

3. Figueiredo, F.J.; Gallo, V.; Santos, R.S. & Aires, J.R.. "Cretaceous fishes of the Pelotas basin, Brazil". *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16(3): 33A. 1996.
4. Gallo-da-Silva, V. & Figueiredo, F.J.. "Pelotius hesselae, gen. et sp. nov. (Teleostei: Holocentridae) from the Cretaceous (Turonian) of Pelotas basin, Brazil". *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19(2): 263-270. 1999.
5. Brito, P.M.; Leal, M.E.C. & Gallo, V.. "A new lower Cretaceous guitarfish (Chondrichthyes, Batoidea) from the Santana formation, Northeastern Brazil". *Boletim do Museu Nacional, Geologia*, 75: 1-13. 2013.
6. Brito, P.M. & Seret, B.. "The new genus *Iansan* (Chondrichthyes, Rhinobatoidea) from the early Cretaceous of Brazil and its phylogenetic relationships". In: Arratia G. & Viohl G. (eds.). *Mesozoic Fishes-Systematics and Paleoecology*. München, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, p. 47-62. 1996.
7. Carvalho, M.S.S.; Gallo, V. & Santos, H.R.S.. "New species of coelacanth fish from the lower Cretaceous (Albian) of the Grajaú basin, NE Brazil". *Cretaceous Research*, 46: 80-89. 2013.
8. Figueiredo, F.J.; Gallo, V. & Delarmelina, A.F.P.. "A new protacanthopterygian fish from the upper Cretaceous (Turonian) of the Pelotas basin, southern Brazil". *Cretaceous Research*, 34: 116-123. 2012.
9. Gallo, V.; Figueiredo, F.J. & Coelho, P.M.. "Paleoictiofauna da formação Atlântida, Cretáceo superior da bacia de Pelotas, sul do Brasil". In: Gallo, V.; Brito, P.; Silva, H.M.A. & Figueiredo, F. (orgs.). *Paleontologia de vertebrados: grandes temas e contribuições científicas*. Rio de Janeiro, Interciência, p. 113-131. 2006.
10. Gallo, V.; Cavalcanti, M.J. & Silva, H.M.A.. "Track analysis of the marine palaeofauna from the Turonian (late Cretaceous)". *Journal of Biogeography*, 34: 1167-1172. 2007.
11. Blanco, A.; Gallo, V.; Alvarado-Ortega, J.. "*Robertichthys riograndensis* from the lower Turonian (upper Cretaceous) Vallecillo Lagerstätte, NE-Mexico: description and relationships". In: Arratia G.; Schultze H.-P. & Wilson, M.V.H. (eds.). *Mesozoic Fishes 4-Homology and Phylogeny*. München, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, p. 389-397. 2008.
12. Parméra, T.C.C.; Gallo, V. & Silva, H.M.A.. "Padrões de distribuição da ictiofauna aptiana-albiana com base no método pan-biogeográfico de análise de traços". In: IX Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados, 2014, Vitória. *Paleontologia em Destaque - Edição Especial, Boletim de Resumos*. Porto Alegre, Sociedade Brasileira de Paleontologia, p. 100. 2014.

O ESTUDO DOS RÉPTEIS FÓSSEIS - CRESCE A CONTRIBUIÇÃO DA CIÊNCIA BRASILEIRA

Alexander Kellner

Dentre os grupos de organismos encontrados como fósseis que mais se destacam por terem um grande apelo popular estão os répteis. Capitaneados pelos dinossauros, esse grupo é extremamente diversificado, incluindo formas relativamente conhecidas como os crocodilomorfos, as tartarugas, os lagartos e as serpentes, e também grupos mais raros e desconhecidos, como os rauissúquios (formas predadores com hábitos terrestres distantemente relacionados aos crocodilomorfos), os pterossauros (primeiros vertebrados a desenvolverem o voo ativo), os mosassauros (grupo de lagartos marinhos, alguns de porte gigantesco) e os rincossauros (espécies herbívoras que tinham uma projeção anterior no crânio que lembra um bico) (1).

Muito se aprendeu sobre esses vertebrados ao longo dos anos e hoje existem centenas de pesquisadores que se dedicam ao estudo dos répteis fósseis, também chamado de paleoherpetologia, cuja tendência é de alta em nível mundial.

Até pouco tempo, o conceito de Reptilia era bem diferente do de hoje e englobava os chamados "répteis mamaliformes", muito bem representados no Brasil através dos dicinodontes (formas herbívoras quadrúpedes, geralmente providas com um grande dente "canino" em cada lado do crânio [2]). No entanto, a maneira de classificação dos organismos mudou profundamente com o advento da sistemática filogenética – também conhecida como cladismo (3) – e afetou a composição do grupo Reptilia. Segundo essa metodologia, que, inclusive, vem se sofisticando cada vez mais (p. ex., 4), as classificações devem envolver agrupamentos que refletem com maior precisão a história evolutiva de um determinado grupo, que também é designado de clado. Desta forma, procura se estabelecer (ou reconhecer) apenas os grupos (clados) chamados de naturais (ou monofiléticos), que obrigatoriamente têm que incluir todos os descendentes derivados de um único ancestral. Ademais, a caracterização (ou diagnose) desse agrupamento se dá por características únicas (chamadas de sinapomorfias), que são compartilhadas apenas pelos membros de um determinado clado.

Voltando aos dicinodontes e formas afins (os "répteis mamaliformes"), eles são considerados sinápsidos (p. ex., 2) e, como tal, estão na linha evolutiva dos mamíferos e não na dos répteis. Ou seja, eles têm mais em comum com os mamíferos atuais do que com os répteis *stricto sensu* e, portanto, são excluídos de Reptilia. Da mesma forma, sabe-se que as aves são descendentes dos dinossauros, o que vem sendo fundamentado por uma série de achados. Uma vez que os grupos naturais têm que incluir todos os descendentes de uma linha-

gem, esses vertebrados plumados obrigatoriamente fazem parte do clado Reptília, algo que pode ser considerado quase que consensual entre os pesquisadores, mas que ainda não é muito bem difundido e assimilado pelo público em geral.

