denominada por Kammerer & Angielczyk, 2009 de Kistecephalia *sensu* Seeley, 1894) composta por Cistecephalidae (*sensu* Broom, 1903), Kingoriidae (*sensu* King, 1988) e Myosauridae (*sensu* Hammer & Cosgriff, 1981). Emydopidae é uma família cujo único constituinte é *Emydops*. Cistecephalidae é uma família composta por *Cistecephalus*, *Cistecephaloides* e *Kawingasaurus*. *Dicynodontoides*, *Kombuisia* e *Niassodon* representam a família Kingoriidae (Castanhinha *et al.*, 2013) e *Myosaurus* é o único gênero que representa

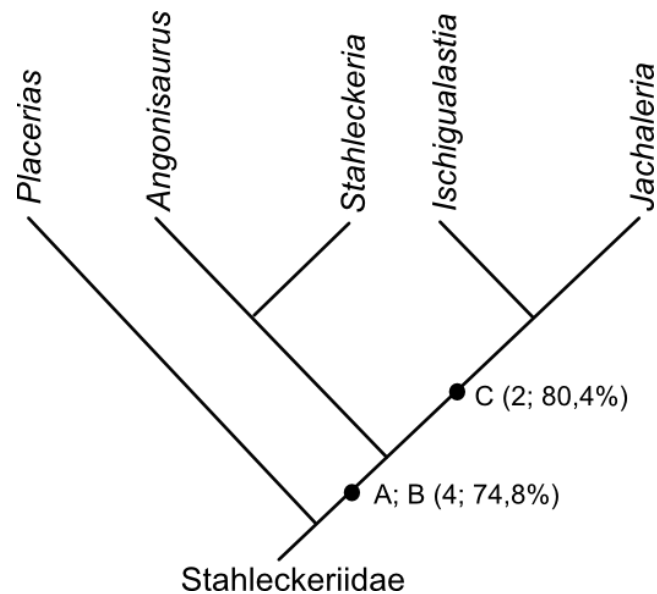
Myosauridae. Bidentalia inclui os clados Dicynodontoidea (*sensu* Cluver & King, 1983) e Cryptodontia (*sensu* Owen, 1860), sendo este último composto por 3 famílias: Geikiidae (*sensu* Nopsca 1923), Oudenodontidae (*sensu* Cope, 1871) e Rhachiocephalidae (*sensu* Maisch, 2000). Geikiidae é um grupo formado pelos gêneros *Aulacephalodon*, *Geikia*, *Idelesaurus*, *Odontocyclops* e *Pelanomodon*. Oudenodontidae comporta os gêneros *Australobarbus*, *Oudenodon* e *Tropidostoma* e Rhachiocephalidae um único gênero: *Rhachiocephalus*. Dicynodontoidea é o clado que inclui os táxons “*Dicynodon*”, gênero polifilético (Angielczyk & Kurkin, 2003a), *Lystrosaurus*<sup>3</sup> e seus descendentes triássicos, os Kannemeyeriiformes (*sensu* von Huene, 1948 *apud* Maisch, 2001).



**Figura 7:** Filogenia de Dicynodontia, baseada nas árvores filogenéticas propostas por Kammerer *et al.* (2011) e Vega-Dias *et al.* (2004).

<sup>3</sup> Embora a validade do gênero *Lystrosaurus* seja bem aceita, a análise filogenética de Castanhinha *et al.* (2013) indica que este é um gênero parafilético.

São poucos os trabalhos filogenéticos envolvendo os Kannemeyeriiformes. O mais recente e completo é o de Vega-Dias *et al.* (2004), que explica a filogenia deste grupo como sendo composta por uma grande politomia (formada por *Kannemeyeria*, *Wadiasaurus*, Shansiodontidae e Sinokannemeyeriinae) e um clado monofilético formado por *Dinodontosaurus* e Stahleckeriidae. Representando os shansiodontídeos (*sensu* Cox, 1965) estão *Shansiodon* e *Tetragonias* e os Sinokannemeyeriinae (*sensu* King, 1988) são *Parakannemeyeria* e *Sinokannemeyeria*. Stahleckeriidae (*sensu* Lehman, 1961) é a família mais recente do clado Dicynodontia, estando representada por gêneros meso e neotriássicos: *Angoniasaurus*, *Ischigualastia*, *Jachaleria*, *Placerias* e *Stahleckeria* (Fig. 8).



**Figura 8:** Filogenia de Stahleckeriidae, baseada na árvore filogenética proposta por Vega-Dias *et al.* (2004). Sinapomorfias que suportam a posição filogenética de *Jachaleria*: A: ausência de presas caniniformes; B: nasal com sutura mediana pequena, claramente menor que metade do comprimento dos nasais; C: processo acrômio da escápula reduzido, formando uma pequena elevação. Índices de Suporte de Bremer e Bootstrap (em porcentagem) estão indicados entre parênteses.

*Jachaleria*, o táxon-alvo deste trabalho, forma um clado monofilético com *Ischigualastia*, sustentado pela seguinte sinapomorfia: processo acrômio da escápula reduzido, formando uma pequena elevação (Vega-Dias *et al.*, 2004). Os caracteres que diferenciam *Jachaleria* de *Ischigualastia* são: arcos temporais mais

delgados; presença de um osso supranumerário entre os nasais e os frontais; processos quadrados do pterigoide mais fortes e pouco divergentes; frontais não participando da borda da órbita; pós-orbitais muito afastados dos esquamais; órbitas e processos caniniformes alinhados; sutura pré-maxilares-maxilares posterior à sutura pré-maxilares-nasais; crista mesonasal ausente; lacrimais contactando os septomaxilares; pré-frontais mais expandidos latero-medialmente que ântero-posteriormente, em vista dorsal; esquamais alinhados com a articulação mandibular e com margem posterior vertical; e presença de uma projeção da inserção do músculo tríceps na escápula (Araújo & Gonzaga, 1980; Bonaparte, 1970; Vega-Dias *et al.*, 2004).

Outros gêneros que não têm posição filogenética resolvida (*incertae sedis*), por terem sido encontrados e descritos recentemente ou por não terem sido incluídos nas análises de Kammerer *et al.* (2011) ou de Vega-Dias *et al.* (2004), são: *Brachyprosopus*, *Colobodectes*, *Dagingshanodon*, *Daptocephalus*, *Delectosaurus*, *Digalodon*, *Dinanomodon*, *Dolichuranus*, *Elph*, *Eosimops*, *Euptychognathus*, *Fortunodon*, *Interpresosaurus*, *Jimusaria*, *Katumbia*, *Keyseria*, *Kitchinganomodon*, *Kwazulusaurus*, *Moghreberia*, *Prosictodon*, *Rechnisaurus*, *Rhadiodromus*, *Sangusaurus*, *Sintocephalus*, *Syops*, *Tetragonias*, *Turfanodon*, *Vinceria*, *Vivaxosaurus*, *Xiyukannemeyeria* e *Zambiasaurus*.

Algumas espécies de dicinodontes têm seu *status* ainda questionável (Fröbisch, 2009; King & Rubidge, 1993; Maisch, 2001) e, para evitar reproduzir erros filogenéticos, elas serão ignoradas neste trabalho: *Aulacocephalus*, *Azarifeneria*, *Brachybrachium*, *Calleonasus*, *Chelyoposaurus*, *Compsodon*, *Cristonasus*, *Diictodontoides*, *Edaxosaurus*, *Elatosaurus*, *Elephantosaurus*, *Emydorhinus*, *Eubrachiosaurus*, *Gordonia*, *Hyorhynchus*, *Koupia*, *Kunpania*, *Nasoplanites*, *Palemydops*, *Parvobestiola*, *Planitorostris*, *Propelanomodon*, *Ptychocynodon*, *Shaanbeikannemeyeria*, *Striodon* e *Taognathus*. Os táxons *Barysoma*, *Broilius*, *Dicynodon trautscholdi*, *Kingoria*, *Storthygognathus* e *Uralokannemeyeria* sofreram revisão e agora passaram a ser sinônimos de *Stahleckeria* (Lucas, 1993a), *Robertia* (King & Rubidge, 1993), *Vivaxosaurus* (Kalandadze & Kurkin, 2000), *Dicynodontoides* (Angielczyk *et al.*, 2009), *Emydops* (King & Rubidge, 1993) e *Rhadiodromus* (Maisch, 2001), respectivamente. Em seu trabalho de 1993, King & Rubidge revisaram os gêneros *Brachyuraniscus*, *Cerataelurus*, *Cryptocynodon*,



*Emyduranus*, *Eumantellia*, *Hueneus*, *Newtonella* e *Parringtoniella* e os redescobriram como pertencentes a *Pristerodon*.

## 2.1 Morfologia e anatomia de Dicynodontia:

A diversidade morfológica dos dicinodontes é indicadora de uma grande variedade ecológica, em que espécies podem apresentar tendências a diferentes nichos ecológicos: os hábitos variam do fossorial ao semi-aquático<sup>4</sup>, passando por grande pastadores (Ruben, 1986; Pough *et al.*, 2003; Ruta *et al.*, 2013). Porém, o monofiletismo do grupo conserva algumas características morfológicas (principalmente aquelas relacionadas à dieta herbívora) que podem ser vistas na maioria das espécies, senão em todas (Schwanke, 1998).

Sendo os Dicynodontia um grupo de terápsidos especializados ao estilo de vida mais ativo (em relação aos ancestrais “pelicossauros”), muitas de suas características morfológicas são consideradas adaptações a este hábito. Sendo assim, este capítulo trará uma análise morfofuncional dos dicinodontes (inclusive *Jachaleria*), focando nas adaptações do aparelho maxilo-mandibular, da cavidade nasal e pós-cranianas.

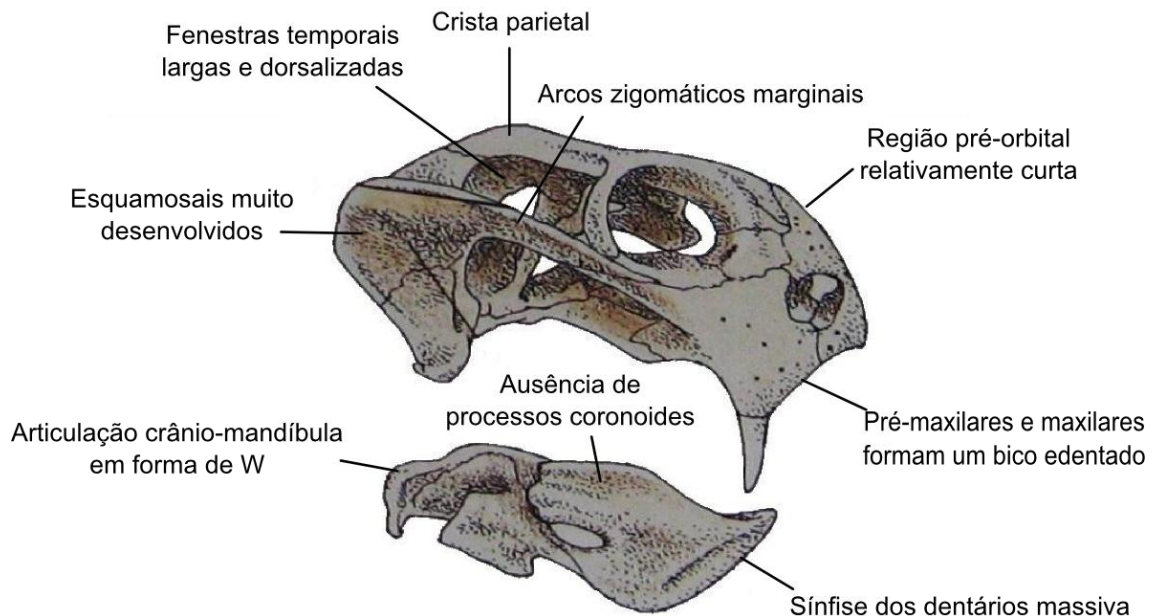
### 2.1.1 Adaptações do aparelho maxilo-mandibular:

Muitos autores destacam a morfologia craniana dos Dicynodontia como sendo definida pelas suas adaptações à herbivoria, resultando em um crânio com características particulares ao grupo (Cox, 1998; Crompton & Hotton, 1967; Cruickshank, 1978; Hotton, 1986; King *et al.*, 1989; Reilly *et al.*, 2001; Surkov & Benton, 2008). Dentre estas características podemos citar: bico edentado formado por pré-maxilar, maxilar e dentário; processo zigomático do esquamosal expandido; esquamosal com uma fossa lateral para origem do ramo lateral do *musculus*

---

<sup>4</sup> King & Cluver (1990) propõem que o gênero *Lystrosaurus* tivesse um hábito aquático, proposta já pouco creditada pela maioria dos outros autores. Porém, Ray *et al.* (2005), com base em dados histológicos de *Lystrosaurus murrayi* (o crescimento ósseo desta espécie é muito mais similar ao de animais semi-aquáticos do que de animais estritamente terrestres), afirmam que o gênero deve ter hábitos ao menos semi-aquáticos.

*adductor mandibulae externus* e fenestra temporal lateral grande, não menor que 45% do comprimento total do crânio (Fig. 9).



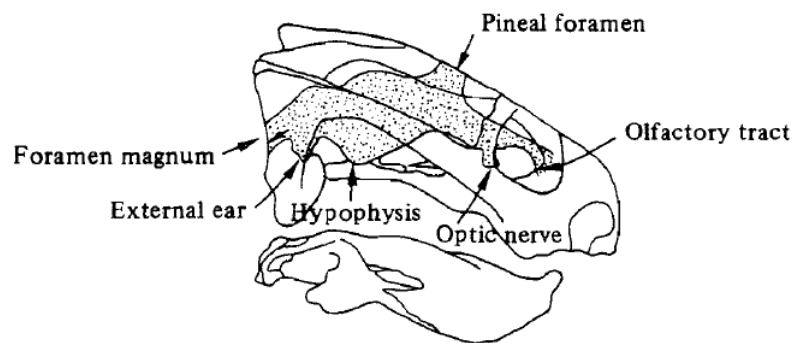
**Figura 9.** Representação do crânio e da mandíbula do dicinodonte permiano *Dicynodontoides* (=Kingoria) em norma lateral direita, ressaltando as principais características típicas de Dicynodontia. Ilustração por James Robins. Baseado em King (1990).

Em Dicyodontia, a porção pós-orbital do crânio, formada principalmente pelos esquamosais, é muito característica e mais avantajada que em outros Synapsida e suas fenestras temporais, dorsalizadas e largas. O arco zigomático é formado por um processo ascendente do jugal e um processo descendente do esquamosal, dando uma forma mais alargada às fenestras. Com uma fenestra maior, há maior área para inserção e alocação da musculatura adutora da mandíbula. (King, 1990). O *musculus adductor mandibularis externus* (*m. a. m. e.*) é dividido em um componente medial (*m. a. m. e. medialis*) e outro lateral (*m. a. m. e. lateralis*), sendo este último uma sinapomorfia de Dicynodontia (King, 1990).

O *m. a. m. e. medialis* é originado na porção medial-posterior da fenestra temporal e inserido na superfície dorsal da mandíbula. Segundo King (1990), este músculo pode ser homólogo ao músculo adutor externo presente em

Sphenacodontidae. Já o *m. a. m. e. lateralis* tem sua origem na superfície ventrolateral do arco zigomático e sua inserção na face externa da mandíbula. Este componente é o principal atuante na geração da força de adução mandibular, adicionando vigor à mordida dos dicinodontes (Hotton, 1986).

No topo da cabeça, entre os ossos pré-parietal e parietais, encontra-se o Forame Parietal ou Pineal (Fig. 10), presente em todas as espécies de dicinodontes, bem como em outros grupos, aparentados ou não. Segundo Roth *et al.* (1986), a principal função do forame parietal é o monitoramento da luminosidade e, conseqüentemente, da periodicidade sazonal do ambiente via células fotorreceptoras. Este órgão deveria estar, portanto, vinculado a comportamentos que dependam da sazonalidade ambiental, como reprodução, migração, hibernação e/ou mudança no comportamento de forrageio, hábito alimentar dependente da estação do ano ou ainda a um hábito fossorial. Este aspecto da biologia dos Dicynodontia é corroborado, segundo os autores, pela grande riqueza e diversidade de espécies encontradas em latitudes maiores que 30°, como os inúmeros espécimes encontrados no Permiano da Bacia do Karoo (Ruben, 1986).

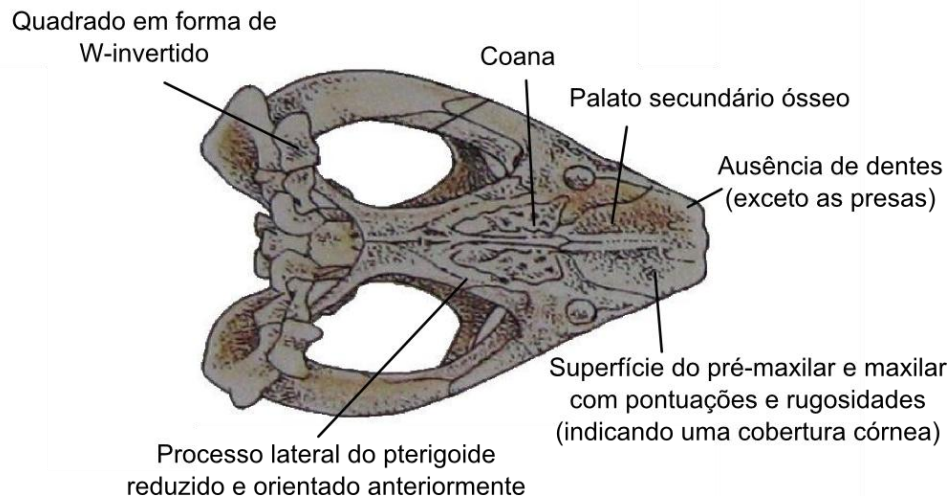


**Figura 10.** Vista lateral direita do crânio de um dicinodonte hipotético, mostrando a possível localização do encéfalo (em destaque), das conexões com os órgãos sensoriais (ouvido externo, nervo óptico, trato olfatório e forame pineal) e da conexão com a medula espinhal (via forame magno). Modificado de King (1990).

A região pré-orbital do crânio é proporcionalmente menor, mas não menos robusta. Os maxilares e pré-maxilares são fundidos e formam um bico desprovido de

dentes e com pequenos forames nutrientes que indicam a presença de uma ranfoteca (*sensu* Louchart & Viriot, 2011), tal como em quelônios vivos (Crompton & Hotton, 1967; Cox, 1998; King, 1990; Morato, 2006). Os pré-maxilares expandem-se posteriormente na face palatal do crânio, dando origem a um palato secundário ósseo, juntamente com palatinos (Fig. 11). Pequenos *foramina* nutrientes indicam que o teto da boca também é recoberto por uma substância córnea, atuando como uma continuação do bico queratinoso (Morato, 2006). Outras linhagens que, analogamente aos Dicynodontia, sofreram a redução e a perda de dentes e o surgimento de um bico córneo são Dinosauria (inclusive Aves), Pterosauria (Diapsida, Ornithodira) e Testudines (Anapsida, Parareptilia). Em basicamente todos os clados mais basais que Neornithes existem espécies com a presença concomitante de dentes e bicos (Alvarenga & Höfling, 2011), destacando-se os gêneros *Archaeopteryx*, *Jeholornis*, *Longirostravis*, *Hesperornis* e *Ichthyornis*. Dentre os testudines que apresentam dentes, destacam-se *Odontochelys* e *Proganochelys* (Li *et al.*, 2008)

O palato secundário ósseo atua como adaptação alimentar no que diz respeito à maceração e processamento do alimento. Além disso, permite a respiração concomitante à alimentação. Este processo aumenta a eficiência da inspiração de oxigênio, permitindo que o animal mantenha altas taxas deste gás em seus tecidos e, conseqüentemente, uma alta taxa metabólica (quando comparado com animais com palato secundário ósseo ausente). Toerien (1953) discute a origem homoplástica dos diferentes tipos de palato secundário em dicinodontes: ao menos duas linhagens teriam surgido independentemente (palato tipo “*Oudenodon*” e palato tipo “*Dicynodon*”). Angielczyk & Walsh (2008) refutam a hipótese de o palato secundário dos dicinodontes ter evoluído como resposta a uma seleção causada pelo decréscimo dos níveis de oxigênio atmosférico durante o limite permo-triássico (contrastando com o proposto por Retallack *et al.*, 2003 e Huey & Ward, 2005), haja visto que tanto as espécies permianas quanto as triássicas do gênero *Lystrosaurus* não possuem diferenças significativas quanto à estrutura de seus palatos.



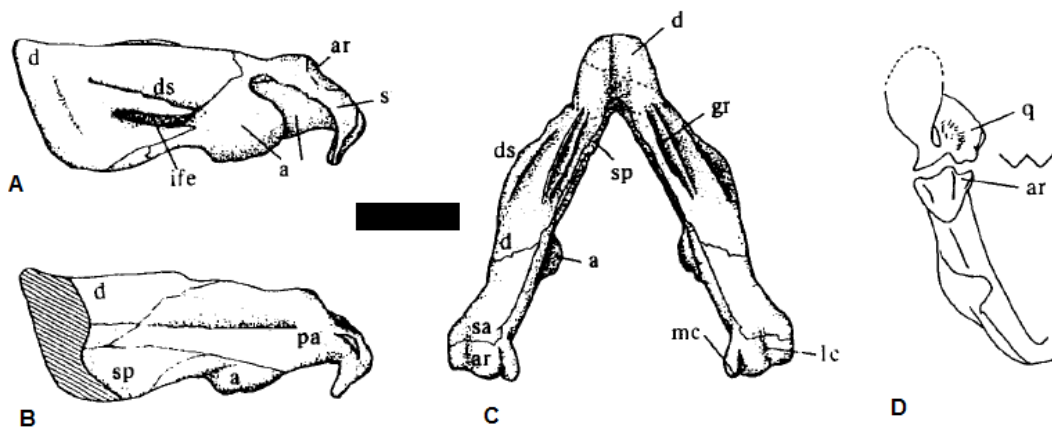
**Figura 11.** Representação do crânio do dicinodonte permiano *Dicyodontoides* (=Kingoria) em norma palatal, ressaltando as principais características típicas de Dicyodontia. Ilustração por James Robins. Baseado em King (1990).

Apesar de a ausência de dentes pré-caninos ser uma apomorfia para o grupo, somente algumas das espécies permianas (e.g. *Eodicynodon*, *Endothiodon*, *Pristerodon* e *Robertia*) possuem dentes pós-caninos. A linhagem desprovida de dentes pós-caninos está presente no Permiano e é a única a atingir o Triássico, sendo que algumas espécies mantêm um par de presas caniniformes (e.g. *Dicynodon*, *Emydops*, *Lystrosaurus*, *Kannemeyeria*, *Dinodontosaurus* e *Placerias*) e outras mais recentes o perdem, possuindo em seu lugar um par de processos caniniformes formados por projeções ventrais dos maxilares (e.g. *Angonisauros*, *Stahleckeria*, *Ischigualastia* e *Jachaleria*) (King, 1990; King & Rubidge, 1993). Alguns autores (Morato, 2006; Morato *et al.*, 2007a; Sullivan *et al.*, 2003) inferem que, dicinodontes com presas ou processos caniniformes mantêm estas estruturas com função de ornamentação. Morato (2006) e Morato *et al.* (2007b) discutem que o ângulo de abertura da boca de *Dinodontosaurus* não permitiria a utilização das presas para a alimentação ou para a escavação, mas que esta espécie poderia utilizar tais presas para demonstrações sociais, adquirindo funções de delimitações de níveis de hierarquia social no bando e como característica indicativa de maturidade sexual.

O processo pterigoide é o ramo do osso pterigoide responsável pela inserção do *musculus pterigoideus*, músculo adutor interno responsável pelo fechamento da mandíbula. Com o incremento de tamanho e importância dos músculos adutores externos (*m. a. m. e. lateralis* e *m. a. m. e. medialis*), o *m. pterigoideus* passou a ter um papel coadjuvante no movimento de fechamento da mandíbula, fato explicado pela redução e reorientação lateral do processo pterigoide (King, 1990). Crompton & Hotton (1967) estimam que o *m. a. m. e. medialis* e o *m. a. m. e. lateralis* são, respectivamente, 4 e 3 vezes maiores em massa que o *m. pterigoideus*, em *Emydops*.

A articulação crânio-mandíbula dos dicinodontes em forma de “W” invertido (Fig. 12) confere à mandíbula dos dicinodontes uma grande estabilidade, podendo realizar movimentos de protração e retração sem um deslocamento lateral efetivo (King, 1990). Este hábito mastigatório, denominado propalinia, é aceito como sendo o mais amplamente difundido entre os anomodontes (Angielczyk, 2004; Cox, 1998; Crompton & Hotton, 1967; King *et al.*, 1989). Sereno *et al.* (2009) analisaram a articulação crânio-mandibular de um espécime de *Psittacosaurus gobiensis* e concluíram que este dinossauro ceratopsídeo utilizava-se da propalinia para a mastigação devido à morfologia do quadrado e do articular, algo muito parecido com o encontrado para os dicinodontes. Quelônios, esfenodontes e crocodiliformes fósseis e/ou recentes também apresentam este tipo de estrutura mandibular (Crompton & Hotton, 1967; Morato, 2006; Ósi, 2013; Reilly, *et al.*, 2001).

A mandíbula dos dicinodontes, muito sólida e robusta, possui os ossos dentários e espleniais fundidos em uma sínfise; uma plataforma (*shelf*) dentária lateral, utilizado na maceração de itens alimentares contra o palato secundário (King, 1981; Hotton, 1986); e superfície articular em forma de “W” (Fig. 12).



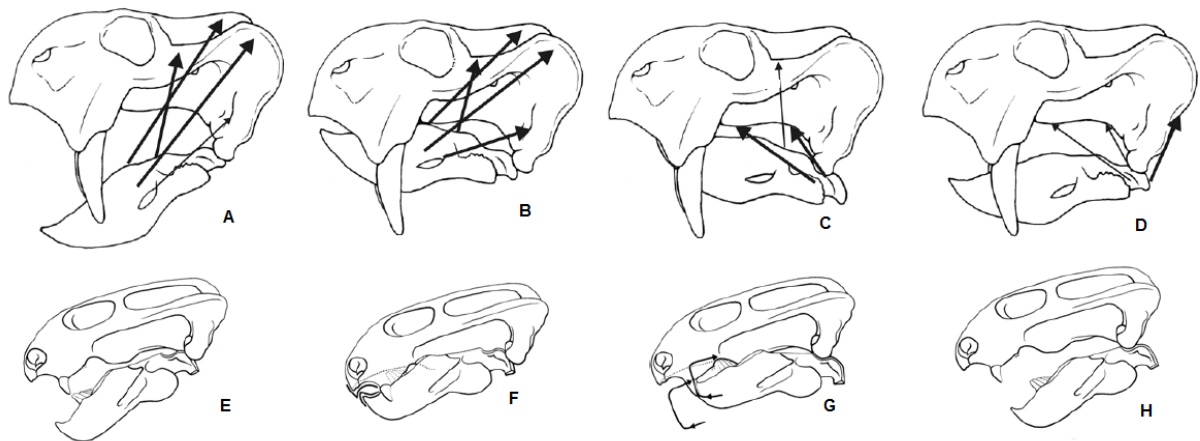
**Figura 12.** Mandíbula de um dicinodonte permiano generalizado. **A:** Vista lateral. **B:** Vista medial. **C:** Vista dorsal. **D:** Representação da articulação entre o quadrado e o articular. Escala: 4 cm. Abreviaturas: a: angular; ar: articular; d: dentário; ds: plataforma (*shelf*) do dentário; gr: encaixe do dentário; ife: fenestra intramandibular; lc: côndilo lateral do articular; mc: côndilo medial do articular; pa: pré-articular; q: quadrado; sa: supra-angular; sp: esplenial. Modificado de King (1990).

O osso coronoide - bem como qualquer processo coronoide - está reduzido ou ausente na mandíbula dos dicinodontes. Sinápsidos em geral apresentam uma redução no processo coronoide, sendo que em sinápsidos não-terápsidos (como *Dimetrodon*) existe apenas uma pequena elevação na mandíbula (a eminência coronoide), onde se insere a extremidade mandibular do *musculus adductor mandibulae externus* (King, 1990; Moore, 1981). A anteriorização da inserção dos músculos adutores externos proporcionou uma maior eficiência no fechamento mandibular, sendo, assim, desnecessária a presença de um processo coronoide. Além disso, a presença de um processo coronoide não permitiria o movimento de propalínia. Com a ausência deste processo, a inserção mandibular da musculatura adutora da mandíbula (o braço de alavanca) é deslocada anteriormente (King, 1990).

Para Crompton & Hotton (1987), o ciclo mastigatório propalinal em dicinodontes pode ser representado por quatro estágios (Fig. 13), descritos a seguir:

- 1. Mandíbula aberta e totalmente protraída:** os músculos *adductor mandibulae externus lateralis* e *adductor mandibulae externus medialis* encontram-se relaxados, ao passo que o *musculus pterygoideus* contrai-se;

2. **Fechamento da mandíbula em protração (mordida):** os músculos adutores são contraídos, exercendo o máximo de sua força. O *m. pterygoideus* não é efetivo neste estágio, porém, a retração mandibular não será iniciada até que o mesmo relaxe e permita o deslizamento do articular sobre o quadrado;
3. **Retração da mandíbula totalmente fechada:** com o relaxamento do *m. pterygoideus* e a força exercida pelos músculos adutores, o deslizamento mandibular é permitido e a mandíbula é retraída, de modo que o alimento é comprimido entre os dentes pós-caninos (naquelas espécies que os possuem) ou entre o revestimento córneo interno da mandíbula e o palato secundário, quebrando-se em fragmentos menores. O movimento é finalizado quando os côndilos do quadrado atingem o recesso condilar<sup>5</sup> da mandíbula;
4. **Reabertura e protração da mandíbula:** os músculos adutores relaxam à medida que o *musculus depressor mandibulae* é contraído, levando a mandíbula à posição inicial. Este movimento é inercial e não requer a aplicação de muita força.



**Figura 13.** Ciclo mastigatório propalinal em dicinodontes. **A-D:** os quatro estágios do ciclo em *Dinodontosaurus*, um gênero triássico sem dentes pós-caninos. Setas indicam ação muscular. Modificado de Morato (2006); **E-H:** os quatro estágios do ciclo em *Emydops*, um gênero permiano com dentes pós-caninos presentes. Modificado de Crompton & Hotton (1967).

<sup>5</sup> Região côncava anterior ao côndilo lateral do articular.



Alguns trabalhos têm reconstituído os ciclos masticatórios de várias espécies de dicinodontes: *Emydops* (Crompton & Hotton, 1967); *Eodicynodon* (King *et al.*, 1989); *Dinodontosaurus* (Morato, 2006); *Lystrosaurus* (Jasinowski *et al.*, 2009). No que diz respeito à manutenção da propalinia no clado Dicynodontia, existe uma conservatividade no grupo quanto aos movimentos mandibulares, que persiste até sua completa extinção (Schwanke, 1998).

Hotton (1986) propõe que microestrias encontradas nas presas caniniformes de *Lystrosaurus* também são indicativos da ação deslizante da mandíbula em movimentos antero-posteriores. Tais microestrias, que variam de um a 40 µm, estão dispostas paralelamente entre si e lateralmente à face medial das presas, indicando processamento alimentar propalinal de materiais abrasivos. Sullivan *et al.* (2003) propõem que a especialização (e conseqüente restrição) alimentar, geraria competição entre os indivíduos e hábitos que implicam na manutenção de pequenos bandos poligínicos ou em indivíduos solitários que se encontram somente para a reprodução, dessa maneira, as presas serviriam como armas de exibição e combate para a competição (os autores descrevem presas caniniformes somente para os machos do gênero *Diictodon*, concluindo que estas estruturas apresentam uma função muito mais social que alimentar. A mesma discussão foi feita por Morato, em 2006, para *Dinodontosaurus*).

As típicas presas caniniformes dos dicinodontes estão ausentes em *Jachaleria*, que por sua vez apresenta somente processos caniniformes nos maxilares. Tais processos têm valor taxonômico para o gênero, uma vez que em *J. candelariensis* estas estruturas são projetadas verticalmente para baixo e em *J. colorata* apresentam uma ligeira curvatura para a frente (Bonaparte, 1970; Araújo & Gonzaga, 1980; Vega-Dias *et al.*, 2004). A função dos processos caniniformes desprovidos de presas é duvidosa, uma vez que a verdadeira forma de revestimento córneo não se preserva no registro fóssil. Uma especulação é que sua cobertura queratinosa pudesse formar estruturas análogas às presas de outros gêneros de dicinodontes, com a mesma função<sup>6</sup>. Em *J. candelariensis* as pontuações (*pits*) e

---

<sup>6</sup>Sua gênese poderia ser análoga à dos cornos dos rinocerontes atuais (e. g. *Ceratotherium*, *Dicerorhinus*, *Diceros* e *Rhinoceros*), estruturas muito resistentes formadas pela compactação de finas fibras queratinizadas de 0,5 mm de diâmetro e sustentadas por um tecido ósseo (Hildebrand, 1995). A natureza orgânica da queratina, por sua vez, não é propícia para a preservação no registro fóssil.

rugosidades cranianas são encontradas nos pré-maxilares, maxilares, nasais, frontais, pré-frontais, pós-orbitais e no osso extranumerário, indicando que grande parte da porção rostral do crânio poderia ter sido recoberta por uma extensão da ranfoteca (Morato *et al.* 2004). As rugosidades presentes na borda orbital dos pré-frontais e pós-orbitais (a “arcada superciliar” de Araújo & Gonzaga, 1980) ainda são considerados características diagnósticas para o gênero *Jachaleria* (Vega-Dias & Schwanke, 2004).

