

Universidade Federal do Paraná

Barbara Aline Mainardes Dutra

Therapsida, Dicynodontia: aspectos gerais e registros brasileiros

Curitiba

2015

Barbara Aline Mainardes Dutra



Therapsida, Dicyodontia: aspectos gerais e registros brasileiros

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado à Universidade Federal do Paraná como requisito parcial para obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Cristina Silveira Vega.

Curitiba

2015

AGRADECIMENTOS

A esta universidade, seu corpo docente, direção e administração que oportunizaram a realização deste trabalho.

A minha orientadora, Prof.^a Dr.^a Cristina Silveira Vega, pela oportunidade e apoio na realização deste trabalho, por dividir todo o seu conhecimento sobre o tema, com correções e sugestões, e pelo suporte e empenho dedicados durante este curto período de tempo.

A minha família, meus pais, Iran e Debora, e meu irmão Nicolas, pelo incentivo e apoio incondicional.

Aos meus colegas e amigos, que me acompanharam durante esta jornada.

A todos que direta ou indiretamente fizeram parte da minha formação.

RESUMO

Os Dicynodontia pertencem ao grupo dos Synapsida e dentro destes, dos Therapsida, estes últimos genericamente chamados tradicionalmente de “répteis mamaliformes”. Os dicinodontes foram os herbívoros dominantes de seu tempo, durante os períodos Permiano e Triássico. Nesses períodos, os continentes estavam unidos, formando o Pangea. Globalmente, o clima do Permiano é representado por subtropicais áridos, altas temperaturas e circulação de monções, e o do Triássico é representado por verões quentes, invernos frios e poucas chuvas. Os dicinodontes estavam distribuídos, principalmente no Gondwana no Período Permiano, e no Triássico se tornam cosmopolitas, e apresentam grande importância bioestratigráfica principalmente para os estratos permianos. Dentre os Therapsida, são considerados grupo-irmão de Dinocephalia. Dentre os dicinodontes registrados no Brasil, o gênero *Endothiodon* é registrado no Permiano, assim como um esqueleto atribuído a Pylaecephalidae. Dentre os gêneros triássicos, destacam-se *Dinodontosaurus*, *Stahleckeria*, *Ischigualastia* e *Jachaleria*. No Laboratório de Paleontologia (LabPaleo) do Setor de Ciências da Terra da UFPR estão depositadas algumas amostras cranianas e pós-cranianas de dicinodontes, correspondendo a um crânio parcial associado a mandíbula, um dentário, uma vértebra, duas costelas, duas escápulas, um ílio e dois fêmures. Devido às diferenças de tamanho, foi possível identificar ossos atribuídos a animais adultos e também a juvenis. Os fósseis encontram-se bastante alterados por processos diagenéticos. Embora o material não esteja bem preservado o suficiente para uma identificação taxonômica precisa, acredita-se que sejam amostras de *Dinodontosaurus*, considerando que as peças foram coletadas em afloramentos correspondentes ao Triássico Médio do Rio Grande do Sul.

Palavras-chave: Dicynodontia, Anomodontia, Brasil, Permiano, Triássico.

ABSTRACT

The Dicynodontia belongs to the group of Synapsida Therapsida, the latter generally called "mammal-like reptiles". The dicynodonts were the dominant herbivores of their time, during the Permian and Triassic periods. In these periods, the continents were united, forming the Pangea. Globally, the Permian climate is represented by arid subtropics, high temperatures and monsoon circulation, and the Triassic is represented by hot summers and cold winters. The dicynodonts were distributed mainly in Gondwana in the Permian period, becoming cosmopolitan in the Triassic, with biostratigraphic importance mainly for the Permian strata. Inside Therapsida, they are considered the sister-group of Dinocephalia. Among the dicynodonts registered in Brazil, *Endothiodon* is registered in the Permian, and also a skeleton assigned to Pylaecephalidae. In the Triassic, stand out *Dinodontosaurus*, *Stahleckeria*, *Ischigualastia* and *Jachaleria*. In the Paleontology Laboratory (LabPaleo) of Earth Sciences Sector, UFPR, are deposited some cranial and post-cranial samples of dicynodonts, corresponding to a partial skull associated with jaw, one dentary, one vertebrae, two ribs, two scapulae, one ilium and two femura. Due to differences in size, it was possible to identify material assigned to adult and also juveniles specimens. The fossils are altered by diagenetic processes. Although the material is not preserved well enough for a precise taxonomic identification and considering that the pieces were collected from outcrops corresponding to the Middle Triassic of Rio Grande do Sul, the skeleton samples probably belongs to *Dinodontosaurus*.

Key-words: Dicynodontia, Anomodontia, Brazil, Permian, Triassic.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1: Paleogeografia do Permiano Superior, evidenciando a formação do Pangea.

Figura 2: Paleogeografia do Triássico Inferior e o Pangea ainda formado.

Figura 3: Cladograma evidenciando as relações filogenéticas dos Amniota.

Figura 4: Cladograma evidenciando as relações filogenéticas dos Anomodontia.

Figura 5: Cladograma com as relações de parentesco entre dicinodontes permianos e triássicos, baseado em características cranianas e pós-cranianas.

Figura 6: Cladograma que mostra a evolução do esqueleto pós-craniano.

Figura 7: Cronoestratigrafia das unidades do Triássico do sul do Brasil.

Figura 8: Vista lateral de dicinodontes encontrados no Brasil.

Figura 9: Material craniano e mandibular depositado no LabPaleo (SCT/UFPR). a, b: Porção craniana e mandíbula associada (UFPR 0284 PV); c-e: Dentário juvenil (UFPR 0285 PV).

Figura 10: Fragmento vertebral UFPR 0283 PV depositado no LabPaleo (SCT/UFPR).

Figura 11: Costelas direitas depositadas no LabPaleo (SCT/UFPR). a, b. UFPR 0281 PV; c-e. UFPR 0282 PV.

Figura 12: Escápulas esquerdas depositadas no LabPaleo (SCT/UFPR). a, b. UFPR 0277 PV. c, d. UFPR 0278 PV.

Figura 13: Ílio esquerdo juvenil UFPR 0280 PV depositado no LabPaleo (SCT/UFPR).

Figura 14: Fêmur direito UFPR 0276 PV depositado no LabPaleo (SCT/UFPR).

Figura 15: Fêmur esquerdo UFPR 0279 PV de indivíduo juvenil depositado no LabPaleo (SCT/UFPR).

LISTA DE ABREVIATURAS

p. ac. – processo acrômio

D – dentário

f. pop. – fossa popliteal

gl. – cavidade glenóide

Mx – maxila

Pmx – pré-maxila

prz. – pré-zigapófise

ptv. – processo transverso

poz. – pós-zigapófise

trm. – trocânter maior

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	8
2. JUSTIFICATIVA.....	10
3. OBJETIVOS.....	11
3.1. Objetivos específicos.....	11
4. MATERIAIS E MÉTODOS.....	12
5. CARACTERÍSTICAS GERAIS DOS DICINODONTES.....	13
6. PALEOGEOGRAFIA E PALEOCLIMA DO PERMIANO E TRIÁSSICO E A DISTRIBUIÇÃO DOS DICINODONTES.....	15
7. PALEOECOLOGIA.....	18
8. FILOGENIA.....	20
9. IMPORTÂNCIA BIOESTRATIGRÁFICA.....	23
10. DICINODONTES DO BRASIL.....	27
11. DICINODONTES DEPOSITADOS NO SCT/UFPR.....	30
12. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	37
13. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	39

INTRODUÇÃO

Os Dicynodontia pertencem ao grupo dos Synapsida, tendo como principal característica sinapomórfica a presença de um único par de fenestras temporais. Dentre os Synapsida, os Dicynodontia estão dentro do grupo dos Therapsida, animais genericamente chamados de “répteis mamaliformes”. Os dicinodontes foram animais herbívoros que viveram durante os períodos Permiano e Triássico (KING, 1993; SURKOV & BENTON, 2004; RAY, 2006; FRÖBISCH, 2009). Foi um dos poucos grupos que sobreviveu à extinção em massa do final do Permiano, e teve uma nova irradiação no Triássico (ABDALA & DORNELLES, 2002; FRÖBISCH, 2009).

Os dicinodontes viviam em ambientes pantanosos, apresentavam hábito social e eram animais gregários (BAJDEK *et al.*, 2014). Conviveram com anfíbios, outros répteis incluindo dinossauros (SCHULTZ *et al.*, 2000; ABDALA & DORNELLES, 2002; VEGA-DIAS & SCHULTZ, 2007). Eles tiveram uma distribuição praticamente cosmopolita, principalmente durante o Triássico, e foram extintos no final do Triássico Superior (RAY, 2006).

Os dicinodontes surgiram durante o Período Permiano, no qual já estava formado o supercontinente Pangea, o qual apresentava continentalidade, o que resultou em um clima cujos verões eram muito quentes nos trópicos, e com temperaturas baixas em altas latitudes (FLUTEAU *et al.*, 2001). A continentalidade foi reduzida pela presença de grandes lagos no Gondwana, a partir do final do Permiano (FLUTEAU *et al.*, 2001). No Período Triássico ainda se mantinha esse supercontinente, que passou a apresentar predominantemente um clima árido e semiárido (TUCKER & BENTON, 1982).

No Brasil são registrados seis clados de dicinodontes. O gênero *Endothiodon* é representativo do Permiano, e os gêneros *Dinodontosaurus*, *Stahleckeria*, *Ischigualastia* e *Jachaleria* são representantes do período Triássico (FRÖBISCH, 2009). Um novo espécime do Permiano foi descrito mais recentemente, como sendo pertencente ao clado Pylaecephalidae, considerados dicinodontes basais (DIAS-DASILVA, 2012).

As relações filogenéticas do grupo são bastante conflitantes, pois durante muito tempo a pesquisa baseava-se apenas em características cranianas (SURKOV & BENTON, 2004; RAY, 2006). Considerando estudos filogenéticos que abrangem características cranianas e pós-cranianas, um consenso é a monofilia dos clados triássicos (SURKOV & BENTON, 2004; VEGA-DIAS, 2005; RAY, 2006). Os dicinodontes têm grande importância bioestratigráfica para depósitos não marinhos de seu tempo, principalmente para África do Sul, América do Sul e China (FRÖBISCH, 2009).

JUSTIFICATIVA

Existem muitos estudos com os dicinodontes, em mais de 150 anos de pesquisa, e este trabalho irá compilar as informações da ocorrência deste grupo no Brasil e no mundo, contribuindo assim para um melhor entendimento dessas formas extintas.

O trabalho também pretende auxiliar na caracterização de amostras depositadas no Laboratório de Paleontologia (LabPaleo) do Setor de Ciências da Terra da UFPR, realizando a descrição e identificação das peças.

OBJETIVOS

Este trabalho tem como objetivo realizar um levantamento bibliográfico sobre os aspectos gerais dos dicinodontes, bem como descrever amostras correspondentes a esse clado depositadas no LabPaleo do SCT/UFPR.

Objetivos Específicos

- Realizar um levantamento bibliográfico sobre aspectos morfológicos gerais dos dicinodontes;
- Caracterizar a paleogeografia e o paleoclima dos períodos Permiano e Triássico;
- Elencar a distribuição dos dicinodontes nos distintos períodos, ao redor do mundo, e sua importância bioestratigráfica;
- Compreender as relações de parentesco entre os diferentes grupos de dicinodontes;
- Caracterizar os dicinodontes permianos e triássicos registrados no Brasil;
- Descrever amostras de dicinodontes depositadas na coleção do LabPaleo do SCT/UFPR.

MATERIAIS E MÉTODOS

O principal enfoque do trabalho consistiu em uma revisão da literatura, na qual foram coletadas as mais recentes informações sobre os dicinodontes registrados no mundo, e principalmente no Brasil. Também foram considerados os aspectos paleogeográficos e paleoclimáticos dos locais onde esses organismos viveram, bem como aspectos filogenéticos e bioestratigráficos.