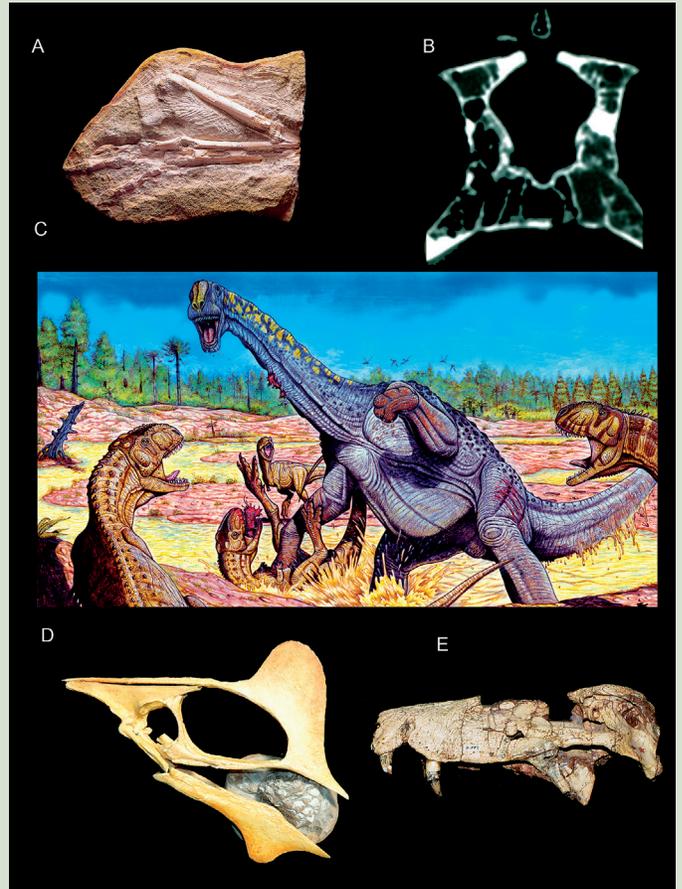
O presente artigo irá focar o avanço das pesquisas sobre os répteis fósseis em nível mundial, destacando a crescente participação brasileira. Por limitação de espaço, serão abordados apenas três grupos de destaque: os dinossauros, os crocodilomorfos e os pterossauros. Ao final serão apresentadas algumas pesquisas recentes que envolvem temas ligados – mas não exclusivos – aos répteis fósseis, como também perspectivas para o desenvolvimento dos estudos paleoherpetológicos.

DINOSSAUROS Não é necessário enfatizar que dentre os organismos que mais recebem atenção do grande público estão os dinossauros (Figura 1). De uma forma geral, existe uma percepção equivocada que todo vertebrado de grande porte extinto seria um representante desses “répteis terríveis” – uma tradução livre para o termo Dinosauria (designação oficial do grupo). No entanto, como destacamos no início, existem diversos outros répteis que viveram, inclusive, durante o mesmo período dos dinossauros porém seguiram um caminho evolutivo independente e, por isso, não pertencem a esse grupo.

Para exemplificar o que faz do dinossauro um dinossauro, temos que procurar características únicas (as sinapomorfias, como mencionado acima) compartilhadas exclusivamente pelos membros desse grupo. Entre elas, destaca-se a presença de um orifício na região pélvica, denominada de acetábulo, onde se encaixa o fêmur. Ter essa região aberta (tecnicamente denominado de acetábulo perfurado) é uma das características que são encontradas apenas nos dinossauros. Em todos os demais vertebrados, como nos mamíferos, crocodilomorfos e lagartos, essa região é fechada por uma parede óssea. Até mesmo nas aves o acetábulo é perfurado, novamente confirmado a sua classificação dentro de Dinosauria e, desta forma, no clado Reptília.

Não se sabe exatamente quando o primeiro dinossauro foi descoberto. Ao que consta, “ossos de gigantes extintos” foram relatados em escritos chineses muito antigos (5). Possivelmente poderiam se tratar de restos desses répteis, particularmente material encontrado na Mongólia (5), uma região extremamente rica em fósseis. Apenas por curiosidade, vale a pena registrar que no Brasil existem marcas feitas por indígenas ao lado de pegadas de dinossauros encontradas na Paraíba (5). Desta forma, existe uma grande probabilidade que essas populações nativas tenham se surpreendido não apenas pelas pegadas terem sido marcadas nas camadas endurecidas, mas, sobretudo, por pertencerem a animais de grande porte que eles não conheciam e que não estavam presentes na região.

Durante os séculos 17 e 18, diversos ossos de “grandes animais” extintos foram sendo encontrados e reportados mundo afora, porém não estudados em detalhe. O primeiro dinossauro descrito formalmente foi o *Megalosaurus* em 1824 a partir de fragmentos encontrados em rochas jurássicas da Inglaterra e que mais tarde foram



Alexander Kellner

Figura 1: Alguns répteis fósseis encontrados no Brasil. A) membro posterior do dinossauro *Santanaraptor placidus*, que contém tecido mole preservado juntamente com os ossos; B) imagem de tomografia computadorizada mostrando a caixa craniana de um pterossauro (*Anhanguera* sp.); C) cena hipotética de um *Maxakalisaurus topai* sendo atacado por um grupo de *Pycnonemosaurus nevesi* (arte de Maurílio Oliveira); D) réplica de crânio e mandíbula de *Tapejara wellnhoferi*, um réptil alado tido como frugívoro, com um cone preservado em um nódulo calcário; E) crânio de *Barurusuchus pachecoi*, um crocodilomorfo que competia com dinossauros carnívoros

atribuídos a uma espécie carnívora (*Megalosaurus bucklandi* Mantell, 1827). O nome Dinosauria surgiu apenas anos depois, através do trabalho de Richard Owen (1804-1892) publicado em 1842 (6). Naquela época, eram apenas três espécies e que esse naturalista inglês corretamente identificou como sendo representantes de um grupo de répteis totalmente distinto daqueles que vivem hoje em dia. Estimativas de quantos dinossauros não-avianos foram descritos até hoje giram em torno de 1500 espécies, das quais menos de 1000 são consideradas válidas, já que muitas foram baseadas em ossos bastante fragmentados e pouco diagnósticos.