Adaptações no aparelho mastigatório são muito comuns em tetrápodes, principalmente em amniotas, havendo uma grande diversidade de padrões de processamento mecânico dos itens alimentares (Sues, 2000). Moore (1981), analisando a linhagem dos Synapsida, aponta que a diferenciação dentária, culminando em dentes com oclusão cada vez mais perfeita, foi a característica selecionada nos terápsidos mais derivados. Porém, ao analisarmos a evolução de Anomodontia, em especial os Dicynodontia, é nítido o padrão de redução dentária e posterior edentulismo (a manutenção de presas caniniformes em algumas espécies derivadas não tem função mastigatória ou alimentar) e a utilização do mecanismo de propalínia na mastigação.

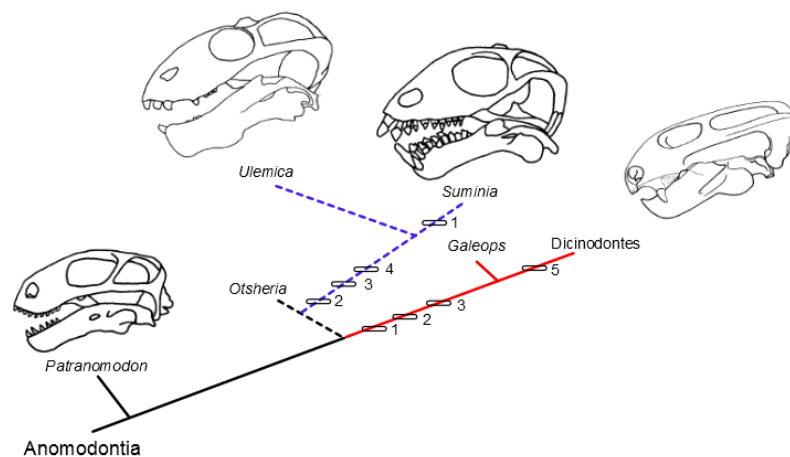
Apesar de muitos pesquisadores atribuírem o movimento propalinal realizados pelos dicinodontes ao hábito alimentar herbívoro, Reisz & Sues (2000) discordam que a totalidade das espécies do grupo possa ser indubitavelmente considerada consumidores primários. Segundo os autores, a presença do bico, bem como de outras características do crânio, não são suficientes para atribuir aos dicinodontes um hábito puramente herbívoro, sendo plausível atribuir a algumas espécies os hábitos onívoro ou até eventualmente carnívoro.

Ainda sobre a propalínia, Angielczyk (2004) propõe uma origem homoplástica para este hábito em Anomodontia (Fig. 14). Segundo o autor, as características presença da plataforma (*shelf*) no dentário e fossa adutora no esquamosal surgiram em Chainosauria (dromossauros e dicinodontes) e no clado composto pelos venyukoviamorfos *Suminia* e *Ulemica* de forma independente. A ausência destas características em *Otsheria*<sup>7</sup> e no último ancestral comum de chainossauros e

---

<sup>7</sup> O achado de uma mandíbula de *Otsheria* (ainda desconhecida) poderia modificar esta teoria, desde que estejam presentes caracteres relacionados ao hábito alimentar propalinal.

venyukoviamorfos indicaria que o surgimento da propalinia trata-se de um evento simplésiomórfico (homoplástico). Para Reilly *et al.* (2001), a propalinia surge independentemente diversas vezes nos amniotas. Dentre os Synapsida, além dos anomodontes, os “pelicossauros” Edaphosauridae, os Trytylodontidae e os Multituberculata apresentam espécies com movimentos mandibulares propaliniais. Porém, somente dentre os Anapsida (Testudines) a aquisição da propalinia, a redução dos dentes (culminando com sua perda) e a substituição dos dentes por um bico córneo estão intimamente relacionados, como em Anomodontia (Reilly *et al.*, 2001).



**Figura 14.** Evolução homoplástica da propalinia em Anomodontia. Linhas vermelhas indicam o grupo Chainosauria. Linhas intermitentes indicam os Venyukoviamorpha. Linhas intermitentes azuis indicam o clado composto por *Suminia* e *Ulemica*. Os números indicam os caracteres relacionados à propalinia: 1. Articulação mandibular permitindo movimentos extensivos; 2. Esquamosal com fossa adutora lateral; 3. Presença de uma plataforma (*shelf*) lateral no dentário; 4. Articulação mandibular permitindo movimentos limitados; 5. Processo zigomático do esquamosal expandido transversalmente. Modificado de Angielczyk (2004).

A mandíbula de *J. candelariensis* permanece desconhecida. Porém, a presença de um quadrado com superfície articular em forma de “W”, em que um sulco longitudinal mediano forma dois côndilos (Araújo & Gonzaga, 1980), indica a que esta espécie era capaz de realizar movimentos mastigatórios propaliniais. A espécie argentina *J. colorata* tem suas mandíbulas conhecidas e publicadas

(Bonaparte, 1970; Bonaparte, 1997) e sua morfologia funcional corrobora a presença de propalinia em *Jachaleria*.

Além dos movimentos mandibulares, o movimento cervical é muito importante para o forrageio e, conseqüentemente, para a alimentação. Surkov & Benton (2008) confirmam a proposta de Cox (1965) de que existem dois padrões de forrageamento em Dicynodontia, de acordo com a morfologia de sua placa occipital. Os autores recorrem a métodos de morfometria e relacionam um Índice Occipital<sup>8</sup> (*Occipital Index, OI*) à filogenia do grupo. Como resultado, obtiveram que dicinodontes podem ser divididos em: 1) espécies pastadoras, com placas occipitais que não permitiriam movimentos verticais da cabeça, restringindo o forrageio a vegetais rasteiros e/ou de pequeno porte e cujos pré-maxilares teriam uma largura maior em comparação ao outro tipo (os principais exemplos são: *Dinodontosaurus*, *Kannemeyeria*, *Rechnisaurus*, *Rhadiodromus*, *Sinokannemeyeria* e *Stahleckeria*); e 2) espécies ramoneadoras (comedoras de folhas), cujo movimento vertical do crânio seria permitido pelo formato de seu occipício e cujos pré-maxilares seriam mais estreitos, estando aptos a forragear folhas e outros elementos mais altos que suas cabeças (Shansiodontídeos, além de *Ischigualastia*, *Placérias*, *Moghreberia*, *Vinceria* e *Jachaleria* são os principais exemplos deste grupo). Os resultados de Surkov & Benton (2008) apontam que o padrão de forrageamento ramoneador seria mais raro durante o Permiano, sendo tal nicho ecológico inexistente até o Wuchiapingiano Superior. Apesar de ser um caráter homoplástico (isto é, sem validade taxonômica), o hábito ramoneador também poderia ter permitido a colonização de ambientes florestais, segundo os autores.

A região occipital de *J. candelariensis* é ampla, com ossos bem desenvolvidos e largos (Araújo & Gonzaga, 1980). O côndilo occipital é formado pelo basioccipital e pelos exoccipitais, que lhe garante uma forma tripartida e semi-esférica, cujo região mais superior forma a margem ventral do forame magno. A placa occipital é formada pelo interparietal na porção mais superior, que contacta inferiormente os supraoccipitais, e mesialmente pelos processos paraoccipitais dos exoccipitais. Estes processos contactam-se em sua porção inferior com o quadrado, pterigoide,

---

<sup>8</sup> O Índice Occipital é definido por estes autores como sendo a diferença relativa entre a largura e a altura do occipício.

basioccipital e basisfenoide e possuem latero-inferiormente um processo timpânico. A borda mais externa da placa occipital é formada pelas abas dos esquamais, que margeiam todo o occipício, desde a região mais superior, contactando com o interparietal, projetando-se inferiormente até o contato com os quadrados.

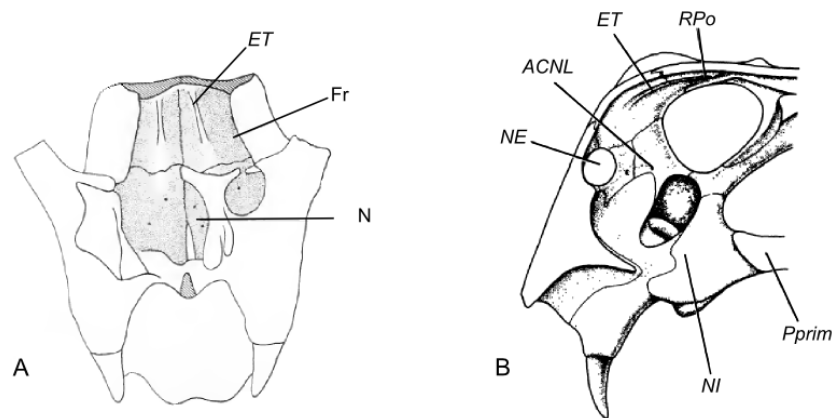
Porém, como sugerem Reisz & Sues (2000), o processamento mecânico não garante que o alimento seja suficientemente particularizado para ser absorvido: a digestão química seria outro passo necessário para que haja eficácia na obtenção de energia. Ao terem os vegetais como recursos alimentares, os animais necessitam romper as paredes celulósicas que envolvem as células para terem à sua disponibilidade os nutrientes. Os herbívoros encontraram na simbiose com microorganismos (bactérias e/ou protozoários capazes de sintetizar celulasas) a estratégia para a quebra da celulose. Os mesmos autores discutem a aquisição filogenética destes microorganismos, sugerindo que um grupo herbívoro tenha passado pelo hábito onívoro (predominantemente insetívoro) para a aquisição dos simbiontes. Além disso, ser portador de microorganismos capazes de realizar a quebra da celulose vegetal dentro do tubo digestório, implica na evolução do aumento do volume visceral, local onde acontecerá o processo de fermentação. Souto (2001) descreve coprólitos ovóides para o Triássico brasileiro (Localidade de Pinheiros, Cenozona de *Dinodontosaurus*, Sequência Santa Maria 1), característicos de animais com longo trato digestório, em que processos digestivos são lentos e com presença de altas taxas de fermentação, atribuindo-os a dicinodontes.

### **2.1.2: Adaptações da cavidade nasal:**

Ao contrário da aquisição de energia por meio da alimentação e toda a discussão sobre a mastigação dos dicinodontes, poucos trabalhos têm dado a devida importância à cavidade nasal destes animais.

As primeiras evidências de estrias, saliências ou rugosidades (“*ridges*”) nasofrontais nas paredes internas das cavidades nasais, atribuídas a turbinas foram encontradas em *Lystrosaurus* (Fig. 15), por Van Hoepen (1913). Posteriormente, as mesmas estruturas foram descritas para *Pristerodon* (Barry, 1967). Cluver (1971), em um trabalho mais detalhado sobre a cavidade nasal destes dicinodontes, aponta,

além da presença de comissuras cartilagosas e sulcos na cavidade nasal, o posicionamento dos ductos do órgão de Jacobson, que se abriam muito próximo aos septomaxilares. Hillenius (1994) é o primeiro a relacionar tais comissuras, estrias e sulcos a zonas de inserção de turbinas respiratórias, capazes de realizar a troca de umidade e calor por contracorrente entre o ar respirado e o sangue, permitindo que seus portadores não percam temperatura e umidade para o ambiente durante a execução de atividades que requerem uma maior ventilação pulmonar e, conseqüentemente, frequência respiratória.

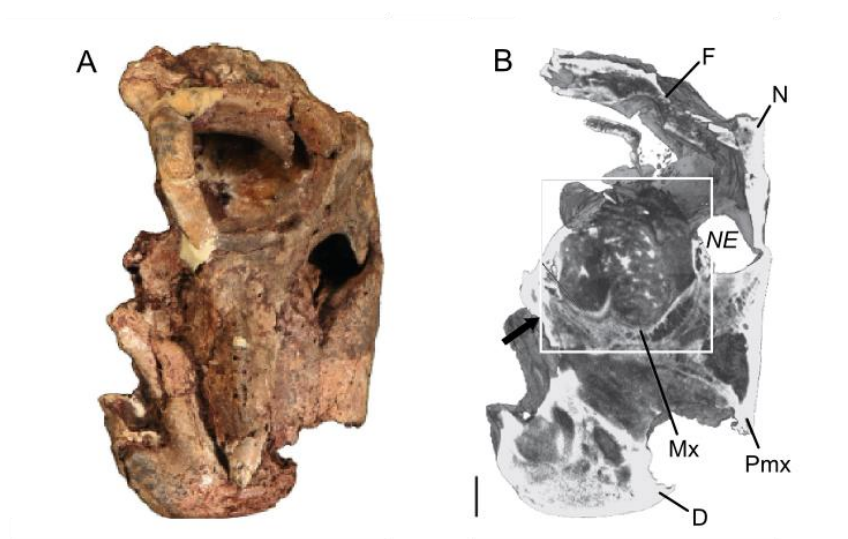


**Figura 15.** Posição das estrias relacionadas à inserção de turbinas (ET) em *Lystrosaurus*. **A:** visão ventral da superfície frontal e nasal. Abreviaturas: ET: estrias relacionadas à inserção de turbinas; Fr: Frontal; N: Nasal. Modificado de Cluver (1971); **B:** Seção sagital. Fora de escala. Abreviaturas: ACNL: abertura do canal nasolacrimal; ET: Estrias relacionadas à inserção de turbinas; NE: abertura da narina externa; NI: abertura da narina interna; Pprim: palato primário; RPo: recesso pós-orbital. Modificado de Hillenius (1994).

Recentemente, Laaß *et al.* (2010) realizaram uma Tomografia de Nêutron em um fragmento rostral de *Lystrosaurus declivis*, cuja cavidade nasal encontra-se muito bem preservada. Os autores reportam pela primeira vez em Dicyodontia, a presença de lamelas complexas e retorcidas, interpretadas como turbinas cartilagosas, semelhantes aos maxiloturbinas dos mamíferos (Fig. 16).

No artigo e no resumo anexos (Partes II e III deste trabalho), reportamos a presença de estrias e rugosidades também na parede interna da cavidade nasal de *Jachaleria candelariensis* (UFRGS-PV-0151-T), muito

semelhantes às propostas por Barry (1969) e Cluver (1971), mas cuja posição é mais condizente com a proposta de Laaß *et al.* (2010), o que nos sugere a presença de turbinais respiratórios para este táxon do Triássico Superior brasileiro. A presença destas estruturas em *L. declivis* e em *J. candelariensis* nos permite pressupor que tal caráter está presente em todas as espécies triássicas, já que são descendentes de *Lystrosaurus* e formam um clado monofilético que persiste até o Rético (inclusive no gênero formal mais recente, *Jachaleria*, do Noriano da América do Sul).



**Figura 16.** Turbinais em *Lystrosaurus declivis* (V-158a). **A:** fragmento da porção rostral do crânio. **B:** Imagem de Tomografia de Nêutron, com destaque para a região da cavidade nasal. O quadro destaca as lamelas descritas como maxiloturbinais. A seta indica a abertura da narina interna. Escala: 2 cm. Abreviaturas: D: dentário; F: Frontal; NE: abertura da narina externa; Mx: maxilar; N: nasal; Pmx: pré-maxilar. Modificado de Laaß *et al.* (2010).

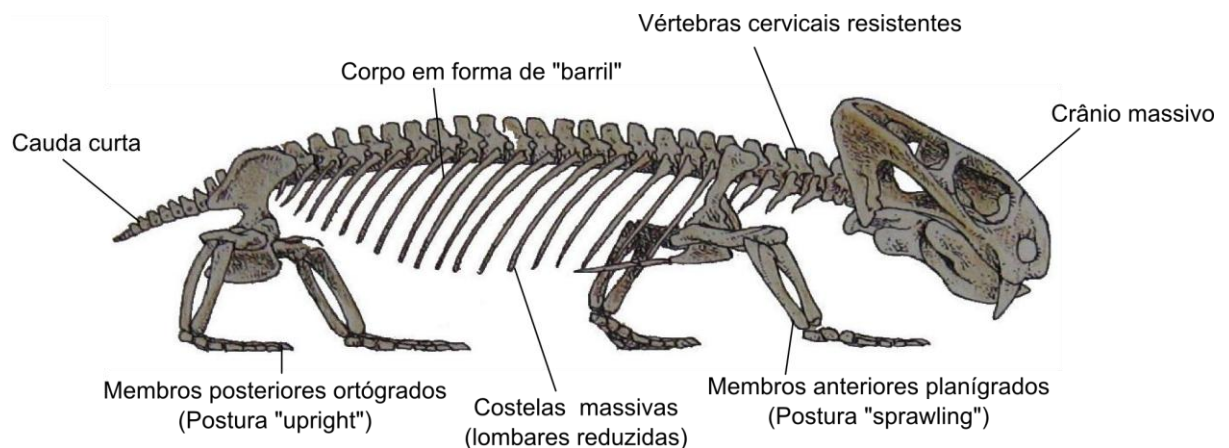
Além dos dicinodontes, outros sinápsidos, como “pelicossauros”<sup>9</sup>, terocefálios e cinodontes, também apresentam estrias associadas à inserção de turbinais (Hillenius, 1994; Ruben *et al.*, 2012). Porém, provavelmente a presença de turbinais em Dicynodontia (ao menos nas espécies triássicas) parece ser análoga à condição mamaliana. A evolução homoplástica dos turbinais dos terápsidos é sugerida com

<sup>9</sup> Nestes, somente turbinais olfatórios (naso- e etmoturbinais) são conhecidos (Ruben *et al.*, 2012).

base na ausência de um palato secundário ossificado e/ou completamente fechado em muitos táxons basais de Cynodontia (como *Procynosuchus*) e terocefálios (como *Scylacosaurus*). Como a presença de um palato secundário fechado e ossificado é definida como um pré-requisito para o desenvolvimento do complexo turbinal, sua ausência indica que este não estava presente na origem dos Theriodontia, sugerindo que os turbinais dos dicinodontes sejam apenas análogos aos encontrados em Cynodontia, inclusive Mammalia (Hillenius, 1994; Sigurdson, 2004; Ruben *et al.*, 2012).

### 2.1.3: Adaptações pós-cranianas:

Ainda que a maioria das adaptações ecológicas dos dicinodontes está presente nos elementos cranianos, algumas características importantes, principalmente relacionadas a postura, locomoção e tamanho corporal, podem ser discutidas a partir de seu esqueleto pós-craniano (Fig. 17), apesar do fato de existir um predomínio de esqueletos desarticulados e/ou fragmentados no registro fóssil dos dicinodontes, fato que insere um maior grau de dificuldade na extração e interpretação de informações paleobiológicas e paleoecológicas de seus restos pós-cranianos (King, 1990).



**Figura 17.** Representação do esqueleto completo do dicinodonte permiano *Dicyodontoides* (=Kingoria), ressaltando as principais características típicas de Dicyodontia. Ilustração por James Robins. Baseado em King (1990).



A articulação do crânio com o esqueleto axial, em dicinodontes, é feita pelo pró-atlas, que contacta com o côndilo occipital e com o complexo atlas-axis. O atlas é formado por um intercentro pequeno, um pleurocentro robusto e seu respectivo arco neural. Do atlas partem os músculos *obliquus capitis* e *rectus capitis* que se ligam ao crânio na região da placa occipital. O axis é formado por um pleurocentro fundido a um intercentro e um arco neural bem desenvolvido. Também do axis parte o músculo *rectus capitis* (King, 1990). Morato (2006) e Morato *et al.* (2006) descrevem para *Dinodontosaurus* a presença de um processo odontóide no axis. King (1990) propõe que os dicinodontes possuíam uma razoável capacidade de mobilidade cervical, com movimentos não muito sofisticados. Segundo a autora, os possíveis locais de rotação no complexo atlas-axis seriam: o contato entre os centros do atlas e do axis; o contato entre o centro do atlas e o côndilo occipital; e o contato entre o arco neural do atlas com seu respectivo centro e com o arco neural do axis. A presença de uma região cervical robusta e com vários pontos de ancoragem de músculos e ligamentos é interpretada por Ray (2006) como sendo reponsável pela sustentação, elevação e movimentação da cabeça, que teria mais de 20% da massa total do animal vivo<sup>10</sup>.

Bandyopadyay (1988) descreve sete vértebras cervicais, 18 dorsais e cinco sacrais para *Wadiasaurus* e seis cervicais, 20 dorsais, seis sacrais e dez caudais para *Lystrosaurus*. Em ambas as espécies as pré-zigapófises são côncavas, com o ângulo entre ambas aumentando quanto mais posteriores, indicando uma diminuição na ondulação lateral da coluna quanto mais próximo da cintura pélvica (Ray, 2006). Morato (2006) conta 22 vértebras pré-sacrais, seis sacrais e 11 caudais para um juvenil de *Dinodontosaurus*. São desconhecidos tais estudos para dicinodontes permianos mais antigos que *Lystrosaurus*. Também é desconhecido o número de costelas para as regiões cervical e lombar, porém, a maioria das reconstruções encontradas em artigos representam costelas cervicais e lombares, ainda que menos desenvolvidas que as lombares.

Para King (1981), o reduzido número de vértebras caudais (em comparação com outros sinápsidos) está relacionado com um aumento da agilidade e diminuição da necessidade da ondulação latero-lateral do corpo para a locomoção. Para Geist

---

<sup>10</sup> Dados para *Lystrosaurus* e *Wadiasaurus*.

(1971) a redução do tamanho da cauda em Dicynodontia está relacionado à diminuição da relação área x volume do corpo, evitando a perda de calor por dissipação.

As vértebras de *J. candelariensis* são descritas pela primeira vez por Araújo & Gonzaga (1980), mas um trabalho mais extenso e detalhado é feito por Vega-Dias & Schultz (2004). Os autores descrevem vértebras completas, centros vertebrais e fragmentos de espinhos neurais das regiões cervical, truncal e caudal. Em toda a extensão da coluna vertebral, os centros vertebrais são anficélicos e arredondados e a diferenciação das vértebras se dá pela robustez dos arcos neurais e área de articulação das costelas (parapófises e diapófises). Na região cervical, *J. candelariensis* apresenta espinhos neurais estreitos, compridos e curvados dorsalmente, bem como parapófises e diapófises bem definidas. As vértebras dorsais possuem espinhos neurais mais curtos e robustos e uma única superfície de articulação com as costelas (sinapófise). As vértebras caudais, incompletas, possuem centros curtos e mais largos que altos (Vega-Dias & Schultz, 2004).

As cinturas escapular e pélvica dos dicinodontes permitem inferências bastante peculiares no modo de locomoção destes animais: enquanto os membros anteriores são conservativos quanto a posição em relação ao corpo (postura planígrada ou *sprawling*)<sup>11</sup>, os membros posteriores mostram haver uma postura mais próxima ao padrão mamaliano (postura ortógrada ou *upright*) (King, 1990; Morato, 2006; Ray, 2006). Ray (2006) encontra este padrão nos gêneros *Cistecephalus*, *Dicynodon*, *Diictodon*, *Kannemeyeria*, *Lystrosaurus*, *Placerias*, *Pristerodon*, *Stahleckeria* e *Wadiasaurus*.

A cintura escapular dos dicinodontes é composta por quatro pares de elementos (coracoide, pré-coracoide, clavícula e escápula) e uma interclavícula única (King, 1990). O elemento mais robusto é a escápula, que, segundo King (1990), apresenta o processo acrômio evertido, a área pré-glenoide reduzida em tamanho e a placa escapular curvada. Para a autora, essas características são as

---

<sup>11</sup> Morato (2006) adota modelos saurópsidos para a reconstrução da postura dos membros anteriores de *Dinodontosaurus*.

responsáveis por permitir uma alta mobilidade aos úmeros e um firme suporte às clavículas.

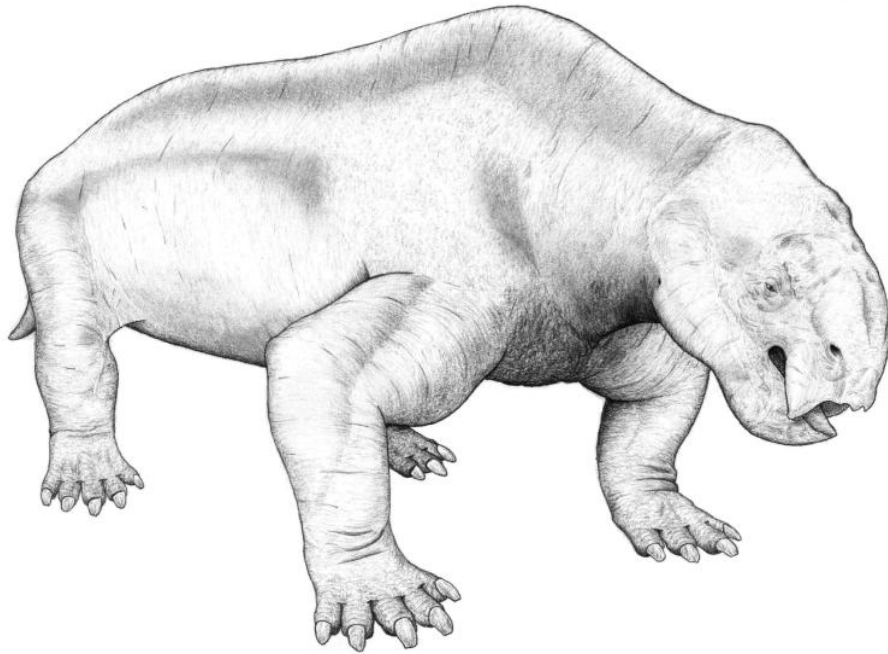
Em *J. candelariensis* a escápula é achatada e curvada. A lâmina escapular forma 40° em relação ao plano vertical e sua borda posterior é mais fina que a anterior. A fossa glenoide é larga, côncava e orientada ventro-postero-lateralmente (Vega-Dias & Schultz, 2004). O referido material ainda possui marcas de predação ou necrofagia compatíveis com dentes de répteis arcosauriformes, como indicado por Vega-Dias & Schultz (2007). Os demais elementos da cintura escapular de *J. candelariensis* permanecem desconhecidos até o momento.

A cintura pélvica dos dicinodontes tem sua placa pubo-isquiática proporcionalmente reduzida em comparação ao ílio que, por sua vez, apresenta extensões anteriores e posteriores. Para King (1990) as expansões do ílio aumentam a área de inserção muscular, sobretudo do *musculus iliofemoralis*. Já a redução da placa pubo-isquiática está associada à adoção da postura ortógrada pelos membros posteriores. Para Fröbisch (2006) a ortogradia dos membros pélvicos dos Anomodontia evoluiu independentemente de outros clados, tendo seu ápice nos dicinodontes triássicos. Para o autor, a adoção desta postura está relacionada à tendência de aumento no tamanho corporal e, conseqüentemente, do estresse gerado nos membros.

A cintura pélvica de *J. candelariensis* segue o padrão das outras espécies do grupo. A lâmina ilíaca é larga e côncava e sua porção anterior é bem desenvolvida e com uma curvatura lateral. O acetábulo é largo, profundo e arredondado, formado pelos três ossos, mas com predomínio do ílio em detrimento do ísquio e do púbis. O forame obturador é localizado entre estes dois ossos. Em vista medial, o ílio apresenta cinco superfícies de articulação com vértebras, apesar de estas não serem conhecidas (Vega-Dias & Schultz, 2004).

Os membros peitorais seguem os padrões reptilianos herdados pelos ancestrais “pelicossauros”, com o úmero articulando-se em um ângulo pouco menor que 90° com a fossa glenoide da escápula e rádio e ulna robustos e curtos (colunares), típicos de um animal com locomoção planígrada (Fig. 18). *Manus* e *pes* dos dicinodontes configuram o padrão plantígrado, dando maior estabilidade na

locomoção e sustentação ao corpo (Fröbisch, 2006). Os elementos autopodiais são curtos e as falanges terminais (ungueais) apresentam um formato de cunha (Morato, 2006). Apesar de somente ulnas e rádios serem conhecidos para *J. candelariensis*, estes seguem o padrão típico de todos os outros dicinodontes, em forma e robustez (Vega-Dias & Schultz, 2004).



**Figura 18.** Reconstrução de *Jachaleria* em vida, evidenciando a posição dos membros anteriores (mais planígrados) e posteriores (mais ortógrados) em relação ao corpo. Ilustração de Leonardo Morato.

Ray & Chinsamy (2003) propõem que todos os dicinodontes estariam, de certa forma, morfologicamente aptos à escavação. Segundo os autores o clima quente e semi-árido do intervalo Permiano Superior – Triássico Médio poderia ter restringido a oferta de itens alimentares aos dicinodontes durante épocas menos favoráveis, forçando-os a cavar em busca de rizomas na subsuperfície do solo. Ademais, espécies como *Cistecephalus*, *Dinodontosaurus* e *Kawingasaurus* teriam hábitos claramente fossoriais (Bueno, 2012; Ray & Chinsamy, 2003).

O fêmur apresenta uma cabeça articular condizente com a postura ortógrada e um *trocanter major* expressivo, indicando uma potente musculatura glútea. Em contrapartida, o trocânter interno e o quatro trocânter estão reduzidos ou ausentes.

Estas características corroboram a diminuição da ondulação latero-lateral do corpo e um padrão de postura mamaliano (com músculos obturador externo e caudiofemoralis pouco desenvolvidos; King, 1990). A tíbia e fíbula são menos robustas que os zigopódios anteriores.

Dos membros posteriores de *J. candelariensis*, somente fêmures, tíbia e calcâneo são conhecidos. O material é bem preservado e suas características anatômicas indicam que o padrão dicotômico de locomoção encontrado em dicinodontes persiste nesta espécie (Vega-Dias & Schultz, 2004).

Esta dicotomia encontrada na postura de dicinodontes é explicada por King (1990) como sendo resultado de diferentes pressões seletivas atuantes, interferindo de diferentes maneiras em cada par de membros. Os membros anteriores, segundo a autora, estariam preparados para auxiliar em movimentos verticais da cabeça durante a alimentação ou algum comportamento sensorial (eventos independentes da postura dos membros posteriores).

Ainda assim, formais basais do Permiano Médio, como *Eodicynodon* apresentariam postura planígrada em ambos os pares de membros (Rubidge *et al.*, 1994), evidenciando que a evolução da postura dos dicinodontes seguiu na direção de uma maior verticalização dos membros posteriores enquanto os anteriores permaneceram no padrão ancestral “*sprawling*” (Vega-Dias & Schultz, 2004).

## **2.2. Distribuição espaço-temporal de Dicynodontia:**

O clado Dicynodontia surge no Wordiano (Guadalupiano, Permiano Médio), provavelmente na África do Sul (Schwanke, 1998), e encontra-se totalmente extinto no Triássico Superior (desaparecem no Noriano da América do Sul, mas permanecem, pelo menos até o Rético Inferior na Europa, segundo Dzik *et al.*, 2008<sup>12</sup>). Por ser um dos poucos grupos de tetrápodes a sobreviver à extinção do fim do Permiano, o clado mostra possuir grande importância para estudos em

---

<sup>12</sup>Os autores descrevem materiais de dicinodontes associados a dinossauros encontrados em sedimentos retianos (datados com base em fragmentos paleobotânicos) de Lisowice, sul da Polônia.

Paleobiogeografia, Paleoclimatologia, Paleoecologia e Biostratigrafia em nível global (Angielczyk & Sullivan, 2008; Fröbisch, 2009).

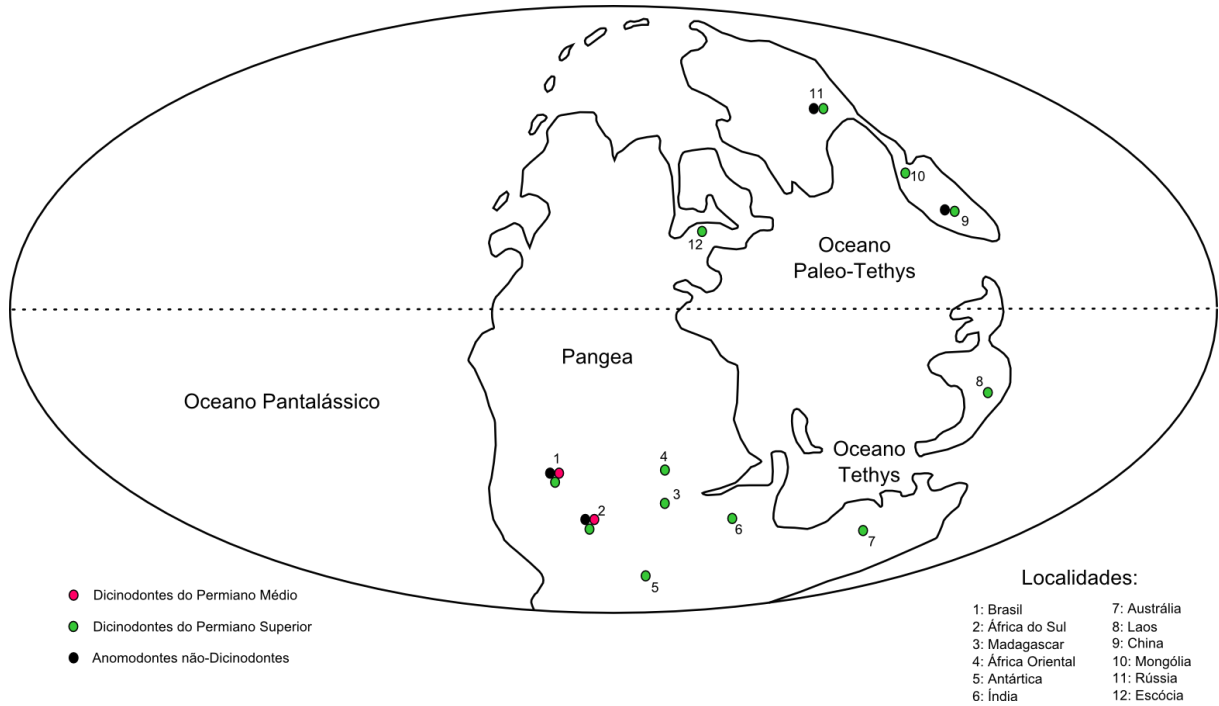
O grupo dos dicinodontes possui uma imensa diversidade taxonômica e morfológica e é encontrado em vários países localizados no antigo território da Pangea: África do Sul, Alemanha, Argentina, Austrália, Brasil, Canadá, China, Escócia, Estados Unidos da América, França, Laos, Madagascar, Malauí, Marrocos, Moçambique, Mongólia, Namíbia, Polônia, Rússia, Tanzânia, Zâmbia e Zimbábue, além do continente antártico (Fröbisch, 2009), conforme o ilustrado nas figuras 19 e 20.