Além disso, foi realizada uma descrição do material referente aos dicinodontes depositados no LabPaleo do SCT/UFPR. Todas as peças procedem de afloramentos da região central do Estado do Rio Grande do Sul, correspondente à Formação Santa Maria. Entretanto, os dados exatos de coleta não estão registrados.

O material descrito está tombado sob os seguintes números de registro: UFPR 0276 PV (fêmur direito - adulto), UFPR 0277 PV (escápula esquerda - adulto), UFPR 0278 PV (escápula esquerda - juvenil), UFPR 0279 PV (fêmur esquerdo - juvenil), UFPR 0280 PV (ílio esquerdo - juvenil), UFPR 0281 PV (costela direita), UFPR 0282 PV (costela direita), UFPR 0283 PV (vértebra - espinho neural e processos transversos), UFPR 0284 PV (crânio e mandíbula associada) e UFPR 0285 PV (dentário juvenil).

CARACTERÍSTICAS GERAIS DOS DICINODONTES

Os dicinodontes são animais que viveram nos períodos Permiano e Triássico, e foram os herbívoros dominantes do seu tempo (KING, 1993; SURKOV & BENTON, 2004; RAY, 2006; FRÖBISCH, 2009; BOTHA-BRINK & ANGIELCZYK, 2010). Podem ter chegado até o início do Cretáceo (THULBORN & TURNER, 2003), entretanto ainda são desconhecidas formas jurássicas. São considerados os primeiros herbívoros terrestres bem sucedidos (RAY *et al.*, 2009), embora outros grupos de tetrápodes herbívoros também tenham se irradiado no Permiano, como pareiassaurídeos, procolofonídeos e dinocefálios. Pertencem ao clado Synapsida, devido ao fato de apresentarem um par de fenestras temporais, e fazem parte da linhagem que leva à evolução dos mamíferos (ABDALA & DORNELLES, 2002; FRÖBISCH, 2009), embora em um ramo não diretamente relacionado a estes últimos.

O sucesso evolutivo dos dicinodontes provavelmente se deve à ausência de dentes na região rostral (aspecto observado na maioria das formas) e ao aparelho mastigatório especializado (propalinia), o que lhes permitiu uma maior eficiência na alimentação (SURKOV & BENTON, 2004). Porém, Botha-Brink & Angielczyk (2010) afirmam que a alta densidade dos vasos sanguíneos e o alargamento dos mesmos, presentes no córtex dos ossos dos dicinodontes, evoluíram concomitantes com a maior radiação adaptativa de dicinodontes. Além disso, Ray *et al.* (2009), através de estudos com espécimes indianos e sul-africanos, permianos e triássicos, demonstram um predomínio de ossos fibrolamelares, sugerindo rápida osteogênese e um rápido crescimento. Sendo assim, as mudanças no crescimento desses animais podem ter sido a chave do seu sucesso, pois sugere que ao se tornarem adultos mais rapidamente poderiam se proteger de predação, ou também para que atingissem a maturidade sexual antecipadamente (BOTHA-BRINK & ANGIELCZYK, 2010).

Estes animais caracterizam-se pelo bico queratinizado, que substitui os dentes na maioria das espécies (ANGIELCZYK & KURKIN, 2003), pela presença de presas (em várias espécies) e pela fenestra temporal alargada para suportar poderosos músculos da mandíbula (BOTHA-BRINK & ANGIELCZYK, 2010). Algumas formas permianas apresentavam dentes pós-caniniformes rudimentares. As

formas triássicas apresentam perda total de dentes ou têm apenas os caniniformes superiores, estes bem desenvolvidos (ABDALA & DORNELLES, 2002).

Os animais adultos apresentam grande variação de tamanho (KING, 1993; FRÖBISCH, 2009), podendo alcançar até 4m de comprimento (ABDALA & DORNELLES, 2002), sendo a maioria dos gêneros permianos de tamanho pequeno (KING, 1993). O rápido crescimento dos adultos, observado através da histologia dos ossos (RAY *et al.*, 2009), pode ter contribuído para a sobrevivência de *Lystrosaurus* durante a extinção do fim do Permiano e a sua dominância no período pós-extinção (BOTHABRINK & ANGIELCZYK, 2010).

Outro aspecto diferenciado dentro do grupo dos Dicynodontia refere-se à postura. As formas menos derivadas (como *Eodicynodon* e *Robertia*) ainda apresentam a postura esparramada (“sprawling”), já as formas mais derivadas apresentam uma postura semiereta (RAY, 2006).

Apresentavam corpos em forma de barril (com poucas exceções), sem adaptações conhecidas para velocidade ou para vida aquática (KING, 1993). Eles podiam se alimentar de diversas partes das plantas, como folhas, caules, raízes e partes reprodutivas carnosas, e eventualmente até mesmo de insetos (KING, 1993).

PALEOGEOGRAFIA E PALEOCLIMA DO PERMIANO E DO TRIÁSSICO E A DISTRIBUIÇÃO DOS DICINODONTES

O período Permiano, o qual encerra a Era Paleozoica, apresentava três grandes continentes, denominados Gondwana, Laurasia e Siberia, unidos no supercontinente Pangea (Fig. 1). Estes foram cercados por dois oceanos, o Pantalassa (Paleopacífico) e o Tétis (FLUTEAU *et al.*, 2001). O paleoclima do período é representado por subtropicais áridos no ocidente do Gondwana e Laurasia (NICOLAS & RUBIDGE, 2010), altas temperaturas e circulação de monções no lado oriental do Gondwana (KING, 1990a), e baixas temperaturas marcadas por uma grande amplitude térmica em altas latitudes do Gondwana e Sibéria (FLUTEAU *et al.*, 2001). O calor e a seca do interior do continente perdurou do Permiano Médio até o Triássico Médio (NICOLAS & RUBIDGE, 2010).

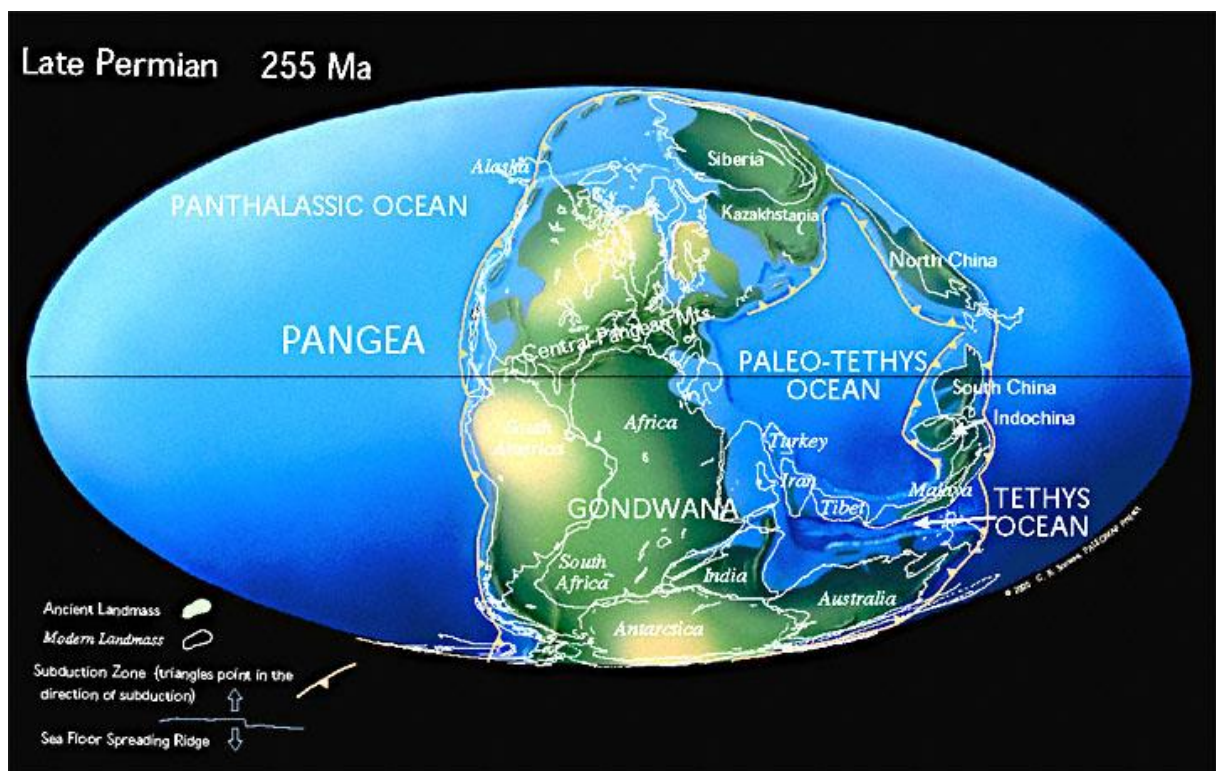


Figura 1: Paleogeografia do Permiano Superior, evidenciando a formação do Pangea. Retirado de <www.scotese.com>.

O período Triássico ainda apresentava todos os continentes unidos no supercontinente Pangea (Fig. 2). Neste período, o oceano Tétis era um grande golfo margeando todo o leste da Eurásia e do Gondwana e formava uma abertura para o leste do Paleopacífico (TUCKER & BENTON, 1982). Por ter apenas uma grande

área continental, o clima era representado por verões quentes, invernos frios e poucas chuvas, as regiões oceânicas de altas latitudes eram mais quentes e os polos praticamente tinham formações terrestres, o que impediu a formação de calotas polares (TUCKER & BENTON, 1982). O clima era predominantemente árido no Triássico Superior (ZERFASS *et al.*, 2003), principalmente no Gondwana e sudoeste da Laurasia, o que resultou em mudanças de flora e na extinção de répteis mamaliformes, rincossauros e tecodontes (TUCKER & BENTON, 1982).

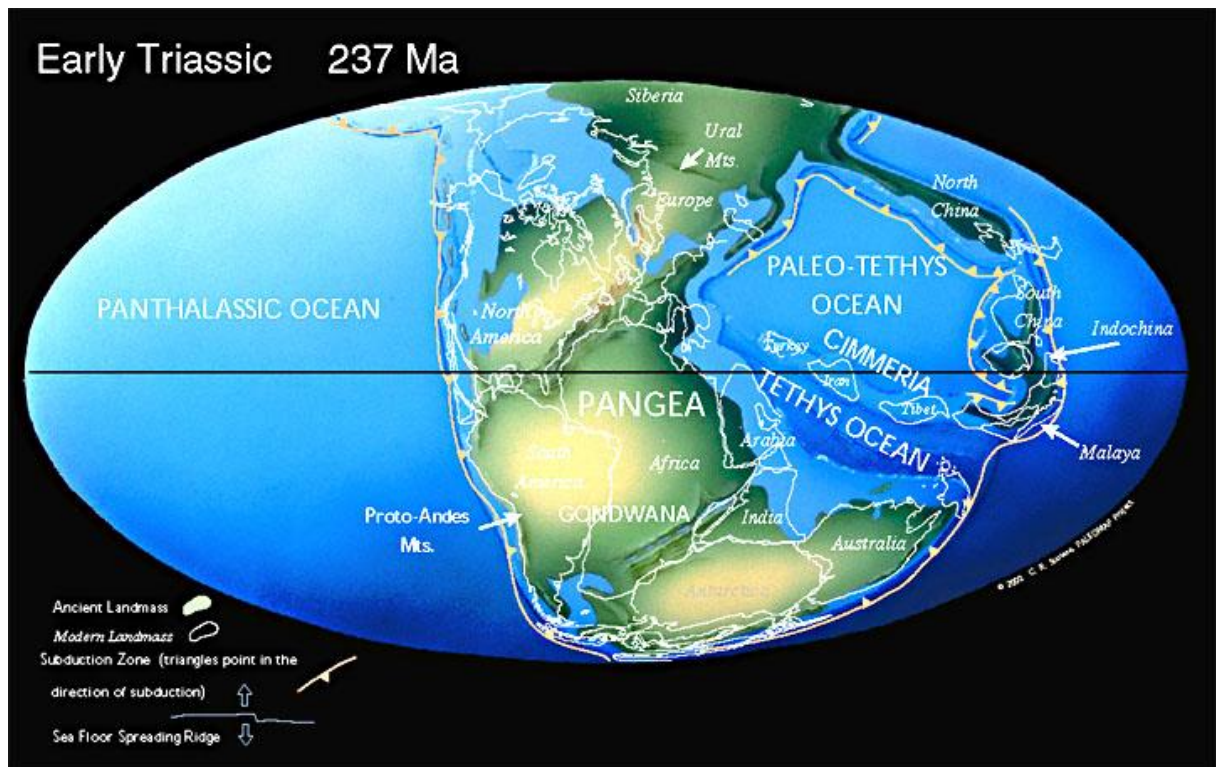


Figura 2: Paleogeografia do Triássico Inferior e o Pangea ainda formado. Retirado de <www.scotese.com>.

