

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.

A característica osteológica distintiva que reúne todos os sinápsidos é a presença de uma abertura (ou fenestra), destinada à fixação da musculatura mandibular, localizada na região temporal do crânio (Figura 1). Esta configuração é diferente da dos répteis, que possuem duas aberturas de cada lado do crânio.

Os pelicossauros surgiram no final do Carbonífero (~320 milhões de anos atrás) e durante a maior parte do Permiano seus membros foram os mais abundantes e notáveis tetrápodes terrestres (5). Eles foram os primeiros amniotas carnívoros a surgir no planeta (mas também existiam formas herbívoras) e alguns atingiram mais de 3 metros. Compartilhavam muitas características anatómicas com seus “primos” répteis, como um grande número de ossos no crânio e na mandíbula, e um esqueleto pós-craniano com a postura abduzida dos membros, ou seja, úmero e fêmur posicionados paralelos ao solo (como nos lagartos). Algumas formas, como *Dimetrodon* Cope, 1877 (Figura 1A) desenvolveram longos prolongamentos em suas vértebras, formando uma “vela”, que, segundo alguns autores, poderia atuar na regulação térmica corporal como superfície de troca de calor (6). A grande maioria dos pelicossauros é proveniente da América do Norte, mas fósseis são também encontrados na Rússia e Europa, com registros pontuais no hemisfério sul (África do Sul e Uruguai) (5). Ao longo do Permiano, os pelicossauros declinaram em diversidade, sendo substituídos nos ecossistemas terrestres pelos mais avançados terápsidos (Therapsida).

Dentro de Therapsida são reconhecidos seis subgrupos, incluindo formas herbívoras e carnívoras: Biarmosuchia, Dinocephalia, Anomodontia (incluindo os dicinodontes), Gorgonopsia, Therocephalia e Cynodontia (incluindo os mamíferos) (7) (Figura 1B a D). A história evolutiva dos terápsidos documenta com bastante detalhe os passos anatómicos envolvidos na transição do padrão amniota basal dos pelicossauros (compartilhado com os répteis), pouco eficiente em termos energéticos, para formas mais ativas metabolicamente, cada vez mais similares ao padrão mamaliano. Comparados aos pelicossauros, os terápsidos mostram redução no número de ossos que formam o crânio e mandíbula, redução no número de dentes, aumento na fenestra temporal do crânio e do osso dentário da mandíbula onde os músculos adutores se fixam (Figura 1). Isso conferiu uma força maior de mordida, o que também é atestado pelo aumento de tamanho dos

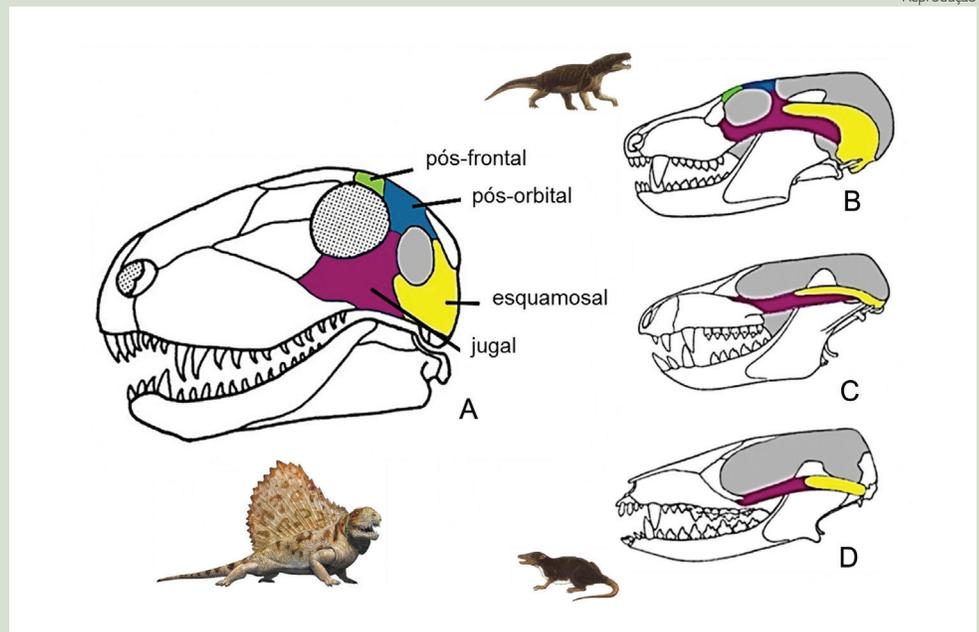


Figura 1: O crânio dos Synapsida em vista lateral. A) o pelicossauro *Dimetrodon* apresentando o padrão primitivo, com a fenestra temporal (cinza), bordada pelos ossos pós-orbital, jugal e equamosal, em posição lateral e pequena; B) o “cinodonte” basal *Thrinaxodon*; C) o “cinodonte” avançado *Pachygenelus* (triteledontídeo); D) o mamífero basal *Morganucodon*; Note as seguintes tendências: expansão da fenestra sinápsida, perda dos ossos pós-frontal (verde) e pós-orbital (azul), com consequente perda da barra que separava a fenestra da órbita; estreitamento do arco zigomático; desenvolvimento da mandíbula; e diferenciação dentária. Modificado de (26)