A história evolutiva do clado é contada detalhadamente pelas formações geológicas do Grupo Beaufort, Bacia do Karoo, África do Sul (Fig. 21A). Este grupo foi zoneado lito e bioestratigraficamente. O grupo Beaufort é dividido em dois subgrupos: o Adelaide, mais basal, e o Tarkastad. Ao Subgrupo Adelaide pertencem as Formações Abrahamskraal e Koonap (Wordiano Superior – Wuchiapingiano Inferior), Teekloof (Wuchiapingiano Inferior – Wuchiapingiano Superior), Middleton (correlata aos membros inferiores da Formação Teekloof), Balfour (Wuchiapingiano Superior – Induano Inferior) e Normandien (correlata à Formação Balfour, exceto pelo membro mais inferior). O Subgrupo Tarkastad compreende as formações Katberg e Verkykerskop (Induano Inferior – Olenekiano Superior) e Burgesdorp e Driekoppen (Olenekiano Superior – Anisiano Superior) (Smith *et al.*, 2012). A figura 21B apresenta um esquema resumido da posição estratigráfica das principais Formações<sup>13</sup>.

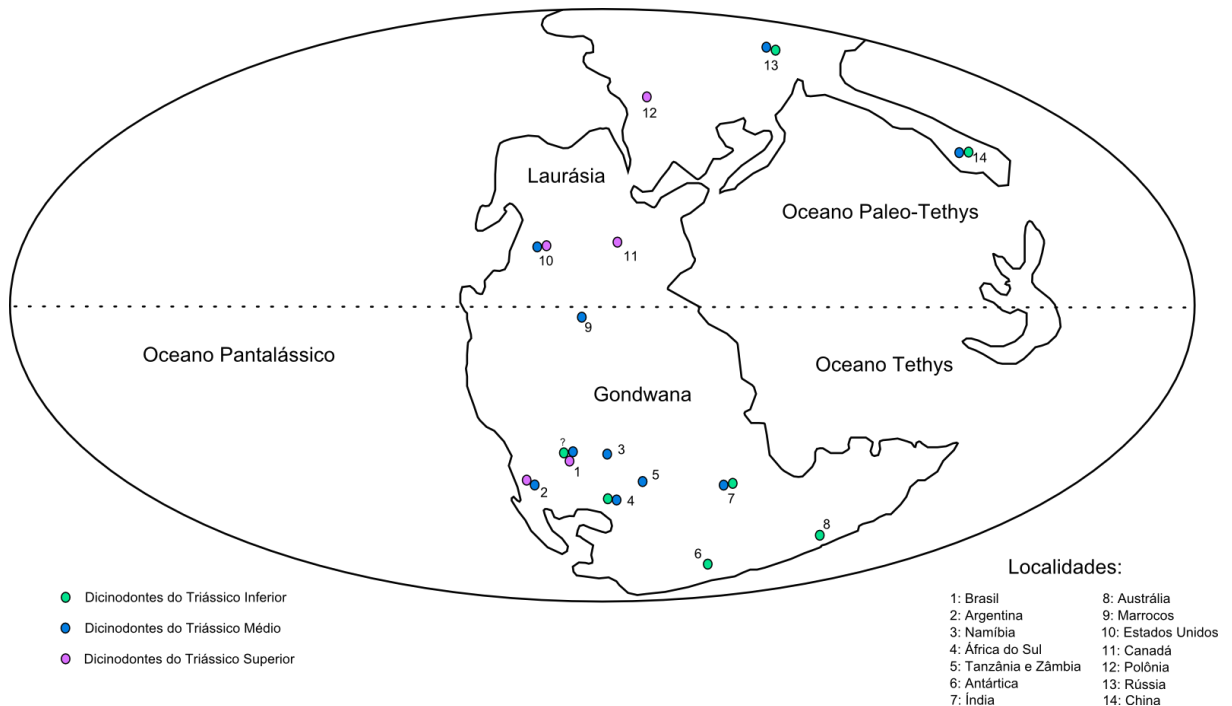
O biozoneamento do Grupo Beaufort é baseado em grande parte na sua fauna de dicinodontes: cinco de suas oito Zonas de Associação (ZA) são baseadas em ocorrências de Dicynodontia (*Eodicynodon*, *Tropidostoma*, *Cistecephalus*, *Dicynodon* e *Lystrosaurus*).

---

<sup>13</sup> A partir do Anisiano, com o fim da ZA de *Cynognathus* e o desaparecimento dos dicinodontes da Bacia do Karoo, optamos por explicar a evolução do clado seguindo os estágios da Tabela do Tempo Geológico (*sensu* Gradstein *et al.*, 2012), em detrimento das Faunas de Vertebrados Terrestres (ou *Land Vertebrate Faunas*, LVFs; Lucas *et al.*, 2007).

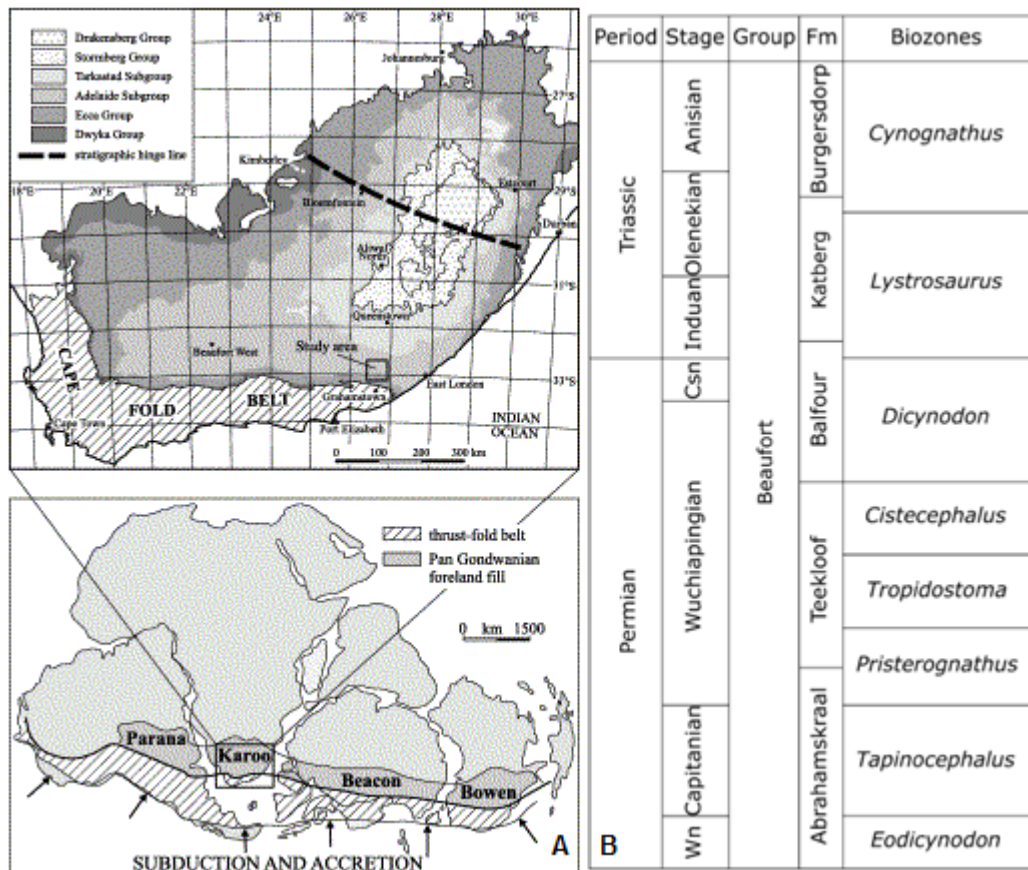


**Figura 19:** Localização dos afloramentos permianos em que são conhecidos registros de Anomodontia (inclusive Dicynodontia). Modificado de [www.scotese.com](http://www.scotese.com) (2013).



**Figura 20:** Localização dos afloramentos triássicos em que são conhecidos registros de Dicynodontia. O ponto de interrogação (“?”) se refere ao registro duvidoso de *Lystrosaurus* na Supersequência Sanga do Cabral, proposto por Schwanke & Kellner (1999). Modificado de [www.scotese.com](http://www.scotese.com) (2013).

A seguir será apresentada uma síntese dos registros de ocorrência de Dicynodontia e de outros Anomodontia não dicinodontes. Grande parte dos dados foram obtidos de Fröbisch (2009), Nicolas & Rubidge (2010) e Smith *et al.* (2012). À medida que dados complementares apareçam nesta compilação, sua referência será citada.



**Figura 21:** **A:** Localização geográfica da Bacia do Karoo na África do Sul atual e no cenário gonduânico. O Grupo Beaufort está representado pelos seus Subgrupos Adelaide e Tarkastad. Modificado de Catuneanu *et al.* (2002); **B:** Geocronologia, litoestratigrafia e bioestratigrafia do Grupo Beaufort. Abreviaturas: Csn: Changhsingiano; Fm: Formação; Wn: Wordiano. Modificado de Botha & Angielczyk (2007).

Os primeiros Anomodontia são registrados para o Wordiano, que é representado pela ZA de *Eodicynodon* (exceto pelas camadas mais recentes). Esta ZA é definida pelos primeiro e último aparecimentos de *Eodicynodon oosthuizeni* e '*Eodicynodon oelofseni*' (Rubidge & Hopson, 1990), mas também são registradas nesta Zona as seguintes espécies de anomodontes não-dicinodontes: *Biseridens*



(Fig. 22A), *Patranomodon*, *Otsheria* e *Venyukovia* (King, 1994; Liu *et al.*, 2010). *E. oosthuizeni*, '*E. oelofsen*' e *Patranomodon* estão representados na zona mais inferior da Formação Abrahamskraal, na África do Sul, enquanto os táxons *Otsheria* e *Venyukovia* foram prospectados de uma região russa, caracterizada pela Subassembléia Ocher, e *Biseridens* do norte da China (King, 1994; Fröbisch, 2009; Liu *et al.*, 2010; Smith *et al.*, 2012).

O paleoambiente local desta ZA no Grupo Beaufort é caracterizado por planícies de inundação com rios perenes e meandantes, além de inúmeros lagos marginais e clima temperado úmido (Smith *et al.*, 2012). Apesar dos indicadores ambientais, não há registro de anfíbios para esta ZA (Nicolas & Rubidge, 2010). Além dos anomodontes, são encontrados nesta ZA, fósseis de dinocefálios (*Archaeosyodon*, *Australosyodon*, *Brithopus*, *Chthomaloporus*, *Estemmenosuchus*, *Sinophoneus*, *Stenocybus* e *Tapinocaninus*), terocefálios (*Glanosuchus*, *Ictidosaurus* e *Ictidosuchus*) e vegetais (Equisetales e *Glossopteris*).

Para a ZA de *Tapinocephalus* (Wordiano Superior – Capitaniano Superior), são conhecidos os anomodontes *Anomocephalus*, *Biseridens*, *Brachyprosopus*, *Chelydontops*, *Colobodectes*, *Diictodon*, *Emydops*, *Galechirus*, *Galeops*, *Lanthanostegus*, *Pristerodon*, *Prosictodon*, *Robertia*, *Tiarajudens* (Fig. 22B), *Ulemica* e *Venyukovia* (Cisneros *et al.*, 2011; King, 1994). Destes, os dicinodontes *Chelydontops*, *Colobodectes*, *Lanthanostegus* e *Robertia*, foram encontrados em formações russas isocrônicas à ZA de *Tapinocephalus* (Subassembléia Eshevo), enquanto *Diictodon*, *Emydops* e *Pristerodon* foram encontrados na Formação Madumabisa, no Zimbábue (Fröbisch, 2009). Na África do Sul, ocorrem os gêneros *Brachyprosopus*, *Chelydontops*, *Colobodectes*, *Diictodon*, *Lanthanostegus*, *Pristerodon*, *Prosictodon* e *Robertia* (Smith *et al.*, 2012). Também é isocrônica a esta ZA a Formação Ruhuhu, da Tanzânia, porém não são encontrados fósseis que caracterizem esta fauna (Smith *et al.*, 2012). As faunas locais de Aceguá, Posto Queimado e Serra do Cadeado posicionam o Membro Morro Pelado da Formação Rio do Rasto (Estado do Rio Grande do Sul, Brasil) entre as ZA de *Eodicynodon* e de *Cistecephalus* (Boos *et al.*, 2013; Malabarba *et al.*, 2003), graças aos seus fósseis de anfíbios, pareiassauros, dinocefálios e anomodontes. A presença do anomocefaloide *Tiarajudens eccentricus* (Fig. 22B) atribuí à Fauna Local de Posto Queimado a idade Capitaniano, sendo isocrônica à ZA de *Tapinocephalus* da África

do Sul (Boos *et al.*, 2013; Cisneros *et al.*, 2011). Ilha & Dias-da-Silva (2010) indicam a presença de uma nova espécie de dicinodonte ainda não descrita formalmente para a Fauna Local de Posto Queimado. Ainda fazem parte desta ZA anfíbios (*Bageherpeton* e *Rhinesuchus*), pararrépteis (*Bradysaurus*, *Embrithosaurus*, *Eunotosaurus*, *Nochelesaurus*, *Nyctiphruetus* e *Provelosaurus*), “pelicossauros” (*Elliotsmithia*, *Mesenosaurus* e varanopseídeos indeterminados), biarmossúquios (*Biarmosuchoides*, *Biarmosuchus*, *Bullacephalus*, *Hipposaurus*, *Niaftasuchus* e *Pachydectes*), dinocefálios<sup>14</sup> (*Admetophoneus*, *Anteosaurus*, *Avenantia*, *Brithopus*, *Criocephalus*, *Delphinognathus*, *Deuterosaurus*, *Doliosauriscus*, *Eccasaurus*, *Jonkeria*, *Keratocephalus*, *Mormosaurus*, *Moschops*, *Notosyodon*, *Paranteosaurus*, *Pampaphoneus*, *Phocosaurus*, *Riebeeckosaurus*, *Scapanodon*, *Struthiocephaloides*, *Struthiocephalus*, *Struthionops*, *Styracocephalus*, *Syodon*, *Tapinocephalus*, *Taurocephalus*, *Titanophoneus*, *Titanosuchus* e *Ulemosaurus*), gorgonópsidos (*Arctops*, *Broomisaurus*, *Eoarctops*, *Galesuchus*, *Gorgonops* e *Scylacognathus*) e terocefálios (*Alopecodon*, *Blattoidealestes*, *Crapartinella*, *Cynariognathus*, *Glanosuchus*, *Hyaenosuchus*, *Ictidosaurus*, *Lycosuchus*, *Pardosuchus*, *Porosteognathus*, *Pristerognathus*, *Scaloposaurus*, *Scylacosaurus*, *Simorhinella* e *Trochosuchus*).



**Figura 22:** Anomodontes não-dicinodontes. **A:** O anomodonte basal *Biseridens qilianicus* Li & Cheng, 1997. Escala: 5 cm. Modificado de Liu *et al.* (2010). **B:** O anomocelaloide *Tiarajudens eccentricus* Cisneros *et al.*, 2011. Escala: 10 cm. Imagem de Luis Flávio Lopes. **C:** O venyukovioideo *Suminia getmanovi* Ivachnenko, 1994. Escala: 2 cm. Modificado de Rybczynski & Reisz (2001).

<sup>14</sup> Dinocefálios têm seu último aparecimento no fim da ZA de *Tapinocephalus* (Smith *et al.*, 2012).

Na ZA de *Pristerognathus* (Capitaniano Superior – Wuchiapingiano Inferior) são encontrados os dicinodontes *Dicynodontoides*, *Endothiodon*<sup>15</sup> e *Odontocyclops*, além de táxons já existentes na ZA de *Tapinocephalus*, como *Diictodon*, *Emydops*, *Pristerodon* e *Robertia* (Angielczyk, 2002). Anomodontes não-dicinodontes não aparecem nas camadas isocrônicas a esta ZA. A fauna de vertebrados existente neste período é composta por anfíbios (*Rhinesuchus*), pararrépteis (*Bradysaurus*, *Embrithosaurus*, *Eunotosaurus* e pareiassauros), gorgonópsidos (*Gorgonops* e *Scylacognathus*) e terocefálios (*Glanosuchus*, *Ictidosaurus*, *Ictidosuchus*, *Ictidosuchoides*, *Lycosuchus*, *Pristerognathus* e *Scylacosaurus*).

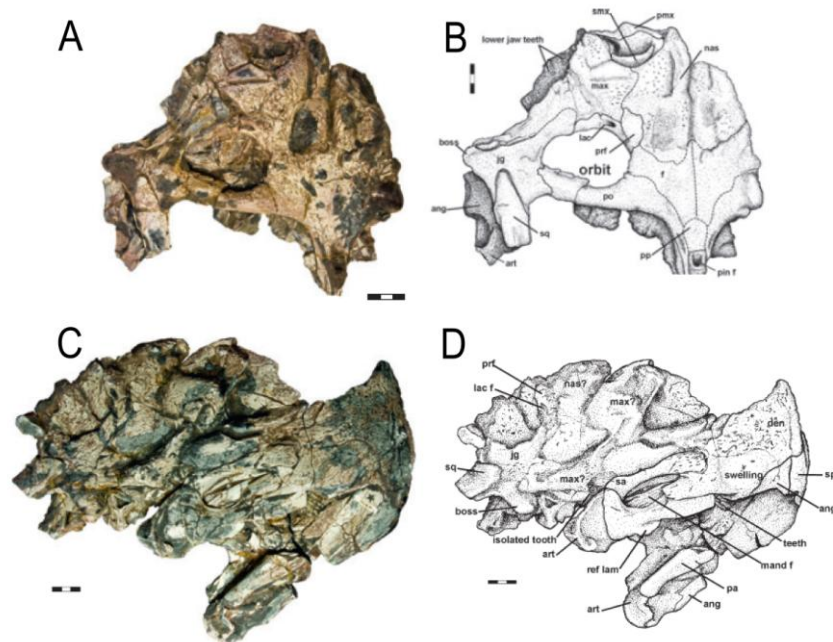
A ZA de *Tropidostoma* é equivalente ao estágio geocronológico do Wuchiapingiano Médio. Nesta ZA são encontrados os dicinodontes *Australobarbus*, *Cistecephalus*, *Dicynodon*, *Idelesaurus*, *Oudenodon*, *Pachytegos*, *Palemydops*, *Rachiocephalus* e *Tropidostoma*, além de *Diictodon*, *Dicynodontoides*, *Emydops*, *Endothiodon* e *Pristerodon* já existentes na ZA anterior. As Séries Lugno, no Moçambique, por possuírem registros de *Endothiodon* sp., são correlatas à esta ZA. *E. bathistoma*, *E. uniseries* e *Pristerodon* são encontrados na Formação Ruhuhu, na Tanzânia, enquanto *Cistecephalus* e *Tropidostoma* são relatados para a Formação Mandumabisa, desta vez na Zâmbia (“Luangwa Valley”). *Endothiodon* também é encontrado na Fauna Local da Serra do Cadeado da Formação Rio do Rasto (Fig. 23), Membro Morro Pelado (Estado do Paraná, Brasil), atribuindo a esta Fauna Local uma idade mais jovem que as encontradas no Rio Grande do Sul (Boos *et al.*, 2013). Das subassembléias russas Kotel’nich e Ilinskoe, fazem parte os dicinodontes *Australobarbus* e *Idelesaurus*, além de *Suminia* (Fig. 22C), representante mais recente dos Venyukovioidea (Fröbisch & Reisz, 2009; Rybczynski, 2000).

A fauna global da ZA de *Tropidostoma* ainda contém anfíbios (*Australerpeton* e *Rhinesuchus*), pararrépteis (*Pareiasaurus* e *Saurorictus*), arcossauromorfos (*Youngina*), gorgonópsidos (*Aelurognathus*, *Aelurosaurus*, *Aloposaurus*, *Cyonosaurus*, *Gorgonops*, *Lycaenops*, *Scylacognathus* e *Scymnognathus*), terocefálios (*Hofmeyeria*, *Ictidosuchoides*, *Ictidosuchops*, *Ictidosuchus* e *Lycideops*)

---

<sup>15</sup> *Endothiodon* é o primeiro gênero de dicinodontes a possuir uma ampla área de distribuição, ocorrendo em quase todos os territórios gonduânicos (América do Sul, África e Índia) (Parrish *et al.*, 1986).

e, pela primeira vez, cinodontes não-mamalianos (*Charassognathus* e *Procynosuchus*).



**Figura 23:** Crânio de *Endothiodon* sp. (Fundação Universidade Regional de Blumenau PV-0022-P). **A:** Vista dorso-lateral do lado esquerdo do crânio. **B:** Desenho interpretativo. **C:** Vista lateral do lado direito do mesmo espécime. **D:** Desenho interpretativo. Escala: 3 cm. Abreviaturas: ang: angular; art: articular; den: dentário; f: frontal; jg: jugal; lac: lacrimal; lac f: forame lacrimal; mand f: fenestra mandibular; max: maxilar; nas: nasal; p: parietal; pa: pré-articular; pin f: forame pineal; pmx: pré-maxilar; po: pós-orbital; pp: pré-parietal; prf: pré-frontal; ref lam: lâmina reflexa do angular; as: supra-angular; smx: septomaxilar; sp: esplenial; sq: esquamosal. Modificado de Boos *et al.* (2013).

Na ZA de *Cistecephalus* (Wuchiapingiano Médio - Superior) ocorrem os seguintes dicinodontes: *Aulacephalodon*, *Cistecephalus*, *Cistecephaloides*, *Dicynodon*, *Dicynodontoides*, *Digalodon*, *Diictodon*, *Dinanomodon*, *Emydops*, *Endothiodon*, *Kitchinganomodon*, *Myosauroides*, *Niassodon*, *Odontocyclops*, *Oudenodon*, *Palemydops*, *Pelanomodon*, *Pristerodon* e *Rhachiocephalus*, além do anomodonte não-dicinodonte *Galepus*. As formações Sakamena (Madagascar), Madumabisa (Zâmbia) e Kundaram (Índia), as “Chiweta Beds” (Malauí) e a Subassembléia Illisnokoe (Rússia) são isocrônicas a esta ZA (Fröbisch, 2009). Outros componentes da fauna da ZA de *Cistecephalus* são anfíbios (*Rhinesuchus*),

pararrépteis (*Anthodon*, *Milleretta*, *Nanoparia*, *Owenetta*, *Pareiasaurus*, *Pareiasuchus* e *Polycynodon*), arcossauromorfos (*Acanthotoposaurus* e *Youngina*), biarmossúquios (*Lemurosaurus*, *Lycaenodon*, *Paraburnetia* e *Rubidgina*), gorgonópsidos (*Aelurognathus*, *Aelurosaurus*, *Aloposaurus*, *Arctognathus*, *Arctops*, *Broomicephalus*, *Cerdorhinus*, *Clelandina*, *Cynarioides*, *Cyniscops*, *Cyonosaurus*, *Dinogorgon*, *Galerhynchus*, *Gorgonops*, *Lycaenops*, *Leontocephalus*, *Pardocephalus*, *Prorubidgea*, *Rubidgea*, *Scylacognathus*, *Scylacops*, *Scymnognathus*, *Smilesaurus* e *Sycosaurus*), terocefálios (*Alopecopsis*, *Euchambersia*, *Hofmeyria*, *Homodontosaurus*, *Ictidostoma*, *Ictidosuchoides*, *Ictidosuchops*, *Macroscelousaurus*, *Nanictocephalus*, *Polycynodon*, *Proalopeccopsis* e *Tetracynodon*) e cinodontes não-mamalianos (*Cynosaurus* e *Procynosuchus*).

A última Zona de Associação do Permiano é a ZA de *Dicynodon*, que varia entre o Wuchiapingiano Superior e o Changhsingiano Superior. Além da África do Sul, rochas de mesma idade afloram em Madagascar (porção superior da Formação Sakamena), Tanzânia (Formação Usili), Zâmbia (Membro Superior da Formação Madumabisa), Antártica (camadas inferiores da Formação Fremouw), China (Formações Quanziji, Wutonggou e Guodikeng na Bacia de Junggar e Formações Sunan e Naobaogou na Bacia de Ordos), Laos (Formação Purple Claystone), Rússia (Subassembléias de Sokolki e Vyazniki) e Escócia (Formação Cutties Hillock Sandstone). Os dicinodontes presentes neste momento são: *Aulacephalodon*, *Dicynodon*<sup>16</sup>, *Diictodon*, *Dinanomodon*, *Elph*, *Emydops*, *Geikia*, *Katumbia*, *Kawingasaurus*, *Kwazulusaurus*, *Kitchinganomodon*, *Lystrosaurus*, *Newtonella*, *Odontocyclops*, *Oudenodon*, *Pelanomodon*, *Pristerodon*, *Propelanomodon* e *Rhachiocephalus*. Outros componentes da fauna incluem anfíbios (*Rhinesuchus* e *Uranocentrodon*), pararrépteis (*Anthodon*, *Millerenoides*, *Milleretta*, *Milleretoides*, *Milleretops*, *Millerosaurus*, *Nanomilleretta*, *Owenetta*, *Pareiasaurus* e *Spondylestes*), arcossauromorfos (*Saurosternon*, *Youngina*, *Youngoides* e *Youngopsis*), biarmossúquios (*Lemurosaurus* e *Rubidgina*), gorgonópsidos (*Aelurognathus*, *Aelurosaurus*, *Aloposaurus*, *Arctops*, *Broomisaurus*, *Cerdops*, *Clelandina*, *Cyniscops*, *Cyonognathus*, *Cyonosaurus*, *Dinogorgon*, *Galerhynchus*, *Gorgonops*,

---

<sup>16</sup> Análises filogenéticas mais recentes têm apontado o gênero *Dicynodon* como sendo um agrupamento polifilético (Angielczyk & Kurkin, 2003a; Angielczyk & Kurkin, 2003b), o que pode levar a uma revisão desta Zona de Associação.

*Leontocephalus*, *Lycaenops*, *Paragalerhynus*, *Prorubidgea* e *Rubidgea*), terocefálios (*Akidognathus*, *Cerdops*, *Cerdosuchoides*, *Homodontosaurus*, *Ictidochampsia*, *Ictidosuchoides*, *Ictidosucops*, *Moschorhinus*, *Nanictidops*, *Notaelurodon*, *Notosollasia*, *Pelictosuchus*, *Promoschorhynchus*, *Scaloporhinus*, *Scaloposuchus*, *Tetracynodon*, *Theriongnathus* e *Whaitsia*) e cinodontes não-mamalianos (*Cynosaurus*, *Mygalesaurus*, *Nanictosaurus* e *Procynosuchus*). Cabe citar também a presença dos icnofósseis *Brontopus giganteus*, atribuídos a um dicinodonte pouco maior que *Lystrosaurus*, nas camadas mais superiores do Vyatikian Gorizont, da região dos Cis-Urais, Rússia (Surkov *et al.*, 2007).

As primeiras camadas do Triássico (Induano – Olenekiano) estão zoneadas como ZA de *Lystrosaurus*, dicinodonte que juntamente com *Myosaurus* compõem o único grupo de dicinodontes que conhecidamente sobreviveu ao limite Permo-Triássico (Hammer & Cosgriff, 1981). A despeito da ausência de uma grande diversidade de dicinodontes, o gênero *Lystrosaurus* apresenta uma distribuição plaeobiogeográfica cosmopolita, ocorrendo indiscutivelmente na África, Antártica, China, Índia e Rússia (Bandyopadhyay, 2011; Colbert, 1974; Colbert, 1982; King & Jenkis, 1997; Parrish *et al.*, 1986; Ray, 2005; Surkov *et al.*, 2005). No Brasil, a Supersequência Sanga do Cabral (Estado do Rio Grande do Sul) possui um registro, ainda que não formal, de *Lystrosaurus*, baseado em uma única columela desarticulada (Schwanke & Kellner, 1999)<sup>17</sup>. Os grupos sinápsidos Biarmosuchia e Gorgonopsia já não são mais registrados para estas camadas e juntam-se aos Dinocephalia como grupos unicamente permianos. Anfíbios (*Broomistega*, *Eolydekkerina*, *Lydekkerina*, *Micricetrodon*, *Micropholis*, *Pneumastega*, *Putterillia* e *Sangaia*), pararrépteis (*Owenetta*, *Paliguana*, *Procolophon* e *Sauropareion*), protorossauros, arcossaumorfos (*Noteosuchus*, *Prolacerta* e *Proterosuchus*), terocefálios (*Cerdosuchoides*, *Erciolacerta*, *Moschorhinus*, *Olivieria*, *Regisaurus*, *Scaloposaurus*, *Tetracynodon* e *Zorillodontops*) e cinodontes não-mamalianos (*Cynosaurus*, *Galesaurus*, *Platycraniellus*, *Progalesaurus* e *Thrinaxodon*) estão presentes nesta fauna, mas em menor riqueza e diversidade quando comparados aos grupos permianos. Esta ZA está dividida em duas subzonas, ZA de *Lystrosaurus*

---

<sup>17</sup> Mais recentemente Ferigolo *et al.* (2013) propõem que a Formação Sanga do Cabral (ou ao menos seus estratos mais basais) sejam permianos, graças à descoberta de fragmentos atribuídos a um “pelicossauro” indeterminado.

Inferior correspondendo cronoestratigraficamente ao Induano e a ZA de *Lystrosaurus* Superior ao Olenekiano (esta última também denominada Zona de Abundância de *Procolophon*). Muitas localidades ao redor do mundo possuem idade correspondente a esta ZA, com datação relativa obtida graças ao cosmopolitismo dos gêneros *Lystrosaurus*, *Thrinaxodon* e *Rhytidosteus*: Antártica (Membro Inferior da Formação Fremouw), Argentina (Fauna Inferior da Formação Puesto Viejo<sup>18</sup>), Austrália (Formação Arcadia), China (Formação Jiucaiyuan), Groenlândia, Índia (Formação Panchet), Mongólia (Formação Noyan Somon) e Rússia (Assembléia do horizonte Vokhmian). Destas, os únicos locais em que é desconhecida a presença de *Lystrosaurus* são Argentina e Groenlândia (Fröbisch, 2009).

A última Zona de Associação do Grupo Beaufort a possuir registros de Dicynodonta é a ZA de *Cynognathus* (Formação Bugersdorp, Olenekiano Superior – Anisiano). Esta assembleia fossilífera é representada por três Subzonas, com base na amplitude estratigráfica disjunta de anfíbios e arcossauros (Hancox *et al.*, 1995): A (Olenekiano), B (Anisiano Inferior) e C (Anisiano Superior). A Subzona A é caracterizada pela presença de vegetais (representantes da Flora de *Dicroidium*), anfíbios (*Bathygnathus*, *Kestrosaurus*, *Parotosuchus* e *Trematosuchus*), arcossauiromorfos (*Garjainia* e *Palacrodon*), terocefálios (*Bauria* e *Sesamodon*) e cinodontes não-mamíferos (*Cynognathus*, *Langbergia* e *Trirachodon*). Segundo Fröbisch (2009) e Hancox *et al.* (2013), os dicinodontes desta idade só são encontrados na Antártica (Kannemeyiiformes indeterminados).

A Subzona B possui registros de anfíbios (*Batrachosuchus*, *Cyclotosaurus*, *Jammerbergia*, *Microposaurus* e *Xenotosuchus*), pararrépteis (*Myocephalus*, *Ruhuhuaría* e *Thelegnathus*), arcossauiromorfos (*Erythrosuchus*, *Euparkeria*, *Howesia* e *Mesosuchus*), terocefálios (*Bauria*, *Microgomphodon* e *Melinodon*) e cinodontes não-mamalianos (*Bolotridon*, *Cistecynodon*, *Cynognathus*, *Diademodon*, *Lumkuia*, *Trirachodon* e *Sysphinctostoma*). Os dicinodontes voltam a aparecer na África do Sul (*Kannemeyeria* e *Kombuisia*), além da Namíbia (*Dolichuranus* e *Kannemeyeria*), Tanzânia (*Kannemeyeria*), Zâmbia (*Kannemeyeria* e *Rechnisaurus*), Antártica (*Kombuisia*), China (*Kannemeyeria* e *Parakannemeyeria*) e Rússia

---

<sup>18</sup> Fröbisch (2009) atenta para a presença de um Kannemeyeriiforme indeterminado para as camadas inferiores desta formação.