Pode-se dizer que em nível mundial existe uma grande tendência em sofisticar bastante a pesquisa dos dinossauros. Enquanto que no passado a ênfase estava na caracterização e descoberta de novas formas, atualmente existe uma maior preocupação com aspectos biológicos, numa tentativa de decifrar como esses animais viviam e funcionavam. Existe um esforço cada vez maior por parte dos pesquisadores em procurar entender, dentro das limitações naturais impostas pela pesquisa dos fósseis, os possíveis hábitos das espécies e até mesmo questões ligadas à sua fisiologia que envolvem, entre outros aspectos, as suas características externas como o revestimento do seu corpo. Para isso, tem-se empregado cada vez mais tecnologia e métodos elaborados (7).

Entre as pesquisas, chamadas de fronteira, referente aos répteis fósseis estão os trabalhos de tomografia computadorizada que procuram entender (ou mapear) os espaços vazios no esqueleto, incluindo o crânio, e oferecer modelos do tipo de tecido que os preenchia (8). Diversas são as contribuições do emprego dessa tecnologia de imagem (que também tem as suas variações de acordo como o equipamento e o material onde é empregada), variando desde aspectos fisiológicos (endotermia – ectotermia) até o posicionamento mais provável de órgãos internos. A análise tomográfica computadorizada de répteis fósseis e recentes forneceram até mesmo uma localização mais precisa das narinas externas dos dinossauros, que deveriam se posicionar mais na ponta do focinho do que as reconstruções reportavam até então. Sem contar com o estabelecimento do grau de pneumaticidade dos ossos do esqueleto, que, entre outros, influenciaram a reavaliação da estimativa de massa de diversas espécies.

Também o Brasil inicia, ainda que de forma tímida, pesquisa utilizando a tomografia computadorizada em répteis fósseis. Os resultados obtidos até o momento variam desde uma melhor compreensão da estrutura interna de vértebras (9) até a reconstrução da caixa craniana onde ficava alojado o cérebro (10).

Uma outra área da pesquisa dos dinossauros que tem evoluído bastante é o estabelecimento da relação de parentesco entre aves e um grupo de formas carnívoras (terópodes): os deinonicossauros. Apesar da descendência das aves a partir dos dinossauros ser uma ideia bem antiga, são os achados dos depósitos paleontológicos da China, particularmente de Liaoning, que têm fornecido as melhores evidências dessa relação (11). Entre as descobertas que mais se destacam estão fósseis que contêm não apenas penas, mas também estruturas revestindo o corpo do animal identificadas como protopenas e que revelam os primeiros estágios de desenvolvimento dessa estrutura epidérmica outrora considerada exclusiva das aves. Sem contar nos traços anatômicos do próprio esqueleto, tais como o encontro da fúrcula, osso tido como característico das aves, em várias espécies de dinossauros não-avianos, incluindo os velociraptores (11).

Entre os temas principais onde o Brasil tem dado uma contribuição mais significativa para a pesquisa dos dinossauros está a questão da origem desse grupo de répteis, particularmente por achados

realizados nos depósitos triássicos (~210-220 milhões de anos) do Rio Grande do Sul (p. ex., 12). Esses achados são bem importantes e, em conjunto com descobertas realizadas na Argentina, auxiliam no estabelecimento dos passos evolutivos que culminaram com o surgimento dos primeiros dinossauros.

Em termos de aves, vale a pena registrar que ossos e penas têm sido encontrados em alguns depósitos. Vale o registro, inclusive, da primeira ave fóssil brasileira a ser formalmente nominada e que apresenta as penas da cauda bastante alongadas, cuja função ainda não é totalmente elucidada (13).

PTEROSSAUROS Pterossauros são répteis alados que foram os primeiros vertebrados a desenvolverem o voo ativo (Figura 1D). Surgiram em torno de 220 milhões de anos atrás e se extinguíram no limite entre o Cretáceo e o Paleógeno, em uma das mais bem estudadas extinções em massa já documentadas no nosso planeta (veja abaixo). A abertura alar (distância entre as extremidades das asas) desses animais variava desde menos de um palmo até mais de 11 metros, fazendo deles os maiores vertebrados – tanto considerando formas extintas como recentes – a alçarem voo (14).

A primeira vez na qual se falou nesses animais alados foi em 1784, quando Cosimo Alessandro Collini (1727-1806), um antigo secretário do filósofo iluminista Voltaire (1694-1778), descreveu um pequeno fóssil preservado em uma laje de rocha calcária proveniente da Baviera, sul da Alemanha. Olhando para aquele exemplar, Collini determinou que se tratava de um vertebrado novo para a ciência, de posição zoológica dúbia e possivelmente de hábitos anfíbios. Resumindo: ele não tinha a menor noção do que havia encontrado. Foi apenas em 1801, quando o naturalista e grande anatomista francês Georges Cuvier (1769-1832) teve acesso a alguns desenhos desse mesmo fóssil (15), que se teve a percepção real do que aquele animal representava: um réptil que desenvolveu a capacidade de voar! Para desenvolver o voo ativo, esses vertebrados alongaram o quarto dígito da mão, que passou a ser a estrutura principal de sustentação de uma membrana alar, ao contrário do que ocorreu com os morcegos (que se valem de quatro dígitos para suportar a membrana da asa) e das aves (que desenvolveram penas e aumentaram o tamanho do antebraço formado pelos ossos denominados de rádio e ulna), que são os outros dois grupos de vertebrados a desenvolverem o voo ativo. O termo Pterosauria – nome oficial desse grupo (clado) de vertebrados alados – somente surgiu tempos depois, em 1834 (14).

Até hoje existem perto de 240 espécies de pterossauros descritas, das quais cerca de 150 são consideradas válidas. Essa discrepância se deve ao fato da grande maioria das espécies terem sido propostas em material bastante fragmentário. Apesar dessa questão ser geral na paleontologia, uma vez que o material que efetivamente é encontrado preservado nas rochas do organismo extinto tende a ser muito incompleto, a situação dos pterossauros pode ser vista como extrema dentre os vertebrados. Por serem animais voadores, eles possuem o esqueleto bem frágil, onde as

paredes ósseas raramente superam 2 milímetros de espessura, mesmo em indivíduos com uma envergadura alar acima de 8 metros (16). Ademais, por serem animais voadores, eles estavam longe dos ambientes mais propícios para a fossilização dos organismos, que são o fundo de lagos e mares rasos. Desta forma, a fragilidade do esqueleto e o seu modo de vida faz com que fósseis de pterossauros sejam bem raros.