dentes caninos. Em termos de esqueleto pós-craniano, este se tornou, em geral, mais grácil, nas formas mais avançadas, com membros mais delgados e alongados, e especialmente as pernas passaram a ter uma postura mais verticalizada (Figura 1C e E) do que aquela dos pelicossauros (Figura 1). “Equipados” com essas novidades evolutivas, os terápsidos experimentaram uma ampla dispersão ao longo do supercontinente Pangeia, ainda no Permiano, incluindo áreas continentais situadas acima (Laurásia) e abaixo (Gondwana) do Equador (8).

O Brasil, que no Permiano fazia parte da Gondwana, possui registros de terápsidos, até o momento, restritos à formação Rio do Rasto da bacia do Paraná, que aflora no sul do Brasil. Ainda é um registro bastante escasso quando comparado ao da África do Sul, por exemplo. Apenas um dicinodonte, *Endothiodon* Owen 1876, foi encontrado no Paraná (9); no Rio Grande do Sul foram registrados um dinocefálio carnívoro (*Pampaphoneus biccai* Cisneros, Abdala, Atayman-Güven, Rubidge, Sengör & Schultz, 2012), um anomodonte aparentado aos dicinodontes (*Tiarajudens eccentricus* Cisneros, Abdala, Rubidge, Dentzien-Dias & Bueno, 2011) e um dicinodonte ainda não descrito (10; 11; 12).

De forma geral, os sinápsidos foram muito afetados pela grande extinção em massa que ocorreu no final do Permiano, há 250 mi-

lhões de anos. Das 37 famílias de tetrápodes presentes, 27 foram extintas, sendo que 15 delas eram de sinápsidos (13). Nesse cenário, nenhum pelicossauro e apenas três grupos de terápsidos sobreviveram: os anomodontes (na forma de dicinodontes), os terocefálios e os cinodontes (14). Foi no Triássico que os sobreviventes dicinodontes e cinodontes atingiram seu maior grau de cosmopolitismo. Especialmente o grupo dos cinodontes experimentou intensa diversificação, com diversas famílias reconhecidas.

Uma vez que mamíferos se originaram dentro de Cynodontia, e o foco deste artigo é a origem dos mamíferos, devemos conhecer melhor os cinodontes. Mas antes disso, são necessários alguns comentários nomenclaturais. Pensando na analogia das bonecas russas é fácil compreender que quando usamos o termo cinodonte estamos automaticamente incluindo aí não só formas fósseis, como também todos os mamíferos fósseis e atuais. Neste artigo, serão enfocados, sobretudo, os cinodontes extintos, que não são considerados parte do grupo Mammalia. O registro fóssil dos cinodontes é temporalmente amplo, compreendendo um intervalo que vai desde o final do Permiano (~255 milhões de anos atrás) até o Cretáceo (~130 milhões de anos atrás). Seus mais antigos fósseis são provenientes da África do Sul e Rússia (8). No período Triássico (entre 248 e 205 milhões de anos atrás), eles são encontrados em todos os continentes, com exceção da Oceania, mas com representatividade maior na África do Sul e na América do Sul (Brasil e Argentina). A partir da metade do Triássico, os cinodontes atingiram o auge de sua diversificação, com várias famílias bem estabelecidas, como Traversodontidae, Chiniquodontidae, Probainognathidae, Triheledontidae, Tritylodontidae e Brasilodontidae. Assim como outros grupos de tetrápodes, os cinodontes foram afetados novamente por um evento de extinção em massa, este, no final do Triássico. Apenas duas famílias de cinodontes, Triheledontidae e Tritylodontidae, romperam o limite Triássico-Jurássico e, somente a última sobreviveu até o Cretáceo (8).

Em termos de dimensões, os cinodontes variavam desde o tamanho de um cão de grande porte, como, por exemplo, *Exaeretodon riograndensis* Abdala, Barberena & Dornelles, 2002 (um traversodontídeo) até tamanhos bastante diminutos, como *Riograndia guaibensis* Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 2001 (um triteledontídeo), que tinha o porte de um camundongo (Figuras 2C, D e F).

Durante a evolução dos cinodontes ocorreram várias modificações anatômicas que culminaram no aparecimento das características típicas dos mamíferos, como complexas mudanças na dentição, na função mastigatória, no palato ósseo secundário, na articulação crânio-mandibular, no aparelho auditivo e no esqueleto pós-cranial (15; 16; 17).