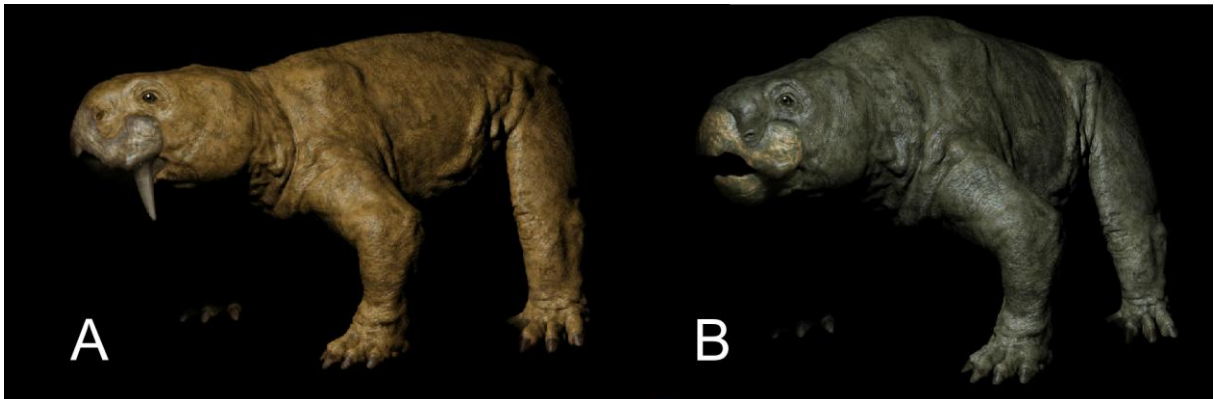
(*Kannemeyeria*, *Rabidosaurus* e *Rhadiodromus*). O padrão cosmopolita de distribuição paleobiogeográfica, evidente em *Kannemeyeria* para o Triássico Médio, esteve ausente no grupo dos dicinodontes desde a ocorrência de *Lystrosaurus* no Triássico Inferior (Parrish *et al.*, 1986).

Para a Subzona C, são relatados os dicinodontes *Angonisauros* e *Shansiodon*, para a África do Sul (Hancox *et al.*, 2013); *Angonisauros*, *Sangusaurus* e *Tetragonias* para a Tanzânia; *Sangusaurus* e *Zambiasaurus* para a Zâmbia; *Rechnisauros* e *Wadisauros* para a Índia; *Kannemeyeria*, *Vinceria* e kannemeyeriídeos indeterminados para a Argentina (na Formação Cerro de las Cabras da Bacia Cuyo e nas Formações Quebrada de los Fósiles e Río Seco de la Quebrada, da Bacia de San Rafael); *Rhadiodromus* e *Rhinodicynodon* para a Rússia; Kannemeyeriiformes indeterminados e icnofósseis para os Estados Unidos (Bonaparte, 1997; Hunt *et al.*, 1993; Hancox *et al.*, 2013); além do registro de uma espécie afim a *Parakannemeyeria* na França. Anfíbios (*Paracyclotosaurus*), arcossauromorfos indeterminados e cinodontes (*Andescynodon*, *Cricodon*, *Cromptodon*, *Cynognathus*, *Diademodon*, *Pascualgnathus*, *Rusconiodon* e *Trirachodon*) também são relatados para a Subzona C da ZA de *Cynognathus* (Abdala & Ribeiro; 2010). Bonaparte (1997) relata a presença de fragmentos de um Kannemeyeriidae indeterminado para a Formação Tarjados (região de Gualo, província de La Rioja, Argentina), correlacionando-a à ZA de *Cynognathus*. Ainda para a Formação Tarjados, Krapovickas *et al.* (2013) descrevem paleotocas, cujos possíveis produtores incluem os dicinodontes.

O Grupo Beaufort, da Bacia do Karoo têm suas camadas mais recentes datadas como ZA de *Cynognathus* (Smith *et al.*, 2012). As rochas suprajacentes pertencem ao Grupo “Stormberg”, com datação absoluta que compreende o intervalo Ladiniano – Pliensbachiano (Olsen & Galton, 1984). Suas Formações Geológicas (Molteno, Elliot, Clarens e Drakensberg) não possuem nenhum registro de ocorrência para dicinodontes, que desaparecem completamente do registro fóssil da África do Sul. Em contrapartida, inúmeros novos grupos começam a ser representados nestas formações: quelônios, dinossauros (*Abrictosaurus*, *Euskelosaurus*, *Fabrosaurus*, *Geranosaurus*, *Heterodontosaurus*, *Lanasaurus*, *Lesothosaurus*, *Lycorhinus*, *Massospondylus*, *Melanorosaurus* e *Syntarsus*), rauissúquios e mamíferos (*Erythrotherium* e *Megazostrodon*).



Simultaneamente, outras partes do mundo têm rochas ladinianas com registro fóssil de Dicynodontia. Na Sequência Santa Maria 1 (Rio Grande do Sul, Brasil) existem ao menos dois gêneros muito bem representados, *Dinodontosaurus* e *Stahleckeria*<sup>19</sup> (Fig. 24). A formação argentina Los Chañares (Ischichuca) possui registro de *Dinodontosaurus*<sup>20</sup> e nas Isalo II Beds de Madagascar ocorre um kannemeyeriídeo indeterminado (Fröbisch, 2009). O gênero *Dinodontosaurus* também era conhecido para o “Keuper” do sul da Alemanha (Lucas & Wild, 1995), porém uma revisão diagnóstica feita por Maisch *et al.* (2009) atribuiu este material a um anfíbio Temnospondyli. Na Rússia eram atribuídos ao menos três gêneros (*Elephantosaurus*, *Elatosaurus* e *Planirostris*) para o Bukobay Gorizont, porém Fröbisch (2009) os considera *nomina dubia* graças às suas características fragmentárias. Abdala *et al.* (2012) descrevem a presença de *Stahleckeria potens* nos estratos mais recentes da Formação Omingode, Namíbia.



**Figura 24.** Dicynodontes do Triássico Médio (Cenozona de *Dinodontosaurus*) do Rio Grande do Sul. **A:** *Dinodontosaurus turpior* Cox, 1965. **B:** *Stahleckeria potens* von Huene, 1935. Fora de escala. Imagens do Projeto “Rio Grande do Sul no Tempo dos Dinossauros”, da Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

<sup>19</sup> Já foram atribuídos outros táxons a esta formação, como *Ischigualastia* (Schwanke-Peruzzo & Araújo-Barberena, 1995), *Stahleckeria impotens* (Lucas, 2002) e *Barysoma lenzii* (Cox, 1965), porém estes deixaram de ser válidos ou foram revistos e rediagnosticados como pertencentes a *Dinodontosaurus* e/ou *Stahleckeria* (Lucas, 1993a; Vega-Dias *et al.*, 2005).

<sup>20</sup> Fröbisch (2009) indica a presença de *Jachaleria* (*J. platygnathus*) nesta Formação. Tal material (fragmentos cranianos) foi originalmente descrito como *Dinodontosaurus platygnathus* por Cox (1968), mas redescrito como *J. platygnathus* por Keyser & Cruickshank (1979).

A fauna ladiniana ainda é composta por: procolofonídeos (*Candelaria*), rincossauros (“Espécime de Mariante”), proterocâmpsios (*Chanaresuchus*, *Gualosuchus* e *Tropidosuchus*), rauissúquios (*Decuriasuchus*, *Luperosuchus* e *Prestosuchus*), pseudossúquios (*Gracilisuchus*), ornitodiros (*Lagerpeton*, *Lagosuchus*, *Lewisuchus* e *Marasuchus*) e cinodontes (*Belesodon*, *Boreogomphodon*, *Candelariodon*, *Chiniquodon*, *Luangwa*, *Massetognathus*, *Megagomphodon*, *Menadon*, *Probainognathus*, *Probelesodon*, *Protheriodon*, *Protuberum*, *Santacruzodon* e *Traversodon*) (Bonaparte, 1997; França *et al.*, 2011; Langer *et al.*, 2007; Oliveira *et al.*, 2011; Schultz *et al.*, 2000).

Se faz importante mencionar que as camadas das formações sul-americanas estão zoneadas bioestratigraficamente. No Brasil, a Sequência Santa Maria 1 é dividida em uma Cenozona de *Dinodontosaurus*, mais basal e correlata à Formação Los Chañares da Argentina, e uma Cenozona de *Santacruzodon*, mais recente e correlata às Isalo II Beds de Madagascar (Abdala & Ribeiro, 2010; Langer *et al.*, 2007; Schultz *et al.*, 2000).

A base da Sequência Santa Maria 2 é datada do Carniano e zoneadas como Cenozona de *Hyperodapedon* (antiga Cenozona de Rhynchosauria). Não existe nenhum registro de Dicynodontia para esta ZA brasileira, porém muitas outras faunas possuem ocorrência deste grupo (Schultz *et al.*, 2000). Na Formação Lashly (Membro C), da Antártica, ocorre um único fragmento de presa caniniforme. No Marrocos, a Formação Timesgadiouine (Membro Irohalene) possui registro do gênero *Placerias*, além de espécimes indeterminados que foram descritos como pertencentes ao gênero endêmico *Azarifeneria* (Fröbisch, 2009).

Na América do Norte afloram rochas datadas para o Carniano Médio e Superior. As formações Wolfville (Canadá), Popo Agie e Pekin (Estados Unidos) são isocrônicas entre si (Fröbisch, 2009) e são datadas para o Carniano Médio. Os gêneros *Ischigualastia* e *Placerias* ocorrem na Formação Popo Agie (Wyoming) e este último aparece também no registro fóssil da Formação Pekin (Carolina do Norte). No Canadá (Província de Nova Escócia), o único registro é composto por um basicrânio e uma caixa craniana intemperizados (Lucas & Hunt, 1993).

Outras formações estadunidenses pertencem ao Carniano Superior (Lucas & Hunt, 1993): a Formação Bluewater Creek (registro de *Placerias* no Arizona e Novo

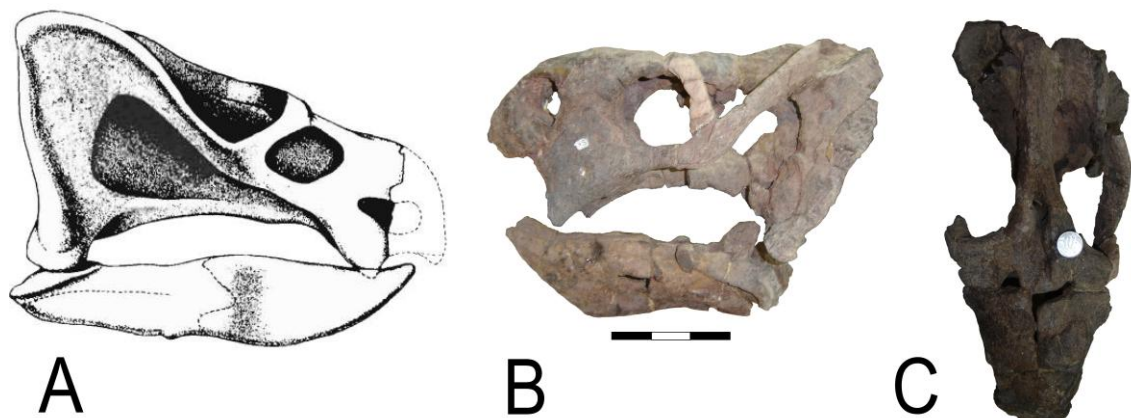
México), o Membro Los Esteros da Formação Santa Rosa (com registro de um espécime cf. *Ischigualastia* para o estado do Novo México) e o Membro Blue Mesa da Formação Petrified Forest (com ocorrência de *Placerias*<sup>21</sup> no estado do Arizona). Neste mesmo período está a Formação Ischigualasto da Argentina (Ladianiano Médio – Carniano Superior, Província de San Juan), para onde foi descrito o gênero *Ischigualastia* pela primeira vez (Cox, 1962). Este gênero de dicinodonte é abundante nas camadas mais basais da Formação Ischigualasto (Biozona de *Scaphonyx*<sup>22</sup> – *Exaeretodon* – *Herrerasaurus*), desaparecendo nas camadas mais superiores. Na biozona intermediária (Biozona de *Exaeretodon*) não existe qualquer registro de dicinodontes, que voltam a ocorrer na Biozona mais recente (Biozona de *Jachaleria*), próximo ao contato com a Formação Los Colorados (Martínez *et al.*, 2013). A fauna do Carniano da América do Sul é composta também por: anfíbios labirintodontes (*Pelorocephalus* e *Promastodontosaurus*), rincossauros (*Hyperodapedon*, “*Scaphonyx*” *sanjuanensis* e *Teyumbaita*), aetossauros (*Aetosaurus*, *Aetosauroides* e *Aetobarbakinoides*), rauissúquios (*Rauisuchus* e *Saurosuchus*), poposauroides (*Sillosuchus*), proterocâmpsios (*Barberenchampsia*, *Cerritosaurus*, *Chanaresuchus*, *Proterochampsia* e *Rhadinosuchus*), pseudossúquios (*Venaticosuchus*), crocodilomorfos (*Barberenasuchus* e *Trialestes*), dinossauros não-avianos e dinossauromorfos (*Chromogisaurus*, *Eodromeus*, *Eoraptor*, *Freguellisaurus*, *Herrerasaurus*, *Ignotosaurus*, *Ischisaurus*, *Panphagia*, *Pisanosaurus*, *Sacisaurus*, *Sanjuansaurus*, *Saturnalia*, *Staurikosaurus* e *Teyuwasu*, além de uma possível espécie nova) e cinodontes (*Charruodon*, *Chiniquodon*, *Diegocanis*, *Ecteninion*, *Exaeretodon*, *Gomphodontosuchus*, *Ischignathus*, cf. *Probainognathus*, *Prozostrodon*, *Therioherpeton* e *Trucidocynodon*) (Desojo *et al.*, 2012; Langer *et al.*, 2007; Martínez *et al.*, 2013; Temp-Müller *et al.*, 2013).

No Noriano, o único gênero formalmente descrito é *Jachaleria*, composto por duas espécies: *J. colorata* Bonaparte, 1970, encontrada na base da Formação Los Colorados (Membro Quebrada de la Sal), na localidade Quebrada de los Jachaleros, Província de La Rioja, Argentina (Fig. 25) e *J. candelariensis* Araújo & Gonzaga, 1980, encontrada na Cenozona de *Riograndia* no topo da Sequência Santa Maria

<sup>21</sup> Segundo Fröbisch (2009), alguns autores atribuem este registro a *Dinodontosaurus* ou *Stahleckeria*.

<sup>22</sup> Sic.

2<sup>23</sup>, na localidade Cerro Botucaraí, no município de Candelária, Rio Grande do Sul, Brasil. Outros espécimes indeterminados também são encontrados na Formação Maleri da Índia e na Formação Cooper Canyon, no Texas, Estados Unidos (Bandyopadhyay, 2011; Fröbisch, 2009). Na América do Sul, a fauna noriana também é composta por: anfíbios estereospôndilos, quelônios (*Palaeochersis*), procolofonoides (*Soturnia*), lepidossauros (*Cargnia* e *Clevosaurus*), aetossauros (*Neoaetosauroides*), esfenossúquios (*Pseudhesperosuchus*), ornitossúquios (*Riojasuchus*), fitossauros, rauissúquios (*Fasolasuchus*), crocodilos (*Hemiprotosuchus*), dinossauros não-avianos e dinossauros (*Coloradisaurus*, *Guaibasaurus*, *Mussaurus*, *Riojasaurus*, *Sacisaurus*, *Unaysaurus* e *Zupaysaurus*), ornitodiros basais (*Faxinalipterus*) e cinodontes (*Brasilodon*, *Brasilitherium*, *Chalimnia*, *Irajatherium*, *Minicynodon*, *Riograndia*, cf. *Tritylodon*) (Bittencourt *et al.*, 2012a; Bonaparte, 1997; Bonaparte & Sues, 2005; Bonaparte *et al.*, 1999; Bonaparte *et al.*, 2003; Bonaparte *et al.*, 2010; Cisneros & Schultz, 2003; Dias-da-Silva *et al.*, 2009; Dornelles, 1990; Ferigolo & Langer, 2006; Kischlat & Lucas, 2003; Langer & Ferigolo, 2013; Leal *et al.*, 2003; Martinelli *et al.*, 2005).



**Figura 25.** *Jachaleria colorata* Bonaparte, 1970. **A:** Desenho interpretativo do holótipo (PVL-3841) em norma lateral direita. Comprimento da mandíbula: 40 cm. Modificado de Bonaparte (1970). **B:** Espécime depositado no Instituto y Museo de Ciencias Naturales de San Juan, Argentina (sem número tombo), em norma lateral esquerda. Escala: 15 cm. **C:** O mesmo espécime, em norma dorsal.

<sup>23</sup> "Formação Caturrita".

Em 2011, Sulej *et al.* apresentam uma nova paleocenose para o Rético da Polônia. Nesta comunidade estão presentes bivalves, conchostráceos, peixes cartilagosos, anfíbios temnospôndilos, fitossauros, dinossauriformes e dicinodontes, além de icnofósseis cf. *Grallator* isp. e cf. *Atreipus* isp. Os espécimes referentes a dicinodontes são compostos de fragmentos cranianos e pós-cranianos de dimensões maiores que as formas norianas da América do Sul (Dzik *et al.*, 2008; Niedźwiedzki *et al.*, 2010). Se confirmada, pode tratar-se da maior e mais recente espécie de Dicynodontia já encontrada.

Apesar de a amplitude do registro fóssil de Dicynodontia ser internacionalmente bem aceita como iniciando-se no Wordiano e terminando com a extinção do grupo no Rético, Thulborn & Turner (2003) publicam a presença de um táxon relicto na Formação Allaru, do Cretáceo Inferior (Aptiano – Albiano) da Austrália. Para Agnolin *et al.* (2010), tal presença deve ser reavaliada, uma vez que tais materiais são fragmentários e guardam semelhanças com crocodilos baurussuquídeos.

### 3. Análise Integradora:

A evolução do aparato mastigatório dos dicinodontes, onde a substituição de um padrão com dentes pós-caninos por um padrão edentulado e recoberto por uma ranfoteca é o fenômeno mais evidente, é o indicativo de sua especialização por um processamento oral mais eficiente. Além disso, a presença de propalinia, característica presente em todo o clado Dicyodontia (Angielczyk, 2004), mostra que estes foram herbívoros altamente especializados à digestão mecânica e, por consequência, à eficiência no acesso às moléculas energéticas dos vegetais.

Unida a outros fatores, como a evolução de uma postura totalmente planígrada para uma postura mais ereta, a redução das costelas lombares e a aquisição de turbinais, a evolução de um aparato mastigatório em que o processamento se torna mais eficiente é um tema importante no entendimento do surgimento de caracteres que permitiram os Synapsida adquirirem uma maior aquisição de energia pela alimentação e, conseqüentemente, a endotermia (Angielczyk & Walsh, 2008; Cox, 1998; Kemp, 2005; King *et al.*, 1989; Laaß *et al.*, 2010; Ruben, 1995).

Muito se discute sobre a real origem da endotermia mamaliana, pois muitas características entendidas como necessárias para este fenômeno surgem em grupos basais dentre os Therapsida. Processos, como a redução dos ossos pós-dentários, o alargamento das fenestras temporais para a inserção de músculos mandibulares, a redução das costelas lombares e a substituição de uma postura planígrada por uma postura ortógrada, parecem ter começado na base da irradiação dos Therapsida, atingindo seu ápice com o surgimento de Mammalia.

Muitas destas adaptações morfofuncionais estão presentes em Anomodontia e seu caráter homólogo ou análogo com a evolução mamaliana é discutido. A origem do palato secundário ósseo e dos turbinais em dicinodontes (Hillenius, 1994; Laaß *et al.*, 2010), por exemplo parece ser um evento homoplástico ao correlato mamaliano, uma vez que cinodontes basais ainda retêm o caráter ancestral de ausência de palato secundário, como visto no cinodonte basal *Procynosuchus* (Kemp, 1979).

Outros processos, como a redução dos dentes pós-caninos e o conseqüente edentulismo, são inerentes ao clado Dicyodontia indo contra o padrão geral de Synapsida de diferenciação dentária e oclusão perfeita (Kemp, 2006b; Moore, 1981;

Ruben, 1995). Este fato chama a atenção para a evolução paralela do grupo em busca de alternativas para o processamento mecânico dos alimentos, tomando um rumo divergente, mas igualmente eficiente, dos outros terápsidos.

Assim, o estudo da evolução da mastigação e da respiração em Dicynodontia permite a compreensão de como a Subclasse Synapsida respondeu às diversas pressões evolutivas para a aquisição de características relacionadas à endotermia. O padrão geral dos Therapsida, de dentição cada vez mais heterodonte e de oclusão perfeita parece estar presente em Anomodontia (como visto em *Tiarajudens* e *Suminia*), porém a perda dos dentes em Dicynodontia revela que a evolução da mastigação no clado se dirigiu por um caminho contrário, mas igualmente eficiente. Assim, a visão sinérgica de todas as adaptações, cranianas e pós-cranianas, parece mostrar que os dicinodontes, seguindo um padrão diferente ao dos demais terápsidos, se adaptaram a um estilo de vida mais ativo e, possivelmente, endotérmico.

#### 4. Referências bibliográficas:

- ABDALA, F.; MARSICANO, C. A.; SMITH, R. M. H.; SWART, R. 2012. Stengthening Western Gondwanan correlations: a Brazilian Dicynodont (Synapsida: Anomodontia) in the Middle Triassic of Namibia. **Gondwana Research**, **23 (3)**: 1151-1162.
- \_\_\_\_\_; RIBEIRO, A. M. 2010. Distribution and diversity patterns of Triassic cynodonts (Therapsida, Cynodontia) in Gondwana. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, **286**: 202-217.
- AGNOLIN, F. L.; EZCURRA, M. D.; PAIS, D. F.; SALISBURY, S. W. 2010. A reappraisal of the Cretaceous non-avian dinosaur faunas from Australia and New Zealand: evidence for their Gondwanan affinities. **Journal of Systematics Palaeontology**, **8 (2)**: 257-300.
- ALVARENGA, H.; HÖFLING, E. 2011. Aves. *In*: CARVALHO, I. S. (ed). **Paleontologia: paleovertebrados, paleobotânica**. Rio de Janeiro: Interciência. p. 113-133.
- ANGIELCZYK, K. D. 2002. Redescription, phylogenetic positions and stratigraphic significance of the dicynodont genus *Odontocyclops* (Synapsida: Anomodontia). **Journal of Paleontology**, **76 (6)**: 1047-1059.
- \_\_\_\_\_. 2004. Phylogenetic evidence for and implications of a dual origin of propaliny in anomodont therapsids (Synapsida). **Paleobiology**, **30 (2)**: 268-296.
- \_\_\_\_\_. 2007. New specimens of the Tanzanian dicynodont "*Cryptocynodon*" *parringtoni* Von Huene, 1942 (Therapsida, Anomodontia), with an expanded analysis of Permian dicynodont phylogeny. **Journal of Vertebrate Paleontology**, **27 (1)**: 116-131.
- \_\_\_\_\_; KURKIN, A. A. 2003. Phylogenetic analysis of Russian Permian dicynodonts (Therapsida: Anomodontia): implications for Permian biostratigraphy and Pangaeian biogeography. **Zoological Journal of the Linnean Society**, **139**: 157-212.



- \_\_\_\_\_; SIDOR, C. A.; NESBITT, S. J.; SMITH, R. M. H.; TSUJI, L. A. 2009. Taxonomic revision and new observations on the postcranial skeleton, biogeography of the dicynodont genus *Dicynodontoides*, the senior subjective synonym of *Kingoria* (Therapsida, Anomodontia). **Journal of Vertebrate Paleontology**, **29 (4)**: 1174-1887.
- \_\_\_\_\_; SULLIVAN, C. 2008. *Diictodon feliceps* (Owen, 1876), a dicynodont (Therapsida, Anomodontia) species with a Pangaeian distribution. **Journal of Vertebrate Paleontology**, **28 (3)**: 788-802.
- \_\_\_\_\_; WALSH, M. L. 2008. Patterns in the evolution of nares size and secondary palate length in anomodonts therapsids (Synapsida): implications for hypoxia as a cause of End-Permian tetrapod extinctions. **Journal of Paleontology**, **82 (3)**: 528-542.
- ARAÚJO, D. C.; GONZAGA, T. D. 1980. Uma nova espécie de *Jachaleria* (Therapsida, Dicynodontia) do Triássico do Brasil. **Actas II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología**. Buenos Aires: 159-174.
- BANDYOPADHYAY, S. 2011. Non-marine Triassic vertebrates of India. *In*: CALVO, J.; PORFIRI, J.; RIGA, B. G.; DOS SANTOS, D. (eds). **Paleontología y dinosaurios desde América Latina**. Mendoza: EDIUNC. p. 33-46.
- BARRY, T. H. 1967. The cranial morphology of the Permo-Triassic anomodont *Pristerodon buffaloensis* with special reference to the neural endocranium and visceral arch skeleton. **Annals of South African Museum**, **50**: 131-161.
- BITTENCOURT, J. S.; DA ROSA, Á. A. S.; SCHULTZ, C. L.; LANGER, M. C. 2012a. Dinosaur remains from the 'Botucaraí Hill' (Caturrita Formation), Late Triassic of south Brazil, and their stratigraphic context. **Historical Biology**, DOI: 10.1080/08912963.2012.694881.
- \_\_\_\_\_; LEAL, L. A.; LANGER, M. C.; AZEVEDO, S. A. K. 2012b. An additional basal sauropodomorph specimen from the Upper Triassic Caturrita Formation, southern Brazil, with comments on the biogeography of plateosaurids. **Alcheringa**, **36 (2)**: 1-10

- BONAPARTE, J. F. 1970. Annotated list of the South American Triassic Tetrapods. **Symposium on Gondwana Stratigraphy Proceedings and Papers, 2:** 665-682.
- \_\_\_\_\_. 1997. **El Triásico de San Juan – La Rioja Argentina y sus Dinosaurios**. Buenos Aires: Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”. 190 p.
- \_\_\_\_\_; FERIGOLO, J.; RIBEIRO, A. M. 1999. A new Early Late Triassic saurischian dinosaur from Rio Grande do Sul State, Brazil. *In:* TOMIDA, Y.; RICH, T. H.; VICKERS-RICH, P. (eds). **Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium**. Tokyo: Nacional Science Museum of Tokyo. p. 89-109.
- \_\_\_\_\_; MARTINELLI, A. G.; SCHULTZ, C. L.; RUBERT, R. 2003. The sister group of mammals: small cynodonts from the Late Triassic of Southern Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia, 5:** 5-27.
- \_\_\_\_\_; SUES, H.D. 2005: A new species of *Clevosaurus* (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the Upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. **Paleontology, 49 (4):** 917-923.
- \_\_\_\_\_; SCHULTZ, C. L.; SOARES, M. B. 2010. Pterosauria from the Late Triassic of Southern Brazil. *In:* Bandyopadhyay, S. (ed): **New Aspects of Mesozoic Biodiversity, Lectures Notes in Earth Sciences, 132:** 63-71.
- BOOS, A. D. S.; SCHULTZ, C. L.; VEGA, C. S.; AUMOND, J. J. 2013. On the presence of the Late Permian dicynodont *Endothiodon* in Brazil and the age of the Rio do Rasto Formation. **Palaeontology, 56 (4):** 837-848.
- BOTHA, J.; ANGIELCZYK, K. D. 2007. An integrative approach to distinguishing the Late Permian dicynodont species *Oudenodon bainii* and *Tropidostoma microtema* (Therapsida: Anomodontia). **Palaeontology, 50 (5):** 1175-1209.
- BUENO, A. O. 2012. Evidências de gregarismo e construção de toca em *Dinodontosaurus turpior* (Therapsida, Anomodontia) do Triássico Médio do Rio Grande do Sul, Brasil. **Curso de Bacharelado em Ciências Biológicas,**

Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. Trabalho de Conclusão de Curso, 51 p.

- CASTANHINHA, R.; ARAÚJO, R.; JÚNIOR, L. C.; ANGIELCZYK, K. D.; MARTINS, G. G.; MARTINS, R. M. S.; CHAOUIYA, C.; BECKMANN, F.; WILDE, F. 2013. Bringing dicynodonts back to life: paleobiology and anatomy of a new emydopoid genus from the Upper Permian of Mozambique. **PLOS One**, **8 (12)**, DOI: 10.1371/journal.pone.0080974.
- CISNEROS, J. C.; ABDALA, F.; RUBIDGE, B. S.; DENTZIEN-DIAS, P. C.; BUENO, A. O. 2011. Dental occlusion in a 260-million-year-old therapsid with saber canines from the Permian of Brazil. **Science**, **331**: 1603-1605.
- \_\_\_\_\_; SCHULTZ, C. L. 2003. *Soturnia caliodon* n. g. n. sp., a procolophonid reptile from the Upper Triassic of Southern Brazil. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen**, **227 (3)**: 365-380.
- CLUVER, M. A. 1971. The cranial morphology of the dicynodont genus *Lystrosaurus*. **Annals of the South African Museum**, **56**: 155-274.
- COLBERT, E. H. 1974. *Lystrosaurus* from Antarctica. **American Museum Novitates**, **2535**: 1-44.
- \_\_\_\_\_. 1982. The distribution of *Lystrosaurus* in Pangaea and its implications. **Geobios**, **6**: 375-383.
- COX, C. B. 1962. Preliminary diagnosis of *Ischigualastia*, a new genus of dicynodont from Argentina. **Breviora**, **156**: 8-9.
- \_\_\_\_\_. 1965. New Triassic dicynodonts from South America, their origins and relationships. **Philosophical Transactions of the Royal Society**, **248**: 457-514.
- \_\_\_\_\_. 1968. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna, IV. The dicynodont fauna. **Breviora**, **295**: 1-27.
- \_\_\_\_\_. 1998. The jaw function and adaptive radiation of the dicynodont mammal-like reptiles of the Karoo Basin of South Africa. **Zoologica Journal of the Linnean Society**, **122**: 349-384.

- CROMPTON, A. W.; HOTTON, N. 1967. Functional morphology of the masticatory apparatus of two dicynodonts (Reptilia, Therapsida). **Peabody Museum of Natural History Yale University**, **109**: 1-51.
- CRUICKSHANK, A. R. I. 1978. Feeding adaptations in Triassic dicynodonts. **Paleontologia Africana**, **21**: 121-132.
- DESOJO, J. B.; EZCURRA, M. D.; KISCHLAT, E. E. 2012. A new aetosaur genus (Archosauria: Pseudosuchia) from the early Late Triassic of Southern Brazil. **Zootaxa**, **3166**: 1-33.
- DIAS-DA-SILVA, S.; DIAS, E. V.; SCHULTZ, C. L. 2009. First record of stereospondyls (Tetrapoda, Temnospondyli) in the Upper Triassic of Southern Brazil. **Gondwana Research**, **15**: 131-136.
- DORNELLES, J. E. F. 1990. Registro sobre a ocorrência de dentes de um arcossáurio para a Formação Caturrita, Triássico Superior do Rio Grande do Sul. **Ciência e Natura**, **12**: 99-101.
- DZIK, J.; SULEJ, T.; NIEDŹWIEDZKI, G. 2008. A dicynodont-theropod association in the latest Triassic of Poland. **Acta Paleontologica Polonica**, **53 (4)**: 733-738.
- FERIGOLO, J. ; LANGER, M. C. 2006: A Late Triassic dinosauriform from South Brazil and the origin of ornithischian predeontary bone. **Historical Biology**, **19 (1)**: 1-11.
- \_\_\_\_\_; RIBEIRO, A. M.; PIÑEIRO, G. 2013. First record of a Brazilian “Pelicosaur”-Grade Synapsid. *In*: RIBEIRO, A. M.; LANA, C. C.; ABDALA, F.; COIMBRA, J. C.; LEME, J.; GARCIA, M. J. (eds). **Paleontologia em Destaque: boletim informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia**. Gramado: p. 225.
- FRANÇA, M. A. G.; FERIGOLO, J.; LANGER, M. C. 2011. Associated skeletons of a new Middle Triassic “Rauisuchia” from Brazil. **Naturwissenschaften**, **98**: 389-395.

- FRÖBISCH, J. 2006. Locomotion in derived dicynodonts (Synapsida, Anomodontia): a functional analysis of the pelvic girdle and hind limb of *Tetragonias njalilus*. **Canadian Journal of Earth Sciences**, **43**: 1297-1308.
- \_\_\_\_\_. 2007. The cranial anatomy of *Kombuisia frerensis* Hotton (Synapsida, Dicynodontia) and a new phylogeny of anomodont therapsids. **Zoological Journal of the Linnean Society**, **150**: 117-144.
- \_\_\_\_\_. 2009. Composition and similarity of global anomodont-bearing tetrapod faunas. **Earth-Science Reviews**, **95**: 119-157.
- \_\_\_\_\_; REISZ, R. R. 2008. A new species of *Emydops* (Synapsida, Anomodontia) and a discussion of dental variability and pathology in dicynodonts. **Journal of Vertebrate Paleontology**, **23 (3)**: 770-787.
- \_\_\_\_\_; \_\_\_\_\_. 2009. The Late Permian herbivore *Suminia* and the early evolution of arboreality in terrestrial vertebrate ecosystems. **Proceedings of the Royal Society**, **276**: 3611-3618.
- GEIST, V. 1971. An ecological and behavioral explanation of mammalian characteristics, and their implication to therapsid evolution. **Z. Säugertiek.**, **37**: 1-15.
- HAMMER, W. R.; COSGRIFF, J. W. 1981. *Myosaurus gracilis*, an anomodont reptile from the Lower Triassic of Antarctica and South Africa. **Journal of Paleontology**, **55 (2)**: 410-424.
- HANCOX, P. J.; SHISHKIN, M. A.; RUBIDGE, B. S.; KITCHING, J. W. 1995. A threefold subdivision of the *Cynognathus* Assemblage Zone (Beaufort Group, South Africa) and its palaeogeographical implications. **South African Journal of Science**, **91**: 143-144.
- \_\_\_\_\_; ANGIELCZYK, K. D.; RUBIDGE, B. S. 2013. *Angonisauros* and *Shansiodon*, dicynodonts (Therapsida, Anomodontia) from Subzone C of the *Cynognathus* Assemblage Zone (Middle Triassic) of South Africa. **Journal of Vertebrate Paleontology**, **33 (3)**: 655-676.