Dicinodontes permianos são encontrados em geral em países gonduânicos, como África do Sul, Tanzânia, Zâmbia, Moçambique, Madagascar, Brasil e Índia, além da Rússia, Escócia e China (RAY, 2006; RAY *et al.*, 2009). Já no Período Triássico, eles se tornam praticamente cosmopolitas, mas a diversidade decai acentuadamente durante este período (ABDALA & DORNELLES, 2002; RAY *et al.*, 2009), sendo talvez extintos no final do Triássico Superior. Se considerarmos o trabalho de Thulborn & Turner (2003), talvez os dicinodontes tenham sobrevivido até o Cretáceo. Entretanto, até o momento, esse é o único trabalho que apresenta o registro de dicinodontes fora dos períodos Permiano e Triássico.

Dicynodontia é um clado que sobreviveu ao evento de extinção do final do Permiano (o maior evento de extinção em massa registrado no tempo geológico),

sendo que o grupo teve uma segunda radiação no Triássico, período este que se inicia com a presença de apenas um gênero de dicinodontes, o *Lystrosaurus* (KING, 1990a; FRÖBISCH, 2009), que se tornou um dos tetrápodes mais abundantes do início do Triássico pós-extinção (BOTHÁ-BRINK & ANGIELCZYK, 2010).

PALEOECOLOGIA

Os dicinodontes foram animais de hábito social, gregários, que viviam próximos a corpos d'água, em ambiente pantanoso (KING, 1990a; BAJDEK *et al.*, 2014). Segundo King (1990a), provavelmente botavam ovos, apesar de nunca terem sido encontrados ovos ou ninhos. Existem evidências de que alguns gêneros, como *Aulacephalodon* e *Wadiasaurus*, apresentavam dimorfismo sexual, e que os dicinodontes podem ter sido territorialistas e apresentar cuidado parental (KING, 1990a).

Os dicinodontes triássicos provavelmente conviveram com anfíbios, pararrépteis (como procolofonídeos), protossauros, tecodontes, dinossauros, dinocefálios, cinodontes (SCHULTZ *et al.*, 2000; ABDALA & DORNELLES, 2002) e Sphenodontidae, pois estes são encontrados no mesmo nível estratigráfico (VEGA-DIAS & SCHULTZ, 2007). Este dado baseia-se na fauna encontrada em registros do Rio Grande do Sul.

Alguns achados são interessantes por evidenciar as interações de predador-presa, em ambientes pretéritos. Traços de mordidas em ossos de dicinodontes juvenis do Triássico Superior da Polônia demonstram predação por dinossauro, mas sem descartar totalmente a possibilidade de necrofagia (NIEDZWIEDZKI *et al.*, 2011). No Triássico sul-brasileiro também foi descrito, em um espécime do dicinodonte *Jachaleria candelariensis*, perfurações que indicam predação ou necrofagia por um arcossauriforme (VEGA-DIAS & SCHULTZ, 2007).

Por meio do estudo de coprólitos, Bajdek e colaboradores (2014) afirmam que os dicinodontes se alimentavam de plantas aquáticas (provavelmente de alto teor nutritivo) e completavam sua alimentação com gimnospermas. Além disso, o aparelho mastigatório indica uma especialização para herbivoria, denominado de propalinia (SURKOV & BENTON, 2004), que consiste no deslocamento antero-posterior da mandíbula. Os dicinodontes também apresentam outras adaptações a herbivoria, como a parte frontal do crânio ser curta, o processo lateral do pterigoide ser reduzido e orientado anteriormente, a articulação da mandíbula permitir um deslizamento, e não haver osso coronoide (KING, 1990a). Diferenças na morfologia cranial nos Dicynodontia têm sido correlacionadas com a função mastigatória e,

consequentemente com a dieta preferencial (JASINOSKI *et al.*, 2009). *Lystrosaurus* possivelmente se alimentava de Equisetales, conhecidas popularmente como cavalinhas (ex: *Phyllothea*), que também sobreviveram à extinção Permo-triássica (KING & CLUVER, 1991 *apud* JASINOSKI *et al.*, 2009).

A diversidade de dicinodontes diminuiu durante o fim do Permiano provavelmente devido a mudanças no ambiente físico (clima, flora, topografia e a fauna), alguns dicinodontes não foram capazes de se adaptar a essas mudanças (KING, 1990b). A extinção do Permo-Triássico é bem documentada, mostrando a redução na diversidade de organismos marinhos e terrestres. Algumas das causas dessa extinção relacionam-se a erupções vulcânicas na Sibéria, anoxia marinha, e, eventualmente, impactos de meteoros (SONG *et al.*, 2013). A extinção dos dicinodontes provavelmente ocorreu durante o Período Triássico (Noriano Médio), e é neste que ocorre uma importante mudança na fauna, na qual os répteis mamaliformes, dominantes até então, são substituídos pelas comunidades de dinossauros (TUCKER & BENTON, 1982).

FILOGENIA

Dicynodontia está incluído no clado Synapsida, devido à presença de um par de fenestras temporais (Fig. 3). Os dicinodontes, juntamente com formas basais (*Anomocephalus*, *Patranomodon*, *Otstheria*, *Ulemica*, *Suminia* e *Galeops*) formam os Anomodontia (FRÖBISCH, 2007) (Fig. 4), um clado de euterápsidos basais (ANGIELCZYK & KURKIN, 2003). Dentro do clado Dicynodontia, as hipóteses de relações de parentesco são conflitantes, pois em mais de 150 anos de pesquisa foram utilizadas como diagnósticas algumas características que se mostraram convergentes (SURKOV & BENTON, 2004).

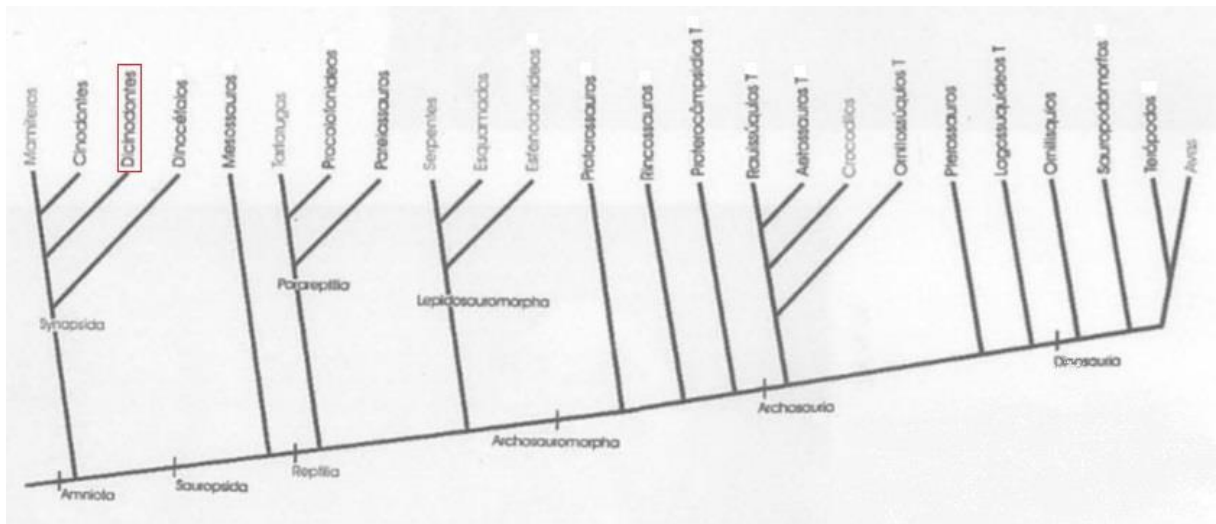


Figura 3: Cladograma evidenciando as relações filogenéticas dos Amniota. Dicinodontes destacados em vermelho. Modificado de Abdala e Dornelles (2002).

Os autores relatam que, para melhor resolução da filogenia, necessita-se da utilização de características cranianas e pós-cranianas (SURKOV & BENTON, 2004; VEGA-DIAS, 2005; RAY, 2006) (Fig. 5). Mesmo assim, observa-se que a resolução dos graus de parentesco entre os espécimes triássicos (*Lystrosaurus*, *Kannemeyeria*, *Wadisauros*, *Stahleckeria*, *Placerias*) é maior quando comparada aos espécimes permianos. Conforme Ray (2006), a descrição de características pós-cranianas revela tendências evolutivas do esqueleto dos dicinodontes, como mudanças nas articulações dos membros anteriores e posteriores, posições de origens e inserções dos músculos, a proporção dos ossos e a estrutura do esqueleto axial (Fig. 6).

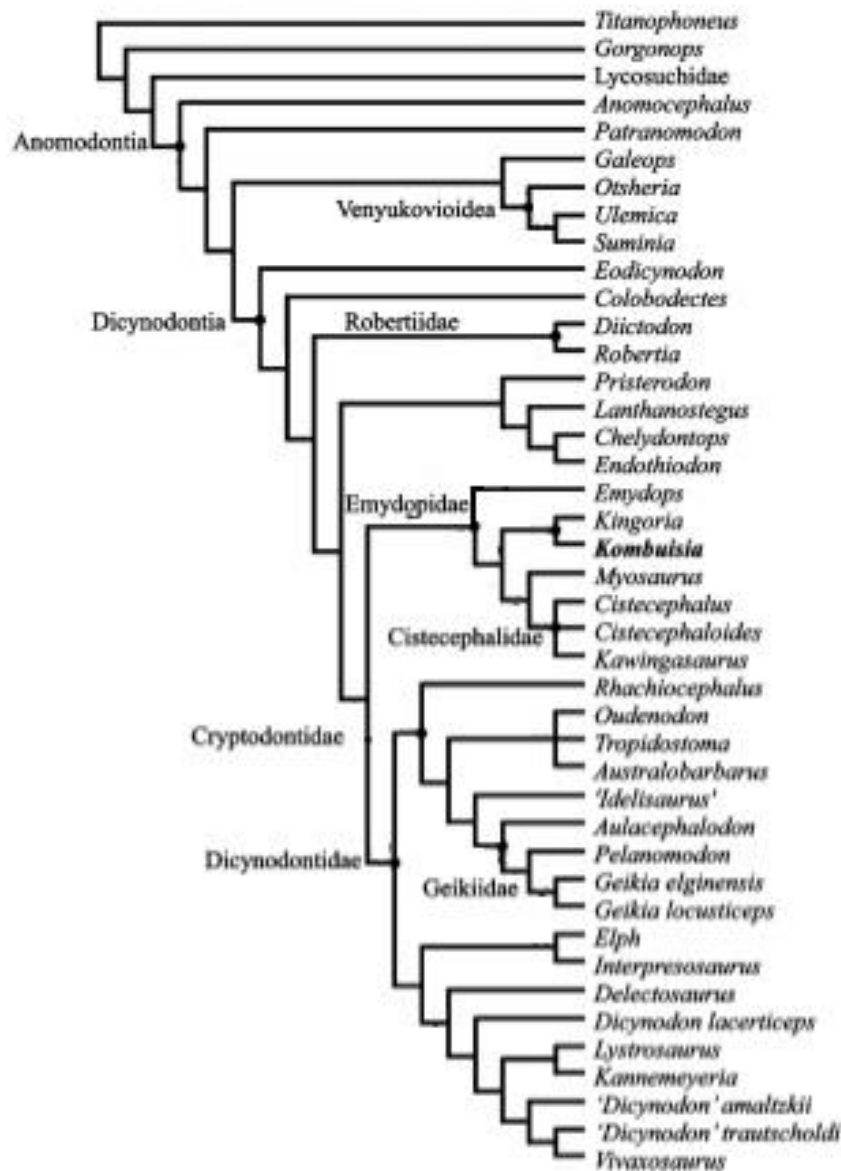


Figura 4: Cladograma evidenciando as relações filogenéticas dos Anomodontia. Modificado de Frobisch (2007).