Apesar de já terem sido encontrados em todos os continentes (incluindo a Antártica), perto da metade de todas as espécies desses répteis voadores conhecidas e mais de 90% de todos exemplares são procedentes de apenas cinco conjuntos de depósitos: o calcário de Solnhofen, de idade jurássica (150 milhões de anos [Ma] e de onde vem o material descrito por Collini na Alemanha; Grupo Jehol que reúne as formações cretáceas Yixian (125 Ma) e Jiufotang (120 Ma); as formações Crato (115 Ma) e Romualdo (110 Ma) da bacia do Araripe, nordeste do Brasil; o Cambridge Greensand (Cretáceo superior, ca. 95 Ma) da Inglaterra; e a formação Niobrara (87-82 Ma) da América do Norte. O material brasileiro, em particular da formação Romualdo, exibe uma preservação excepcional, com os ossos geralmente preservados em três dimensões sem terem sofrido distorções significativas na sua estrutura anatômica, diferindo da condição achada (bidimensional) que é comum no material de outros depósitos. Desta forma, os pterossauros (e outros fósseis) da bacia do Araripe são muito importantes do ponto de vista científico e cobiçados internacionalmente (17). Pode-se afirmar que quase todos os temas principais relacionados aos pterossauros passam em maior ou menor grau pela discussão de exemplares brasileiros (14), tais como estudos morfo-funcionais envolvendo aspectos como a locomoção terrestre, a capacidade e modo de voo, as possíveis funções das cristas cranianas e diversas outras questões biológicas (p. ex., 18-20).

Além dos pterossauros brasileiros, importantes contribuições para a pesquisa desses répteis alados vêm sendo realizadas através de descobertas na China. Desde 1997 foram encontrados mais exemplares desses répteis voadores em depósitos chineses do que a soma combinada no mesmo período de todo o material do grupo proveniente dos demais depósitos fossilíferos do mundo. Além da expressiva quantidade de material, os fósseis da China surpreendem pela sua diversidade (21). Cabe registrar que muitas formas são, surpreendentemente, mais proximamente relacionadas com espécies brasileiras do que com as espécies de outras partes do mundo (p. ex., 22), algo que ainda carece de um estudo mais aprofundado.

Os destaques dos achados chineses incluem o primeiro ovo de pterossauro a ser registrado, comprovando que esses animais eram ovíparos (23). Recentemente o primeiro registro de uma acumulação em massa de pterossauros – a primeira da Ásia – apresentou diversos ovos excepcionalmente preservados, contribuindo para um

melhor entendimento da estratégia reprodutiva desses animais (24). Até mesmo uma fêmea grávida (25) foi encontrada, junto com a qual foram descobertos dois ovos, um ainda dentro do seu corpo (26), demonstrando que esses animais alados tinham dois ovidutos funcionais, diferente do que ocorre nas aves.

Além da contribuição brasileira ao estudo dos pterossauros a partir de descobertas realizadas no próprio país, que incluem o achado de uma rara concentração de centenas de indivíduos (a mais numerosa já documentada) de uma espécie tida como frugívora em rochas que representam um oásis dentre um paleodeserto (27), vale a pena destacar que muitas das pesquisas de destaque envolvendo material encontrado na China têm participação de paleontólogos brasileiros (p. ex., 24, 26).

CROCODILOMORFOS Não se pode falar na pesquisa paleoherpetológica realizada no Brasil sem mencionar os crocodilomorfos, termo que envolve tanto as formas recentes como as extintas. Para alguns pesquisadores, esse é o grupo de répteis fósseis mais diversificado no país (28). Hoje em dia os crocodilomorfos são representados pelos crocodilos, gaviais e jacarés e estão restritos a 23 espécies, todas de hábitos semiaquáticos, ocupando a faixa intertropical do planeta. No entanto, no passado geológico, esses répteis eram extremamente diversificados e estavam, ao longo de sua história evolutiva, presentes nos mais variados ambientes em todos os continentes com exceção da Antártica. Havia formas totalmente adaptadas para uma vida aquática, como os representantes dos clados Teleosauridae, Metriorhynchidae e Dyrosauridae, alguns chegando a ter os seus membros apendiculares modificados em verdadeiras nadadeiras.

Outros eram muito bem adaptados para ambientes terrestres, com os membros dispostos abaixo do corpo, assumindo uma posição mais ereta ao contrário das formas recentes, o que é o caso dos sebecídeos e dos baurussuquídeos, ambos representados no Brasil (29).

A origem dos Crocodylomorpha ainda não é bem compreendida, mas a maioria dos autores considera que os primeiros membros deste grupo surgiram no Triássico (há cerca de 230 milhões de anos). Eram formas relativamente pequenas com um comprimento em torno de 1 metro e de esqueleto delicado, conjuntamente classificados dentro de Sphenosuchia. Apesar de caminhar nas quatro patas, teriam o esqueleto ereto e foram encontrados sobretudo na Argentina e nos Estados Unidos (30). Também no Brasil existe um réptil que pode estar ligado a origem dos crocodilomorfos: *Barberenasuchus brasiliensis* Mattar, 1987. No entanto, a sua posição filogenética é tida como controversa (30).

Uma das linhas principais de pesquisa relacionada aos crocodilomorfos é a biogeografia, que se preocupa com a distribuição dos organismos no espaço e no tempo. Um dos primeiros estudos nessa linha se deu a partir do encontro de espécies na bacia do Araripe,

**QUASE TODOS
OS TEMAS
RELACIONADOS
AOS
PTEROSSAUROS
PASSAM POR
EXEMPLARES
BRASILEIROS**

mais especificamente as encontrados na formação Romualdo (16; 31; 32), que também foram descobertas em depósitos do continente africano, demonstrando que durante o Cretáceo inferior as massas continentais da América do Sul e da África ainda estavam unidas. Em especial *Araripesuchus* Price, 1959, chama a atenção, pois espécies desse gênero foram encontrados no Brasil, na República do Níger, em Madagascar, no Marrocos e em duas localidades da Argentina, fazendo desse um dos mais interessantes crocodilomorfos para questões biogeográficas (33).