- HILDEBRAND, M. 1995. **Análise da Estrutura dos Vertebrados**. São Paulo: Atheneu. 700 p.
- HILLENIUS, W. J. 1994. Turbinates in therapsids: evidence for Late Permian origins of mammalian endothermy. **Evolution**, **48 (2)**: 207-229.
- HOTTON, N. 1986. Dicynodonts and their role as primary consumers. *In*: HOTTON, N.; MACLEAN, P. D.; ROTH, J. J.; ROTH, E. C. (eds). **On the ecology and biology of mammal-like reptiles**. Washington: Smithsonian Institution Press. p. 71-82.
- HUEY, R. B.; WARD, P. D. 2005. Hypoxia, global warming and terrestrial Late Permian extinctions. **Science**, **308**: 398-401.
- HUNT, A. P.; SANTUCCI, V. L.; LOCKLEY, M. G.; OLSON, T. J. 1993. Dicynodont trackways from the Holbrook Member of the Moenkopi Formation (Middle Triassic: Anisian), Arizona, USA. *In*: LUCAS, S. G.; MORALES, M. (eds). **The Nonmarine Triassic. New Mexico Museum of Natural History & Science Bulletin**, **3**. p. 213-218.
- ILHA, A. L. R.; DIAS-DA-SILVA, S. 2010. Novo registro de dicinodonte (Therapsida: Anomodontia) na Formação Rio do Rasto (Guadalupiano da Bacia do Paraná) no estado do Rio Grande do Sul. *In*: LIPARINI, A.; FIGUEIREDO, A. E. Q.; PINHEIRO, F. L. (eds). **PALEO RS 2010 – Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Paleontologia**. Porto Alegre. 63 p.
- JASINOSKI, S. C.; LFIELD, E. J.; CHINSAMY, A. 2009. Comparative feeding biomechanics of *Lystrosaurus* and the generalized dicynodont *Oudenodon*. **The Anatomical Record**, **292**: 862-874.
- KALANDADZE, N. N.; KURKIN, A. A. 2000. A new Permian dicynodont and the question of the origin of the Kannemeyeroidea. **Paleontological Journal**, **34 (6)**: 642-649.
- KAMMERER, C. F.; ANGIELCZYK, K. D. 2009. A proposed higher taxonomy of anomodont therapsids. **Zootaxa**, **2018**: 1-24.

- \_\_\_\_\_; ANGIELCZYK, K. D.; FRÖBISCH, J. 2011. A comprehensive taxonomic revision of *Dicynodon* (Therapsida, Anomodontia) and its implications for dicynodont phylogeny, biogeography, and biostratigraphy. **Journal of Vertebrate Paleontology**, **31 (6)**: 1-158.
- KEMP, T. S. 1979. The primitive cynodont *Procynosuchus*: functional anatomy of the skull and relationships. **Philosophical Transactions of the Royal Society**, **285 (1005)**: 73-122.
- \_\_\_\_\_. 1982. **Mammal-like reptiles and the origin of mammals**. London: Academic Press, 363 p.
- \_\_\_\_\_. 2005. **The origin and evolution of mammals**. Oxford: Oxford University Press, 331p.
- \_\_\_\_\_. 2006a. The origin and early radiation of the therapsid mammal-like reptiles: a palaeobiological hypothesis. **Journal of Evolutionary Biology**, **19**: 1231-1247.
- \_\_\_\_\_. 2006b. The origin of mammalian endothermy: a paradigm for the evolution of complex biological structure. **Zoological Journal of the Linnean Society**, **147**: 473-488.
- KEYSER, A. W.; CRUICKSHANK, A. R. I. 1979. The origins and classification of Triassic dicynodonts. **Transactions of the Geological Society of South Africa**, **82**: 81-108.
- KING, G. M. 1981. The functional anatomy of a Permian dicynodont. **Philosophical Transactions of the Royal Society**, **291**: 243-322.
- \_\_\_\_\_. 1990. **The Dicynodonts: a study in palaeobiology**. London: Chapman and Hall, 233p.
- \_\_\_\_\_. 1994. The early anomodont *Venjukovia* and the evolution of the anomodont skull. **Journal of Zoology**, **232**: 651-673.
- \_\_\_\_\_; CLUVER, M. A. 1990. The aquatic *Lystrosaurus*: an alternative lifestyle. **Historical Biology**, **4**: 323-341.

- \_\_\_\_\_; JENKINS, I. 1997. The dicynodont *Lystrosaurus* from the Upper Permian of Zambia: evolutionary and stratigraphical implications. **Palaeontology**, **40 (1)**: 149-156.
- \_\_\_\_\_; OELOFSEN, B. W.; RUBIDGE, B. S. 1989. The evolution of the dicynodont feeding system. **Zoological Journal of the Linnean Society**, **96**: 185-211.
- \_\_\_\_\_; RUBIDGE, B. S. 1993. A taxonomic revision of small dicynodonts with postcanine teeth. **Zoological Journal of the Linnean Society**, **107**: 131-154.
- KISCHLAT, E. E.; LUCAS, S. G. 2003. A phytosaur from the Upper Triassic of Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, **23 (2)**: 464-467.
- KRAPOVICKAS, V.; MANCUSO, A. C.; MARSICANO, C. A.; DOMNANOVICH, N. S.; SCHULTZ, C. L. 2013. Large tetrapod burrows from the Middle Triassic of Argentina: a behavioral adaptation to seasonal semi-arid climate? **Lethaia**, **46**: 154-169.
- LAAß, M.; HAMPE, O.; SCHUDACK, M.; HOFF, C.; KARDJILOV, N.; HILGER, A. 2001. New insights into the respiration and metabolic physiology of *Lystrosaurus*. **Acta Zoologica**, **92(4)**: 363-371.
- LANGER, M. C. & FERIGOLO, J. 2013. The Late Triassic dinosauromorph *Sacisaurus agudoensis* (Caturrita Formation; Rio Grande do Sul, Brazil): anatomy and affinities. In Nesbitt, S.J., Desojo, J.B. & Irmis, R.B. (eds): *Anatomy, Phylogeny and Palaeobiology of Early Archosaur and their Kin*. London: **Geological Society Special Publications**, **379**. DOI: 10.1144/SP379.16
- \_\_\_\_\_; RIBEIRO, A. M.; SCHULTZ, C. L.; FERIGOLO, J. 2007. The continental tetrapod-bearing Triassic of South Brazil. In: LUCAS, S. G.; SPIELMANN, J. A (eds). **The Global Triassic. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin**, **41**: 201-208.
- LAVINA, E. L. 1988. The Passa Dois Group. In: VII International Gondwana Symposium: *Field excursion guide book*. São Paulo, **Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo**. p 24-30.



- LEAL, L. A.; AZEVEDO, S. A. K.; KELLNER, A. W. A.; DA-ROSA, Á. A. S. 2004. A new early dinosaur (Sauropodomorpha) from the Caturrita Formation (Late Triassic), Paraná Basin, Brazil. **Zootaxa**, **690**: 1-24.
- LI, C.; WU, X.; RIEPPEL, O.; WANG, L.; ZHAO, L. 2008. An ancestral turtle from the Late Triassic of southwestern China. **Nature**, **456**: 497-501.
- LIU, J.; RUBIDGE, B.; LI, J. 2010. A new specimen of *Biseridens qilianicus* indicates its phylogenetic position as the most basal anomodont. **Proceedings of the Royal Society**, **277**: 285-292.
- LUCAS, S. G. 1993. *Barysoma lenzii* (Synapsida: Dicynodontia) from the Middle Triassic of Brazil, a synonym of *Stahleckeria potens*. **Journal of Paleontology**, **67 (2)**: 318-321.
- \_\_\_\_\_. 2002. A new dicynodont from the Triassic of Brazil and the tetrapod biochronology of the Brazilian Triassic. **New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin**, **21**: 131-141.
- \_\_\_\_\_; HUNT, A. P. 1993. A dicynodont from the Upper Triassic of New Mexico and its biochronologic significance. *In*: LUCAS, S.G.; MORALES, M. (eds). **New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin**, **3**: 321-325.
- \_\_\_\_\_; \_\_\_\_\_; HECKERT, A. B.; SPIELMANN, J. A. 2007. Global Triassic tetrapod biostratigraphy and biochronology: 2007 status. *In*: LUCAS, S. G.; SPIELMANN, J. A. (eds). **New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin**, **41**: 229-240.
- \_\_\_\_\_; WILD, R. 1995. A Middle Triassic dicynodont from Germany and the biochronology of Triassic dicynodonts. **Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde**, **220B**: 1-16.
- MAISCH, M. W. 2001. Observations on Karoo and Gondwana vertebrates. Part 2: A new reconstruction of *Stahleckeria potens* von Huene, 1935 (Dicynodontia, Middle Triassic) and a reconsideration of kannemeyeriiform phylogeny. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen**, **220 (1)**: 127-152.

- MAISCH, M. W.; VEGA, C. S.; SCHOCH, R. R. 2009. No dicynodont in the Keuper – a reconsideration of the occurrence of *aff. Dinodontosaurus* in the Middle Triassic of Southern Germany. **Palaeodiversity**, **2**: 271-278.
- MALABARBA, M. C.; ABDALA, F.; WEISS, F. E.; PEREZ, P. A. 2003. New data on the Late Permian Vertebrate Fauna of Posto Queimado, Rio do Rasto Formation, Southern Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, **6**: 49-54.
- MARTINELLI, A. G.; BONAPARTE, J. F.; SCHULTZ, C. L.; RUBERT, R. 2005. A new trithelodontid (Therapsida, Eucynodontia) from the Late Triassic of Rio Grande do Sul (Brazil) and its phylogenetic relationships among carnivorous non-mammalian eucynodonts. **Ameghiniana**, **42 (1)**: 191-2008.
- MARTÍNEZ, R. N.; APALDETTI, C.; ALCOBER, O. A.; COLOMBI, C. E.; SERENO, P. C.; FERNANDEZ, E.; MALNIS, P. S.; CORREA, G. A.; ABELIN, D. 2013. Vertebrate succession in the Ischigualasto Formation. **Journal of Vertebrate Paleontology**, **32 (1)**: 10-30.
- MILANI, E. J.; MELO, J. H. G.; SOUZA, P. A.; FERNANDES, L. A.; FRANÇA, A. B. 2007. Bacia do Paraná. **Boletim de Geociências da Petrobrás**, **15**: 265-287.
- MODESTO, S. RYBCZYNSKI, N. 2000. The amniote faunas of the Russian Permian: implications for Late Permian terrestrial vertebrate biogeography. *In*: BENTON, M. J.; SHISKIN, M. A.; UNWIN, D. M.; KUROCHKIN, E, N. (eds). **The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia**. Cambridge: University Press. p. 17-34.
- \_\_\_\_\_; RUBIDGE, B. R.; VISSER, I.; WELMAN, J. 2003. A new basal dicynodont from the upper Permian of South Africa. **Palaeontology**, **46 (1)**: 211-223.
- \_\_\_\_\_; RUBIDGE, B. R.; WELMAN, J. 1999. The most basal anomodont therapsid and the primacy of Gondwana in the evolution of the anomodonts. **Proceedings of the Royal Society**, **266**: 331-337.
- MOORE, W. J. 1981. **The mammalian skull (biological structure and function)**. Cambridge: University Press. 369 p.
- MORATO, L. 2006. *Dinodontosaurus* (Synapsida, Dicynodontia): reconstituições morfológicas e aspectos biomecânicos. **Curso do Programa de Pós-**

**Graduação em Geociências**, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. Dissertação de Mestrado, 158 p.

\_\_\_\_\_; SCHULTZ, C. L.; VEGA-DIAS, C. 2004. Ornamentações faciais em dicinodontes de grande porte do Triássico do Rio Grande do Sul. **Paleontologia em Destaque**, **49**: 51-52.

\_\_\_\_\_; \_\_\_\_\_. 2007a. Função das Presas Caniniformes no Dicinodonte *Dinodontosaurus* Romer, 1943 (Synapsida, Anomodontia). **Anuário do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio de Janeiro**, **30 (1)**: 239.

\_\_\_\_\_; \_\_\_\_\_. 2007b. Ação da musculatura adutora da mandíbula em dicinodontes Triássicos do Sul do Brasil. **Anuário do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio de Janeiro**, **30 (1)**: 236-237.

\_\_\_\_\_; VEGA-DIAS, C.; SCHULTZ, C. L. 2006. Morfologia das vértebras cervicais em indivíduos juvenis do gênero *Dinodontosaurus* (Synapsida: Dicynodontia). In: DA-ROSA, A. A. S.; WINCK, G. R.; FELTRIN, F. F. (eds). **Ciência e Natura**, Universidade Federal de Santa Maria. Santa Maria: UFSM. p. 34.

NICOLAS, M.; RUBIDGE, B. S. 2010. Changes in Permo-Triassic terrestrial tetrapod ecological representation in the Beaufort Group (Karoo Supergroup) of South Africa. **Lethaia**, **43**: 45-59.

NIEDŹWIEDZKI, G.; GORZELAK, P.; SULEJ, T. 2010. Bite traces on dicynodonts bones and the early evolution of large terrestrial predators. **Lethaia**, **44 (1)**: 87-92.

OLIVEIRA, T. V.; SCHULTZ, C. L.; SOARES, M. B.; RODRIGUES, C. N. 2011. A new carnivorous cynodont (Synapsida, Therapsida) from the Brazilian Middle Triassic (Santa Maria Formation): *Candelariodon barberenai* gen. et sp. nov. **Zootaxa**, **3027**: 19-28.

OLIVEIRA, T. V.; SOARES, M. B.; SCHULTZ, C. L. 2010. *Trucidocynodon riograndensis* gen. nov. et sp. nov. (Eucynodontia), a new cynodont from the Brazilian Upper Triassic (Santa Maria Formation). **Zootaxa**, **2382**: 1-71.

- OLSEN, P. E.; GALTON, P. M. 1984. A review of the reptile and amphibian assemblages from the Stormberg of Southern Africa, with special emphasis on the footprints and the age of Stormberg. **Palaeontologia Africana**, **25**: 87-110.
- ÓSI, A. 2013. The evolution of jaw mechanism and dental function in heterodont crocodyliforms. **Historical Biology**, DOI: 10.1080/08912963.2013.777533
- PARRISH, J. M.; PARRISH, J. T.; ZIEGLER, A. M. 1986. Permian-Triassic paleogeography and paleoclimatology and implications for therapsid distribution. *In*: HOTTON, N.; MACLEAN, P. D.; ROTH, J. J.; ROTH, E. C. (eds). **On the ecology and biology of mammal-like reptiles**. Washington: Smithsonian Institution Press. p. 109-131.
- POUGH, F. H.; JANIS, C. M.; HEISER, J. B. 2003. **A vida dos vertebrados**. 3 ed. São Paulo: Atheneu. 700 p.
- RAY, S. 2005. *Lystrosaurus* (Therapsida, Dicynodontia) from India: taxonomy, relative growth and cranial dimorphism. **Journal of Systematic Palaeontology**, **3 (2)**: 203-221.
- \_\_\_\_\_. 2006. Functional and evolutionary aspects of the postcranial anatomy of dicynodonts (Synapsida, Therapsida). **Palaeontology**, **49 (6)**: 1263-1286.
- \_\_\_\_\_; CHINSAMY, A. 2003. Functional aspects of the postcranial anatomy of the Permian dicynodont *Diictodon* and their ecological implications. **Palaeontology**, **46 (1)**: 151-183.
- REILLY, S. M.; MCBRAYER, L. D.; WHITE, T. D. 2001. Prey processing in amniotes: biomechanical and behavioral patterns of food reduction. **Comparative Biochemistry and Physiology Part A**, **128**: 397-415.
- REISZ, R. R.; SUES, H. D. 2000. Herbivory in late Paleozoic and Triassic terrestrial vertebrates. *In*: SUES, H. D. (ed.) **Evolution of Herbivory in Terrestrial Vertebrates: perspectives from the fossil record**. Cambridge: University Press. p. 9-41.

- RETALLACK, G. J.; SMITH, R. M. H.; WARD, P. D. 2003. Vertebrate extinction across Permian-Triassic boundary in Karoo Basin, South Africa. **Geological Society of America Bulletin**, **115 (9)**: 1133-1152.
- ROMER, A. S.; PRICE, L. W. 1940. **Review of the Pelycosauria**. Baltimore, Waverly Press Inc., 538 p.
- ROTH, J. J.; ROTH, E. C.; HOTTON, N. 1986. The parietal foramen and eye: the function and fate in therapsids. *In*: HOTTON, N.; MACLEAN, P. D.; ROTH, J. J.; ROTH, E. C. (eds). **On the ecology and biology of mammal-like reptiles**. Washington: Smithsonian Institution Press. p. 173-184.
- RUBEN, J. A. 1986. Therapsids and their environment, a summary. *In*: HOTTON, N.; MACLEAN, P. D.; ROTH, J. J.; ROTH, E. C. (eds). **On the ecology and biology of mammal-like reptiles**. Washington: Smithsonian Institution Press. p. 307-312.
- \_\_\_\_\_; 1995. The evolution of endothermy in mammals and birds: from physiology to fossils. **Annual Reviews of Physiology**, **57**: 69-95.
- \_\_\_\_\_; HILLENIOUS, W. J.; KEMP, T. S.; QUICK, D. E. 2012. The evolution of mammalian endothermy. *In*: CHINSAMY-TURAN, A. (ed). **Forerunners of Mammals: radiation, histology, biology**. Bloomington: Indiana University Press. p. 272-286.
- RUBIDGE, R. S.; HOPSON, J. A. 1990. A new anomodont therapsid from South Africa and its bearing on the ancestry of Dicynodontia. **South African Journal of Science**, **86**: 43-45.
- \_\_\_\_\_; KING, G. M.; HANCOX, P. J. 1994. The postcranial skeleton of the earliest dicynodont synapsid *Eodicynodon* from the Upper Permian of South Africa. **Paleontology**, **37 (2)**: 397-408
- RUTA, M.; ANGIELCZYK, K. D.; FRÖBISCH, J.; BENTON, M. J. 2013. Decoupling of morphological disparity and taxic diversity during the adaptative radiation of anomodont therapsids. **Proceedings of the Royal Society**, **280**. DOI: 20131071.

- RYBCZYNSKI, N. 2000. Cranial anatomy and phylogenetic position of *Suminia gatmanovi*, a basal anomodont (Amniota: Therapsida) from the Late Permian of Eastern Europe. **Zoological Journal of the Linnean Society**, **130**: 329-373.
- SCHULTZ, C. L.; SCHERER, C. M. S.; BARBERENA, M. C. 2000. Biostratigraphy of Southern Brazilian Middle-Upper Triassic. **Revista Brasileira de Geociências**, **30 (3)**: 495-498.
- SCHWANKE, C. 1998. Estabelecimento de rotas de dispersão mediante o estudo da herbivoria em dicinodontes. **Curso do Programa de Pós-Graduação em Geociências**, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. Tese de Doutorado, 203 p.
- \_\_\_\_\_; ARAÚJO-BARBERENA, D. C. 1995. Sobre a ocorrência do gênero *Ischigualastia* Cox, 1962 na Formação Santa Maria, Triássico do Rio Grande do Sul. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, **67 (2)**: 175-181.
- \_\_\_\_\_; KELLNER, A. W. A. 1999. Sobre o primeiro registro de Synapsida no Triássico basal do Brasil. Crato: **Boletim de resumos do XVI Congresso Brasileiro de Paleontologia**. p. 101.
- SERENO, P.; XIJIN, Z.; LIN, T. 2009. A new psittacosaur from Inner Mongolia and the parrot-like structure and function of the psittacosaur skull. **Proceedings of the Royal Society**, **277**: 199-209.
- SIGURDSEN, T. 2004. New features of the snout and orbit of a therocephalian therapsid from South Africa. **Acta Palaeontologica Polonica**, **51 (1)**: 63-75.
- SILVA, R. C.; BARBONI, R.; DUTRA, T.; GODOY, M. M.; BINOTTO, R. B. 2012. Footprints of large theropod dinosaurs and implications on the age of Triassic biotas from Southern Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, **20**: 16-23.
- SMITH, R. M. H.; RUBIDGE, B.; VAN DER WALT, M. 2012. Therapsid biodiversity patterns and paleoenvironments of the Karoo Basin, South Africa. *In*: CHINSAMY-TURAN, A. (ed.). **Forerunners of mammals: radiation, histology, biology**. Bloomington: Indiana University Press. p. 31-62.

- SOARES, M. B.; SCHULTZ, C. L.; HORN, B. L. D. 2010. 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 (1)**: 329-354.
- SOUTO, P. R. F. 2001. Tetrapod coprolites from the Middle Triassic of Southern Brazil. **Gaia**, **16**: 51-57.
- SUES, H. D. 2000. **Evolution of herbivory in terrestrial vertebrates: perspectives from the fossil record**. Cambridge: Cambridge University Press. 256 p.
- SULEJ, T.; BRONOWICZ, R.; TAŁANDA, M.; NIEDŹWIEDZKI, G. 2011. A new dicynodont-archosaur assemblage from the Late Triassic (Carnian) of Poland. **Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh**, **101**: 261-269.
- SULLIVAN, C.; REISZ, R. R.; SMITH, R. M. H. 2003. The Permian mammal-like herbivore *Diictodon*, the oldest known example of sexually dimorphic armament. **Proceedings of the Royal Society**, **270**: 173-178.
- SURKOV, M. V.; BENTON, M. J. 2008. Head kinematics and feeding adaptations of the Permian and Triassic dicynodonts. **Journal of Vertebrate Paleontology**, **28 (4)**: 1120-1129.
- \_\_\_\_\_; \_\_\_\_\_; TWITCHETT, R. J.; TVERDOKHLEBOV, V. P.; NEWELL, A. J. 2007. First occurrence of footprints of large therapsids from the Upper Permian of European Russia. **Palaeontology**, **50 (3)**: 641-652.
- \_\_\_\_\_; KALANDADZE, N. N.; BENTON, M. J. 2005. *Lystrosaurus georgi*, a dicynodont from the Lower Triassic of Russia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, **25 (2)**: 402-413.
- TEMP-MÜLLER, R.; AIRES, A. S. S.; SILVA, L. R.; PEREIRA, A. O.; CURE, M. B.; PACHECO, C. P.; RANGEL, A. O.; OLIVEIRA, T. M.; ZIEMANN, D. R.; DIAS-DAS-SILVA, S.; DA-ROSA, Á. A. S. 2013. New record of sauropodomorphs (Dinosauria: Saurischia) from the Upper Triassic of Southern Brazil: the most complete Brazilian dinosaurs. *In*: CANDEIRO, C. R. A.; MACHADO, E.; ALVES,

Y. M. (eds). **Paleontologia em Destaque: boletim de resumos do I Brazilian Dinosaur Symposium**, Ituiutaba. p. 46.

THULBORN, T.; TURNER, S. 2003. The last dicynodont: an Australian Cretaceous relict. **Proceeding of the Royal Society**, **270**: 985-993.

TOERIEN, M. J. 1953. The evolution of the palate in South African Anomodontia and its classificatory significance. **Paleontologia Africana**, **1**: 49-118.

VAN HOEPEN, E. C. N. 1913. Bijdragen tot de kennis der reptielen van der Karroo formatie. I. De Schedel van *Lystrosaurus latirostris* Owen sp. **Annals of the Transvaal Museum**, **4**: 1-46.

VEGA-DIAS, C. 2005. Os dicinodontes triássicos (Synapsida, Therapsida): morfologia, filogenia e paleobiologia. **Curso do Programa de Pós-Graduação em Geociências**, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. Tese de Doutorado, 291 p.

\_\_\_\_\_.; MAISCH, M. W.; SCHULTZ, C. L. 2004. A new phylogenetic analysis of Triassic dicynodonts (Therapsida) and the systematic position of *Jachaleria candelariensis* from the Upper Triassic of Brazil. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen**, **231 (2)**: 145-166.

\_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_.; SCHWANKE, C. 2005. The taxonomic status of *Stahleckeria impotens* (Therapsida, Dicynodontia): redescription and discussion of its phylogenetic position. **Revista Brasileira de Paleontologia**, **8 (3)**: 221-228.

\_\_\_\_\_.; SCHULTZ, C. L. 2004. Postcranial material of *Jachaleria candelariensis* Araújo and Gonzaga 1980 (Therapsida, Dicynodontia), Upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. **PaleoBios**, **24 (1)**: 7-31.

\_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_. 2007. Evidence of archosauriform feeding on dicynodonts in the Late Triassic of Southern Brazil. **PaleoBios**, **27 (2)**: 62-67.

\_\_\_\_\_.; SCHWANKE, C. 2004. Verifying the validity of *Jachaleria* genus (Therapsida, Dicynodontia). **Paleontologia em Destaque**, **49**: 52-53.



WALTHER, M.; FRÖBISCH, J. 2013. The quality of the fossil record of anomodonts (Synapsida, Therapsida). **Comptes Rendus Palevol**, DOI: 10.1016/j.crpv.2013.07.007.

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

# PARTE II

Artigo submetido ao periódico Lethaia



**The presence of turbinals in *Jachaleria candelariensis*  
(Dicynodontia: Stahleckeriidae) and remarks about  
thermoregulation in dicynodonts**

Journal:	<i>Lethaia</i>
Manuscript ID:	LET-OA-01-14-0524
Manuscript Type:	Original Article
Date Submitted by the Author:	08-Jan-2014
Complete List of Authors:	Francischini, Heitor; Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Departamento de Paleontologia e Estratigrafia
Keywords:	Turbinals, Supernumerary bone, Dicynodontia, <i>Jachaleria candelariensis</i> , Late Triassic

SCHOLARONE™  
Manuscripts

Review

1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

**The presence of turbinals in *Jachaleria candelariensis* (Dicynodontia: Stahleckeriidae) and remarks about thermoregulation in dicynodonts**

Turbinals in *Jachaleria candelariensis*

HEITOR FRANCISCHINI and CESAR L. SCHULTZ

For Peer Review

## Resume

The origin of high clades of therapsids includes some adaptations regarded to the acquisition of higher metabolic rates, enabling the adoption of more active lifestyles. Among them, the enhancement of the oral processing of food and breathing are some of the most important. These and other osteological, biomechanical and behavioral evidences of high metabolic rates are present in dicynodonts, specially the Triassic ones. The Late Triassic stahleckeriid *Jachaleria candelariensis* shares all these characters with the other taxa of the group plus the presence of turbinals, here reported from CT Scan analyses of the holotype skull and observation of other specimens. From that, we believe that it (and probably all other Triassic dicynodonts) could present active thermoregulation and even endothermy.

*Turbinals, Supernumerary bone, Dicynodontia, Jachaleria candelariensis, Late Triassic.*

*Heitor Francischini [heitorfrancischini@hotmail.com] and Cesar Leandro Schultz [cesar.schultz@ufrgs.br], Departamento de Paleontologia e Estratigrafia; Instituto de Geociências; Universidade Federal do Rio Grande do Sul; Avenida Bento Gonçalves 9500; 91501-970; Porto Alegre; Rio Grande do Sul; Brazil.*

## Introduction

Endothermy is one of the most important physiologic characteristics of Mammalia. Notwithstanding, it is not entirely a mammalian apomorphy and signs of its emergence can be traced from evidences found in some earlier Synapsida (Ruben, 1995; Ruben *et al.*, 2012; Rubidge & Sidor, 2001). Some mammal high-metabolism related characters, as secondary palate, dental differentiation, sustained locomotion and parental care are present, in different stages of development, in Biarmosuchia, Dinocephalia, Anomodontia, Gorgonopsia, Therocephalia and non-mammalian Cynodontia, and probably allowed the early radiation of these groups and the colonization of new habitats by them (Kemp, 2006; Kemp, 2012).

Within Anomodontia, the discussion about an endothermic metabolism in dicynodonts was initiated by Hillenius (1994) and continued by Laaß *et al.* (2010), based on the presence of respiratory turbinals in *Lystrosaurus declivis*. From that turbinals and endothermy could be plesiomorphic features to Triassic dicynodonts and then should be present in other taxa of the group. Turbinal ridges had been described also to *Lystrosaurus* sp. (Van Hoepen, 1913; Cluver, 1971), *Pristerodon* (Barry, 1969) and *Kingoria* (Kemp, 1969) but in all these cases they were attributed to olfactory turbinals, structures not related to thermoregulation.

In the Middle Permian, dicynodonts were small herbivores, comprising fossorial and perhaps semiaquatic species that occupy a secondary role as the main herbivores (represented by dinocephalids and pareiasaurs) at that time (Botha, 2003; King, 1990; King & Cluver, 1991; Ray *et al.*, 2005). After the

1  
2  
3 Permian-Triassic boundary they became middle to large-bodied animals with  
4  
5 dichotomic posture (sprawling forelimbs and upright hindlimbs), edentulous  
6  
7 (except by the characteristic couple of tusks in several taxa), and horny-beaked,  
8  
9 dominating the continental environments. From Middle to Late Triassic,  
10  
11 dicynodont diversity decrease, culminating in the extinction of the lineage,  
12  
13 possibly in Rhaetian (Ruta *et al.*, 2013).  
14  
15

16  
17 *Jachaleria* Bonaparte, 1970 is a South American endemic dicynodont  
18  
19 comprising two species: *J. candelariensis* Araújo & Gonzaga, 1980 from Brazil  
20  
21 and *J. colorata* Bonaparte, 1970 from Argentina. This genus is a sister-taxon of  
22  
23 *Ischigualastia* and associated with *Angonisaurus*, *Placerias* and *Stahleckeria*  
24  
25 compose the family Stahleckeridae (Vega-Dias *et al.*, 2004). Both species (Fig.  
26  
27 1) are characterized by relatively large body sizes (about 3m length), totally  
28  
29 edentulous skull and lower jaws (but retaining a couple of tuskless caniniform  
30  
31 processes in maxillae) and a mesial rhombohedric supernumerary bone placed  
32  
33 between nasals and frontals on the top of the snout (Araújo & Gonzaga, 1980;  
34  
35 Fig. 2).  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51

FIGURE 1 NEAR HERE

FIGURE 2 NEAR HERE

52  
53 *Jachaleria* is the youngest formal genus of the Dicynodontia biochron,  
54  
55 despite an unnamed record from Rhaetian of Poland (Sulej *et al.*, 2011) and a  
56  
57 controversial fragmentary specimen of the Cretaceous of Australia (Thulborn &  
58  
59  
60

1  
2  
3 Turner, 2003), holding an importance in the studies of palaeobiology and  
4  
5 evolution of the dicynodont main characteristics.  
6  
7

8 In this paper we present a 3D digital reconstruction of the nasal cavity of  
9  
10 the holotype of *Jachaleria candelariensis* and discuss the presence of turbinals  
11  
12 in this species, the origin of the supranumerary bone and other aspects  
13  
14 regarding to a possible homeothermic/endothermic metabolism for this taxon and  
15  
16 Dicynodonts as a whole.  
17  
18

### 19 20 21 22 23 **Material and methods**

24  
25  
26 The referred specimen is the holotype of *Jachaleria candelariensis*  
27  
28 (UFRGS-PV-0151-T), representing a near complete skull, housed at the  
29  
30 Laboratório de Paleovertebrados of the Universidade Federal do Rio Grande do  
31  
32 Sul (UFRGS), in Brazil. This material was subjected to CT scan in a  
33  
34 Phillips/Brilliance 16 Computadorized Tomograph (CT) scanner located in the  
35  
36 Hospital das Clínicas de Porto Alegre, Brazil. The scan produced 350 slices  
37  
38 with 512 x 512 pixels being the pixel size 0,912 mm. From the scanned data  
39  
40 (DICOM format), the 3D material could be visualized in high resolution and  
41  
42 processed with the software MIMICS® 10.01 (Fig. 3).  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49

50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
FIGURE 3 NEAR HERE



1  
2  
3 Besides, an incomplete skull (UFRGS-PV-0147-T), including the whole  
4 anterior portion, and a fragment composed by pre-maxilla and secondary palate  
5 (MMACR-PV-0026-T) were also used to analyze the nasal cavity of this taxon  
6  
7 (Fig. 4). These specimens, housed in the collection of Museu Municipal  
8  
9 Aristides Carlos Rodrigues (MMACR), in Candelária municipality, southern  
10  
11 Brazil, were compared with the holotype and the results obtained by the CT  
12  
13 scan to check if the morphology was conspicuous to all of them. All the studied  
14  
15 specimens came from a single outcrop. Beyond the skull material, several  
16  
17 isolated post-cranial remains were also found (Vega-Dias & Schultz, 2004), but  
18  
19 it is not possible to associate none of them to any of the skulls.  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34

FIGURE 4 NEAR HERE

### 35 **Locality and horizon**

36  
37  
38 All the studied specimens were associated in a taphocoenosis including  
39  
40 remains of at least four specimens totally disarticulated, collected at the  
41  
42 Botucaraí locality (29° 40' 48" S; 52° 50' 24" W) in Candelária municipality, (Rio  
43  
44 Grande do Sul State, Brazil), in the upper levels of the Santa Maria 2 Sequence  
45  
46 (Fig. 5), composed predominantly by mudstones and, for minor, by sandstone  
47  
48 lenses and sigmoidal, massive or climbing cross-laminated sandstones (Langer  
49  
50 *et al.*, 2007; Lavina, 1988; Milani *et al.*, 2007; Zeffass *et al.*, 2003). The  
51  
52 Botucaraí locality is biozoned as *Riograndia* Assemblage Zone, by the record of  
53  
54 the brasilodontid cynodont *Riograndia guaibensis* (Bonaparte *et al.*, 2001;  
55  
56 Langer *et al.*, 2007; Soares *et al.*, 2011). In the same outcrop, besides  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3 *Jachaleria* and *Riograndia*, a stereospondyl amphibian (Dias-da-Silva *et al.*,  
4 2009), dinosaur vertebrae, probably belonging to *Guaibasaurus* (Bittencourt *et*  
5 *al.*, 2012), an indeterminate phytosaur (Kischlat & Lucas, 2003), and  
6 indeterminate archosaur teeth (Dornelles, 1990) were also recorded.  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16

17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

FIGURE 5 NEAR HERE

## Results

*Jachaleria candelariensis* possess a massive skull, characterized by a short and wide edentulous snout (Figs. 1 and 2). The beaked-shaped snout is formed by fused premaxillae and maxillae. Several little *foramina* and a rugose dorsal surface extending through premaxillae, maxillae, nasals, pre-frontals, frontals, supranumerary and even post-orbitals (Fig. 2A and B) suggest the presences of a keratinous coverage in all that area. The dicynodont typical tusks are absent, but robust caniniform process are present in the maxilla (Fig. 2A and C), projected downwards. Both in holotype and referred specimens (as well as in the specimens of *J. colorata* from Argentina), a single rhomboedric supranumerary bone is placed between nasals and frontals (Fig. 1B; Fig. 2b). Premaxilla is the main former of the secondary palate and nasal cavity floor, whose lateral walls are formed by the maxillae. The internal nare opening border is formed by palatines and vomer (Fig. 2C). Internally, the premaxillae and vomer bears an upward projection (Fig. 6A-B), forming an ossified mesial septum, that does not contact, however, the rooftop in any analysed specimens.