A principal dificuldade para resolver a taxonomia do grupo é o grande número de espécies descritas, pois inicialmente todos os espécimes encontrados eram descritos como novas espécies (KING, 1993; RAY, 2006). Porém, os gêneros podem ser facilmente distinguíveis pela estrutura do crânio, tendo como estruturas diagnósticas a morfologia da mandíbula e do palato, a forma do crânio e a presença ou ausência de dentes, sendo que a maioria dos gêneros são monoespecíficos. (KING, 1993). Um consenso para as relações filogenéticas é a monofilia dos clados triássicos (SURKOV & BENTON, 2004; RAY, 2006), como comentado anteriormente.

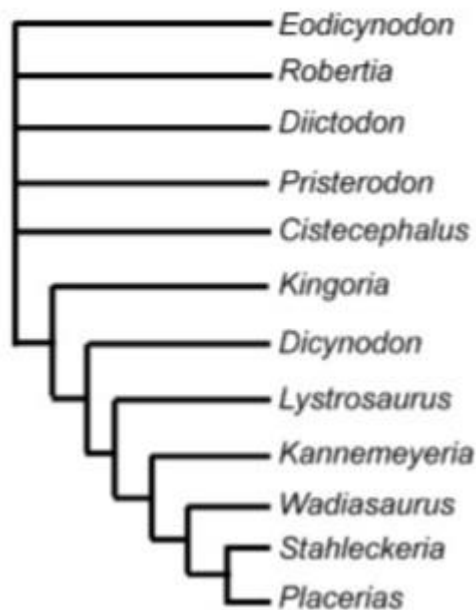


Figura 5: Cladograma com as relações de parentesco entre dicinodontes permianos e triássicos, baseado em características cranianas e pós-cranianas. Retirado de Ray (2006).

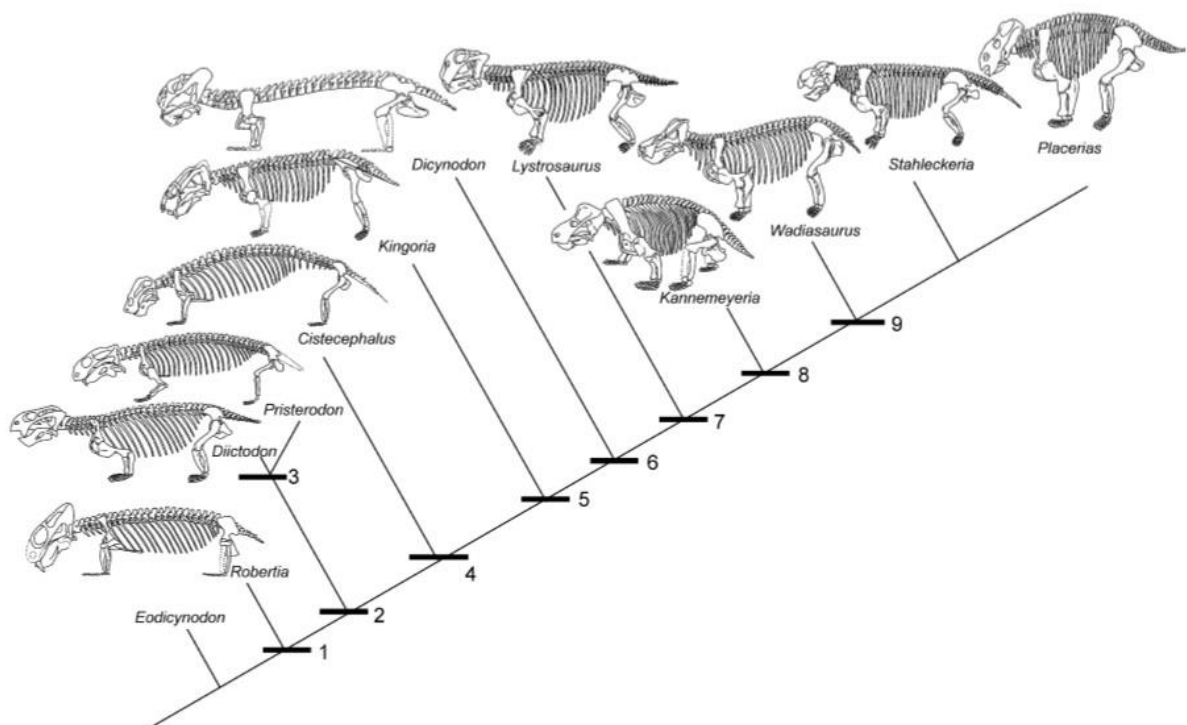


Figura 6: Cladograma que mostra a evolução do esqueleto pós-craniano. Sinapomorfias: 1, fusão da pré-maxila, fusão do vômer e ausência do forame stapelial. 2, moderado desenvolvimento da cabeça do úmero. 3, articulações gleno-umeral e acetabular orientadas caudolateralmente. 4, redução do processo coracoide. 5, ausência do cleitro e acetábulo orientado lateralmente. 6, rádio robusto e processo do olecrano moderado. 7, cabeças do fêmur e do úmero bem desenvolvidas. 8, orientação caudolateral da glenoide-úmero. 9, grande processo do olecrano e articulação acetabular orientada caudolateralmente. Modificado de Ray (2006).

IMPORTÂNCIA BIOESTRATIGRÁFICA

Os dicinodontes tem grande importância bioestratigráfica para depósitos não marinhos de seu tempo, principalmente para África do Sul, América do Sul e China (FRÖBISCH, 2009). Os fósseis de Dicyodontia mais estudados e bem documentados pertencem à Bacia Karoo da África do Sul (ANGIELCZYK & KURKIN, 2003; FRÖBISCH, 2009). Esta região é representada por vertebrados terrestres do Gondwana do Permiano Médio ao Triássico Médio (NICOLAS & RUBIDGE, 2010).

O Grupo Beaufort, na Bacia Karoo, é dividido em Zonas de Assembleia, assim denominadas: *Eodicynodon* (representada pelo dicinodonte *Eodicynodon*), *Tapinocephalus* (representada pelo dinocefálio *Tapinocephalus*, e onde ocorrem os dicinodontes *Chelydontops*, *Diictodon* e *Pristerodon*), *Pristerognathus* (representada pelo therocefálio *Pristerognathus*, e onde ocorrem os dicinodontes *Diictodon* e *Pristerodon*), *Tropidostoma* (representada pelo dicinodonte *Tropidostoma*, além de *Cistecephalus*, *Diictodon*, *Emydops*, *Emydopsis*, *Endothiodon*, *Eumantellia*, *Palemydops*, *Pristerodon* e *Rhachiocephalus*), *Cistecephalus* (representada pelo dicinodonte *Cistecephalus*, além de *Aulacephalodon*, *Dicyodontoides*, *Dicynodon*, *Diictodon*, *Dinanomodon*, *Emydops*, *Emydorhinus*, *Endothiodon*, *Kingoria*, *Oudenodon*, *Palemydops*, *Pelanomodon*, *Platycyclops*, *Pristerodon* e *Rhachiocephalus*), *Dicynodon* (representada pelo dicinodonte *Dicynodon*, além de *Aulacephalodon*, *Daptocephalus*, *Dicyodontoides*, *Diictodon*, *Dinanomodon*, *Emydops*, *Kingoria*, *Oudenodon*, *Pelanomodon*, *Pristerodon* e *Propelanomodon*), *Lystrosaurus* (representada pelo dicinodonte *Lystrosaurus*, além de *Dicynodon* e *Myosaurus*) e *Cynognathus* (representada pelo cinodonte *Cynognathus*, e onde ocorrem os dicinodontes *Angonisaurus*, *Kannemeyeria*, *Kombuisia* e *Shansiodon*) (NICOLAS & RUBIDGE, 2010). Esta sequência se dá a partir da zona mais antiga à mais recente, sendo seis permianas e duas triássicas (FRÖBISCH, 2009).

Na China, os depósitos permianos ocorrem por todo o país, porém são mais conhecidas as bacias Junggar e Ordos. A Bacia Junggar é dividida em três unidades: Formação Quanziji, onde se encontrou o dicinodonte chinês mais antigo, *Kunpania scopulosa*; Formação Wutonggou, onde foram encontrados os dicinodontes *Jimusaria sinkianensis* e *Turfanodon bogdaensis*; e a Formação Guodikeng, onde foram encontrados os dicinodontes *Striodon magnus*, *Jimusaria*

taoshuyuanensis e *Diictodon tienshanensis*. Há também um intervalo estratigráfico na Formação Guodikeng onde co-ocorrem *Jimusaria* e *Lystrosaurus* (FRÖBISCH, 2009). A Bacia Ordos é dividida em duas unidades: Formação Naobaogou, onde ocorre o dicinodonte *Daqingshanodon limbos*; e a Formação Sunan, onde ocorre o *Dycynodon sunanensis*, as formações destas bacias correspondem em idade à Zona de Assembleia de *Dicynodon*, da África do Sul (FRÖBISCH, 2009).

No Brasil, os dicinodontes são encontrados na Bacia do Paraná. Esta se estende sobre o Brasil, Argentina, Paraguai e Uruguai, totalizando uma área de, aproximadamente, 1,5 milhão de quilômetros quadrados, apresentando registros do Ordoviciano ao Cretáceo (MILANI *et al.*, 2007), e tem grande importância na ocorrência de fósseis de vertebrados (HOLZ & SOUTO-RIBEIRO, 2000). A Bacia do Paraná é dividida em seis supersequências: Rio Ivaí (Ordoviciano-Siluriano), Paraná (Devoniano), Gondwana I (Carbonífero-Eotriássico), Gondwana II (Meso a Neotriássico), Gondwana III (Neojurássico-Eocretáceo) e Bauru (Neocretáceo) (MILANI *et al.*, 2007), destas são encontrados dicinodontes apenas nas supersequências Gondwana I e Gondwana II.

O Permiano da América do Sul provavelmente equivale às Zonas de Assembleia *Pristerognathus*, *Tropidostoma* e *Cistecephalus* da África do Sul (FRÖBISCH, 2009). Os registros de dicinodontes permianos no Brasil ocorrem apenas na Formação Rio do Rasto (Permiano Superior), no Grupo Passa Dois. Esta formação se divide em dois membros, sendo o inferior denominado Serrinha (que se caracteriza pela flora de *Glossopteris*, *Pecopteris* e Sphenophyta) e o membro superior denominado de Morro Pelado (que contém conchostráceos, bivalves, peixes e remanescentes de plantas). *Endothiodon* foi encontrado no Membro Morro Pelado, que equivale ao intervalo entre as Zonas de Assembleia de *Pristerognathus* e *Cistecephalus*, onde este gênero também é encontrado (BOOS *et al.*, 2013).

O Triássico brasileiro está representado por duas formações, a Formação Sanga do Cabral e a Formação Santa Maria. A Formação Sanga do Cabral (Triássico Inferior) têm como representantes fósseis as famílias de anfíbios, Rhytidostoidea e Rhynesuchoidea, e o réptil *Procolophon* (HOLZ & SOUTO-RIBEIRO, 2000; ZERFASS *et al.*, 2003). Porém, os dicinodontes são registrados

apenas na Formação Santa Maria, no estado do Rio Grande do Sul (TUCKER & BENTON, 1982).