O completo fechamento do palato secundário (céu da boca) permitiu uma maior habilidade para o processamento nutricional do alimento na boca antes da deglutição e a exploração de novos itens alimentares (18) e, também, propiciou o ato de mamar (19). Nas formas mais avançadas de cinodontes como chiniquodontídeos, triteledontídeos e brasilodontídeos, o palato ósseo secundário é tão alongado quanto o dos mamíferos. Também é observado um aumento progressivo no volume das

cavidades que alojam o sistema nasofaríngeo e o cérebro, atestando um aumento crescente na capacidade de percepção de estímulos do meio (20). Acompanhando esse aumento no volume dos órgãos internos da cabeça, o crânio foi atingindo um maior grau de ossificação, com maior fusão de ossos. Ainda no crânio, a fenestra temporal sinápsida tornou-se mais dorsalizada e cada vez mais ampla, ficando confluyente com a órbita nos cinodontes mais avançados, devido à perda da barra pós-orbita (como nos mamíferos) (Figura 1C e D). Também é observado um aumento gradual no osso dentário da mandíbula com concomitante diminuição dos demais ossos (em conjunto chamados ossos pós-dentários) (Figura 2F). Nos cinodontes mais basais, além do dentário, os ossos pós-dentários ocupavam um espaço considerável na mandíbula, padrão observado também nos demais sinápsidos e nos saurópsidos (répteis). Nessas formas mais basais, a articulação entre o crânio e a mandíbula se dava por um dos ossos pós-dentários, o articular, e pelo osso quadrado do crânio. Tal articulação quadrado-articular é o tipo comum de articulação de todos os saurópsidos e dos demais sinápsidos. Nas formas mais avançadas de cinodontes, como triteledontídeos e brasilodontídeos, a articulação quadrado-articular ainda foi mantida, mas, adicionalmente, o dentário passou a fazer contato com o osso esquamosal do crânio. A articulação dentário-esquamosal vai se estabelecer definitivamente,

Luiz Flávio Lopes

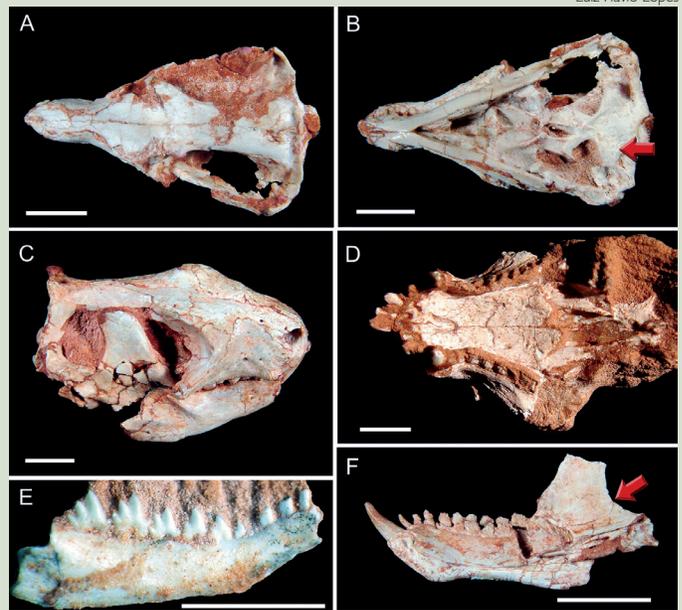


Figura 2: Cinodontes Probainognathia do Triássico do Rio Grande do Sul. A) o brasilodontídeo *Brasilitherium* (UFRGS-PV-0929-T) em vista dorsal; B) *Brasilitherium* em vista ventral (a seta vermelha indica o promontório); C) o triteledontídeo *Riograndia* (UFRGS-PV-0596-T) em vista lateral; D) *Riograndia* (U-4881) em vista palatal; E) detalhe da dentição "triconodonte" de *Brasilitherium* (UFRGS-PV-0850-T); F) mandíbula de *Riograndia* (UFRGS-PV-0624-T) mostrando o amplo desenvolvimento do osso dentário (seta). Escala = 5 mm

como única articulação entre crânio e mandíbula, nos mamíferos. Nestes, a articulação dentário-esquamosal é mais elaborada do que nos cinodontes avançados, já que a extremidade posterior do dentário forma uma protuberância esferoidal, chamada côndilo, que se encaixa em uma cavidade (chamada glenoide) do osso esquamosal do crânio. Nos mamíferos, acompanhando esse processo, quadrado e o articular passaram a assumir função de audição, sendo, então, conhecidos como martelo e bigorna, que junto com o estribo formam os três ossículos da orelha média. Esse trio de ossículos é responsável pela propagação das ondas sonoras para a orelha interna. Por sua vez, a cóclea, que compõe a orelha interna, sofre um alongamento nos mamíferos e passa a ser alojada em uma região óssea arredondada chamada promontório, localizada na porção posterior da região ventral, de cada lado do crânio (basicrânio). O promontório se origina pela fusão dos ossos proótico e opistótico, que passam a ser chamados de petrosal. Em pelo menos uma família de cinodontes avançados, os brasilodontídeos, já pode ser observado um promontório incipiente (Figura 2B) (4). Outra inovação dos cinodontes refere-se à área dos côndilos occipitais (projeção na parte posterior do crânio onde a primeira vértebra da coluna se articula), os quais passaram a ser um par (característica observada nos mamíferos), contrastando com o côndilo ímpar dos demais sinápsidos e saurópsidos (20; 21).