O contraste entre a diversidade desses répteis em tempos passados comparados ao atual levou os pesquisadores a procurarem entender melhor as características ecológicas dos membros extintos dos crocodilomorfos. Entre os principais grupos enfocados estão os notossúquios por possuírem uma morfologia muito particular. A grande maioria são animais de pernas longas, postura ereta, corpo delgado e de pequeno porte, atingindo um comprimento total em torno de 1 metro. Além disso, possuíam a parte rostral (focinho) do crânio reduzido e são predominantemente encontrados em áreas do antigo supercontinente denominado de Gondwana, que reunia as massas continentais da América do Sul, África, Antártica, Austrália e Índia. O mais surpreendente nos notossúquios é a sua dentição bem diversificada, a maioria apresentando marcada heterodontia (dentes com morfologias distintas na mesma espécie). Existem formas com dentes possuindo várias cúspides (pontas) como os encontrados em *Candidodon*, que chegou a ser equivocadamente classificado como um mamífero (34). Também foram encontradas espécies com dentes em forma de folha sugerindo hábitos herbívoros (35); outros com dentes curtos e robustos, dispostos diagonalmente nas arcadas, possuindo lâminas indicando que eram utilizados para quebrar material resistente, como ossos, (36); e até mesmo uma espécie que possuía dentes dispostos em uma plataforma formada pela região do dentário (principal osso da mandíbula), possivelmente utilizados para amassar e triturar o alimento (37). Todas essas variações dentárias, que são encontradas sobretudo (mas não unicamente) em espécies de depósitos brasileiros e africanos, demonstram que os notossúquios foram, sob o ponto de vista ecológico, os mais diversificados membros de Crocodylomorpha.

Outra importante contribuição brasileira ao estudo desses répteis foi o encontro de espécies de grande porte que possuíam dentes achatados lateralmente e serrilhados, a exemplo do que se observa nos dinossauros carnívoros. Trata-se, principalmente, de espécies classificadas dentro dos clados Baurusuchidae (Figura 1E) e Peirosauridae (p. ex., 39) – grupos que alguns pesquisadores classificam dentro de Notosuchia (40) predominantemente encontrados em depósitos brasileiros. Curiosamente, o fato de dinossauros carnívoros serem bastante raros no Brasil sugere que possivelmente esses crocodilomorfos tenham ocupado no supercontinente Gondwana o mesmo nicho ecológico que os dinossauros terópodes ocupavam na Laurásia (supercontinente que unia a América do Norte, Europa e Ásia).

Outra interessante contribuição brasileira à pesquisa dos crocodilomorfos foi o estudo demonstrando que os dirossaurídeos (formas marinhas) eram encontrados em menor diversidade e número antes da extinção em massa ocorrida há aproximadamente 66 milhões de anos no limite entre o Cretáceo e o Paleógeno (K-Pg), mas que se tornaram os principais predadores marinhos após o K-Pg (41). Segundo o estudo, esse domínio somente foi possível pelo fato de alguns grupos de répteis marinhos, em especial os mosassauros (largartos marinhos), que competiam com os dirossaurídeos antes do K-Pg, terem sido extintos.

O último destaque sobre a pesquisa brasileira realizada no campo da paleoherpetologia que será focada aqui são os crocodilomorfos gigantes encontrados em depósitos formados entre 15 e 6 milhões de anos atrás no Acre. Entre os principais está a forma *Purussaurus* Barbosa Rodrigues, 1892, que poderia alcançar perto de 15 metros de comprimento, tamanho próximo a de um *Tyrannosaurus rex*. Além desse, diversas outras espécies de crocodilomorfos da região vêm sendo descritas, todos de grande porte (28).

TEMAS DIVERSOS Entre os temas que têm sido cada vez mais enfatizados na pesquisa paleontológica e que também interessam aos estudos paleoherpetológicos estão as questões relacionadas às extinções. Apesar de existirem várias que influenciaram a história evolutiva dos répteis, como a ocorrida no limite do Permiano e Triássico, há aproximadamente 252 milhões de anos, e que é tida como a mais devastadora de todos os tempos (42), a mais famosa é a que ocorreu há 66 milhões de anos e dizimou algo em torno de 70% de toda a vida existente no planeta (43).

A hipótese de que um impacto de um corpo celeste foi responsável pela extinção em massa ocorrida no limite entre os períodos Cretáceo e Paleógeno (K-PG) foi proposta em 1980 por uma equipe que incluía um ganhador de prêmio Nobel em física (44). A partir dessa proposta, dezenas de pesquisadores das mais diferentes áreas (por exemplo paleontologia, geoquímica, sedimentologia, física, estatística e biologia) se debruçaram sobre o tema, procurando encontrar respostas que pudessem confirmar ou oferecer alternativas à proposta da causa extraterrestre para a extinção em massa do K-Pg. Nesse processo foi se acumulando uma enorme quantidade de conhecimento. Até mesmo uma cratera, denominada de Chicxulub em referência à cidade homônima onde se situa, na península de Iucatã no México, foi encontrada.

Entre as alternativas à proposta de Alvarez e colegas (44), surgiu o vulcanismo expresso pelos depósitos denominados de Deccan Traps, na Índia, que com mais de 2 km de espessura e abrangendo uma área de meio milhão de quilômetros quadrados oferecia uma alternativa viável para a explicação da extinção dos dinossauros e outras formas de vida (45). Houve, inclusive, quem tenha levantado a hipótese que possivelmente esses dois eventos de grande magnitude estejam relacionados, com o impacto de um corpo celeste podendo estimular e aumentar a atividade vulcânica. Essa hipótese, mesmo que ainda con-

troversa, tem ganho corpo através de estudos recentes de datação das lavas do Deccan Traps, demonstrando que 50 mil anos após o impacto representado pela cratera de Chicxulub, houve um aumento do deramamento de lava na Índia, que perdurou por mais de 500 mil anos após o impacto, retardando a recuperação pós-extinção da biota (43).