A Formação Santa Maria (Ladiniano ao Jurássico) é dividida em dois membros, o inferior denominado Passo das Tropas, com remanescentes de plantas e peixes, e o superior denominado Alemoa, com um rico registro de répteis, como tecodontes, cinodontes, dicinodontes, algumas formas primitivas de dinossauros (HOLZ & SOUTO-RIBEIRO, 2000) e rincossauros (MAISCH, 2001). Também pode ser dividida em três unidades, Santa Maria 1 (Ladiniano), Santa Maria 2 (Carniano ao Noriano) e Santa Maria 3 (Rético ao início do Jurássico) (ZERFASS *et al.*, 2003). Além disso, pode ser dividida em três unidades bioestratigráficas, estas baseadas na paleoherpetofauna: Cenozona Therapsida (dominada por dicinodontes e cinodontes), Cenozona Rhynchosauria (dominância de rincossauros e ausência de dicinodontes) e Nível *Jachaleria* (marcado pela presença do dicinodonte *Jachaleria*) (SCHULTZ *et al.*, 2000), sendo a Cenozona Therapsida correspondente a Santa Maria 1, a Cenozona Rhynchosauria e o Nível *Jachaleria* correspondentes a Santa Maria 2 (ZERFASS *et al.*, 2003) (Fig. 7).

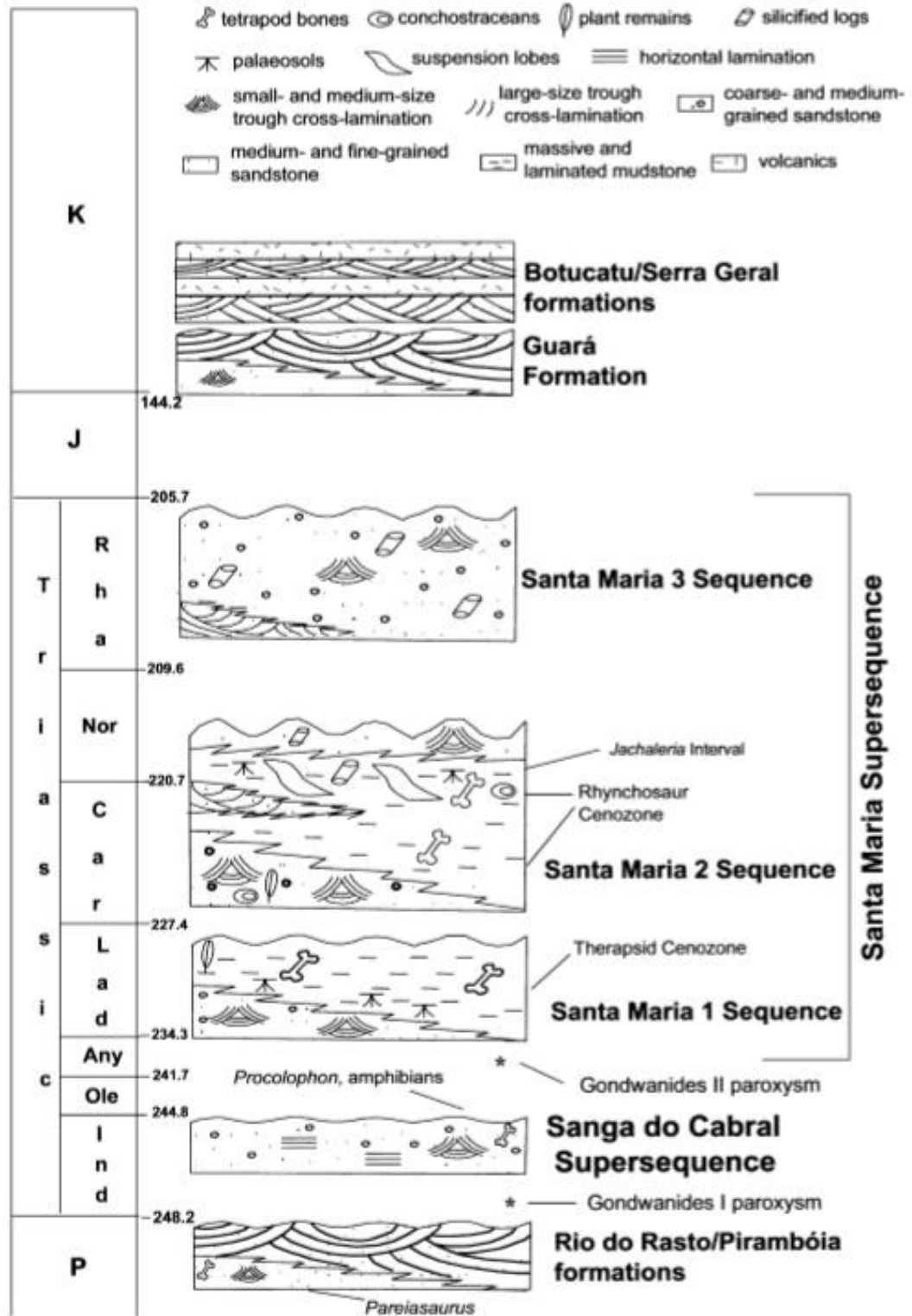


Figura 7: Cronoestratigrafia das unidades do Triássico do sul do Brasil. Modificado de Zeffass et al. (2003).

DICINODONTES DO BRASIL

No Brasil são registrados seis clados de dicinodontes.

O gênero *Endothiodon* permaneceu por muitos anos como sendo o único representante do Permiano (FRÖBISCH, 2009), registrado na Formação Rio do Rasto (Neopermiano) do estado do Paraná. A presença de *Endothiodon* permite relacionar a Formação Rio do Rasto com depósitos da Índia, Malawi, Moçambique, África do Sul, Tanzânia, Zâmbia e Zimbábue (BOOS *et al.*, 2013). Mais recentemente, foi descrito um espécime de Pylacephalidae (clado de dicinodontes basais) nessa mesma formação, no estado do Rio Grande do Sul (DIAS-DA-SILVA, 2012).

Já para o Triássico, são registrados os gêneros *Dinodontosaurus*, *Stahleckeria*, *Ischigualastia* e *Jachaleria* (FRÖBISCH, 2009). Os dicinodontes triássicos são encontrados apenas no Rio Grande do Sul (BOOS *et al.*, 2013).

Segue uma breve descrição dos espécimes brasileiros:

Pylacephalidae (Fig. 8a): Anomodonte basal, do qual foi encontrado o crânio completo e 80% de material pós-craniano. O espécime apresenta um processo caniniforme na forma de um quadrado, inclinado medialmente em relação ao plano sagital do crânio, formando um entalhe entre a borda anterior do processo e a margem alveolar da maxila (DIAS-DA-SILVA, 2012);

Endothiodon (Fig. 8b): Único dicinodonte da América do Sul com dentes pós-caniniformes (ABDALA & DORNELLES, 2002), o espécime consiste em um crânio parcial associado à mandíbula. O crânio mede 25 cm de comprimento, e está faltando a região occipital e parte da região rostral. O espécime está comprimido e mal preservado, porém pode-se observar a saliência do forame pineal, a grande fenestra temporal, a órbita, a narina com a septomaxila e a saliência do jugal; o frontal é mais curto que o nasal, o pós-frontal é ausente; o pós-orbital apresenta rugosidades na borda da órbita, característica que pode ser observada em outros dicinodontes; o forame pineal levemente triangular está localizado na metade anterior da saliência, o jugal em forma de V carrega uma saliência proeminente. Em

relação à mandíbula, os dois dentários são fusionados, e em vista dorsal pode-se observar diversos dentes, com tamanho médio de 5 mm (BOOS *et al.*, 2013);

Dinodontosaurus (Fig. 8c): Foram encontrados diversos espécimes no Brasil, de formas adultas e formas juvenis (elementos cranianos e pós-cranianos). Apresentam rostro alargado dorsalmente, sendo o dos juvenis mais largo que o dos adultos, após as narinas; presença de crista ao longo da pré-maxila e maxila; existem dois processos caniniformes na maxila, com presas recurvadas para trás; os nasais, junto com a pré-maxila, apresentam uma forma de V invertido, e não há crista medial sobre eles; o pré-frontal é retangular e bem desenvolvido, os pós-orbitais se estendem posteriormente ao forame pineal, os parietais se unem formando uma crista sagital; as fenestras temporais são alongadas e têm formato retangular. Existem pelo menos 23 vértebras pré-sacrais e 17 vértebras caudais. Ainda em relação ao esqueleto pós-craniano, o processo olécrano da ulna é curto; as mãos são curtas e amplas; o púbis e o ísquio são fusionados; os pés têm dimensões parecidas com as das mãos (MORATO, 2006);

Stahleckeria potens (Fig. 8d): Foram descritos originalmente três crânios, além de diversos materiais pós-cranianos, que permitiram a reconstituição do esqueleto completo. Os crânios apresentam comprimento de aproximadamente 60 cm e rostro afilado; os pós-orbitais se estendem posteriormente e ficam em contato com os esquamosais; a pré-maxila e os frontais não fazem contato; os processos caniniformes têm tamanho variável (MAISCH, 2001); ausência de presas caniniformes (ABDALA & DORNELLES, 2002); o processo olécrano da ulna é fusionado (VEGA-DIAS *et al.*, 2005). Em 2002, uma nova espécie foi descrita, *Stahleckeria impotens*, porém Vega-Dias e colaboradores (2005) redescreveram o material e perceberam que se tratava apenas de uma forma juvenil ou imatura de *S. potens*.

Ischigualastia jenseni (Fig. 8e): O espécime encontrado consta de um crânio incompleto sem mandíbula, este tem 55 cm de comprimento, com formato triangular, sem dentes, crista na superfície dorsal da pré-maxila dos nasais, bossa pineal ausente, crista mediana intertemporal estreita e alongada, arcos zigomáticos arqueiam-se para fora, sem osso tabular visível, columela perde o forame stapelial,

vacuidade interpterigoide curta, pterigoide toca amplamente a maxila, palatino e pré-maxila suturam-se entre si, superfície palatal da pré-maxila suporta um par de cristas anteriores, pré-maxila estende-se anteriormente à maxila, forame labial presente, sem aba lateral no dentário e espesso processo retro-articular (PERUZZO & ARAÚJO-BARBERENA, 1995).

Jachaleria candelariensis (Fig. 8f): Foram encontrados dois crânios, além de diversas estruturas pós-cranianas. Nesta espécie, a região posterior dos arcos temporais é mais alta do que a crista parietal; essa crista é longa e estreita; o espaço interorbital é largo; o pré-frontal e o pós-orbital são suturados entre si; mandíbula alongada e delgada; crânio alongado, com 48 cm de comprimento; região rostral larga; processo caniniforme que se estende verticalmente para baixo, com presas ausentes; frontais bem desenvolvidos e losangulares; púbis e ísquio são fusionados (ARAÚJO & GONZAGA, 1980).