Os cinodontes são o primeiro grupo de terápsidos a apresentar heterodontia, ou seja, dentes com formas e funções distintas. Em um cinodonte é possível identificar os dentes incisivos, os caninos e a série de dentes pós-caninos. Mas, diferente dos mamíferos, esses dentes pós-caninos ainda são todos muito semelhantes, não podendo ser reconhecidos como pré-molares e molares. As diferentes morfologias dentárias exibidas pelos membros do grupo mostram que os cinodontes estavam adaptados a explorar diversos recursos alimentares, como plantas, vertebrados e artrópodes. Dois padrões básicos de dentes pós-caninos são observados nos cinodontes: dentes setoriais, comprimidos lateralmente, com uma série de cúspides alinhadas ântero-posteriormente, típicos de formas carnívoras e insetívoras; dentes gonfodontes, com coroas baixas, retangulares, típicos de formas herbívoras. Também contrastando com os mamíferos, os cinodontes ainda não apresentavam dentição de leite e permanente (o que é chamado difiodontia). Seu padrão de substituição dentária era polifiodonte, ou seja, dentes podiam ser substituídos constantemente ao longo da vida. Este é o padrão observado também nos répteis e em todos os demais sinápsidos. Entretanto, alguns autores sugerem que as formas mais avançadas de cinodontes, como triteledontídeos e brasilodontídeos, poderiam apresentar menor número de substituições ao longo da vida, convergindo para um padrão mais mamaliano, o que seria atestado pelo alto grau de desgaste no esmalte dos dentes (8; 20).

Por fim, transformações no esqueleto pós-cranial implicaram em mudanças posturais nos membros e na forma de locomoção, especialmente nas formas mais avançadas de cinodontes. A postura passou a ser mais aduzida (ereta), ocorrendo também uma regionalização da coluna vertebral, que passa a ser dividida em região cervical, dorsal, lombar, sacral e caudal, características tipicamente mamalianas. O

número de costelas se reduziu, ficando estas confinadas à região torácica, o que sugere a presença de um músculo diafragma dividindo as regiões torácica e lombar (8; 22).

A maior parte das reconstruções artísticas de cinodontes apresentadas em trabalhos científicos e de divulgação retratam esses animais com o corpo revestido por pelos, à semelhança dos mamíferos. De fato, várias feições anatômicas como musculatura torácica desenvolvida, presença de um possível diafragma, palato ósseo secundário totalmente fechado e presença de ossos turbinais na cavidade nasal sugerem que a endotermia (capacidade de produzir calor corporal através do próprio metabolismo) foi sendo adquirida ao longo da história evolutiva dos cinodontes, não se constituindo, portanto, em uma característica exclusivamente mamaliana. O mesmo teria ocorrido com os pelos que nos cinodontes já deveriam estar presentes (23), mas restritos a algumas regiões do corpo, servindo para captação de estímulos do meio ou proteção contra abrasão, sendo ainda insuficientes para propiciar isolamento térmico efetivo. Ruben e Jones (24) sugeriram que a pelagem de cobertura, com função eficiente de isolamento térmico, deve ter surgido, de fato, somente dentro de Mammalia.

Apesar de muitas dessas e de outras modificações estruturais que culminaram no padrão mamaliano terem evoluído de modo gradual dentro de Cynodontia, são as formas mais avançadas do final do Triássico, os Probainognathia, que compartilham o maior número de características com os mamíferos. Desde a década de 1960, a partir do trabalho de referência de Hopson e Crompton (25), passou a ser consensual a ideia de que os mamíferos se originaram a partir de algum grupo de cinodontes probainognátios. Os Probainognathia eram, de modo geral, cinodontes de pequeno porte (tamanho de um camundongo), com uma dentição carnívora/insetívora formada por dentes setoriais, com cúspides alinhadas ântero-posteriormente, um completo e longo palato secundário, arco zigomático mais delgado e fenestra temporal ampla e confluyente com a órbita. Dentro dos Probainognathia, entre outros, estão inseridas as famílias Tritheledontidae e Brasilodontidae já mencionadas. Esses cinodontes avançados são anatomicamente tão semelhantes aos mamíferos basais que fica bastante difícil estabelecer o limite mamífero-não mamífero.

Segundo Kielan-Jaworowska e colaboradores (20), basicamente as seguintes características exclusivas separam os mamíferos dos cinodontes probainognátios: (2) uma articulação crânio-mandibular formada por um côndilo globoso do dentário que se encaixa na cavidade glenoide do esquamosal e; (3) presença de um petrosal promontório para acomodar o canal coclear (orelha interna).