Outro tema muito interessante que pode ser visto como pesquisa de fronteira, refere-se ao encontro de biomoléculas, o que tem sido feito particularmente em material de répteis fósseis. Até pouco tempo atrás, a preservação de tecido mole ainda era algo visto como bastante improvável, particularmente ao nível molecular. Porém, quando alguns exemplares foram analisados com tecnologias e metodologias modernas, esse tipo de tecido passou a ser encontrado com uma frequência cada vez maior. Entre os estudos mais interessantes existem alguns que apresentam evidências da preservação de vasos sanguíneos e até mesmo de estruturas semelhantes a células sanguíneas em um material do dinossauro carnívoro *Tyrannosaurus rex* Osborn, 1905 (46). Apesar de controverso (p. ex., 47), o tema é fascinante, particularmente pelo fato de que biomoléculas foram encontrados em material ósseo de dinossauros não particularmente bem preservados (48). Não resta dúvidas que essa área deverá crescer muito nos anos vindouros.

Nestes dois temas – extinções e biomoléculas fossilizadas – o Brasil praticamente não realiza pesquisa. Ambas requerem um investimento de maior vulto e laboratórios onde esse tipo de análise possa ser feita. Apesar do limite K-PG ter sido encontrado no país (p. ex., 49), não existem grupos de pesquisa dedicados ao estudo das extinções. No que tange a tecidos moles fossilizados, trabalhos isolados como o que encontrou músculos e vasos sanguíneos em um dinossauro da bacia do Araripe (50), que posteriormente foi denominado de *Santanaraptor placidus* Kellner, 1999, são exceções e não chegam a investigar o potencial para a preservação de biomoléculas.

PERSPECTIVAS De uma forma geral, as perspectivas da pesquisa em paleoherpetologia no Brasil são bastante interessantes, naturalmente se houver investimento contínuo e atenção para a área de paleontologia como um todo. O grande potencial de aumento na contribuição dos cientistas brasileiros se deve ao fato que temos em nosso país muitos depósitos onde a ocorrência de exemplares de répteis fósseis já foi comprovada e ainda há diversos outros a explorar. Mesmo naqueles onde esses vertebrados já foram encontrados, praticamente todos estão longe de ser exauridos. Um bom exemplo são os depósitos triássicos do Rio Grande do Sul, conhecidos há mais de um século e que nos últimos anos têm revelado, entre outros vertebrados (2), vários novos exemplares de dinossauros basais (p. ex., 12). Faltam nesses depósitos o registro dos chamados proto-dinossauros, que são formas que estão na linha evolutiva desses répteis e que os antecederam. Esse tipo de animal (que é classificado como dinossauro-morfo basal) já foi encontrado na vizinha Argentina (p. ex., os lagerpetídeos), cujos depósitos triássicos são, pelo menos em parte, correlacionáveis aos do Brasil (2; 12). Desta forma, é apenas

uma questão de tempo (e de esforço de coleta) para que algum desses proto-dinossauros seja encontrado no território nacional.

Esses mesmos depósitos triássicos do Rio Grande do Sul também têm o potencial de oferecer exemplares basais de pterossauros e de crocodilomorfos. No caso dos pterossauros, tal contribuição teria expressivo impacto mundial, já que não se tem absolutamente nenhum animal que se enquadra nessa categoria: o representante desse clado mais basal conhecido já possui todas as feições de um pterossauro típico como o quarto dígito alar alongado e as paredes dos ossos bem delgadas (até mais o que se observa nas aves).

Além dos depósitos com répteis fósseis já conhecidos, existem centenas de afloramentos, particularmente no nordeste do país, com enorme potencial para o encontro de mais exemplares desses vertebrados (além de outros organismos). A Bahia, por exemplo, tem dezenas de formações inexploradas onde achados fantásticos poderiam ser realizados. A medida em que mais paleontólogos são fixados nas instituições daquele estado (e de outros como Ceará, Piauí e Pernambuco), as chances de uma maior atividade de coleta aumentam e certamente descobertas de impacto serão realizadas.

Uma linha de pesquisa que poderia ser mais desenvolvida pelos pesquisadores do nosso país é a tomografia computadorizada. Praticamente usual em centros paleontológicos mais avançados como nos Estados Unidos, Canadá, diversos países da Europa, China e Japão, esse tipo de tecnologia ainda é utilizado de forma muito tímida no Brasil, sobretudo no que tange à publicação de resultados. No caso dos répteis fósseis, temos diversos exemplares que se prestariam a esse tipo de análise, como os excepcionais crânios de crocodilomorfos e pterossauros encontrados em depósitos cretáceos brasileiros, cujo estudo poderiam contribuir sobremaneira para o entendimento de aspectos ecológicos, inclusive comportamentais de diversas espécies. Uma comparação paleoneurológica dos notossúquios, por exemplo, seria muito importante para procurar entender o desenvolvimento das diferentes estruturas do cérebro desses répteis ao longo do tempo e as relacionar com o modo de vida e alimentação de cada uma das espécies.

Outro assunto científico que poderia ser desenvolvido com répteis fósseis no Brasil é o da busca de biomoléculas. O nível de preservação de exemplares encontrados no país muitas vezes é bem superior ao de outros países, abrindo a possibilidade para achados extremamente importantes. Entre outros, poderíamos ter uma melhor noção dos limites da preservação de tecidos moles em fósseis, algo que vem sendo debatido e pesquisado com maior intensidade nas nações desenvolvidas. Como sabemos da situação complexa que envolve a saída de fósseis do Brasil (p. ex., 17), é apenas uma questão de tempo para que descobertas importantes em termos de biomoléculas com base em material brasileiro seja feita, possivelmente sem a participação dos pesquisadores nacionais.

Alexander Kellner é professor titular do Laboratório de Sistemática e Tafonomia de Vertebrados Fósseis Museu Nacional/UFRJ e membro da Academia Brasileira de Ciências.