1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

FIGURE 6 NEAR HERE

The nasal cavity occupies most of the pre-orbital portion of *J. candelariensis* skull (about a half of the total skull length). The CT scan images revealed that the internal surface of the nasal cavity of UFRGS-PV-0151-T possess some oblique ridges, positioned between the external and internal nares openings (Fig. 7) in both maxillae. Laaß *et al.* (2010) published the presence of convolute lamellae, placed in the same region, in *Lystrosaurus declivis*, that were interpreted by him as cartilaginous mammalian-like maxilloturbinals. Before this work, Hillenius (1994) described the presence of olfactory turbinals ridges in the preorbital recess of *Lystrosaurus*. Here we present for the first time the presence of ridges (and therefore the presence of turbinals) in *Jachaleria candelariensis*, based in the images of the internal surface of the maxillae obtained by CT scan (Fig. 6 and 7).

FIGURE 7 NEAR HERE

The most posterior portion of the nasal cavity holds a medial ossified septum formed by a dorsal projection of the fused premaxillaries and the vomer, but it do not meets the frontals or nasals at the rooftop. It indicates that the supernumerary bone is not formed by an ascendant process of any palatal bone (Fig. 6). However, this ossified septum probably had a cartilaginous dorsal

1  
2  
3 extension that reached the rooftop, just dividing the nasal cavity in two  
4  
5 chambers. In *Lystrosaurus*, a similar ossified septum is present, also formed by  
6  
7 a dorsal projection of the premaxillae and vomer (Cluver, 1971).  
8  
9

## 10 11 12 13 **Discussion**

14  
15  
16 A complete analysis of the metabolism and thermoregulation characters  
17  
18 in Dicynodontia is proposed by King (1990). She listed eleven characteristics  
19  
20 that allow the maintenance of a high-level metabolism: presence of a  
21  
22 diaphragm, indicated by the loss of lumbar ribs and by the strengthening of the  
23  
24 thoracic ribs; elaboration of the dentition to permit extensive preparation of food;  
25  
26 presence of a secondary palate to permit simultaneous food processing and  
27  
28 breathing; pitted texture at the surface of the snout, interpreted as indicating the  
29  
30 presence of vibrissae, and therefore hair covering; presence of a more complex  
31  
32 brain, related to agility and increased activity; presence of an upright stance  
33  
34 indicative of sustained locomotion; fine structure of bone more comparable to  
35  
36 that of modern day endotherms than ectotherms; low predator-prey ratios;  
37  
38 group behavior; high-latitudes geographical distribution; and the presence of  
39  
40 turbinal bones in the snout.  
41  
42  
43  
44  
45

46  
47 Some of these are not present in dicynodonts, as elaborated occlusal  
48  
49 teeth, other are ambiguous (upright hindlimbs X sprawling forelimbs) and still  
50  
51 others are not yet known in this clade, as the presence of a diaphragm and hair  
52  
53 coverage but a series of others can be found in most of them. Next we discuss  
54  
55 the main thermoregulatory evidences present in dicynodont fossil record,  
56  
57 including the new information recovered from *Jachaleria candelariensis*.  
58  
59  
60

### *Jaw apparatus*

As other species of dicynodonts, *J. candelariensis* is very adapted to herbivory. Despite the absence of teeth, its horny covered beak provides an efficient oral processing of the food (Angielczyk, 2004; Cox, 1998; Crompton & Hotton, 1967; Hotton, 1986; King *et al.*, 1989). Additional evidence for the efficiency of this grinding mechanism in dicynodonts is given by the presence of very fine and amorphous vegetal microfragments inside coprolites assigned to them (Fiorelli *et al.*, 2013; Plumstead, 1969; Souto, 2001). Once there is neither record of gizzards to Synapsida nor gastroliths associated to dicynodont body remains, it is supposed that such effective mechanical processing is fully done inside the oral cavity.

Cox (1965) proposes a morpho-functional comparison between dicynodonts and rhinoceroses, interpreting for both groups that the narrow-snouted forms were browsers and the broad-snouted were grazers. In turn, Cruickshank (1978) comparing dicynodonts and wild pigs regarding to the position of their heads relative to the ground, got inverse results for some of the same taxa analyzed by Cox (1965). In this context, *Jachalera* have a relatively wide snout and should be a grazer according to Cox (1965), but at the same time it shows an upright occiput that for Cruickshank (1978) also indicates a grazer. The Occipital Index (the difference between the relative width and height of the occiput) proposed by Surkov & Benton (2008) shows that *Jachalera* have neck muscles that characterizes it as specialized high-level feeder (a browser), able to inhabit more closed environments, as forests. Morato *et al.* (2007)

1  
2  
3 assigns to *Jachaleria* a diet based in a softer food resources than  
4  
5 *Dinodontosaurus* and *Stahleckeria*, based in its more elongate and shallower  
6  
7 jaw. This assumption agrees with the presumed environmental evolution of the  
8  
9 Santa Maria Supersequence, towards an increase of humidity from the base to  
10  
11 the top of the package (Langer *et al.*, 2007).  
12  
13

14  
15 The role of the tusks and/or caniniform processes, present in all Triassic  
16  
17 dicynodonts, is still unclear. Hotton (1986) proposed that these structures were  
18  
19 utilized in foraging, while several authors (Morato *et al.*, 2007; Sullivan *et al.*,  
20  
21 2003) proposed that they were used to intraspecific recognition, sexual displays  
22  
23 and/or weapons. The lack of these tusks in the most derived Triassic  
24  
25 dicynodonts (e. g. *Jachaleria*, *Ischigualastia*, *Stahleckeria* and *Angonisauros*)  
26  
27 reinforces the hypothesis that its function is not straight related to feeding. An  
28  
29 extra hypothesis is that the caniniform processes of the tuskless species could  
30  
31 hold a “horny teeth” (similar to the extant rhinoceros horns), formed by the same  
32  
33 keratinous coverage that covered the anterior region of the skull, so allowing  
34  
35 these species to keep the ecologic role of the tusks even after their loss.  
36  
37  
38  
39

40  
41 The heavy secondary palate in dicynodonts, formed by the fused  
42  
43 premaxillaries plus maxillaries, palatines and vomer, have also an important  
44  
45 function in the mastication: the food was smashed against the top of the oral  
46  
47 cavity, probably covered by a ramphoteca, by propalinal movements of the  
48  
49 fused dentaries, processing the plant resources in smaller particles (Angielczyk,  
50  
51 2004; Cox, 1998; Crompton & Hotton, 1967; King *et al.*, 1989). Additionally, the  
52  
53 presence of a secondary palate also allows a separation between feeding and  
54  
55 breathing, with clear possibility of enhancement of the last one. *J.*  
56  
57 *candelariensis* has a very developed ossified secondary palate fully marked by  
58  
59  
60

1  
2  
3 wrinkles in the bone surfaces which indicate the presence of a horny covering  
4 (Araújo & Gonzaga, 1980). Besides, the internal nares are placed behind this  
5 grinding area of the palate, close to the throat.  
6  
7

8  
9  
10 Among extant endothermic herbivorous amniotes two different strategies  
11 of food processing are widespread: in mammals, highly differentiated teeth, with  
12 precise dental occlusion grind the vegetal particles inside the mouth, while birds  
13 use their horny beaks to take the food, but it is processed, after be swallowed,  
14 in the gizzard (ventriculus) (Pollard, 1990; Sues, 2000; Fritz, 2011). The loss of  
15 teeth and acquisition of a keratinous beak (ramphoteca) occur in several non-  
16 related lineages, as Aves and other non-avian Dinosauria, Pterosauria,  
17 Testudines and Anomodontia, those represented by the toothless Dicynodontia,  
18 but only in these last one the ramphoteca is associated to a grinding  
19 mechanism, involving a complex sequence of jaw movements (Angielczyk,  
20 2004; Cox, 1998; Crompton & Hotton, 1967; King *et al.*, 1989). Apropos,  
21 edentulous dicynodonts have a largest biochron (Wordian-?Rhaetian) than  
22 toothed dicynodonts and other anomodonts, suggesting that the edentulism and  
23 acquisition of a horny beak, associated to propaliny, was a successful feed  
24 strategy and probably was responsible by the acquisition of a high level  
25 metabolism in this clade.  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44

45  
46 Notwithstanding, the history of origin of the propaliny and oral processing  
47 of the food in Anomodontia can be more complex. Angielczyk (2004) states that  
48 it was an homoplastic event (based in the absence of some anatomical pre-  
49 requisites in basal anomodonts, as squamosals without lateral adductor fossae  
50 and a no extensive sliding permissive jaw articulation), but probably his  
51 phylogeny will change if the toothed stem-Anomodontia *Tiarajudens eccentricus*  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3 and *Biseridens qilanicus* were included in the matrix. The presence of occlusive  
4  
5 teeth and the pattern of their weathering in the Brazilian taxon (*T. eccentricus*)  
6  
7 may indicate some degree of propaliny and grinding that would bring the origin  
8  
9 of this kind of mandibular movement to the base of Anomodontia. However, the  
10  
11 dicynodont paradigmatic evolution (the replacement of teeth for a  
12  
13 rhamphotheca) as an herbivory specialization of oral process can be not  
14  
15 plausible, once an efficient oral processing apparatus is present in *T.*  
16  
17 *eccentricus* and *Suminia getmanovi* since these taxa presents some  
18  
19 adaptations (as heterodonty and dental occlusion) that indicates the oral  
20  
21 process of vegetal food and herbivory may have rise recent in the clade of  
22  
23 anomodonts (Cisneros *et al.*, 2011; Rybczynski, 2001).  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30

### 31 *Snout and nasal cavity*

32  
33  
34 Turbinals (nasal “conchae”) are convoluted structures, ossified or not, located  
35  
36 inside the nasal cavity of some vertebrates whose function are: prevent loss of  
37  
38 moisture during the process of ventilation, warm the inhaled air by  
39  
40 countercurrent exchange and promoting an increase in the area related to the  
41  
42 chemoreceptors of the olfaction (Ruben, 1995). These functions, especially the  
43  
44 first two, allow animals to maintain high pulmonary ventilation and so high rates  
45  
46 of oxygen in their bodies. In mammals, naso- and ethmoturbinals are related to  
47  
48 olfaction and are housed in the posterodorsal portion of the nasal cavity, while  
49  
50 the maxilloturbinals, with respiratory functions, are attached in the anterolateral  
51  
52 border of the nasal cavity (Moore, 1981; Ruben, 1995). According Hillenius  
53  
54 (1992 and 1994), ossified turbinates (and its correlate scars) provide the unique  
55  
56  
57  
58  
59  
60



1  
2  
3 osteological evidence of the presence of endothermy in fossils, once it is  
4 present in virtually all lineage of extant mammals and birds.  
5  
6

7  
8 Several genera of dicynodonts, as *Kingoria* (Kemp, 1969), *Lystrosaurus*  
9 (Van Hoepen, 1913; Cluver, 1971) and *Pristerodon* (Barry, 1967), have ridges  
10 and scars in the inner walls of the maxillaries associated to the presence of  
11 turbinals, but they were not classified as respiratory turbinals (Hillenius, 1994;  
12 King, 1990; Fig. 8). Recently, Laaß *et al.* (2010) describes the presence of a  
13 lamellar structures interpreted as maxilloturbinals in a well-preserved  
14 *Lystrosaurus declivis* subadult skull, examined under neutron tomography (Fig.  
15 9).  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25

26  
27 FIGURE 8 NEAR HERE  
28

29  
30 FIGURE 9 NEAR HERE  
31  
32  
33  
34  
35

36 In *J. candelariensis*, such turbinal ridges are present in the interior face of  
37 both left and right maxillaries (Fig. 7), between the external and internal nares  
38 opening (choanae), just in the way of passage to the air flow. The same  
39 positioning was described by Laaß *et al.* (2010) to the lamellae found in  
40 *Lystrosaurus declivis*. The presence of the turbinals in *J. candelariensis* is  
41 inferred based only in these ridges once ossified convolute structures or the  
42 position of the nasolacrimal duct (observed in *Lystrosaurus declivis*) were not  
43 preserved.  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53

54 Comparatively, *J. candelariensis* shows a wider nasal cavity than other  
55 dicynodonts (Fig. 10), suggesting that this increase should be related to the  
56  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3 allocation of most developed turbinals. According Hillenius (1994), dicynodonts  
4 have too short snouts to house respiratory turbinals (based in the redescription  
5 of the Permian species *Dicynodon trigonocephalus* by King, 1981), but it would  
6 not be applicable to *J. candelariensis*. In fact, most of the increase in the skull  
7 size of most Triassic dicynodonts occurred in the post-orbital portion,  
8 associated to the enlargement of the temporal fenestrae and the attachment  
9 zone of the mandibular adductor muscles (Hotton, 1986; King, 1990). On the  
10 anterior part of the skull, the snouts become wider – but not longer – following  
11 the enlargement of the fenestrae.  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27

FIGURE 10 NEAR HERE

28  
29  
30  
31  
32  
33 The hypothesis of the enlargement of the nasal cavity, in *J.*  
34 *candelariensis*, to house a more developed turbinal complex, is reinforced by  
35 the presence of a supernumerary bone located just between nasals and frontals  
36 in all specimens of *Jachaleria* skull. This extra bone could have appeared due  
37 the enlargement of the pre-orbital region of the skull and the area between  
38 nasals and frontals became filled by a new center of ossification. According  
39 Jasinoski *et al.* (2013), two species of *Lystrosaurus* (*L. declivis* and *L. murrayi*)  
40 presents a similar paired or impaired supernumerary, in the same position of  
41 that present in *J. candelariensis*. To those authors, this extra bone(s) in  
42 *Lystrosaurus* can be derived for a second ossification center of the frontals and  
43 is present only in subadult specimens. The *Jachaleria*'s supernumerary bone  
44 may be analogous of the *Lystrosaurus* relatives, but present in all specimens of  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3 both species *J. colorata* and *J. candelariensis*. In *Lystrosaurus*, the  
4  
5 supernumerary bone never appears in specimens that bear an anterior process  
6  
7 in the frontals while in *J. candelariensis* both features occur together,  
8  
9 suggesting that this bone could be a different origin in this taxon. Besides, in  
10  
11 both analysed skulls, UFRGS-PV-0151-T (holotype) and UFRGS-PV-0147-T,  
12  
13 the dorsal projection of the vomer do not meets the rooftop of the nasal cavity  
14  
15 and seems that this bone has no relationship with the supranumerary. Further,  
16  
17 the ossified septum does not protrude through the roof of the nasal cavity, but  
18  
19 could sustained a cartilaginous septum (not preserved in any dicynodont)  
20  
21 possibly formed by ethmoid or sphenethmoid and meeting the roof of the nasal  
22  
23 cavity. It opens the possibility that the supranumerary bone, in *J. candelariensis*,  
24  
25 could be an ossification of some of those endochondral bones to fill a gap  
26  
27 between nasals and frontals, as result of the widening of the snout. In  
28  
29 *Lystrosaurus*, the presence of supernumerary bones is an ontogenetic  
30  
31 character (Jasinowski *et al.*, 2013), but the lack of *Jachaleria* juveniles specimens  
32  
33 do not allow us make this inference, remaining as an autapomorphy to this Late  
34  
35 Triassic genus.  
36  
37  
38  
39  
40

41  
42 Beyond dicynodonts, other therapsids as therocephalians and cynodonts  
43  
44 also have turbinal ridges (Hillenius, 1994). But probably the presence of  
45  
46 turbinals in Dicynodontia (at least in Triassic species) is an analogous condition  
47  
48 to the mammalian turbinals. The homoplastic evolution of the turbinals is  
49  
50 suggested by the absence of a complete secondary palate in the most basal  
51  
52 cynodonts (as *Procynosuchus*) once the presence of these structure is a  
53  
54 prerequisite to the development of complex turbinals (Kemp, 1979). The same  
55  
56 occurs in a third therapsid lineage, the Therocephalia, where the basal genus  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3 *Scylacosaurus* do not have an ossified secondary palate, that appears only in  
4  
5 the derivate eutheriocephalids akidnognathids and *Glanosuchus* (Hillenius,  
6  
7 1994; Sigurdson, 2004) which present turbinals crests in the nasal cavity.  
8  
9

### 10 11 12 13 *Overall body shape and gait*

14  
15  
16 As all other Triassic dicynodonts, *Jachaleria* is represented by “barrel-shaped”  
17  
18 bodies individuals (Vega-Dias & Schultz, 2004), which is in agreement with its  
19  
20 assumed herbivorous habit that requires large space for the digestive tract  
21  
22 where endosymbiotic micro-organisms should lie (Sues, 2000). This mutualistic  
23  
24 relationship is necessary once vertebrates lack the capacity of produce the  
25  
26 enzymes capable to catabolize complex organic molecules as cellulose,  
27  
28 hemicellulose and lignin, presents in the cellular walls of the plants (Sues, 2000;  
29  
30 Sues & Reisz, 1998).  
31  
32  
33  
34

35 On the other hand, a compact body and reduced tail can be indicatives of  
36  
37 an inertial homeothermy (ability to maintain a constant body temperature by  
38  
39 thermal inertia, minimizing the body surface area to volume ratio and avoiding  
40  
41 heat dissipation) in dicynodonts (Geist, 1971). Such kind of non-endothermic  
42  
43 homeothermy would be more compatible with the typical dichotomic posture  
44  
45 and gait of dicynodonts (McNab, 1978; Ricqlès, 1980). It was one of the  
46  
47 reasons why King (1990), summarizing her eleven “evidences of homeothermy”  
48  
49 concluded that dicynodonts may have exhibit some kind of intermediate  
50  
51 condition, involving inertial homeothermy. However, it is important to stress that,  
52  
53 at that time, no evidences of turbinals had been found to this group.  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3 Although some elements of *Jachaleria* forelimbs are unknown, its posture  
4 should not be distinct from all other Triassic dicynodonts, considered an  
5 intermediate stage between “pelycosaur” and mammal gaits: while forelimb  
6 retains the sprawling gait, the hindlimbs are ortogrades (Vega-Dias & Schultz,  
7 2004). The acquisition of more upright hindlimbs by Dicynodontia seems to  
8 have evolved independently from other clades, having its acme in the Triassic  
9 forms (Fröbisch, 2006; Morato, *et al.*, 2008; Vega-Dias & Schultz, 2004) and is  
10 related to the increase in body size along the Triassic (Fröbisch, 2006).  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23

#### 24 *Bone microstructure*

25  
26  
27 Several authors have published studies on dicynodont bone  
28 microstructure (Ray & Chinsamy, 2003; Ray, 2005; Ray *et al.*, 2005; Ray, 2006;  
29 Ray *et al.*, 2009; Botha-Brinck & Angielczyk, 2010; Green *et al.*, 2010; Green,  
30 2012; Ray *et al.*, 2012). Botha-Brinck & Angielczyk (2010), analysing fifteen bone  
31 cross-sections from several Permian and Triassic anomodont taxa, indicate that  
32 dicynodonts have highly vascularized bone tissues with enlarged channels in  
33 the midcortex that allow the supplement of oxygen and nutrients to the tissues  
34 and, consequently, a rapid and sustained growth up (even more rapid than its  
35 contemporaneous therapsids). Ray *et al.* (2009) and Green *et al.* (2010) also  
36 point that dicynodonts grew in very rapid rates, though some Triassic forms  
37 presented a relatively reduced growth in later ontogeny (as *Lystrosaurus* and  
38 *Wadiasaurus*) or even ceased near completely its bone growth (as *Placerias*  
39 *hesternus*).  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3 Then, bone microstructure data (highly vascularized bone tissues and  
4 enlarged midcortex channels), suggest that dicynodonts are endothermic (at  
5 least the Triassic ones). According Ruben (1995), endothermy (based in the  
6 elevated resting metabolic rates of extant mammals and birds) evolved in  
7 association with an enhanced oxygen delivery system that necessarily includes  
8 an elevated tissue vascularization.  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15

16  
17 Once the main oxygen delivery-associated indicatives of mammal  
18 endothermy (like complex lungs, ventilatory muscles, mitochondrial density, etc)  
19 are not preserved in fossils, the assumption of endothermy for some non-  
20 mammal therapsids is speculative to Ruben (1995), but he stressed that  
21 turbinates are strongly associated with endothermy, virtually in all extant  
22 mammals and its Permian-Triassic relatives (as therocephalians, cynodonts and  
23 early mammals).  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32

33 Histological data regarded to bones of *Jachaleria candelariensis* are not  
34 yet published, but studies aiming this goal are now in course at the UFRGS  
35 (Ana de Oliveira Bueno, pers. com.).  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43

#### 44 *Ecology and Social Behavior among dicynodonts*

45

46 Sullivan *et al.* (2003) propose that feeding specialization (and subsequent  
47 restriction), generate competition among individuals and habits involving the  
48 maintenance of small polygynous herds or solitary life. In such context, tusks  
49 and caniniform processes would serve as sexual displays and/or weapons in  
50 dicynodonts. The authors describe the presence of tusks only for the males of  
51 the Permian dicynodont *Diictodon*, concluding that these structures have a  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3 much more social than feeding function. Morato *et al.* (2007) proposes the  
4  
5 same function to the tusks of the Triassic *Dinodontosaurus*.  
6  
7

8 In *Jachaleria*, the presence of nutritional *foramina* in the beak bones,  
9  
10 caniniform processes of maxilla, snout, and even over the superciliary arcade of  
11  
12 post-orbitals (an enlargement of the post-orbital bar, dorsally to the orbit; *sensu*  
13  
14 Araújo & Gonzaga, 1980) are a strong indicative of a keratinous coverage that  
15  
16 would provide a reinforcement to the skull and perhaps the development of  
17  
18 antagonistic structures (spines, shields and “horny teeth”) to intraspecific  
19  
20 combat (Morato, 2006). In such a case, *Jachaleria* (and other dicynodonts)  
21  
22 would spend high amounts of energy in these combats, suggesting high  
23  
24 metabolic rates.  
25  
26  
27

28  
29 The taphocoenosis containing the specimens of *Jachaleria*  
30  
31 *candelariensis* is composed by more than a hundred of disarticulated bones  
32  
33 from at least four specimens with different sizes. It led us to infer to this  
34  
35 taxon the same assumptions of gregarism and complex social behavior made  
36  
37 for other dicynodonts. Herding is attributed to Anomodontia since the end of  
38  
39 Permian, as described to *Suminia* (Fröbisch & Reisz, 2009), *Diictodon* (Gale,  
40  
41 1988; Sullivan *et al.*, 2003), *Dinodontosaurus* (Bueno, 2012), *Wadiasaurus*  
42  
43 (Bandyopadhyay, 1988) and *Zambiasaurus* (Cox, 1969). Recently, Fiorelli *et al.*  
44  
45 (2013) published the presence of dicynodont latrines (defecation communal  
46  
47 spots) in the Middle-Late Triassic Chañares Formation (northwestern Argentina),  
48  
49 providing an ichnological evidence of gregarism in this clade. The presence of  
50  
51 social behavior and herding in some dicynodonts (including *J. candelariensis*) is  
52  
53 another aspect to corroborate the hypothesis of high-metabolism in this clade.  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

## Conclusions

Physiological adaptations of extinct species, principally those that do not have extant descendants, are not accessible and the attribution of a *strictu sensu* endothermy can be failed. The morphological modifications toward a more efficient metabolism only allow us make some inferences (Ruben *et al.*, 2012). Several authors have noticed that “mammalian” high metabolism characters are already presents in more basal synapsid clades (Kemp, 2006; Kemp, 2007; Ruben, 1995; Rubidge & Sidor, 2001). The emergence of such thermoregulatory characters seems to have occurred several times, independently, within therapsid lineages. Several of these characters are present in dicynodonts, including osteologic (the secondary palate, the microstructure of the bones and specially the presence of turbinals), biomechanic (the efficient propalinal mastication and the near-upright gait of the hindlimbs) and behavioral (the herding, the association of juveniles in some taphocoenosis and the presence of structures used as sexual displays and/or weapons, as the tusks). The presence of turbinals in *Jachaleria candelariensis* snout provides strong evidence that these animals could maintain accelerated routine metabolic rates without loss of water by the lung ventilation, allowing the transformation of chemical energy in heat.

So, the presence of this set of characters (and specially the evidence of turbinals here presented) in the Late Triassic stahleckeriid *Jachaleria candelariensis*, lead us to believe that it (and probably all other Triassic



1  
2  
3 dicynodonts could present active thermoregulation and even endothermy,  
4  
5 instead of passive gigantothermy.  
6  
7  
8  
9  
10

### 11 12 13 14 **Acknowledgements**

15  
16  
17 The authors thank Luiz Flávio Lopes (Universidade Federal do Rio  
18 Grande do Sul) who take the pictures of the figure 1 and Hospital das Clínicas  
19 de Porto Alegre to permit the use of the CT scan. Carlos Nunes Rodrigues  
20 (Museu Municipal Aristides Carlos Rodrigues, Candelária) to permit the access  
21 to MMACR specimens. André Francischini helped with the images processing.  
22 This study was funded by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e  
23 Tecnológico of Brazil, CNPq 131512/2012-9.  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36

### 37 **References**

- 38  
39 Araújo, D.C. & Gonzaga, T.D. 1980: Uma nova espécie de *Jachaleria*  
40 (Therapsida, Dicynodontia) do Triássico do Brasil. *Actas II Congreso*  
41 *Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso*  
42 *Latinoamericano de Paleontología, Buenos Aires 1980*, 159-174.  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49 Angielczyk, K.D. 2004: Phylogenetic evidence for and implications of a dual  
50 origin of propaliny in anomodont therapsids (Synapsida). *Paleobiology* 30  
51 (2), 268-296.  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

- 1  
2  
3 Bandyopadhyay, S. 1988: A kannemeyeriid dicynodont from the Middle Triassic  
4 Yerrapalli Formation. *Philosophical Transactions of The Royal Society (B)*  
5 320, 185-233.  
6  
7  
8  
9  
10 Barry, T.H. 1967. The cranial morphology of the Permo-Triassic anomodont  
11 *Pristerodon buffaloensis* with special reference to the neural endocranium  
12 and visceral arch skeleton. *Annals of the South African Museum* 50, 131-  
13 161.  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20 Bennett, A.F. & Ruben, J.A. 1986: The metabolic and thermoregulatory status  
21 of therapsids. In Hotton, N., Maclean, P.D., Roth, J.J. & Roth, E.C. (eds):  
22 *On the ecology and biology of mammal-like reptiles*, 207-218. Smithsonian  
23 Institution Press, Washington.  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30 Bittencourt, J.S., Da Rosa, Á.A.S., Schultz, C.L. & Langer, M.C. 2012: Dinosaur  
31 remains from the 'Botucaraí Hill' (Caturrita Formation), Late Triassic of  
32 south Brazil, and their stratigraphic context. *Historical Biology* DOI:  
33 10.1080/08912963.2012.694881.  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40 Bonaparte, J.F. 1970: Annotated list of the South American Triassic Tetrapods.  
41 *Symposium on Gondwana Stratigraphy Proceedings and papers* 2, 665-  
42 682.  
43  
44  
45  
46  
47 Bonaparte, J.F., Ferigolo, J. & Ribeiro, A.M. 2001: A primitive Late Triassic  
48 'ictidosaur' from Rio Grande do Sul, Brazil. *Palaeontology* 44(4), 623-635.  
49  
50  
51  
52 Botha, J. 2003: Biological aspects of the Permian dicynodont *Oudenodon*  
53 (Therapsida: Dicynodontia) deduced from bone histology and cross-  
54 sectional geometry. *Paleontologica Africana* 39, 37-44.  
55  
56  
57  
58  
59  
60

- 1  
2  
3 Botha-Brink, J. & Angielczyk, K.D. 2010: Do extraordinarily high growth rates in  
4  
5 Permo-Triassic dicynodonts (Therapsida, Anomodontia) explain their  
6  
7 success before and after the end-Permian extinction? *Zoological Journal*  
8  
9  
10 *of the Linnean Society* 160(2), 341-365.  
11
- 12 Bueno, A.O. 2012: *Evidências de gregarismo e construção de toca em*  
13  
14 *Dinodontosaurus turpior (Therapsida, Anomodontia) do Triássico Médio*  
15  
16 *do Rio Grande do Sul, Brasil*. Unpublished Graduation Monography,  
17  
18 Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.  
19
- 20  
21  
22 Cisneros, J.C., Abdala, F., Rubidge, B.S., Dentzien-Dias, P.C. & Bueno, A.O.  
23  
24 2011: Dental occlusion in a 260-million-year-old therapsid with saber  
25  
26 canines from the Permian of Brazil. *Science* 331, 1603-1605.  
27  
28
- 29  
30 Cluver, M.A. 1971: The cranial morphology of the dicynodont genus  
31  
32 *Lystrosaurus*. *Annals of the South African Museum* 56, 155-274.  
33  
34
- 35 Cox, C.B. 1969: Two new dicynodonts from the Triassic Ntawere Formation,  
36  
37 Zambia. *The Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology* 17:  
38  
39 257-294.  
40  
41
- 42 Cox, C.B. 1965: New Triassic dicynodonts from South America, their origins  
43  
44 and relationships. *Philosophical Transactions of the Royal Society (B)* 248,  
45  
46 457-516.  
47  
48
- 49  
50 Cox, C.B. 1998: The jaw function and adaptative radiation of the dicynodont  
51  
52 mammal-like reptiles of the Karoo Basin of South Africa. *Zoological*  
53  
54 *Journal of the Linnean Society* 122, 349-384.  
55  
56  
57  
58  
59  
60

- 1  
2  
3 Crompton, A.W. & Hotton, N. 1967: Functional morphology of the masticatory  
4 apparatus of two dicynodonts (Reptilia, Therapsida). *Peabody Museum of*  
5 *Natural History Yale University* 109, 1-51.  
6  
7  
8  
9  
10 Cruickshank, A.R.I. 1978: Feeding adaptations in Triassic dicynodonts.  
11 *Paleontologia Africana* 21, 121-132.  
12  
13  
14  
15 Dias-da-Silva, S., Dias, E.V. & Schultz, C.L. 2009: First record of  
16 stereospondyls (Tetrapoda, Temnospondyli) in the Upper Triassic of  
17 Southern Brazil. *Gondwana Research* 15, 131-136.  
18  
19  
20  
21  
22  
23 Dornelles, J.E.F. 1990: Registro sobre a ocorrência de dentes de um  
24 arcossáurio para a Formação Caturrita, Triássico Superior do Rio Grande  
25 do Sul. *Ciência e Natura* 12, 99-101.  
26  
27  
28  
29  
30 Fiorelli, L.E., Ecurra, M.D., Hechenleitner, E.M., Argañaraz, E., Taborda, J.R.  
31 A., Trotteyn, M.J., Von Baczko, M.B. & Desojo, J.B. 2013: The oldest  
32 known communal latrines provide evidence of gregarism in Triassic  
33 megaherbivores. *Scientific Reports*: DOI: 10.1038.  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40 Fritz, J., Kienzle, E., Hummel, J., Wings, O., Streich, J. & Clauss, M. 2011:  
41 Gizzard vs. teeth, it's a tie: food processing efficiency in herbivorous birds  
42 and mammals and implications for dinosaur feeding strategies.  
43 *Paleobiology* 37, 577-586.  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50 Fröbisch, J. 2006: Locomotion in derives dicynodonts (Synapsida,  
51 Anomodontia): a functional analysis of the pelvic girdle and hind limb of  
52 *Tetragonias njalilus*. *Canadian Journal of Earth Sciences* 43, 1297-1308.  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