Os primeiros táxons de mamíferos, que apresentam as características acima citadas, ocorrem no registro fóssil entre 220 e 200 milhões de anos atrás. São formas bem pequenas, não ultrapassando 15 centímetros de comprimento cabeça-cauda. Esses são considerados os mamíferos mais basais: *Sinoconodon* Patterson & Olson, 1961 e *Morganucodon* Kühne, 1949. O primeiro é proveniente do Jurássico inicial da China e o segundo, do Triássico tardio e Jurássico inicial do Reino Unido e do Jurássico inicial da China (21). Assim,

Mammalia pode ser definido como o grupo monofilético que reúne o último ancestral comum de *Sinoconodon* e *Morganucodon*, e todos os seus descendentes fósseis e viventes (20).

Apesar de esses dois mamíferos basais ainda exibirem a articulação primitiva quadrado-articular coexistindo com a articulação entre dentário e esquamosal, esta última já é essencialmente mamaliana, uma vez que o dentário exibe o côndilo globoso que se encaixa na cavidade glenoide do esquamosal. Além disso, o petrosal promontório é bem projetado e arredondado, atestando o aumento da região da cóclea, típico dos mamíferos. Esses mamíferos basais apresentam os dentes com o conhecido padrão triconodonte, ou seja, dentes setoriais com três cúspides principais alinhadas ântero-posteriormente, sendo a central mais desenvolvida. Também, as raízes dos dentes pós-caninos (agora chamados de molares e molares) se apresentam bifurcadas. É assumido que *Morganucodon* já seria difiodonte, ou seja, com dentição decídua (de leite) seguida por dentição permanente; *Sinoconodon*, por sua vez, ainda teria o padrão poliofiodonte primitivo de substituição dentária (21; 22).

BRASILODONTIDAE: O GRUPO-IRMÃO DOS MAMÍFEROS

Foi a partir da década de 1980 que a descoberta de novos táxons fósseis de cinodontes probainognátios avançados e fósseis mais completos de mamíferos basais (incluindo *Sinoconodon* e *Morganucodon*) provenientes, principalmente, do Triássico superior e do Jurássico inferior da Europa, Ásia, África do Sul e América do Sul (Brasil e Argentina) conferiu um substancial avanço ao conhecimento sobre os passos anatômicos envolvidos na origem dos mamíferos, bem como sobre as relações de parentesco (filogenéticas) dentro de Cynodontia. Com isso, análises filogenéticas abrangentes e bem fundamentadas começaram a ser publicadas, interpretando as relações entre cinodontes e mamíferos basais. O corpo de conhecimento que se acumulou gerou duas fortes correntes que defendiam distintas hipóteses sobre qual grupo de cinodontes seria mais próximo aos primeiros mamíferos. Assim, duas famílias de probainognátios avançados – Trithelodontidae e Tritylodontidae – foram “eleitas” para disputar a posição de grupo-irmão dos mamíferos, cada uma sendo defendida por um bom número de pesquisadores (26). Os trithelodontídeos (África, América do Sul e América do Norte) apresentavam um número maior de características compartilhadas com mamíferos, principalmente no que se refere à articulação crânio-mandibular, ao arco estreito zigomático, ao palato ósseo secundário e ao basicrânio (porção ventral posterior do crânio). Os tritylodontídeos (Europa, China, América do Norte), por sua vez, compartilhavam com mamíferos um maior número de caracteres relativos à parede lateral do crânio (caixa cerebral) e à anatomia do osso quadrado. Em termos de esqueleto pós-craniano, ambos os grupos se assemelhavam bastante com os mamíferos basais. Segundo Luo (22), apesar das duas hipóteses filogenéticas estarem bem suportadas por grande número de caracte-

rísticas derivadas compartilhadas entre cada uma das duas famílias e os primeiros mamíferos, ambas ainda permaneciam frágeis em certos aspectos anatômicos, principalmente no que se referia à dentição. Nenhuma dessas duas famílias apresentava um padrão de dentição que se aproximaria do padrão triconodonte dos primeiros mamíferos.

É na elucidação desse debate que o registro fóssil brasileiro vem desempenhando um importante papel. No Brasil, fósseis de cinodontes probainognátios proximamente aparentados aos mamíferos ocorrem apenas no Rio Grande do Sul, único estado que tem rochas preservadas do período Triássico. As rochas fossilíferas dessa idade são encontradas na supersequência Santa Maria, unidade geológica que aflora na região central do estado, em uma faixa leste-oeste de 300 km de extensão por 30 km de largura. A supersequência Santa Maria abrange as tradicionais formações Santa Maria e Caturrita, que representam antigos sistemas lacustres/fluviais, com idades entre 240 e 208 milhões de anos atrás (27). Além de cinodontes probainognátios, os terápsidos também estão representados por cinodontes traversodontídeos e dicinodontes; répteis, como rincossauros, rauissúquios e dinossauros, entre outros, também tem sido recuperados nessas rochas (28). A riqueza taxonômica de cinodontes probainognátios no Triássico do Rio Grande do Sul já contabiliza mais de 12 espécies descritas, evidenciando a diversidade morfológica e ecológica que o grupo alcançou, com formas insetívoras e carnívoras, principalmente de pequeno porte. Cabe salientar que essa diversidade observada no Rio Grande do Sul é ímpar, não ocorrendo em nenhuma outra parte do planeta.