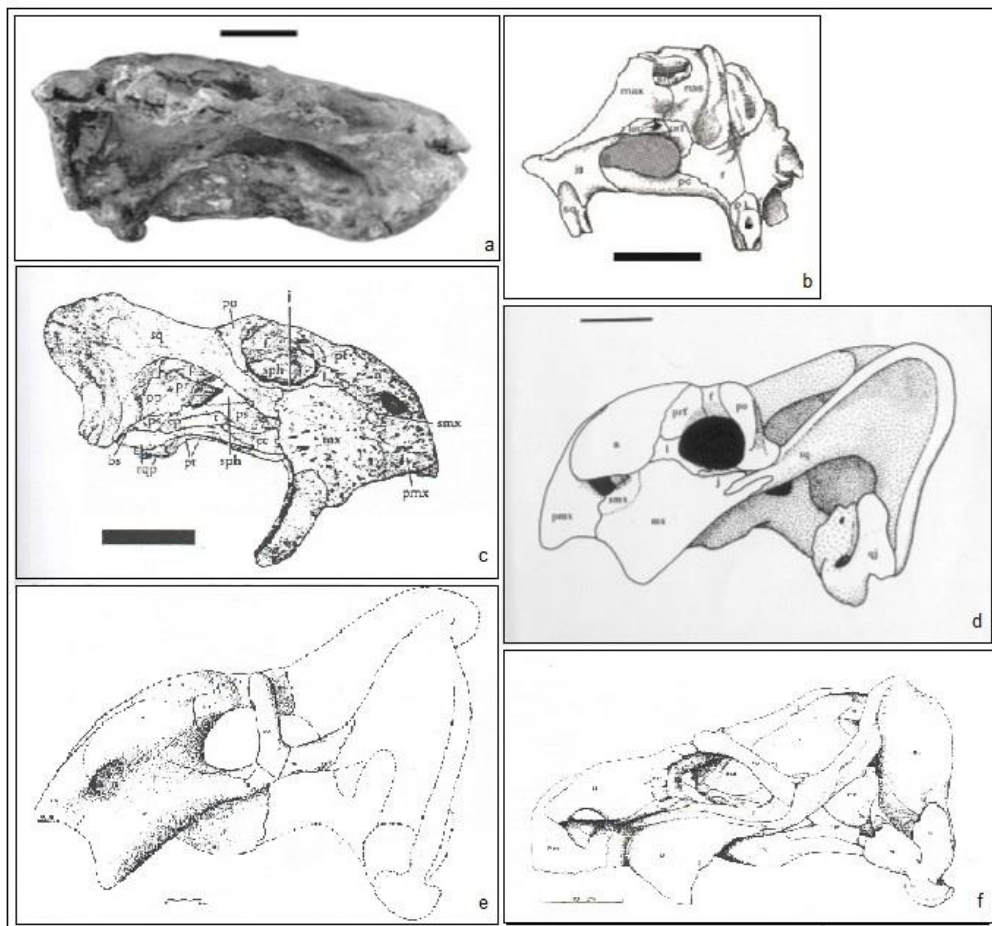


Figura 8: Vista lateral de dicinodontes encontrados no Brasil. a, Pylaecephalidae (Escala: 1 cm), retirado de Dias-da-Silva (2012); b, *Endothiodon* (Escala: 10 cm), retirado de Boos *et al.* (2013); c, *Dinodontosaurus* (Escala: 5 cm), retirado de Morato (2006); d, *Stahleckeria* (Escala: 10 cm), retirado de Maisch (2001); e, *Ischigualastia* (Escala: 5 cm), retirado de Peruzzo e Araújo-Barberena (1995); f, *Jachaleria* (Escala: 10 cm), retirado de Araújo e Gonzaga (1980).

DICINODONTES DEPOSITADOS NO SCT/UFPR

As amostras depositadas no LabPaleo do SCT/UFPR foram coletadas no estado do Rio Grande do Sul, e doadas à UFPR. Embora não se saiba a exata localização de onde foram coletados, sabe-se que os materiais procedem de afloramento correspondente ao Triássico Médio do RS, provavelmente da região conhecida como Sanga Pinheiros, na região central do estado. Esta suposição se deve ao processo de fossilização das peças, apresentando muita concreção, que é facilmente visualizado em fósseis extraídos desse afloramento.

Estas amostras apresentam-se permineralizadas e diageneticamente alteradas, sendo os níveis de alteração variáveis. Segundo Holz e Schultz (1998), os ossos encontrados no Triássico brasileiro normalmente apresentam alterações na sua forma, tamanho e volume originais, apresentando-se inchados e com filamentos de calcita agregados. Estas modificações foram causadas, provavelmente, por precipitação intensa de carbonato de cálcio, devido ao clima semiárido do período.

Existem diversas peças atribuídas a dicinodontes no LabPaleo, mas buscou-se descrever aquelas que apresentam caracteres diagnósticos para sua identificação. Dentre estes, foram identificadas duas amostras correspondentes ao esqueleto crânio-mandibular, sendo um crânio com mandíbula associada (UFPR 0284 PV) e um dentário juvenil isolado (UFPR 0285 PV) (Fig. 9).

A amostra UFPR 0284 PV (Fig. 9a, b) encontra-se sem a porção dorsal, estando representada apenas pela porção anterior até o processo caniniforme. Pode-se observar uma presa caniniforme horizontalizada em sentido posterior com aproximadamente 11,5 cm de comprimento. Parte da pré-maxila está projetada ventralmente, sendo que a sutura com a maxila não é visível. A mandíbula encontra-se fossilizada ao crânio, sendo possível a sua visualização apenas em vista lateral e ventral. O dentário mede aproximadamente 15,5 cm.

A amostra UFPR 0285 PV (Fig. 9c-e) corresponde a um dentário juvenil. Mede, aproximadamente, 11 cm de comprimento e 6 cm de largura. Em vista dorsal, encontra-se um sulco margeado por duas cristas (edentações).

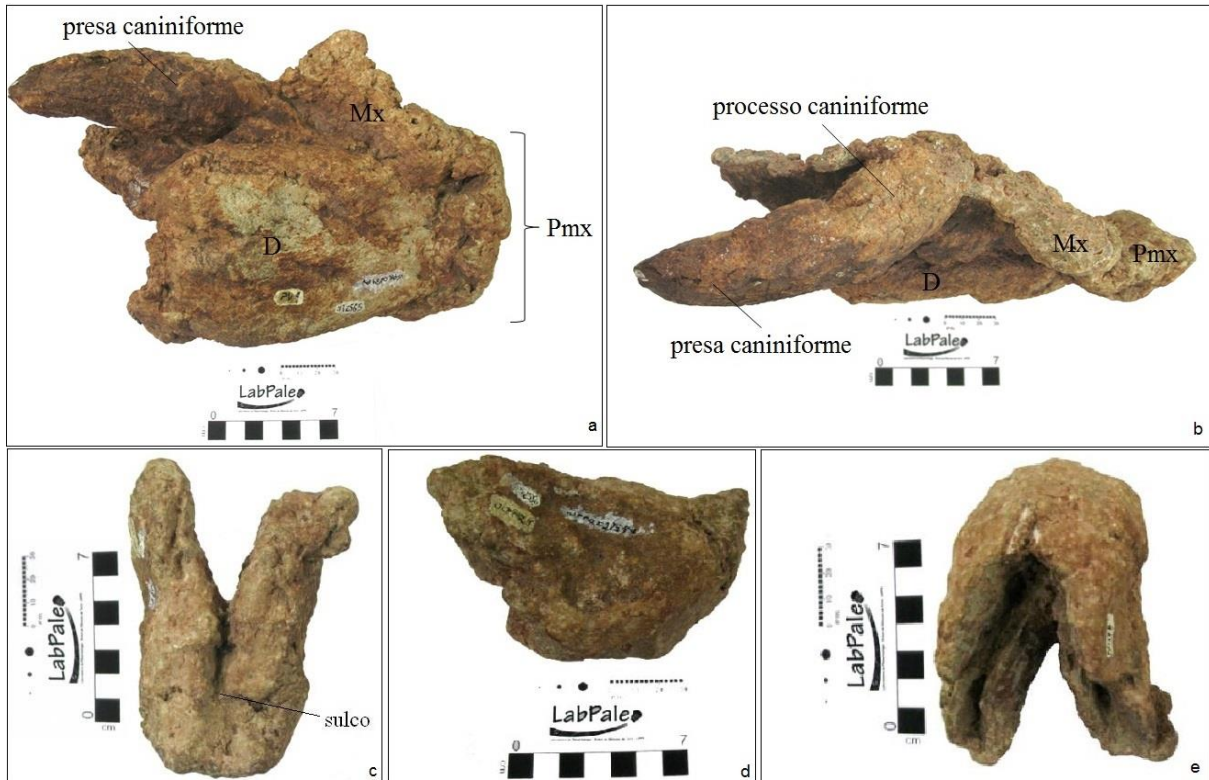


Figura 9: Material craniano e mandibular depositado no LabPaleo (SCT/UFPR). a, b: Porção craniana e mandíbula associada (UFPR 0284 PV). a, vista ventral; b, vista lateral. c-e: Dentário juvenil (UFPR 0285 PV). c, vista dorsal; d, vista lateral direita; e, vista ventral.

De esqueleto axial, temos uma vértebra (UFPR 0283 PV) e duas costelas direitas (UFPR 0281 PV e UFPR 0282 PV).

A vértebra (Fig. 10) encontra-se sem o centro vertebral, estando preservado apenas o arco neural com o espinho neural e os processos transversos, os quais medem aproximadamente 8,5 cm e 7,5 cm, respectivamente. A peça tem aproximadamente 14 cm de comprimento total. Além disso, pode-se observar as pré-zigapófises, as pós-zigapófises e a lacuna do tubo neural. Esta vértebra pode corresponder à uma vértebra dorsal mediana, devido ao tamanho do espinho ser mediano, e não longo como se esperaria encontrar em uma vértebra cervical ou dorsal anterior. Além disso, observa-se um único processo de articulação nos processos transversos (sinapófise), o que indica que deveria haver o contato de uma costela holocéfala (apenas com uma cabeça). Em vértebras cervicais, espera-se encontrar dois processos articulares, uma no processo transverso (diapófise) e outra no centro vertebral (parapófise), para a articulação de uma costela com duas cabeças (dicocéfala).

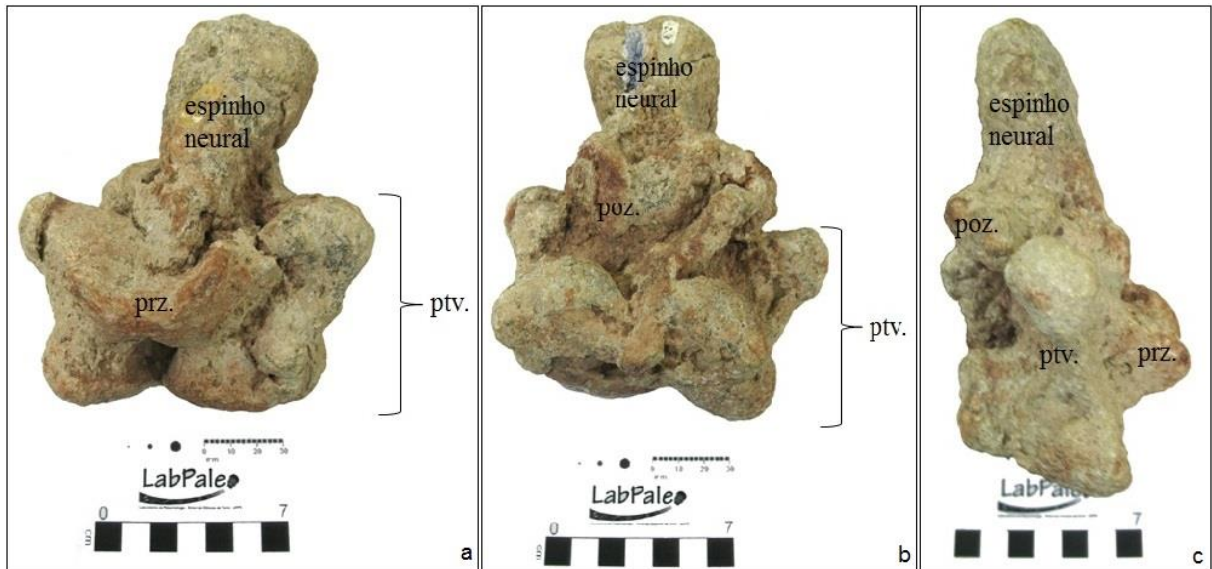


Figura 10: Fragmento vertebral UFPR 0283 PV depositado no LabPaleo (SCT/UFPR). a, vista anterior; b, vista posterior; c, vista lateral.

A costela UFPR 0281 PV (Fig. 11a, b) está incompleta e encontra-se bastante alterada, apresentando diversas concreções. Está preservada apenas a região proximal e parte do corpo, no qual se pode perceber a forma de semiarco. Esta costela apresenta apenas uma cabeça (holocéfala) que mede aproximadamente 5,5 cm, e por esse motivo deve ser uma costela torácica.