REFERÊNCIAS

1. Benton, M. J. *Vertebrate Palaeontology*. Wiley-Blackwell 3ed., 472p, 2009.
2. Soares, M. B. "Cinodontes brasileiros revelam os primeiros passos na evolução dos mamíferos". *Ciência e Cultura*, Vol.67, no.4, 2015.
3. Amorim, D. S. *Fundamentos de sistemática filogenética*. Holos: 156p, 2002.
4. Goloboff, P. A.; Farris, J. F. & Nixon, K. C. "TNT - a free program for phylogenetic analysis". *Cladistics*, 24(5): 774-786, 2008.
5. Kellner, A. W. A. Sim, nós temos dinossauros... e muitos! In: Soares, M. B. (ed). *A paleontologia na sala de aula*. Sociedade Brasileira de Paleontologia, Ed. Imprensa Livre, Porto Alegre, 1ª edição (livro digital) (ISBN 978-85-7697-316-4) (www.paleontologianasaladeaula.com), 2015.
6. Padian, K. "Phylogeny of dinosaurs". In: Currie P.J. & Padian, K (ed.) *Encyclopedia of dinosaurs*. San Diego Academic Press, p. 546-551, 1997.
7. Sayão, J.M. & Bantim, R. "A paleontologia do século XXI: novas técnicas e interpretações". *Ciência & Cultura*, Vol.67, no.4, 2015.
8. Bourke, J.M. et al. "Breathing life into dinosaurs: tackling challenges of soft-tissue restoration and nasal airflow in extinct species". *Anatomical Record* 297: 2148-2186, 2014.
9. Machado, E. B.; Avilla, L. S.; Nava, W. R.; Campos, D. A. & Kellner, A. W. A. "A new titanosaur sauropod from the late Cretaceous of Brazil". *Zootaxa* 3701(3): 301-321, 2013.
10. Sobral, G.; Hipsley, C.A. & Müller, J. "Braincase redescription of *dysalotosaurus lettowvorbecki* (Dinosauria, Ornithomorphs) based on computed tomography". *Journal of Vertebrate Paleontology* 32:1090-1102, 2012.
11. Norell, M.; Makovicky, P. & Clark, J.M. "A *Velociraptor* wishbone". *Nature*, 389: 447, 1997.
12. Bittencourt J. S. & Langer, M. C. "Mesozoic dinosaurs from Brazil and their biogeographical implications". *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 83: 23-60.
13. Carvalho, I. S. et al. "A new genus and species of enantiornithine bird from the early Cretaceous of Brazil". *Brazilian Journal of Geology*, 45: 161-171, 2015.
14. Kellner, A. W. A. *Pterossauros - os senhores do céu do Brasil*. Vieira & Lent, Rio de Janeiro, 176p, 2006.
15. Padian K. "The case of the bat-winged pterosaur". In: Czerkas S. J.; Olson E. C. (eds.). *Dinosaur past and present*. Los Angeles: University of Washington Press, 65-81, 1987.
16. Kellner, A. W. A. et al. "The largest flying reptile from Gondwana: a new specimen of *Tropeognathus* cf. *T. mesembrinus* Wellnhofer, 1987 (Pterodactyloidea, Anhangueridae) and other large pterosaurs from the Romualdo formation, lower Cretaceous, Brazil". *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 85(1): 113-135, 2013.
17. Simões, T. R. & Caldwell, M.W. "Fósseis e legislação - breve comparação entre Brasil e Canadá". *Ciência e Cultura*, Vol.67, no.4, 2015.
18. Wellnhofer P. *The illustrated encyclopedia of pterosaurs*. London, Salamander Books, 192 p., 1991.
19. Sayão J. M. "Histovariability in bones of two pterodactyloid pterosaurs from the Santana formation, Araripe basin, Brazil: preliminary results". *Geol Soc London, Spec Public* 217: 335-342, 2003.
20. Steel L. "The palaeohistology of pterosaur bone: an overview". *Zitteliana Reihe B* 28: 109-125, 2008.]
21. Wang, X. & Zhou, Z. "Pterosaur assemblages of the Jehol biota and their implication for the early Cretaceous pterosaur radiation". *Geological Journal* 41: 405-418, 2006.
22. Wang, X.; Kellner, A. W. A.; Jiang, S. & Cheng, X. "New toothed flying reptile from Asia: close similarities between early Cretaceous pterosaur faunas from China and Brazil". *Naturwissenschaften*, 99: 249-257, 2012.
23. Wang X. & Zhou, Z. "Pterosaur embryo from the early Cretaceous". *Nature* 429: 621, 2004.
24. Wang X. et al. "Sexually dimorphic tridimensionally preserved pterosaurs and their eggs from China". *Curr Biol* 24(12):1323-1330, 2014.
25. Lü J.C. et al. "An egg-adult association, gender, and reproduction in pterosaurs". *Science* 331: 321-324, 2011.
26. Wang, X., et al. "Eggshell and histology provide insight on the life history of a pterosaur with two functional ovaries". *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 87(3): 669-689, 2015.
27. Manzig, P. C. et al, "Discovery of a rare pterosaur bone bed in a Cretaceous desert with insights on ontogeny and behavior of flying reptiles". *Plos One*, 9(8): e100005, 2014.
28. Riff, D.; Souza R. G.; Cidade, G. M.; Martinelli, A. G. & Souza-Filho, J.P. "Crocodilomorfos: a maior diversidade de répteis fósseis do Brasil". *Terrae*, 9: 12-40, 2012.
29. Gasparini, Z.; Chiappe, L. M. & Fernandez, M. "A new Senonian pterosaurid (Crocodylomorpha) from Argentina and a synopsis of the South American Cretaceous crocodylians". *Journal of Vertebrate Paleontology*, 11(3):316-333, 1991.
30. Irmis, R.B.; Nesbitt, S. J. & Sues, H. "Early Crocodylomorpha". *Geological Society, London, Special Publications*, 379: 275-302, 2013.
31. Kellner, A. W. A. "Ocorrência de um novo crocodiliano no Cretáceo inferior da bacia do Araripe, nordeste do Brasil". *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 59(3): 219-232, 1987.
32. Buffetaut, E. "Die biogeographische Geschichte der Krokodilier, mit Beschreibung einer neuen art, *Araripesuchus wegeneri*. *Geologische Rundschau* 70(2):611-624, 1981.
33. Sereno, P. C. & Larsson, H. C. E. "Cretaceous crocodyliforms from the Sahara". *Zookeys*, 28(1):1-143, 2009.
34. Carvalho, I. S. "Candidodon: um crocodilo com heterodontia (Notosuchia, Cretáceo inferior)". *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 66(3):331-346. 1994.
35. Buckley, G. A.; Brochu, C. A.; Krause, D. W.; Pol, D. "A pug-nosed crocodyliform from the late Cretaceous of Madagascar". *Nature*, 405: 941-944, 2000.
36. Kellner, A. W. A.; Campos, D. A.; Riff, D. & Andrade, M. B. "A new crocodylomorph (Sphagesauridae, Notosuchia) with horn-like tubercles from Brazil". *Zoological Journal of the Linnean Society*, 163(Supl.): 57-65, 2011.