O interesse pelos probainognátios brasileiros cresceu substancialmente a partir dos anos 2000, quando uma nova fauna foi descoberta em rochas da formação Caturrita (~220 milhões de anos atrás). Essa descoberta se deveu a uma série de trabalhos de campo, financiados pela National Geographic Society, coordenados por José Bonaparte e com a participação de paleontólogos da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul e da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). Dessa fauna, foram descritos, até o momento, seis novos táxons proximamente aparentados aos mamíferos, de dimensões muito reduzidas e esplêndida preservação: *Riograndia guaiabensis*, *Irajatherium bernandezii* Martinelli, Bonaparte, Schultz & Rubert, 2005, *Botucaraitherium belarminoi* Soares, Martinelli & Oliveira, 2014, *Brasilodon quadrangularis*, *Brasilitherium riograndensis* Bonaparte, Martinelli, Schultz & Rubert, 2003 e *Minicyonodon maieri* Bonaparte, Schultz, Soares & Martinelli, 2010 (29; 30; 31; 32). Os dois primeiros são representantes da já mencionada família Trithelodontidae. *Riograndia* (Figuras 2C, D e F) o mais completo trithelodontídeo conhecido, e seu estudo, bem como o de *Irajatherium*, contribuíram na ampliação do conhecimento anatômico da família. Os últimos três probainognátios citados, *Brasilodon*, *Brasilitherium* (Figuras 2A, B e E) e *Minicyonodon*, compõem a família Brasilodontidae. *Botucaraitherium* é uma forma com afinidades próximas a essa família.

A DIVERSIDADE DE CINODONTES PROBAINOGNÁTIOS NO RS É ÍMPAR, NÃO OCORRENDO EM NENHUMA OUTRA PARTE DO PLANETA

Os brasilodontídeos foram descritos e reconhecidos por Bonaparte (4; 32), como os probainognátios que compartilham o maior número de características derivadas com os mamíferos basais *Sinocodon* e *Morganucodon*. Dentre essas características, podemos citar: articulação entre dentário e esquamosal, presença de um promontório (porém ainda não globoso), dentes pós-caninos com raízes incipientemente bifurcadas e dentição com padrão triconodonte (Figura 2E).

A nova hipótese filogenética Brasilodontidae-Mammalia proposta por Bonaparte e colaboradores (4; 32) mostrou que o número de características derivadas compartilhadas por brasilodontídeos e mamíferos supera, em grande parte, aquelas que suportavam as hipóteses baseadas nos Tritheledontidae e Tritylodontidae, ilustrando bem o dinamismo da investigação sobre a origem das etapas iniciais da evolução dos mamíferos. A relação Brasilodontidae-Mammalia é tão bem suportada que acabou por desbancar as propostas anteriores, tornando-se consensual entre os pesquisadores que investigam a origem dos mamíferos. Nessa perspectiva, brasilodontídeos e mamíferos são considerados grupos-irmãos, compartilhando um ancestral comum. Essa relação reforça o fato de que caracteres essencialmente mamalianos estabeleceram-se dentro de Probainognathia, na base do grupo que reúne brasilodontídeos e mamíferos.

A descoberta dos Brasilodontidae colocou o Brasil no palco do cenário mundial da transição cinodonte-mamífero. Mas mesmo com esse aporte de relevantes evidências trazidas pelos brasilodontídeos, a questão sobre a origem dos mamíferos ainda está longe de se esgotar. Assim, dar continuidade à coleta e prospecção de fósseis de cinodontes probainognátios reveste-se de fundamental importância, visto que o estudo de novos materiais pode trazer contribuições ainda mais significativas para a elucidação dos passos anatômicos envolvidos na transição cinodonte-mamífero. Nesse sentido, os afloramentos do Triássico da região central do Rio Grande do Sul se configuram como um campo de estudo cada vez mais fértil, com perspectivas de brindar a paleontologia de vertebrados com novidades ainda mais instigantes sobre o tema. Quem sabe em breve não sairá de lá o mais antigo mamífero brasileiro?

Marina Bento Soares é professora associada do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). Dedicou-se à área de paleontologia de vertebrados, desenvolvendo pesquisas em anatomia, filogenia, paleoecologia e tafonomia de tetrápodes fósseis do Permo-Triássico, com ênfase nos cinodontes. E-mail: marina.soares@ufrgs.br.