Já a costela UFPR 0282 PV (Fig. 11c-e) apresenta-se ainda menos preservada, estando representada apenas a cabeça e pequena parte do corpo da costela. Esta deve ocupar uma posição mais anterior que a primeira no corpo do animal, pois a cabeça apresenta duas porções visíveis, embora praticamente unidas, as quais medem aproximadamente 3,7 cm e 5 cm, e a porção proximal mede 8 cm.



Figura 11: Costelas direitas depositadas no LabPaleo (SCT/UFPR). a, b. UFPR 0281 PV; c-e. UFPR 0282 PV. a, c. vistas anteriores; b,d. vistas posteriores; e. vista lateral.

Do esqueleto apendicular, temos uma escápula esquerda de um adulto (UFPR 0277 PV) e outra de um organismo juvenil (UFPR 0278 PV), um ílio esquerdo de um indivíduo juvenil (UFPR 0280 PV), um fêmur direito de um adulto (UFPR 0276 PV) e um esquerdo de um animal juvenil (UFPR 0279 PV).

A escápula UFPR 0277 PV (Fig. 12a, b) tem preservada a porção distal e parte da lâmina escapular, sendo que a porção distal mede, aproximadamente, 8,5 cm e a lâmina, aproximadamente, 4,8 cm de largura. Nota-se que a lâmina é mais estreita em relação às porções distais. Apresenta o processo acrômio bem preservado, e, em vista lateral, percebe-se uma concavidade na porção distal. Em vista medial, observa-se um sulco na porção distal.

Na escápula UFPR 0278 PV (Fig. 12 c, d) uma parte ainda menor da lâmina escapular foi preservada, correspondendo apenas à porção distal, além do processo acrômio. A lâmina mede aproximadamente 2,9 cm de largura, e a porção distal aproximadamente 5,2 cm, e podemos perceber novamente uma concavidade. Esta separa a glenoide (local de inserção do úmero), que mede aproximadamente 3 cm, da superfície de contato com o pré-coracoide, que mede aproximadamente 3,8 cm. Apresenta processo acrômio também bem desenvolvido. Em vista medial, percebe-se um sulco que vai deste a porção distal e percorre todo o osso. Por suas dimensões, é provável que esta escápula tenha pertencido a um animal juvenil.

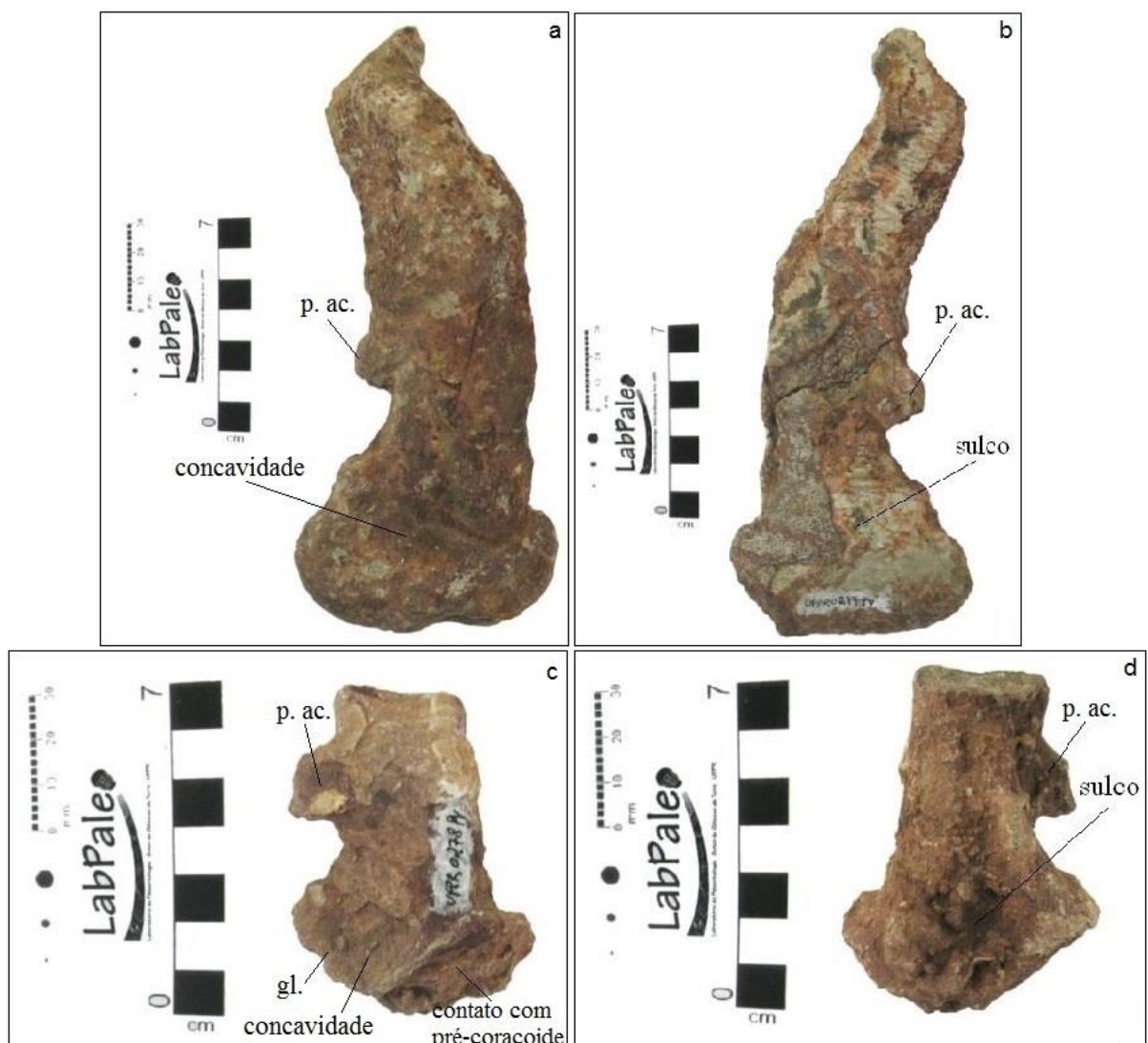


Figura 12: Escápulas esquerdas depositadas no LabPaleo (SCT/UFPR). a, b. UFPR 0277 PV. c, d. UFPR 0278 PV. a, c. vistas laterais. b, d. vistas mediais.

O ílio esquerdo corresponde a um animal juvenil (Fig. 13) e encontra-se praticamente completo, faltando somente a porção mais posterior. É um osso amplo

com a borda em forma de semicírculo, e tem aproximadamente 12,2 cm de comprimento. Pode-se perceber as porções pré-acetabular e pós-acetabular, as quais medem aproximadamente 5,5 cm e 3 cm, respectivamente. Em vista medial, percebem-se três pontos com uma leve alteração de coloração, que correspondem às articulações das vértebras sacrais. Nestes animais, espera-se encontrar a impressão da inserção de 5 vértebras sacrais.

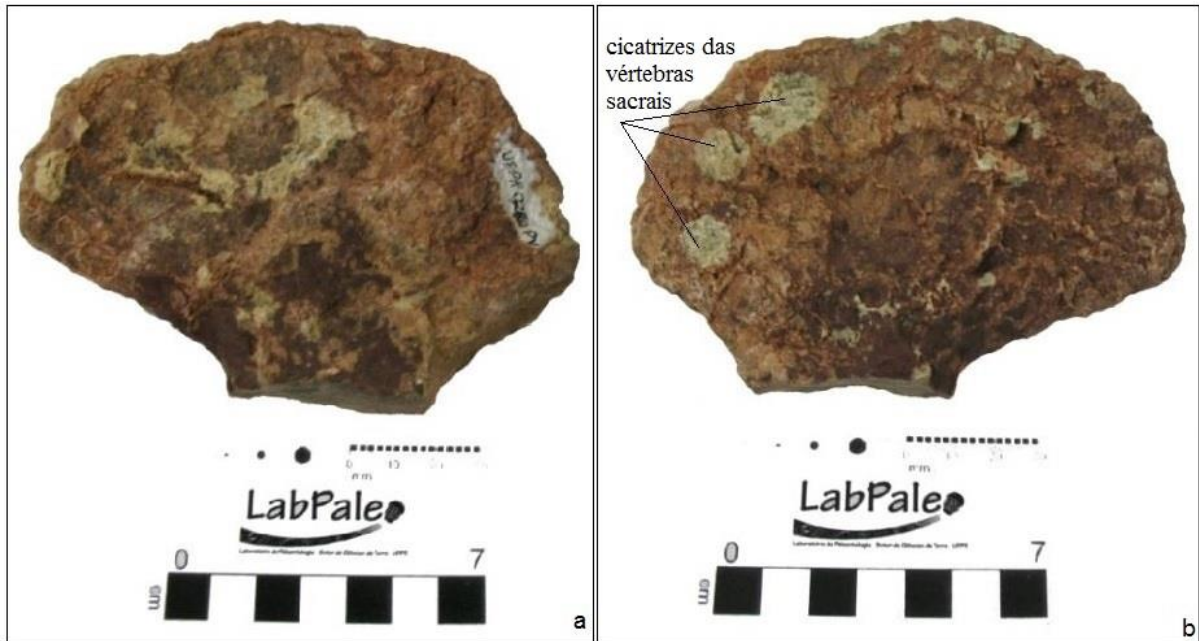


Figura 13: Ílio esquerdo juvenil UFPR 0280 PV depositado no LabPaleo (SCT/UFPR). a, vista lateral; b, vista medial.

O fêmur direito de um indivíduo adulto (Fig. 14) não está totalmente completo, faltando apenas parte da porção proximal. A peça mede aproximadamente 19 cm. O fêmur é um osso robusto com estreitamento na diáfise, sendo as epífises mais largas. A diáfise mede aproximadamente 7 cm de largura, a porção distal mede 11 cm, e a proximal 10 cm. Em vista lateral, apresenta os côndilos projetados anteriormente ao corpo do osso, mas ainda mais projetados em sentido posterior. Em vista postero-ventral, nota-se um sulco que vai da porção distal até a metade da diáfise, representando a fossa popliteal.

O fêmur de um indivíduo juvenil (Fig. 15) encontra-se completo, com uma concreção acima da cabeça do fêmur. Observa-se o contorno em forma de um S, típico do fêmur dos dicinodontes. Mede aproximadamente 9 cm de comprimento, e a diáfise aproximadamente 2,7 cm de largura. A porção distal mede 4,8 cm, e a

proximal, 5 cm. Em vista antero-dorsal, observa-se a cabeça femoral e o trocanter maior. Em vista postero-ventral, percebe-se a fossa popliteal e os côndilos.

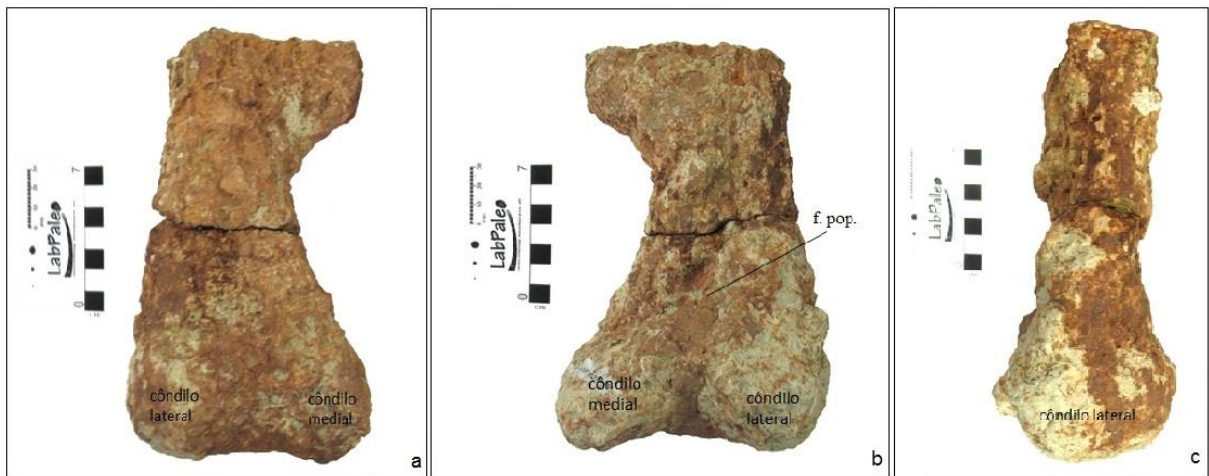


Figura 14: Fêmur direito UFPR 0276 PV depositado no LabPaleo (SCT/UFPR). a, vista antero-dorsal; b, vista postero-ventral; c, vista lateral.