- 1  
2  
3 Fröbisch, J. & Reisz, R. R. 2009: The Late Permian herbivore *Suminia* and the  
4  
5 early evolution of arboreality in terrestrial vertebrate ecosystems.  
6  
7 *Proceedings of the Royal Society (B)* 276, 3611-3618.  
8  
9
- 10 Gale, T.M. 1988: Comments on a “nest” of juvenile dicynodont reptiles. *Modern*  
11  
12 *Geology* 13, 119-124.  
13  
14
- 15 Geist, V. 1971: An ecological and behavioral explanation of mammalian  
16  
17 characteristics, and their implicatiion to therapsid evolution. *Z. Säugertiek.*  
18  
19 37, 1-15.  
20  
21
- 22  
23 Green, J.L. 2012. Bone and dental histology of Late Triassic dicynodonts from  
24  
25 North America. In Chinsamy-Turan, A. (ed): *Forerunners of Mammals:*  
26  
27 *radiation, histology, biology*, 179-196. Indiana University Press,  
28  
29 Bloomington.  
30  
31
- 32  
33 Green, J.L., Schweitzer, M.H. & Lamm, E.T. 2010: Limb bone histology and  
34  
35 growth in *Placerias hesternus* (Therapsida: Anomodontia) from the Upper  
36  
37 Triassic of North America. *Palaeontology* 53(2), 347-364.  
38  
39
- 40 Hillenius, W.J. 1992. The evolution of nasal turbinates and mammalian  
41  
42 endothermy. *Paleobiology* 18, 17-29.  
43  
44
- 45 Hillenius, W.J. 1994. Turbinates in therapsids: evidence for Late Permian  
46  
47 origins of mammalian endothermy. *Evolution* 48(2), 207-229.  
48  
49
- 50 Hotton, N. 1986: Dicynodonts and their role as primary consumers. In Hotton,  
51  
52 N., Maclean, P.D., Roth, J.J. & Roth, E.C. (eds): *On the ecology and*  
53  
54 *biology of mammal-like reptiles*, 71-82. Smithsonian Institution Press,  
55  
56 Washington.  
57  
58  
59  
60

- 1  
2  
3 Jasinowski, S.C., Cluver, M.A., Chinsamy, A. & Reddy, B.D. 2013: Anatomical  
4 plasticity in the snout of *Lystrosaurus*. In Kammerer, C.F., Angielczyk, K.D.  
5 & Fröbisch, J. (eds): *Early Evolutionary History of the Synapsida*, 139-149.  
6 Springer, New York.  
7  
8  
9  
10  
11  
12 Kemp, T.S. 1969. On the functional morphology of the gorgonopsid skull.  
13 *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (B)* 256, 1-83.  
14  
15  
16  
17  
18 Kemp, T.S. 1979: The primitive cynodont *Procynosuchus*: functional anatomy of  
19 the skull and relationships. *Philosophical Transactions of the Royal*  
20 *Society of London (B)* 285, 73-122.  
21  
22  
23  
24  
25 Kemp, T.S. 2005: *The origin and evolution of mammals*, 331p. Oxford  
26 University Press, Oxford.  
27  
28  
29  
30  
31 Kemp, T.S. 2006: The origin and early radiation of the therapsid mammal-like  
32 reptiles: a palaeobiological hypothesis. *Journal of Evolutionary Biology* 19,  
33 1231-1247.  
34  
35  
36  
37  
38 Kemp, T.S. 2012: The origin and radiation of therapsids. In Chinsamy-Turan, A.  
39 (ed): *Forerunners of Mammals: radiation, histology, biology*, 3-28. Indiana  
40 University Press, Bloomington.  
41  
42  
43  
44  
45  
46 King, G.M. 1990: *The Dicynodonts: a study in palaeobiology*, 233p. Chapman  
47 and Hall, London.  
48  
49  
50  
51 King, G.M. & Cluver, M.A. 1991: The aquatic *Lystrosaurus*: an alternative  
52 lifestyle. *Historical Biology* 4, 323-341.  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

- 1  
2  
3 King, G.M., Oelofsen, B.W. & Rubidge, B.S. 1989: The evolution of the  
4  
5 dicyodont feeding system. *Zoological Journal of the Linnean Society* 96,  
6  
7 185-211.  
8  
9
- 10 Kischlat, E.E. & Lucas, S.G. 2003: A phytosaur from the Upper Triassic of  
11  
12 Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23(2), 464-467.  
13  
14
- 15 Laaß, M., Hampe, O., Schudack, M., Hoff, C., Kardjilov, N. & Hilger, A. 2001:  
16  
17 New insights into the respiration and metabolic physiology of  
18  
19 *Lystrosaurus*. *Acta Zoologica* 92(4), 363-371.  
20  
21
- 22 Langer, M.C., Ribeiro, A.M., Schultz, C.L. & Ferigolo, J. 2007: The continental  
23  
24 tetrapod-bearing Triassic of South Brazil. In Lucas, S.G. & Spielmann, J.A.  
25  
26 (eds): *The Global Triassic*. New Mexico Museum of Natural History and  
27  
28 Science Bulletin 41, 201-208.  
29  
30
- 31 Lavina, E.L. 1988: The Passa Dois Group. In VII International Gondwana  
32  
33 Symposium: *Field excursion guide book*, 24-30. Instituto de Geociências  
34  
35 da Universidade de São Paulo, São Paulo.  
36  
37
- 38 Maisch, M.W. 2001: Observations on Karoo and Gondwana vertebrates. Part 2:  
39  
40 A new skull-reconstruction of *Stahleckeria potens* von Huene, 1935  
41  
42 (Dicyodontia, Middle Triassic) and a reconsideration of kannemeyeriiform  
43  
44 phylogeny. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*  
45  
46 *Abhandlungen* 220(1), 127-152.  
47  
48  
49
- 50 McNab, B.K. 1978: The evolution of endothermy in the phylogeny of mammals.  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

- 1  
2  
3 Milani, E.J., Melo, J.H.G., Souza, P.A., Fernandes, L.A. & França, A.B. 2007:  
4  
5 Bacia do Paraná. *Boletim de Geociências da Petrobrás* 15, 265-287.  
6  
7
- 8 Moore, W.J. 1981: *The mammalian skull (biological structure and function)*, 369  
9  
10 p. Cambridge University Press, Cambridge.  
11  
12
- 13 Morato, L. 2006: *Dinodontosaurus (Synapsida, Dicynodontia): reconstituições*  
14  
15 *morfológicas e aspectos biomecânicos*. Unpublished Master's Degree  
16  
17 Dissertation, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.  
18  
19
- 20 Morato, L., Schultz, C.L. & Vega-Dias, C. 2007: Ação da musculatura adutora  
21  
22 da mandíbula em dicynodontes Triássicos do Sul do Brasil. *Anuário do*  
23  
24 *Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio de Janeiro* 30(1),  
25  
26 236-237.  
27  
28
- 29 Morato, L., Schultz, C.L., Vega-Dias, C., Silva, F.P. & Kindlein, W. 2008:  
30  
31 Discussing a myth: biomechanical comparisons between *Dinodontosaurus*  
32  
33 (Synapsida, Dicynodontia) and extinct ground sloths. *Arquivos do Museu*  
34  
35 *Nacional* 66 (1), 145-154.  
36  
37  
38  
39
- 40 Plumstead, E.P. 1969: Three thousand million years of plant life in South Africa.  
41  
42 *Geological Society of South Africa Annexure to Volume* 72, 1-72. Alex du  
43  
44 Toit Memorial Lectures.  
45  
46
- 47 Pollard, J.E. 1990: Evidence for diet. In Briggs, D.E.G. & Crowther, P.R. (ed):  
48  
49 *Paleobiology: a synthesis*, 362-368. Blackwell Science, Oxford.  
50  
51  
52
- 53 Ray, S. 2005: *Lystrosaurus* (Therapsida, Dicynodontia) from India: taxonomy,  
54  
55 relative growth and cranial dimorphism. *Journal of Systematic*  
56  
57 *Paleontology* 3(2), 203-221.  
58  
59  
60



- 1  
2  
3 Ray, S., Bandyopadhyay, S. & Bhawal, D. 2009: Growth patterns as deduced  
4 from bone microstructure of some selected neotherapsids with special  
5 emphasis on dicynodonts: phylogenetic implications. *Paleoworld* 18, 53-  
6  
7 66.  
8  
9  
10  
11  
12 Ray, S., Botha-Brink, K. & Chinsamy-Turan, A. 2012: Dicynodont growth  
13 dynamics and lifestyle adaptations. In Chinsamy-Turan, A. (ed):  
14 *Forerunners of Mammals: radiation, histology, biology*, 121-146. Indiana  
15 University Press, Bloomington.  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22 Ray, S. & Chinsamy, A. 2003: Functional aspects of the postcranial anatomy of  
23 the Permian dicynodont *Diictodon* and their ecological implications.  
24 *Paleontology* 46(1), 151-183.  
25  
26  
27  
28  
29  
30 Ray, S., Chinsamy, A. & Bandyopadhyay, D. 2005: *Lystrosaurus murrayi*  
31 (Therapsida, Dicynodontia): bone histology, growth and lifestyle  
32 adaptations. *Paleontology* 48(6), 1169-1185.  
33  
34  
35  
36  
37 Ray, S., Mukerjee, D. & Bandyopadhyay, D. 2009: Growth patterns of fossil  
38 vertebrates as deduced from bone microstructure: case studies from India.  
39 *Journal of Biosciences* 34(5), 661-672.  
40  
41  
42  
43  
44  
45 Ricqlès, A.J. 1980: Tissue structures of dinosaur bone: Functional significance  
46 and possible relation to dinosaur physiology. In Thomas, R.D.K & Olson,  
47 E.C. (ed): *A cold look at the warm-blooded dinosaurs*. American  
48 Association for the Advancement of Science Selected Symposium 28,  
49  
50 103-140. Westview Press, Boulder.  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

- 1  
2  
3 Ruben, J. 1995: The evolution of endothermy in mammals and birds: from  
4  
5 physiology to fossils. *Annual Reviews of Physiology* 57, 69-95.  
6  
7
- 8 Ruben, J.A.; Hillenius, W.J., Kemp, T.S. & Quick, D.E. 2012: The evolution of  
9  
10 mammalian endothermy. In Chinsamy-Turan, A. (ed): *Forerunners of*  
11  
12 *Mammals: radiation, histology, biology*, 273-286. Indiana University Press,  
13  
14 Bloomington.  
15  
16
- 17 Rubidge, B.S. & Sidor, C.A. 2001: Evolutionary patterns among Permo-Triassic  
18  
19 therapsids. *Annual Reviews of Ecology, Evolution, and Systematics* 32,  
20  
21 449-480.  
22  
23
- 24 Ruta, M., Angielczyk, K.D., Fröbisch, J. & Benton, M.J. 2013: Decoupling of  
25  
26 morphological disparity and taxic diversity during the adaptative radiation  
27  
28 of anomodont therapsids. *Proceedings of the Royal Society (B)* 280. DOI:  
29  
30 20131071.  
31  
32  
33
- 34 Rybczynski, N. & Reisz, R.R. 2001: Earliest evidence for efficient oral  
35  
36 processing in a terrestrial herbivore. *Nature* 411, 684-687.  
37  
38  
39
- 40 Sigurdson, T. 2004: New features of the snout and orbit of a therocephalian  
41  
42 therapsid from South Africa. *Acta Palaeontologica Polonica* 51(1), 63-75.  
43  
44
- 45 Soares, M.B., Schultz, C.L. & Horn, B.L.D. 2011: New information on  
46  
47 *Riograndia guaibensis* Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 2001  
48  
49 (Eucynodontia, Tritheledontidae) from the Late Triassic of Southern Brazil:  
50  
51 anatomical and biostratigraphic implications. *Anais da Academia Brasileira*  
52  
53 *de Ciências* 83(1), 329-354.  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

- 1  
2  
3 Souto, P.R.F. 2001: Tetrapod coprolites from the Middle Triassic of Southern  
4  
5 Brazil. *Gaia* 16, 51-57.  
6  
7
- 8 Sues, H.D. 2000: *Evolution of herbivory in terrestrial vertebrates: perspectives*  
9  
10 *from the fossil record*, 256 p. Cambridge University Press, Cambridge.  
11  
12
- 13 Sues, H.D. & Reisz, R.R. 1998: Origins and early evolution of herbivory in  
14  
15 tetrapods. *Tree* 13(4), 141-145.  
16  
17
- 18 Sulej, T., Bronowicz, R., Tałanda, M. & Niedźwiedzki, G. 2011: A new  
19  
20 dicynodont-archosaur assemblage from the Late Triassic (Carnian) of  
21  
22 Poland. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal*  
23  
24 *Society of Edinburgh* 101, 261-269.  
25  
26
- 27  
28 Sullivan, C., Reisz, R.R. & Smith, R.M.H. 2003: The Permian mammal-like  
29  
30 herbivore *Diictodon*, the oldest known example of sexually dimorphic  
31  
32 armament. *Proceedings of the Royal Society (B)* 270, 173-178.  
33  
34
- 35  
36 Surkov, M.V. & Benton, M.J. 2008: Head kinematics and feeding adaptations of  
37  
38 the Permian and Triassic dicynodonts. *Journal of Vertebrate Paleontology*  
39  
40 28(4), 1120-1129.  
41  
42
- 43 Thulborn, T. & Turner, S. 2003: The last dicynodont: an Australian Cretaceous  
44  
45 relict. *Proceeding of the Royal Society (B)* 270, 985-993.  
46  
47
- 48 Van Hoepen, E.C.N. 1913. Bijdragen tot de kennis der reptielen van de Karroo  
49  
50 formatie. I. De Schedel van *Lystrosaurus latirostris* Owen sp. *Annals of the*  
51  
52 *Transvaal Museum* 4, 1-46.  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

- 1  
2  
3 Vega-Dias, C., Maisch, M.W. & Schultz, C.L. 2004: A new phylogenetic analysis  
4  
5 of Triassic dicynodonts (Therapsida) and the systematic position of  
6  
7 *Jachalera candelariensis* from the Upper Triassic of Brazil. *Neues*  
8  
9 *Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 231(2), 145-166.  
10  
11  
12 Vega-Dias, C. & Schultz, C.L. 2004: Postcranial material of *Jachalera*  
13  
14 *candelariensis* Araújo and Gonzaga 1980 (Therapsida, Dicynodontia),  
15  
16 Upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. *PaleoBios* 24(1), 7-31.  
17  
18  
19  
20 Zeffass, H., Lavina, E.L., Schultz, C.L., Garcia, A.J.V., Faccini, U.F. & Chemale,  
21  
22 F. 2003: Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of  
23  
24 Southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana  
25  
26 palaeogeography and palaeoclimate. *Sedimentary Geology* 161, 85-105.  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

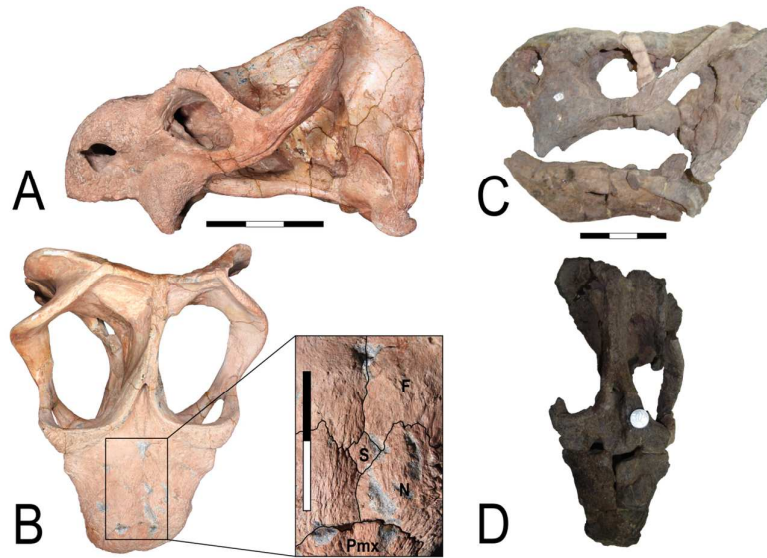


Fig. 1. Skulls of *Jachaleria*: A. Left view of *J. candelariensis* (UFRGS-PV-0151-T, holotype). Scale bar: 15 cm. B. Dorsal view of the same specimen, focusing the position of the supranumerary bone. Scale bar: 2 cm. C. Left view of *J. colorata* (Museo de Ciencias Naturales de San Juan, Argentina). Scale bar: 15 cm. D. Dorsal view of the same specimen. F: Frontal; N: Nasal; Pmx: Pre-maxilla; S: supranumerary bone.

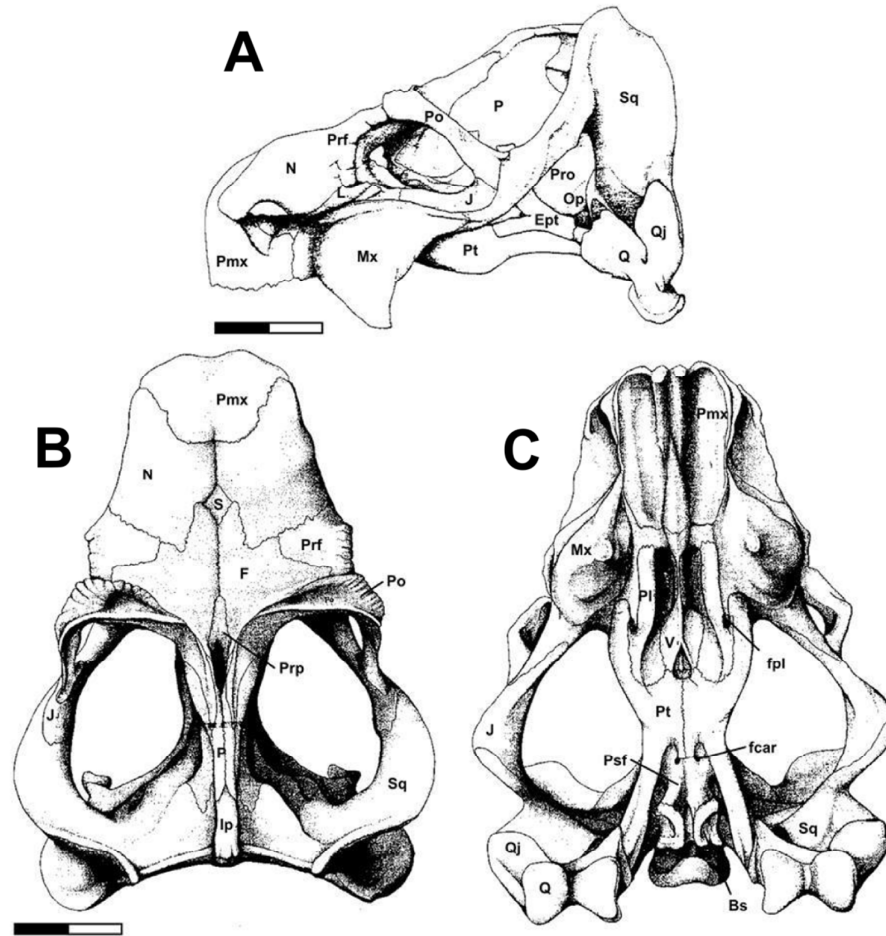


Fig. 2. Osteology of *Jachaleria candelariensis* skull (UFRGS-PV-0151-T, holotype): A. Left view. B. Dorsal view. C. Palatal view. Scale bars: 10 cm. Bs: basisphenoid; Ept: epipterygoid; F: frontal; fcar: internal carotid foramen; fpl: palatine foramen; Ip: interparietal; J: jugal; Mx: maxilla; N: nasal; Op: opisthotic; P: parietal; Pl: palatine; Pmx: pre-maxilla; Po: post-orbital; Prf: pre-frontal; Pro: prootic; Prp: pre-parietal; Psf: pre-sphenoid; Pt: pterygoid; Q: quadrate; Qj: quadratojugal; S: supranumerary bone; Sph: sphenethmoid; Sq: squamosal; V: vomer. Modified from Araújo & Gonzaga (1980).

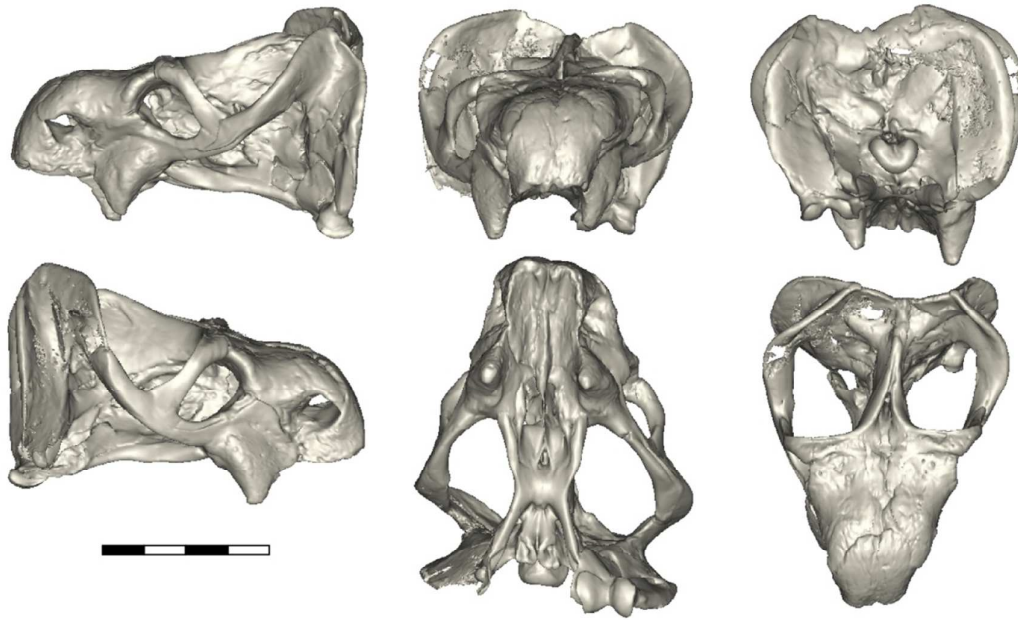


Fig. 3. CT scan images of the skull of *Jachaleria candelariensis* (UFRGS-PV-0151-T, holotype). Scale bar: 20 cm.



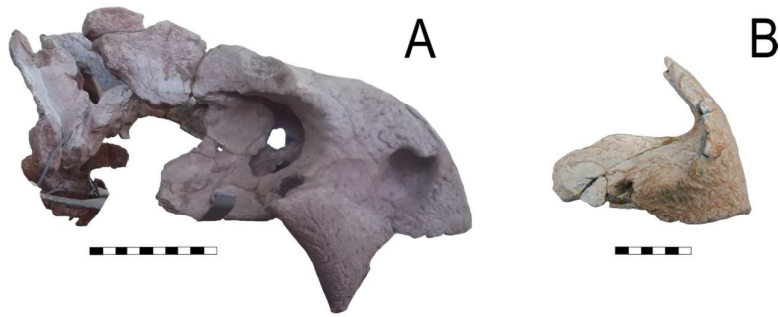


Fig. 4. Additional *Jachaleria* specimens analysed: A. Right view of an incomplete *J. candelariensis* skull (UFRGS-PV-0147-T). Scale bar: 10 cm. B. Left view (mirrored) of a fragment of fused pre-maxillae (MMACR-PV-0026-T). Scale bar: 5 cm.



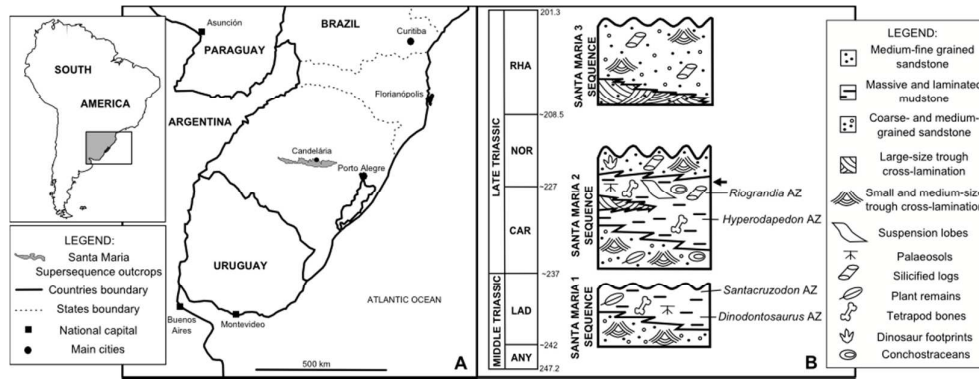


Fig. 5. The Santa Maria Supersequence (Middle - Upper Triassic): A. Geographic occurrence area, including Candelária municipality. B. Chronostratigraphy (modified from Zerfass *et al.*, 2003). The horizon where *Jachaleria candelariensis* was found is indicated by a black arrow. Absolute ages modified from original picture according to the International Chronostratigraphic Chart 2013.

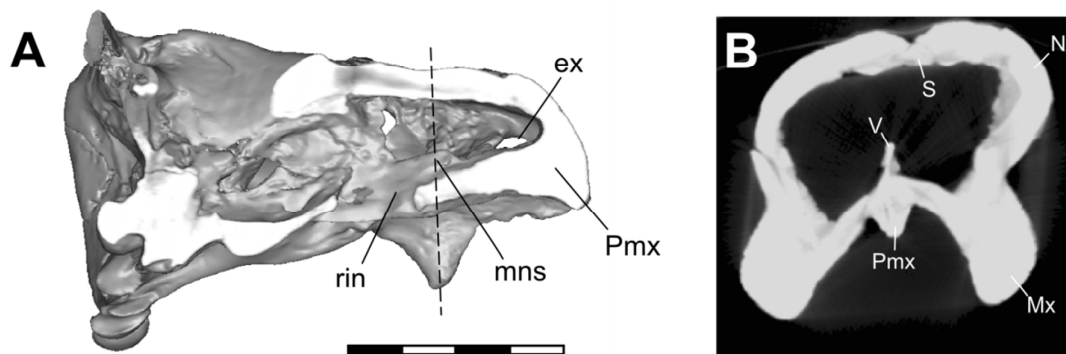


Fig. 6. The midnasal septum in *Jachaleria candelariensis* (UFRGS-PV-0151-T, holotype): A. CT scan image of the left half of the nasal cavity viewed under sagittal section. Dashed lines indicate the position of the slice presented in B. Scale: 20 cm. B. Coronal slice of the snout. ex: external nare opening; mns: middle nasal ossified septum; Mx: maxilla; N: nasal; Pmx: pre-maxilla; rin: right internal nare opening; S: supernumerary bone; V: vomer. Not in scale.

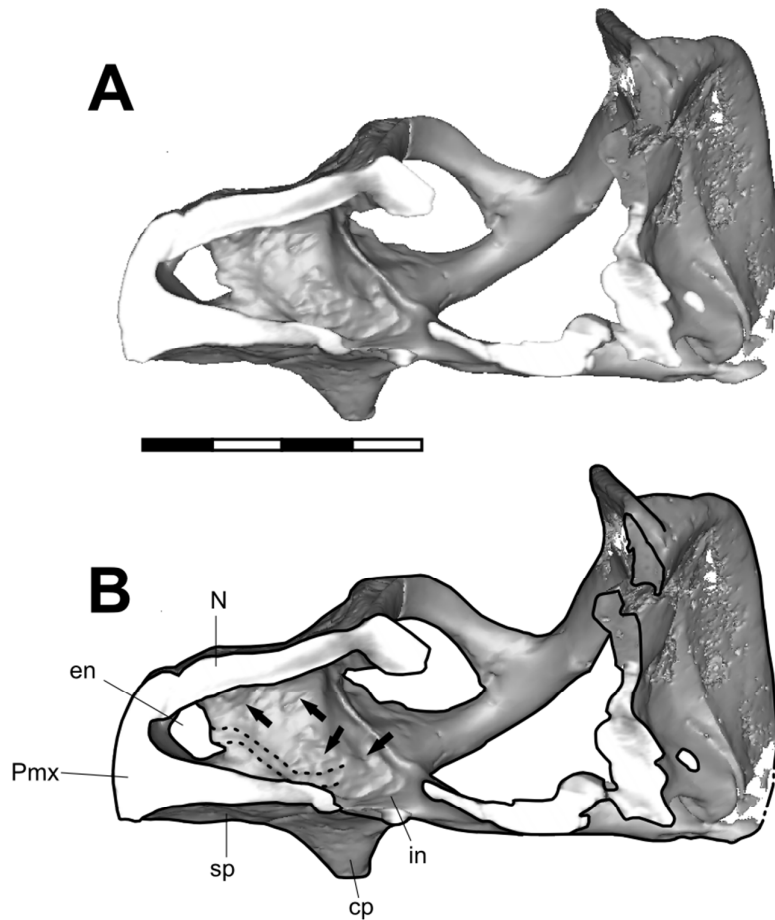


Fig. 7. Turbinal ridges in *Jachaleria candelariensis* (UFRGS-PV-0151-T): A. CT scan image of the right half of skull under sagittal section. Scale: 20 cm. B. interpretative drawn. cp: caniniform process of maxilla; en: external nare opening; in: internal nare opening (choana); N: nasal; Pmx: pre-maxilla; sp: secondary ossified palate. Dashed lines indicate turbinal ridges. Black arrows indicate indeterminate grooves. Not in scale.

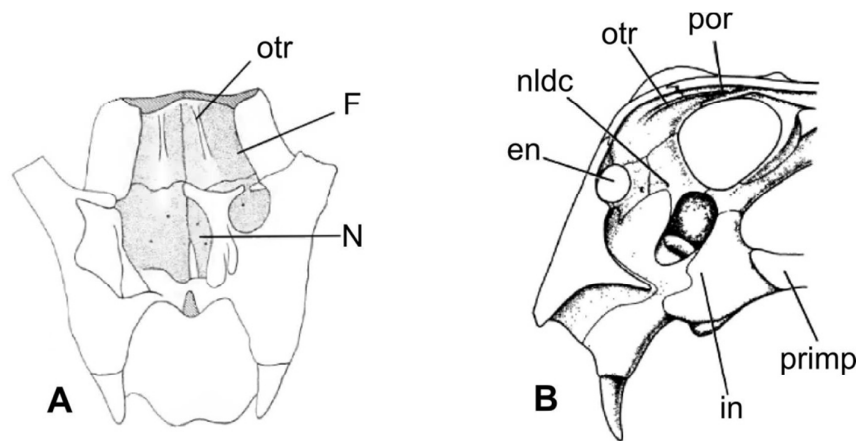


Fig. 8. Olfactory turbinal ridges in *Lystrosaurus* sp. A: ventral view of the frontal and nasal surface. Modified from Cluver (1971). B: Sagittal section. Modified from Hillenius (1994). Both figures are not in scale. en: external nare opening; F: frontal; in: internal nare opening (choana); otr: olfactory turbinal ridges; N: nasal; nldc: nasolacrimal duct channel; por: post-orbital recess; primp: primary palate.

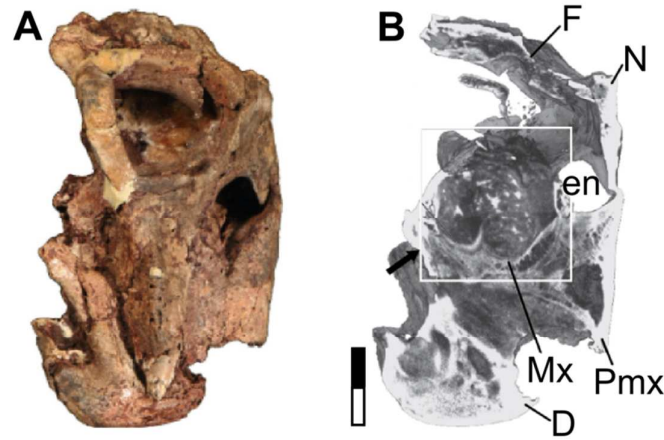


Fig. 9. *Lystrosaurus decilis* snout and turbinals. A: Anterior portion of skull fragment. B: Neutron Tomography Image, showing the nasal cavity. The square indicates the turbinals lamellae. Black arrow indicates the internal nare opening (choana). Scale bar: 2 cm. D: dentary; en: external nare opening; F: frontal; M: maxilla; N: nasal; Pmx: pre-maxilla. Modified from Laaß *et al.* (2010).

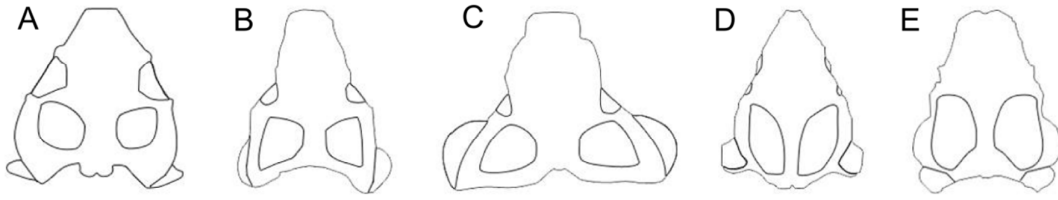


Fig. 10. Proportional comparison of Triassic dicynodont skulls: A. *Lystrosaurus* sp. (modified from Kemp, 2005). B. *Dinodontosaurus turpior* (modified from Morato, 2006). C. *Stahleckeria potens* (modified from Maisch, 2001). D. *Ischigualastia jenseni* (modified from Kemp, 2005). E. *Jachaleria candelariensis*. Not in scale.

# PARTE III

Anexos

**ANEXO A** – Resumo publicado no evento XXIII Congresso Brasileiro de Paleontologia (2013).



ISSN 1516-1811

***Paleontologia  
em Destaque***

Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia

Edição Especial



**XXIII Congresso Brasileiro de Paleontologia**

Gramado - Outubro/2013



**Paleontologia em Destaque. Edição Especial**  
**XXIII Congresso Brasileiro de Paleontologia**

**Editores para esta edição especial:** Ana Maria Ribeiro, Cecília Cunha Lana, Fernando Abdala, João Carlos Coimbra, Juliana Leme, Maria Judite Garcia.