NOTAS E REFERÊNCIAS

1. Tradução da autora.
2. Bonaparte, J. F. *El origen de los mamíferos*. Buenos Aires: Fundación de Historia Natural Felix de Azara, 2014. 28p.
3. Rougier, G. "Los mamíferos mesozoicos". *Ciencia Hoy*, 6(32):1-9. 1996.
4. Cifelli, R. "Early mammalian radiations". *Journal of Paleontology*, 75(6):1214-1226. 2001.
5. Bonaparte, J. F.; Martinelli, A.; Schultz, C. L.; Rubert, R. "The sister group of mammals: small cynodonts from the late Triassic of southern Brazil". *Revista Brasileira de Paleontologia*, 5:5-27. 2003.
6. Reisz, R. "The Pelycosauria: a review of phylogenetic relationships". In: A.L. Panchen (ed.). *The terrestrial environment and the origin of land vertebrates*, Syst. Assoc. Sp. Vol. 15. London, Academic Press. 1980.
7. Bennet, A. F. "The evolution of activity capacity". *Journal of Experimental Biology*, 160:1-23. 1991.
8. Olson, E. C. 1986. "Relationships and ecology of the early therapsids and their predecessors". In: Hotton III, N.; Maclean, P.; Roth, J.; Roth, E. (eds.) *The ecology and biology of mammal-like reptiles*. Smithsonian Inst. Press. P. 83-106. 1986.
9. Kemp, T. S. *The origin and evolution of Mammals*. Oxford University Press, New York, 331 p. 2005
10. Boos, A. S.; Schultz, C. L.; Vega, C. S.; Aumond, J. J. "On the presence of the late Permian dicynodont *Endothiodon* in Brazil". *Palaeontology*. v. 56, p. 837-848. 2013.
11. Cisneros, J. C.; Abdala, F.; Rubidge, B. S.; Dentzien-Dias, P. C.; Bueno, A. O. "Dental occlusion in a 260-million-year-old therapsid with saber canines from the Permian of Brazil". *Science*, 331, p. 1603-1605. 2011.
12. Cisneros, J. C.; Abdala, F.; Atayman-Güven, S.; Rubidge, B. S.; Sengör, A. M. C.; Schultz, C. L. "Carnivorous dinocephalian from the middle Permian of Brazil and tetrapod dispersal in Pangaea". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2012.
13. Dias-da-Silva, S. "Middle-late Permian tetrapods from the Rio do Rasto formation, southern Brazil: a biostratigraphic reassessment". *Leithaia*. v. 45, p. 109-120. 2012.
14. Benton M. J. *When life nearly died: the greatest mass extinction of all time*. London: Thames & Hudson. 2003.
15. Kemp, T. S. *Mammal-like reptiles and the origin of mammals*. London: Academic Press, 363 p. 1982.
16. Crompton, A. W. "Evolution of the jaw articulation in cynodonts". In: Joysey, K. A.; Kemp, T. S. (eds.) *Studies in vertebrate evolution*. Edinburgh: Oliver & Boyd. p. 231-253. 1972.
17. Crompton, A. W.; Hylander, W. L. "Changes in mandibular function following the acquisition of a dentary-squamosal jaw articulation". In: Hotton III, N.; Maclean, P.; Roth, J.; Roth, E. (eds.) *The ecology and biology of mammal-like reptiles*. Smithsonian Inst. Press. p.263-282. 1986.
18. Allin, E. F.; Hopson, J. A. "Evolution of the auditory system in Synapsida ("Mammal-like Reptiles" and primitive Mammals) as seen in the fossil record". In: Wester, D. B.; Fay, R. R., Popper, A. N. (eds.) *The evolutionary biology of hearing*. New York: Springer-Verlag, p. 587-614. 1992.
19. Barghusen, H. "On the evolutionary origin of the therian sensor veli palatini and tensor tympani muscles". In: Hotton III, N.; MacLean, P.; Roth, J.; Roth, E. (eds.) *The ecology and biology of mammal-like reptiles*. Smithsonian Inst. Press. p. 253-262. 1986.
20. Maier, W.; Van Der Heever, J.; Durand, F. "New therapsid specimens and the origin of the secondary hard and soft palate of mammals". *J. Zoo. Syst. Research* 34: 9-19. 1996.
21. Kielan-Jaworowska, Z.; Cifelli, R. L.; Luo, Z. *Mammals from the age of dinosaurs: origins, evolution and structure*. Columbia University Press, New York. 630p. 2004.