37. Kellner, A. W. A.; Figueiredo, R. G.; Campos, D. A. & Azevedo, S. A. K. "A new cretaceous notosuchian (Mesoeucrocodylia) with bizarre dentition from Brazil". *Zoological Journal of the Linnean Society*, 163(Supl.): 109-115, 2011.
38. Riff, D. & Kellner, A. W. A. "Baurusuchid crocodyliforms as theropod mimics: clues from the skull and appendicular morphology of *Stratiotosuchus maxhecti* (upper Cretaceous of Brazil)". *Zoological Journal of the Linnean Society*, 163(Supl.): 37-56, 2011.
39. Carvalho, I. S.; Ribeiro, L. C. B. & Avilla, L. S. "*Uberabasuchus terrificus* sp. nov., a new Crocodylomorpha from the Bauru basin (upper Cretaceous), Brazil". *Gondwana Research*, 7(4): 975-1.002, 2004.
40. Pol, D. "New remains of *Sphagesaurus huenei* (Crocodylomorpha: Mesoeucrocodylia) from the late Cretaceous of Brazil". *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(4): 817-831, 2003.
41. Barbosa, J. A.; Kellner, A. W. A. & Viana, M. S. "New dyrosaurid crocodylomorph and evidences for faunal turnover at the K-P transition in Brazil". *Proceedings of the Royal Society B*, 275: 1385-1391, 2008.
42. Sahney, S. & Benton, M. J. "Recovery from the most profound mass extinction of all time". *Proceedings of the Royal Society B* 275: 759-765, 2008.
43. Renne et al. "State shift in Deccan volcanism at the Cretaceous-Paleogene boundary, possible induced by impact". *Science*, 350:76-78, 2015.
44. Alvarez, L. M.; Alvarez, W.; Asaro, F. & Michel, H. "Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary Extinction". *Science*, 208: 1095-1108, 1980.
45. Keller, G. "The Cretaceous-Tertiary mass extinction, Chicxulub impact, and Decca volcanisms. Earth and life". In: Talent, J. A. *Earth and life: global diversity, extinction intervals and biogeographic perturbations through time*. Springer, pp. 759-793, 2012.
46. Schweitzer M.H. et al. "Analyses of soft tissue from *Tyrannosaurus rex* suggest the presence of protein". *Science* 316: 277-280, 2007.
47. Kaye, T. G.; Gaugler, G. & Sawlowicz, Z. "Dinosaur soft tissues interpreted as bacterial biofilms". *PLoS ONE* 3(7): e2808, 2008.
48. Bertazzo, S. et al. "Fibres and cellular structures preserved in 75-million-year-old dinosaur specimens". *Nature Communications*, 6:7352, 2015.
49. Fauth, G.; Colin, J.; Koutsoukos, E. A.M. & Bengtson, P. "Cretaceous-tertiary boundary ostracodes from the Poty quarry, Pernambuco, northeastern Brazil". *J. South Am. Earth Sci.* 19, 285-305, 2005
50. Kellner, A. W. A. "Fossilized theropod soft tissue". *Nature*, 379:32, 1996.

CINODONTES FÓSSEIS BRASILEIROS REVELAM OS PRIMEIROS PASSOS DA EVOLUÇÃO DOS MAMÍFEROS

Marina Bento Soares

A diferenciação dos primeiros mamíferos ocorreu próximo ao limite entre os períodos Triássico e Jurássico, cerca de 215 milhões de anos atrás. Seus ancestrais diretos foram pequenos cinodontes de hábitos insetívoros da família Brasilodontidae, reconhecida recentemente a partir da descoberta de numerosos exemplares muito bem conservados, coletados na formação Caturrita do estado do Rio Grande do Sul". (1)

Esta citação foi feita por José Fernando Bonaparte, renomado paleontólogo argentino, em seu livro intitulado *A origem dos mamíferos* (1) e evidencia a importância do papel dos cinodontes brasileiros como fósseis-chave na elucidação de questões relacionadas à aurora da história evolutiva dos mamíferos, um dos temas de maior interesse na paleontologia de vertebrados (2; 3; 4).

Cinodontes e mamíferos são membros da linhagem mamaliana, formalmente denominada de linhagem Synapsida, a qual evoluiu independentemente da outra linhagem de tetrápodes (vertebrados com quatro membros), a linhagem reptiliana, ou Sauropsida. Esta última inclui tartarugas, crocodilos, lagartos, dinossauros e aves, entre outros. Assim como os saurópsidos, os sinápsidos são tetrápodes amniotas que, diferente dos anfíbios, apresentam fecundação interna e não dependem da água para sua reprodução.

Synapsida é um grupo monofilético, ou seja, um grupo natural que reúne todos os descendentes de um ancestral comum, incluindo as formas extintas e as viventes. Apesar de bastante diversa no passado, sendo constituída por vários subgrupos, como pelicossauros, dinocefálios, anomodontes, terocefálios e cinodontes, os únicos representantes atuais da linhagem Synapsida são os mamíferos (Figura 1). Exagerando um pouco, podemos dizer que os mamíferos são a ponta do *iceberg* da linhagem Synapsida. A história evolutiva dos sinápsidos inicia-se com os pelicossauros (Pelycosauria) (Figura 1A), que são os membros mais primitivo do grupo, e que, posteriormente, foram substituídos por formas mais avançadas, os terápsidos (Therapsida). Cinodontes e mamíferos (Figura 1B a D) fazem parte deste último grupo. Em uma analogia bem simples, podemos ver esse agrupamento monofilético como uma série de matrascas, aquelas bonecas russas de madeira, colocadas umas dentro das outras. Os mamíferos (Mammalia) seriam a menor boneca da sequência, que seria englobada pela boneca Cynodontia. Esta seria envolvida pela boneca Therapsida, que por sua vez estaria inserida dentro de uma boneca maior, denominada de Synapsida.