**Diagramação:** Ana Maria Ribeiro, Leonardo Kerber, David Dias da Silva, Ricardo Bertoni, Demétrio Nicolaidis.

**Logotipo:** Vinicius Gomes

**Tiragem:** 600 exemplares. Distribuídos em 12 de outubro de 2013.

**Impressão:** Gráfica Editora Pallotti.

**Endereço:** MCN/FZBRS, Av. Salvador França, 1427, Jardim Botânico, Porto Alegre, RS.

**E-mail:** ana-ribeiro@fzb.rs.gov.br

**Web:** <http://www.sbpbrasil.org/>

Paleontologia em Destaque: boletim informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia. – Vol. 1, nº 1 (1984) –

ISSN: 1516-1811

1. Geociências. 2. Paleontologia. 3. Sociedade Brasileira de Paleontologia

**SOCIEDADE BRASILEIRA DE PALEONTOLOGIA (GESTÃO 2011 – 2013)**

**Presidente:** Roberto Ianuzzi (UFRGS)

**Vice-Presidente:** Max Cardoso Langer (USP)

**1º Secretário:** Átila Augusto Stock da Rosa (UFSM)

**2º Secretário:** Renato Pirani Guillard (UNESP)

**1ª Tesoureira:** Carolina Saldanha Scherer (UFRB)

**2ª Tesoureira:** Vanessa Gregis Pitana (MCN-FZBRS - *in memoriam*)

**Diretoria de Publicações:** Tânia Lindner Dutra (UNISINOS)



REAVIAÇÃO TAXONÔMICA DE *BARBERENASUCHUS BRASILIENSIS*  
(ARCHOSAURIFORMES), LADINIANO DO RIO GRANDE DO SUL (ZONA-  
ASSEMBLEIA DE *DINODONTOSAURUS*)

MARCO AURÉLIO GALLO DE FRANÇA<sup>1</sup>, JONATHAS DE SOUZA BITTENCOURT<sup>2</sup> & MAX CARDOSO LANGER<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratório de Paleontologia de Ribeirão Preto, FFCLRP-USP; <sup>2</sup>CPMTC, Instituto de Geociências, UFMG, MG, Brasil.  
marquinhobio@yahoo.com.br, mclanfer@ffclrp.usp.br, bittencourt.paleo@gmail.com

As rochas do Triássico do Rio Grande do Sul preservaram representantes da maioria dos grupos de Archosauriformes basais, incluindo os táxons estemáticos afins a Archosauria (Proterochampsidae e Doswelliidae), bem como as duas grandes linhagens deste clado: Pseudosuchia (Rauisuchia, Phytosauria e Aetosauria) e Ornithosuchia (Pterosauria, Silesauridae e Dinosauria). *Barberenasuchus brasiliensis* (MCP-220PV) foi primeiramente descrito como um pseudossúquio da linhagem Sphenosuchia (Crocodylomorpha basal), sendo constituído por um crânio relativamente bem preservado (apesar de significativa distorção tafonômica), áxis e possivelmente o atlas. Reavaliado posteriormente, a afinidade com Rauisuchia foi sugerida. No entanto, tais propostas não se basearam em análises numéricas explícitas. Neste trabalho, incluímos *Barberenasuchus brasiliensis* em matrizes de estudos filogenéticos recentes, a fim de testar suas afinidades. Para tal, o holótipo (único espécime atribuído ao táxon) foi analisado pessoalmente, com a produção de uma redescrição sucinta e a sua incorporação em duas matrizes filogenéticas recentes, posteriormente analisadas no programa TNT v. 1.0 (metodologia de buscas similares às análises originais). Em ambos os casos, *B. brasiliensis* é incluído no grupo-coroa Archosauria, mas não dentre os pseudossúquios, como proposto anteriormente. Ao contrário, este se posiciona entre os Ornithosuchia em ambas as análises: na primeira, forma-se uma politomia entre os principais táxons de Ornithosuchia, que contém *B. brasiliensis*; na segunda, o mesmo se posiciona como grupo-irmão de *Lewisuchus admixtus*, na base de Silesauridae. O posicionamento entre os Ornithosuchia é majoritariamente baseado na morfologia do neurocrânio, como a orientação horizontalizada do parabasisfenóide, ausência do recesso faringeal mediano, e direcionamento anterior/ventral do processo basipterigóide. Os resultados obtidos neste trabalho refutam as hipóteses de *B. brasiliensis* pertencer a Crocodylomorpha ou Rauisuchia, em favor de uma afinidade aos Dinosauriomorpha. Por possuir crânio preservado, *B. brasiliensis* torna-se um importante táxon para a compreensão da evolução de tal grupo, já que são raros os Dinosauriomorpha basais com elementos craniais preservados. Em contrapartida, por *B. brasiliensis* não possuir esqueleto pós-craniano bem preservado, muitas características importantes que diferenciam as linhagens Pseudosuchia e Ornithosuchia não puderam ser avaliadas, o que pode ter enviesado a análise. Tal hipótese será avaliada de forma mais pormenorizada em trabalhos futuros, que incluirão a completa redescrição do táxon. [FAPESP- 2011/23834-9]

RESULTADOS PRELIMINARES DA ANÁLISE TOMOGRÁFICA DA CAVIDADE  
NASAL DE *JACHALERIA CANDELARIENSIS* (THERAPSIDA: DICYNODONTIA)

HEITOR FRANCISCHINI & CESAR LEANDRO SCHULTZ

Laboratório de Paleovertebrados/JGC, UFRGS, Porto Alegre, RS, Brasil. heitorfrancischini@hotmail.com,  
cesar.schultz@ufrgs.br

*Jachaleria* é um dicinodonte Kannemeyeroidea endêmico da América do Sul, sendo a espécie *J. candelariensis* Araújo & Gonzaga, 1980 encontrada no topo da Sequência Santa Maria II (Triássico Superior da Bacia do Paraná) enquanto *J. colorata* provém dos níveis basais da Formação Los Colorados (Triássico Superior da Bacia de Ischigualasto-Villa Unión, Argentina). O gênero é conhecido por seu grande porte, presença de processos caniniformes nos maxilares (sem as típicas presas dos dicinodontes) e um osso "estranumerário" (*sic*) localizado mesialmente na face superior da região pré-orbital, entre os nasais e os frontais, o qual não existe em nenhum outro dicinodonte. Uma análise da tomografia tridimensional helicoidal do espécime UFRGS-PV0151-T (crânio de um



indivíduo adulto de *J. candelariensis*) permitiu a investigação de sua cavidade nasal, podendo ser feitas algumas inferências sobre a origem e a natureza deste osso extranumerário, bem como sobre a possível presença de turbinas. A análise das imagens foi feita com o software Mimics® 10.01. A cavidade nasal de *J. candelariensis* é ampla e ocupa grande parte da porção pré-orbital do crânio. O palato secundário, bem desenvolvido, é formado por pré-maxilares, maxilares, palatinos e, em menor escala, pelo vômer. Analisando as imagens tomográficas, não se observa nenhuma estrutura preservada que indique que o vômer se projetasse dorsalmente, através da cavidade nasal, para aparecer entre os nasais e frontais, na forma do referido osso extranumerário. A hipótese que melhor explica a origem deste osso é a de que, em decorrência do aumento proporcional da largura da região pré-orbital neste gênero de dicinodontes (em relação aos demais componentes do grupo), tenha havido um afastamento dos nasais e frontais, na área onde os pares destes ossos se contactam, sendo o espaço resultante preenchido pelo mesetmóide, parcialmente ossificado em sua porção dorsal. Estrias observadas na superfície interna dos maxilares do espécime estudado sugerem que um complexo de maxiloturbinas, mesmo que não plenamente ossificados, poderia estar presente em *Jachaleria* (tal como já identificado em *Lystrosaurus*). Esta feição, somada ao grande desenvolvimento do palato secundário e ao expressivo volume da cavidade nasal, reforçam a hipótese de que os dicinodontes (pelo menos os triássicos) fossem animais endotérmicos. [CNPq 131512/2012-9]

#### EVOLUCIÓN DEL AUTOPODIO ANTERIOR DE DASYPODIDAE (MAMMALIA, XENARTHRA, CINGULATA)

FERNANDO C. GALLIARI & ALFREDO A. CARLINI

División Paleontología de Vertebrados, Museo de La Plata, CONICET, La Plata, Buenos Aires, Argentina.  
fgalliari@hotmail.com, acarlini@fcnym.unlp.edu.ar

Los armadillos (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae) son animales de hábitos fosoriales que han sido frecuentemente incluidos dentro de los excavadores de tipo scratch-diggers. Los estudios comparativos referidos al esqueleto apendicular de Dasypodidae, en particular los autopodios, son escasos, al igual que su asociación con las características típicas de un *scratch-digger*. El objetivo de este estudio es analizar la morfología de los autopodios anteriores de Dasypodidae en un marco comparativo y filogenético. Se examinaron los autopodios anteriores de 62 ejemplares (adultos y subadultos) de Dasypodidae, que incluyeron a todos los géneros actuales, excepto *Calyptopractus*. De esta manera se caracterizaron morfológicamente los géneros actuales, para luego obtener caracteres de la región carpal y metacarpal que reflejan las relaciones entre los elementos de la mano. Los caracteres fueron mapeados en una filogenia pre-establecida que además incluyó cingulados extinguidos (†*Stegotherium*, †*Proeutatus*, †*Prozaedyus*, †*Peltephilus* y †*Propalaeohoplophorus*). La distribución de los caracteres fue confrontada con el número de dedos funcionales, con el desarrollo relativo del dedo III y con los hábitos fosoriales/cursoriales de cada taxón. Así, en los Euphractini, †*Peltephilus* y Eutatini la mano es pentadáctila, el dedo III es el más robusto aunque no es preponderante, y los elementos del carpo tienden a una condición de diplartría (condición que sería la primitiva para el grupo); en *Dasypus* hay reducción en el número de dedos funcionales, vinculada a una reducción de la condición diplátrica, una situación intermedia se aprecia en †*Stegotherium*, donde la mano es pentadáctila pero la diplartría se reduce en comparación con los euphractinis. Tanto *Tolypeutes* como *Priodontes* presentan el dedo III muy robusto, y los carpales asociados a él (e.g. el magno) se vuelven predominantes, la estructura de la mano en ambos podría estar indicando otro tipo de mecánica excavatoria, denominada hook and pull digging, asociada a la destrucción de los termiteros para la obtención del alimento. El género *Chlamyphorus* presenta características únicas, posiblemente vinculadas con la reducción extrema de su tamaño, los hábitos netamente cavícolas (viven prácticamente todo el tiempo debajo de la tierra) y el tipo de sustrato en el que viven.



**ANEXO I**

Título da Dissertação/Tese:

PALEOBIOLOGIA DE *JACHALERIA CANDELARIENSIS* ARAÚJO & GONZAGA, 1980 E  
COMENTÁRIOS SOBRE A TERMORREGULAÇÃO EM DICYNODONTIA

Área de Concentração: PALEONTOLOGIA

Autor: HEITOR ROBERTO FRANCISCHINI FILHO

Orientador: DR. CESAR LEANDRO SCHULTZ

Examinador: DR. ALEXANDRE LIPARINI CAMPOS

Data: 15/01/2014

Conceito: A (EXCELENTE)

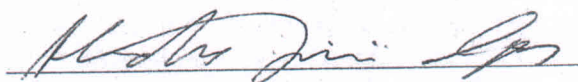
**PARECER:**

Em uma análise geral, o texto avaliado apresenta uma linguagem clara e está muito bem redigido. São poucos os trechos em que a ideia principal está ambígua. O conteúdo apresentado é pertinente à temática do programa no qual o aluno está matriculado, além de apresentar informações inéditas, que complementam o estado atual da arte sobre a evolução da termorregulação em dicinodontes.

Os objetivos propostos foram alcançados, como fica explícito no texto, apresentando uma revisão completa sobre a evolução dos dicinodontes, destacando os caracteres relacionados a taxas metabólicas maiores. Além disso, descreve a morfologia interna das estruturas preservadas na cavidade nasal de *Jachaleria candelariensis* relacionando-as a hábitos de vida mais ativos e a possibilidade de regulação térmica nesta espécie. Esta descrição é inédita e o artigo elaborado pelo aluno e seu orientador, quando publicado, irão contribuir e complementar o conhecimento acerca do panorama geral sobre a evolução da endotermia nos grupos relacionados à linhagem evolutiva dos mamíferos.

Pelo acima exposto meu parecer é favorável à aprovação do aluno Heitor Roberto Francischini Filho atribuindo-lhe o conceito máximo A (EXCELENTE).

Agradeço a consideração e o convite para participar desta banca avaliadora e parabeno ambos, aluno e orientador, pelo excelente texto.



Prof. Dr. Alexandre Liparini Campos

LABORATÓRIO DE PALEONTOLOGIA  
Prof. Dr. Alexandre Liparini Campos

P.S.

Abaixo encontra-se destacado alguns comentários pontuais para consideração e reflexão do aluno:

Destaques:

- Redação: clara, objetiva, inteligível
- Revisão bibliográfica: abrangente, atual
- Listagens completas das características diagnósticas dos clados considerados

Comentários para reflexão:

PARTE I

- Pg. 10, 11 – qual significado ou sentido de usar “Subclasse”, “Ordem” e “Subordens” em um sistema filogenético? Se Synapsida é uma Subclasse, como que Mammalia seria uma Classe? E se Therapsida é uma Ordem e Cynodontia uma Subordem, o que seria Primata, Chiroptera, Cetacea, etc. Sugestão é não usar, só se referindo a clados ou táxons, etc.
- Pg. 19 – O que vem primeiro o estilo mais ativo ou as adaptações? Como cada uma das características favoreceria um organismo sem um estilo de vida mais ativo? Quais suas outras funções possíveis?
- Pg. 20 – Qual o grau de incerteza ao se assumir que a musculatura adutora era dividida, já que seria uma sinapomorfia de Dicyodontia (ou seja, se em nenhum outro grupo ela é subdivida, como ter maior certeza disso)?
- Pg. 22 – Há algum trabalho com animais atuais que demonstra essa relação entre presença do palato secundário e o aumento da eficiência da inspiração de O<sub>2</sub>?
- Pg. 30 – O Índice Occipital já foi testado em organismos atuais?
- Pg. 34 – Interessante a observação de que os turbinais teriam evoluído independentemente dentro de Theriodontia.
- Pg. 35 – Em relação ao número de costelas nas regiões cervical e lombar, não seria verificável pela áreas de articulação com as respectivas vértebras?
- Pg. 37 – O que significa em termos locomotores ter uma lâmina escapular formando 40° em relação à vertical e com a borda posterior mais fina? Como interligar esse parágrafo com o anterior?
- Pg. 45 – Há alguma possibilidade do material de dicyodontes do Cretáceo da Austrália ter sido originado de retrabalhamento?
- Pg. 56 – A análise integradora, ao meu ver, ficou mais para “considerações” ou “apanhado geral” da Parte I, do que uma análise integradora propriamente dita. Na minha opinião, essa análise deveria ser algo que fizesse a ligação entre o que foi apresentado na Parte I e o artigo apresentado na Parte II. Algo no sentido de como que todo esse contexto apresentado se encaixa e se relaciona com o artigo?



02-2019



- pág. 35, 2º parágrafo: “Bandyopadhyay (1988)...”
- pág. 35, 2º parágrafo: “...com o ângulo entre ambas aumentando quanto mais posteriores...”. Frase não está bem escrita.
- pág. 39, item 2.2: O texto se estende muito, citando todos os gêneros encontrados em cada ZA. Embora seja uma boa compilação da literatura, fica maçante para o leitor. Sugiro redução deste item, principalmente porque o foco do trabalho não são os dicinodontes permianos. E com as citações da bibliografia, aquele que tiver interesse buscará essa informação na literatura.
- pág. 41, legenda da figura 19: “...registros de Anomodontia...”
- pág. 42: A figura 21 precisa apresentar melhor resolução. O texto da legenda apresentado na figura A, bem como a identificação dos grupos, não está claro.
- pág. 44: Após a citação de todos os gêneros, não está clara qual foi a fonte bibliográfica para a citação de todos os gêneros encontrados nessa ZA. Também questiono a necessidade de citação de todos os gêneros. Acredito que citar apenas os grandes grupos (biarmosúquios, dinocefálios, etc.) já seja suficiente.
- pág. 47, 1º parágrafo: “A última Zona de Associação...”
- pág. 48, 1º parágrafo: “... apresenta uma distribuição paleobiogeográfica cosmopolita...”
- pág. 52, 2º parágrafo: O autor está remetendo novamente ao zoneamento bioestratigráfico das formações sul-americanas. Sugiro remeter novamente, aqui, à figura 4B.
- pág. 53: “... Formação Ischigualasto da Argentina (Ladiniano)...”
- pág. 54, legenda da figura 25: O autor cita que o espécime de San Juan não apresenta número tomo. Vi pessoalmente este material, e ele aparece citado como R-55. Embora não pareça ser um número oficial, é assim que está registrado no Museo de Ciencias Naturales de San Juan.
- Em relação às referências bibliográficas (pág. 58), faltaram as seguintes citações, que constam no texto mas não aparecem citadas neste item: Angielczyk & Kurkin 2003 A ou B – aparece apenas uma citação de 2003; Bandyopadhyay 1988; Bonaparte et al. 2001; Catuneanu et al. 2002; Rybczynski & Reisz 2001.
- A referência de Oliveira et al. 2010 está citada no item referências bibliográficas, mas não aparece no texto.
- A citação de Bonaparte & Sues é citada como 2005, mas no texto consta 2006. Não sei se refere-se ao mesmo trabalho.
- Também a citação de Laaß et al. consta como 2001, mas no texto aparece como 2010.
- A citação de Leal et al. consta como 2004, mas no texto aparece como 2003.
- A citação de Lucas 1993 aparece no texto como 1993 A.

- A citação de Schwanke & Araújo-Barberena 1995 precisa ser alterada para Schwanke-Peruzzo & Araújo-Barberena 1995.

Sugestões para o artigo submetido à revista Lethaia:

- pág. 6, início da página: "... possible homeothermic/endothemic metabolism for this taxon and dicynodonts..."

- pág. 6, 2º parágrafo de materiais e métodos: Os autores citam "These specimens, housed in the collection of Museu Municipal Aristides Carlos Rodrigues (MMACR)..." Na verdade, neste parágrafo, os autores também falam do material UFRGS-PV-0147-T, depositado na UFRGS. Isso precisa ser especificado aqui, embora a citação da sigla esteja especificada no parágrafo anterior, quando da citação do holótipo.

- pág. 11, 1º parágrafo: "... according to Cox (1965), ~~but~~ and at the same time..."

- pág. 13, última linha: "... Rybczynski & Reisz, 2001).

- pág. 20, 2º parágrafo: "... in the Middle-Late Triassic Chañares Formation..."

- pág. 21, 2º parágrafo: "... (and probably all other Triassic dicynodonts) could..."

- No item das referências bibliográficas, a citação de Barry consta como 1967, mas no texto é citado como 1969.

- Algumas citações constam desse item, mas não aparecem citadas no texto do artigo: Bennett & Ruben 1986; King 1981; Kemp 2007; Ray 2006.

- No item das referências bibliográficas, a citação de Laaß et al. consta como 2001, mas no texto aparece como 2010.

- Na legenda da figura 3, sugiro especificar as vistas das diferentes posições do crânio de *Jachaleria*.

- Na legenda da figura 5: "... Geographic occurrence area...". "...B. Chronostratigraphy...". "... The horizon where...". "... modified from original ~~the~~ picture..."

- Na legenda da figura 9: "*Lystrosaurus declivis* snout..."

Parabenizo o autor pelo excelente trabalho realizado, tanto no levantamento bibliográfico, quanto no uso de ferramentas que tentam elucidar a evolução do clado Dicynodontia. Por esse motivo, atribuo o conceito A para a presente dissertação.



Profª. Drª. Cristina Silveira Vega

06/02/2014



## PARTE II

- Pg. 4 – No segundo parágrafo há algo interessante ao qual teria que encontrar uma forma de justificar/explicar no que se refere ao material analisado: estrias ou cadeias não relacionadas à termorregulação e sim aos turbinais olfatórios (como reconhecer a diferença?)
- Pg. 9 e 10 – Lista as características que King relaciona à termorregulação em dicinodontes e no parágrafo seguinte diz que alguns não estão presentes em dicinodontes? Está contradizendo o que King apresentou, ou são considerações apenas para alguns táxons dentro de dicinodonte? Deveria esclarecer melhor a relação entre esses dois parágrafos.
- Pg. 20 – Acredita que essa informação de centenas de ossos desarticulados de pelo menos 4 indivíduos é evidência suficiente para falar em hábitos gregários? Para essa tafocenose eu acho que não. Talvez juntando com outras evidências, mas só por esse afloramento eu não diria isso.
- Para o artigo, de uma forma geral, traria menos da parte de revisão e focaria mais nos resultados encontrados a partir das tomografias e as suas implicações exclusivamente para *Jachaleria candelariensis*. Concentre a atenção nas novidades que sua pesquisa apresentou.

### Correções/sugestões textuais:

## PARTE I

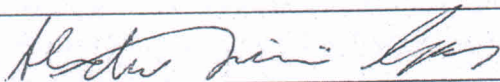
- Pg. 5 – Não há uma justificativa dentro do tópico, apenas objetivos.
- Pg. 7 – Coordenadas com o sinal negativo devem apresentar os indicativos N e L, ou então, sem o sinal negativo e com os indicativos S e O.
- Pg. 9 – Holótipo foi tomografado, mas deixar mais claro que os outros materiais não.
- Pg. 9 – “dissertações” sugere-se “dissertação”, já que se refere apenas a Morato (2006).
- Pg. 10 – “uma única fenestra temporal no crânio” deveria incluir algo como “limitada pelos ossos pós-orbital, esquamosal, quadrado-jugal e jugal”, para diferenciar de Euryapsida.
- Pg. 15 – “clado composto por dois outros clados mais inclusivos” deve ser “clado composto por dois outros clados menos inclusivos”. Um grupo não pode conter outro que inclua mais espécies.
- Pg. 21 – O que significa estar a latitudes maiores do que 30° no Permiano? Seria interessante incluir um mapa com a paleogeografia deste período.
- Pg. 23 – incluir uma “,” depois de “e.g.”
- Pg. 30 – “crâneo” sugere-se “crânio”
- Pg. 35 – “odontóide” sugere-se “odontoide”
- Pg. 36 – “mais extenso e detalhado é feito” sugere-se “mais extenso e detalhado foi feito”
- Pg. 45 e 49 – “subassembliás” e “Assembliá” deve ser “subassembleias” e “Assembleia”, respectivamente.
- Numerações das páginas não deveria ser sequencial [sem se reiniciar] entre todas as partes?



## PARTE II

- Pg. 4 – Como todas as características listadas aqui se apresentam em Aves? Cada uma que se repetisse em sinápsidos e em aves poderia ter uma relação ainda mais forte com taxas metabólicas mais altas.
- Pg. 5 – “3m” sugere-se “3 m”
- Pg. 11 – “but ... also indicates a grazer”. É discordante ou concordante afinal?
- Pg. 11 e 12 – Poderia relacionar aqui a função das presas com a endotermia.
- Pg. 14 – “presence of a lamellar structures” sugere-se “presence of lamellar structures” ou “presence of a lamellar structure”
- Pg. 15 – Pela Fig. 10 não ficou claro, para mim. Você teria algumas medidas e proporções? Acredito que uma ou duas frases substituiriam bem a figura. Além disso, existe algum trabalho que verifica essa diferença em organismos atuais?
- Pg. 16 – “suggesting that this bone could be a different origin” me soou incompleto, acredito estar faltando alguma palavra. Talvez “be of a different”
- Pg. 21 – “are no accessible” não seria “are not accessible”? e “can be failed” me soou falho. Experimente outros termos, talvez “faulty” ou “flaw”.

Assinatura:



Data:

10/02/2014

Ciente do Orientador:

Ciente do Aluno:

<b>ANEXO I</b>
Título da Dissertação/Tese:
PALEOBIOLOGIA DE <i>JACHALERIA CANDELARIENSIS</i> ARAÚJO & GONZAGA, 1980 E COMENTÁRIOS SOBRE A TERMORREGULAÇÃO EM DICYNODONTIA
Área de Concentração: PALEONTOLOGIA
Autor: HEITOR ROBERTO FRANCISCHINI FILHO
Orientador: DR. CESAR LEANDRO SCHULTZ
Examinador: DR. PABLO GUSMÃO RODRIGUES
Data: 15/01/2014
Conceito: A (excelente)
<b>PARECER:</b>
<p>O aluno desenvolveu um projeto de pesquisa que deu origem a um artigo bem elaborado e, nesta dissertação, produziu também um texto introdutório sobre o seu projeto e uma boa caracterização geral do grupo Dicynodontia, abrangendo relações filogenéticas, distribuição temporal e características morfológicas com enfoque funcional. De modo geral, o trabalho é escrito de forma clara, o texto é bem estruturado, e a discussão realizada a respeito da paleobiologia do táxon estudado e dicinodontes em geral é bastante profícua e coerente com os resultados da pesquisa realizada.</p> <p>Em termos de forma, são muito raros os erros de digitação ou gramaticais (caberia atentar para o uso do advérbio “onde”, algumas vezes sem se referir a algum lugar, e alguns pronomes átonos que, pelo português formal, não deveriam estar em próclise, sobretudo iniciando uma frase), e as ilustrações são bem construídas e claras (somente a figura 21, estando na parte I e não no artigo, poderia ter sido modificada para o português). No que tange ao conteúdo, o trabalho, no geral, não contém falhas com relação aos dados reportados ou erros conceituais. Apenas na página 29, é utilizado o termo “simplesiomórfico” como sinônimo de “homoplástico”, quando, no caso, a plesiomorfia seria a ausência de propalinia, e seu surgimento independente em duas linhagens configuraria uma homoplasia. Além disso, no artigo, o cinodonte <i>Riograndia</i> foi referido como sendo um brasilodontídeo, porém, em análises filogenéticas, este táxon usualmente não forma um clado monofilético exclusivamente com <i>Brasilodon</i> e <i>Brasilitherium</i>.</p> <p>Com respeito ao tema central da pesquisa, caberiam algumas ponderações, não como crítica ao trabalho ou contrariedade às conclusões e inferências realizadas, mas no sentido de somar à discussão. De fato, os dicinodontes apresentam muitas características que indicam uma fisiologia complexa e diferenciada do que seria um padrão “reptiliano”, todavia,</p>

3



*per se*, não estariam necessariamente associadas a altas taxas metabólicas basais e endotermia. Interações sociais, dimorfismo sexual (o que em paleontologia é difícil ser uma certeza), e comportamento gregário, por exemplo, são fatores que não precisam ter relação direta com taxas metabólicas e ainda podem, em algum grau, ser identificados em ectotermos (entre vertebrados, ciclídeos, atualmente, e talvez dinossauros não-avianos, cujo status metabólico é controverso). Quanto à postura dos membros, além de haver endotermos com postura semi-ereta (*i.e. Tachyglossus*), a posição ortógrada pode refletir uma adaptação locomotora, mas a locomoção não necessariamente seria sustentada aerobicamente. Além disso, o padrão dicotômico pode tornar mais complicada sua interpretação funcional. Ademais, todas as complexas adaptações morfológicas para um maior processamento do alimento também não necessariamente precisam ser vinculadas a um aumento significativo da demanda energética e endotermia, podendo estar associadas à herbivoria por si, em animais de metabolismo basal compatível com o padrão ectotermo.

Já na histologia óssea, a ausência de anéis é indício de crescimento contínuo, mas isso também pode estar associado a uma homeotermia inercial, especialmente para animais de maior porte ou a um clima termicamente estável (pela relação superfície/volume, *Jachaleria*, inclusive, talvez não precisasse de calor endógeno para termorregulação em si, o que também não significa que não fosse endotérmico, com altas taxas metabólicas basais). E o osso tipicamente fibrolamelar, ricamente vascularizado, indica altas taxas de crescimento, o que certamente tem relação com o metabolismo, porém, além de não aparecer claramente em alguns endotermos de pequeno tamanho, esse padrão é encontrado em dinossauros não-avianos, para os quais não se atribui a presença de turbinas respiratórias (*e.g. Ruben et al., 1996 - The metabolic status of some Late Cretaceous dinosaurs. Science 273:1204-1207*).


Os turbinas respiratórias, por sua vez, estariam causalmente ligados a altas taxas metabólicas, e, sendo assim, é muito importante a descoberta das cristas na face medial do maxilar de *Jachaleria*. Toda a discussão feita a partir disso, reforçada pelas características mais indiretas que, em conjunto, sugerem um modo de vida mais ativo, é bastante consistente, incluindo também a relação de turbinas respiratórias e um palato secundário relativamente mais longo em *Jachaleria* e a interpretação para o osso extranumerário associado ao crescimento da região pré-orbital do crânio. E somam-se a isso todas as complexas adaptações do aparato mastigatório e propalínia.

De qualquer modo, é possível que o autor encontre algum ceticismo quanto à evidência das cristas de maxiloturbinas em *Jachaleria* (aliás, a indicação dessas cristas no tereocefálio *Glanosuchus* por Hillenius, 1994, citada nesta dissertação, foi posteriormente refutada por Sigurdson, 2006 - *New features of the snout and orbit of a therocephalian therapsid from South Africa. Acta Palaeontol. Pol. 51:63-75*). Para dirimir dúvidas que

3

eventualmente possam ser levantadas, poderia ser elaborada uma ilustração enfatizando a simetria bilateral da estrutura (já que até então foi observada em um único espécime), o que claramente distingue-se de quaisquer outras irregularidades de superfície (em outro momento, as imagens de *Jachalaria* também poderiam ser digitalmente processadas em outros programas, como o VGStudio Max©). Com efeito, a crista mostrada está localizada na região de passagem do ar para a nasofaringe e sua interpretação é também corroborada pela identificação de turbinas em *Lystrosaurus decilis* por Laaß *et al.* (2010).

Enfim, esta dissertação, incluindo o artigo produzido, pelos dados apresentados e a discussão realizada, fornece uma importante contribuição para esse complexo tema, e seria interessante que tivesse prosseguimento a linha de pesquisa deste trabalho.

Assinatura: 

Data: 10/02/2014

Ciente do Orientador:

Ciente do Aluno:

**ANEXO I**

Título da Dissertação/Tese:

**"PALEOBIOLOGIA DE JACHALERIA CANDELARIENSIS ARAÚJO & GONZAGA, 1980 E COMENTÁRIOS SOBRE TERMORREGULAÇÃO EM DYCYNODONTIA"**

Área de Concentração: PALEONTOLOGIA

Autor: HEITOR ROBERTO FRANCISCHINI FILHO

Orientador: Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz

Examinador: Profa. Dra. Cristina Silveira Vega

Data: 06/02/2014

Conceito: A

**PARECER:**

*Nas folhas em anexo.*

Area with horizontal lines for writing a review, crossed out with a diagonal line.



Lined area for text or notes, crossed out with a diagonal line.

Assinatura: *Cristina Silveira Zeger*

Data: *06/02/2014*.

Ciente do Orientador:

Ciente do Aluno:

## Parecer da dissertação de Mestrado de Heitor Roberto Francischini Filho

O trabalho apresentado está muito bem estruturado, respeitando as normas para trabalhos científicos, além de apresentar novidades que estão muito bem relatadas no artigo científico submetido pelo autor.

As observações apresentadas abaixo são comentários e sugestões, além de pequenas correções gráficas, que poderão ser incorporadas à versão final do trabalho e do artigo.

- abstract, 10ª e 11ª linhas: "... In this dissertation, a bibliographic revision about such adaptations and a discussion about its origin and evolution within Anomodontia is presented."
- material estudado, pág. 6, 1º parágrafo: Sugiro citar que o quadrado e o esquamosal, embora não estejam preservados, estão reconstituídos por gesso.
- metodologia, pág. 9, 2º parágrafo: Os espécimes tomografados, que foram analisados, fotografados e ilustrados na seção 1.2.1, incluem os materiais pós-cranianos? Sugiro especificar.
- metodologia, pág. 9, 2º parágrafo: O autor cita que as teses de Doutorado de Schwanke 1998 e Vega-Dias 2005 não foram publicadas oficialmente. Na realidade, a tese de Vega-Dias 2005 foi apresentada sob forma de artigos científicos, e se os dados comparados foram feitos utilizando umas das publicações, e não dados do texto integrador, isso precisa ser mencionado.
- morfologia e anatomia, pág. 19, 1º parágrafo: "... passando por grandes pastadores..."
- pág. 19, citação de rodapé: o trabalho de Ray (2005) não é "et al."
- pág. 20, 1º parágrafo: "Em Dicynodontia, a porção...."
- pág. 22, 1º parágrafo: "... contrastando com o proposto por Retallack..."
- pág. 24, 2º parágrafo: "...articulação crânio-mandibular de um espécime..."
- pág. 24, 3º parágrafo: "... dentária lateral, utilizada na maceração..."
- pág. 25, 2º parágrafo: "... Crompton & Hotton (1967)..."
- pág. 27, 1º parágrafo: "... os ciclos mastigatórios de várias espécies..."
- pág. 29, 1º parágrafo: "... indica que ~~a~~-esta espécie...."
- pág. 29, 1º parágrafo: "... suas mandíbulas conhecidas ~~e~~ publicadas..."
- pág. 30, 1º parágrafo: "... cujo movimento vertical do crânio seria..."
- pág. 30, 2º parágrafo: "... e semi-esférica, cuja região mais ..."
- pág. 33, 1ª linha: "... por Barry (1967)..."
- pág. 35, 1º parágrafo: "... Ray (2006) como sendo responsável..."