21. Luo, Z. "Sister-group relationships of mammals and transformation of diagnostic mammalian characters". In: N. C. Fraser; H. D. Sues (eds.) *In the shadow of the dinosaurs*. Cambridge University Press, p. 98-128. 1994.
22. Crompton, A. W.; Jenkins, F.A. "Origin of mammals". In: J. A. Lillegraven; Z. Kielan-Jaworowska; W. A. Clemens (eds.) *Mesozoic mammals: the first two-thirds of Mammalian history*. Berkeley: University of California Press. p. 59-72. 1979.
23. Bennet, A. F.; Ruben, J. A. "The metabolic thermoregulatory status of Therapsids". In: Hotton III, N.; MacLean, P.; Roth, J.; Roth, E. (eds.) *The ecology and biology of mammal-like reptiles*. Smithsonian Inst. Press. p. 207-218. 1986.
24. Ruben, J.A.; Jones, T. D. "Origin of feathers". *American Zoologist*, 40:585-596. 2000.
25. Hopson, J. A.; Crompton, A. W. 1969. "Origin of mammals". In: T. Dobzhansky; M.K. Hecht; W.C. Steere (eds.), *Evolutionary Biology*, vol. 3, New York, Appleton-Century-Crofts. p. 15-72.
26. Soares, M. B.; Dornelles, J. E. "Cinodontes, a chave para a origem dos mamíferos". In: Da-Rosa, A. S. (org.) *Vertebrados fósseis de Santa Maria e região*. Santa Maria: Palloti, p. 153-208. 2009.
27. Zeffass, 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*, 161: 85-105. 2003.
28. Schultz, C. L.; Scherer, C. M. S.; Barberena, M. C. "Biostratigraphy of the southern Brazilian Middle-Upper Triassic". *Revista Brasileira de Geociências*, 30(3):491-494. 2000.
29. Soares, M. B.; Schultz, C. L.; Horn, B. D. "New information on *Riograndia guaibensis* Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 2001 (Eucynodontia, Tritheledontidae) from the late Triassic of southern Brazil: anatomical and biostratigraphic implications". *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 83: 329-354. 2011.
30. Martinelli, A. G.; Bonaparte J. F.; Schultz; C. L. Rubert, R. "A new tritheledontid (Therapsida, Eucynodontia) from the late Triassic of Rio Grande do Sul (Brazil) and its phylogenetic relationships among carnivorous non-mammalian eucynodonts". *Ameghiniana* 42:191-208. 2005.
31. Soares, M. B.; Martinelli, A. G.; Oliveira, T. V. "A new prozostrodonian cynodont (Therapsida) from the late Triassic Riograndia Assemblage Zone (Santa Maria Supersequence) of southern Brazil". *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 86(4):1673-1692. 2014.
32. Bonaparte, J. F.; Martinelli, A. G.; Schultz, C. L. "New anatomical information on the sister-group of mammals: *Brasilodon* and *Brasiliatherium* (Non-mammalian cynodontia, Probainognathia) from the late Triassic of southern Brazil". *Revista Brasileira de Paleontologia* 8(1):25-46. 2005.
33. Lambert, D.; Naish, D.; Wyse, E. *Encyclopedia of dinosaurs and prehistoric life*. London: Dorling Kindersley, 376 p. 2003.
34. Papolio, C. *Dinosaurios de Gondwana: um viaje através del tiempo*. Buenos Aires: Quondam, 240 p. 2006.

A PALEONTOLOGIA NO SÉCULO XXI: NOVAS TÉCNICAS E INTERPRETAÇÕES

Juliana Manso Sayão
Renan Alfredo Machado Bantim

A paleontologia constitui um ramo da ciência que se encarrega de estudar os fósseis e entender como se deram as sucessões de fauna e flora em nosso planeta, ao longo de milhões de anos (1). Para isso, desde os primeiros trabalhos realizados na área, se caracterizou como uma ciência primordialmente descritiva. Isso pode ser explicado por uma tendência que acontecia no início do século XIX, quando a morfologia era tida como a "menina dos olhos" das ciências biológicas, direcionando os estudos para descrições anatômicas e morfológicas detalhadas, incluindo o conhecimento das características microscópicas e das teorias de geração e determinação da forma. Na paleontologia não foi diferente, e por mais que algumas técnicas de microscopia tivessem sido empregadas apenas rotineiramente, essas não vingaram até muito recentemente.

Foi nas décadas de 1980 e 1990, a partir de um conhecimento maior a respeito dos organismos pretéritos da Terra, que os paleontólogos se viram com inúmeros debates a respeito dos organismos fósseis que estudavam. Apenas descrever, identificar e classificar já não era suficiente para saciar sua curiosidade. Começaram então a buscar técnicas que permitissem entender algumas questões relacionadas com a biologia desses organismos, muitos deles extintos sem deixar descendentes. Dentre elas estavam perguntas relacionadas à idade dos organismos ao serem fossilizados. Se aqueles animais cresciam rápido ou lentamente. Se seu corpo seria capaz de desenvolver determinados movimentos. Em qual ambiente viviam e suas adaptações para aquele tipo de vida. Mais recentemente, se perguntaram qual a capacidade e alcance dos órgãos sensoriais dos organismos fossilizados. Para resolver esses dilemas, algumas técnicas oriundas de áreas correlatas começaram a ser empregadas. Com os novos métodos, vieram também novas análises e interpretações acerca do conteúdo fóssilífero. Dentre estas destacamos a paleohistologia, a microscopia eletrônica de varredura, a tomografia computadorizada com a geração de imagens para impressão em três dimensões e, atualmente, a paleometria.

Embora os primeiros estudos envolvendo as técnicas mencionadas acima e suas adaptações para sua utilização com os fósseis tenham se originado em países da Europa e também nos Estados Unidos, atualmente, todas podem ser encontradas em utilização no Brasil. Aos poucos os pesquisadores nacionais foram direcionando suas pesquisas para uma ou mais de uma dessas técnicas, resultando no surgimento de laboratórios especializados, com to-