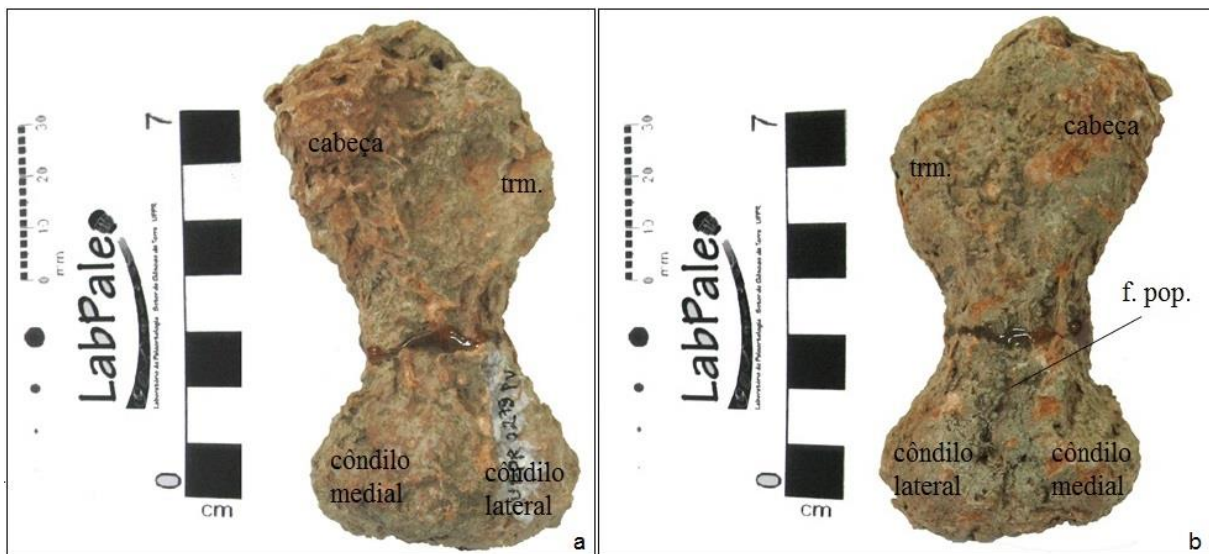


Figura 15: Fêmur esquerdo UFPR 0279 PV de indivíduo juvenil depositado no LabPaleo (SCT/UFPR). a, vista antero-dorsal; b, vista postero-ventral.

Acredita-se que o material descrito pertença ao gênero *Dinodontosaurus*, pois este foi o único dicinodonte com presas já encontrado no Brasil.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Dicynodontia é clado de animais extintos que viveram durante os períodos Permiano e Triássico, sendo assim um dos poucos sobreviventes da extinção em massa do fim do Permiano. Apresentam grande importância estratigráfica para depósitos não marinhos destes períodos, principalmente para o Período Permiano. Durante estes períodos todos os continentes estavam unidos em um supercontinente, chamado Pangea. O clima, para os dois períodos, era árido.

Os dicinodontes permianos foram encontrados em países gonduânicos, e durante o Triássico se tornam, praticamente, cosmopolitas. O sucesso evolutivo, provavelmente, se deve ao aparelho mastigatório especializado (propalínia), bem adaptado a herbivoria. Eles, provavelmente conviveram com anfíbios e outros répteis, incluindo dinossauros, com os quais tiveram interações presa-predador.

Pertencem ao clado dos Synapsida. Junto com algumas formas basais, formam o grupo Anomodontia. As hipóteses filogenéticas dentro do grupo são conflitantes, para uma melhor resolução deve-se utilizar tanto características cranianas como pós-cranianas. No Brasil são encontrados seis clados de Dicynodontia, dois permianos e quatro triássicos, são eles: *Pylaecephalidae*, *Endothiodon*, *Dinodontosaurus*, *Stahleckeria*, *Ischigualastia* e *Jachaleria*.

O material depositado no LabPaleo do Setor de Ciências da Terra da UFPR correspondem a partes cranianas e pós-cranianas de dicinodontes. As peças foram identificadas como um crânio parcial associado à mandíbula, um dentário, uma vértebra dorsal mediana, duas costelas direitas, duas escápulas esquerdas (sendo uma de um organismo juvenil), um ílio esquerdo juvenil e dois fêmures, sendo um também de um organismo juvenil. O material encontra-se permineralizado e bastante alterado diageneticamente. Embora não se tenha a procedência precisa das amostras, algumas características morfológicas observadas, tais como a presença da presa caniniforme bem desenvolvida, além do processo acrômio bem desenvolvido, conclui-se que as amostras pertencem ao gênero *Dinodontosaurus*.

O estudo dessas formas extintas ajudam a compreender melhor a evolução das formas atuais, bem como auxiliam no reconhecimento de materiais depositados em coleções científicas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABDALA, F.; DORNELLES, J. F. Herpetofauna Permotriássica no Rio Grande do Sul. In: LEMA, Thales de. **Os répteis do Rio Grande do Sul: atuais e fósseis, biogeografia, ofidismo**. Porto Alegre: Edipucrs. 2002, p. 111-120.

ANGIELCZYK, K. D.; KURKIN, A. A. Phylogenetic analysis of Russian Permian dicynodonts (Therapsida: Anomodontia): implications for Permian biostratigraphy and Pangaeian biogeography. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 139, p. 157-212, 2003.

ARAÚJO, D. C.; GONZAGA, T. D. 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**, p. 159-174, 1980.

BAJDEK, P.; OWOCKI, K.; NIEDZWIEDZKI, G. Putative dicynodont coprolites from the Upper Triassic of Poland. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 411, p. 1-17, 2014.

BOOS, A. D. S.; SCHULTZ, C. L.; VEJA, C. S.; AUMOND, J. J. On the presence of the Late Permian dicynodont *Endothiodon* in Brazil. **Palaeontology**, v. 56, p. 837-848, 2013.

BOTHA-BRINK, J.; ANGIELCZYK, K. D. Do extraordinarily high growth rates in Permo-Triassic dicynodonts (Therapsida, Anomodontia) explain their success before and after the end-Permian extinction? **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 160, p. 341-365, 2010.

DIAS-DA-SILVA, S. Middle-Late Permian tetrapods from the Rio do Rasto Formation, Southern Brazil: a biostratigraphic reassessment. **Lethaia**, v. 45, p. 109-120, 2012.

FLUTEAU, F.; BESSE, J.; BROUTIN, J.; RAMSTEIN, G. The Late Permian climate. What can be inferred from climate modelling concerning Pangea scenarios and Hercynian range altitude? **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 167, p. 39-71, 2001.

FRÖBISCH, J. The cranial anatomy of *Kombuisia frerensis* Hotton (Synapsida, Dicynodontia) and a new phylogeny of anomodont therapsids. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 150, p. 117-144, 2007.

_____. Composition and similarity of global anomodont-bearing tetrapod faunas. **Early-Science Reviews**, v. 95, p. 119-157, 2009.

HOLZ, M.; SCHULTZ, C. L. Taphonomy of the South Brazilian Triassic herpetofauna: fossilization mode and implications for morphological studies. **Lethaia**, v. 31, p. 335-345, 1998.

HOLZ, M.; SOUTO-RIBEIRO, A. Taphonomy of the South-brazilian Triassic vertebrates. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 30 (3), p. 491-494, 2000.

JASINOSKI, S. C. RAYFIELD, E. J. CHINSAMY, A. Comparative Feeding Biomechanics of *Lystrosaurus* and the Generalized Dicynodont *Oudenodon*. **The Anatomical Record**, v. 292, p. 862-874, 2009.

KING, G. M. **The dicynodonts: A study in palaeobiology**. Nova York: Chapman and Hall, 1990a.

_____ Dicynodonts and the end Permian event. **Paleont. afr**, v. 27, p. 31-39, 1990b.

_____ Species longevity and generic diversity in dicynodont mammal-like reptiles. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 102, n. 3-4, p. 321-332, 1993.

MAISCH, M. W. Observations on Karoo and Gondwana vertebrates. Part 2: A new skull-reconstruction of *Stahleckeria potens* von Huene, 1935 (Dicynodontia, Middle Triassic) and a reconsideration of kannemeyeriiform phylogeny. **N. Jb. Geol. Paläont. Abh.**, v. 220, p. 127-152, 2001.

MILANI, E. J.; MELO, J. H. G.; SOUZA, P. A.; FERNANDES, L. A.; FRANÇA, A. B. Bacia do Paraná. **B. Geoci. Petrobras**, v. 15, p. 265-287, 2007.

MORATO, L. ***Dinodontosaurus* (Synapsida, Dicynodontia): reconstituições morfológicas e aspectos biomecânicos**. Programa de Pós-Graduação em Geociências. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. Dissertação de Mestrado, 158 p, 2006.

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

NIEDZWIEDSKI, G.; GORZELAK, P.; SULEJ, T. Bites traces on dicynodont bones and the early evolution of large terrestrial predators. **Lethaia**, v. 44, p. 87-92, 2011.

PERUZZO, C. C.; ARAÚJO-BARBERENA, D. C. Sobre a Ocorrência do Gênero *Ischigualastia* Cox, 1962 na Formação Santa Maria, Triássico do Rio Grande do Sul. **Na. Acad. bras. Ci**, v. 67 (2), p. 175-181, 1995.

RAY, S. Functional and evolutionary aspects of the postcranial anatomy of dicynodonts (Synapsida, Therapsida). **Palaeontology**, v. 49, p. 1263-1286, 2006.

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

SCHULTZ, C. L.; SCHERER, C. M. S.; BARBERENA, M. C. Biostratigraphy of Southern brazilian Middle-Upper Triassic. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 30, p. 495-498, 2000.

- SONG, H.; WIGNALL, P. B.; TONG, J.; YIN, H. Two pulses of extinction during the Permian–Triassic crisis. **Nature Geoscience**. V. 6, p. 52-56, 2013.
- SURKOV, M. V.; BENTON, M. J. The basicranium of dicynodonts (Synapsida) and its use in phylogenetic analysis. **Palaeontology**, v. 47, p. 619-638, 2004.
- THULBORN, T.; TURNER, S. The last dicynodont: an Australian Cretaceous relict. **The Royal Society of London**, v. 270, p. 985-993, 2003.
- TUCKER, M. E.; BENTON, M. J. Triassic environments, climates and reptile evolution. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 40, p. 361-379, 1982.
- VEGA-DIAS, C. S. **Os dicinodontes triássicos (Synapsida, Therapsida): morfologia, filogenia e paleobiologia**. Programa de Pós-Graduação em Geociências. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. Tese de Doutorado, 291 p, 2005.
- VEGA-DIAS, C.; MAISCH, M. W.; SCHWANKE, C. 2005. The taxonomic status of *Stahleckeria impotens* (Therapsida, Dicyodontia): redescription and discussion of its phylogenetic position. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 8 (3), p. 221-228.
- VEGA-DIAS, C.; SCHULTZ, C. L. Evidence of archosauriform feeding on dicynodonts in the Late Triassic of Southern Brazil. **PaleoBios**, v. 27(2), p. 62-67, 2007.
- ZERFASS, H.; LAVINA, E. L.; SCHULTZ, C. L.; GARCIA, A. J. V.; FACCINI, U. F.; CHEMALE Jr, F. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of Southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. **Sedimentary Geology**, v. 161, p. 85-105, 2003.