

# PADRÃO DE CRESCIMENTO E MATURIDADE DE RHYNCHOSAURIA DO TRIÁSSICO DO SUL DO BRASIL BASEADO NA SUTURA VERTEBRAL

## Introdução

Sincondrose neurocentral é a camada cartilaginosa que separa o arco neural do centro das vértebras<sup>1,2</sup>. A ossificação dessa camada resulta na fusão destas duas unidades vertebrais, produzindo o fechamento da sutura neurocentral (FSN), processo este relacionado ao avanço da maturidade<sup>2,3</sup>. Em crocodilianos atuais, o padrão da sequência de FSN é sentido caudal-cervical, manifestando correlação com o tamanho relativo<sup>3</sup> e com a maturidade sexual<sup>2</sup>. Esse critério é aplicado como um indicador relativo de maturidade em crocodilianos atuais (Figura 1), servindo também como parâmetro para estimar o estágio ontogenético de vários táxons extintos de Archosauria, incluindo aetossauros<sup>4</sup>, fitossauros<sup>4</sup> e dinossauros<sup>4,5</sup> (Figura 1). No entanto, essa metodologia vem sendo criticada devido ao grande desvio do padrão crocodiliano que se observa em certos grupos dentro de Archosauria, entre eles as aves atuais<sup>3-8</sup> (Figura 1). Irmis<sup>4</sup> aponta a necessidade de se conhecer a condição primitiva do padrão de FSN, para melhor acessar a evolução deste processo dentro de Archosauria. Nesse contexto, Rhynchosauria (um clado de distribuição cosmopolita, mas restrito temporalmente ao Triássico, proximamente aparentado aos arcossauros<sup>10,11</sup>), por sua posição basal em relação a Archosauria (Figura 1), poderia contribuir para a elucidação desta questão. Na Supersequência Santa Maria, que aflora no Rio Grande do Sul, sul do Brasil, é representado por *Brasinorhynchus* (Zona de Associação de *Dinodontosaurus* – Triássico Médio)<sup>10</sup> e pelas formas mais derivadas *Hyperodapedon*<sup>11</sup> e *Teyumbaita*<sup>12</sup> (Zona de Associação de *Hyperodapedon* – Triássico Tardio)<sup>13</sup>. Neste trabalho, analisamos uma amostra incluindo vários espécimes de rincossauros dos gêneros *Hyperodapedon*<sup>10</sup> e *Teyumbaita*, em distintos estágios evolutivos, buscando determinar se existe um padrão de FSN neste grupo.

## Objetivo

Analisar o padrão de fechamento da sutura neurocentral (FSN) dos rincossauros *Hyperodapedon sp.* e *Teyumbaita sulcognathus* para melhor elucidar como esse processo ocorre em Rhynchosauria e seu contexto dentro do grande clado Archosauromorpha (ver Figura 1).

## Material e Métodos

Foram analisados 33 espécimes de rincossauros (199 vértebras) depositados no Laboratório de Paleontologia de Vertebrados da Universidade Federal do Rio Grande do Sul e quatro espécimes da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul. Com o auxílio de um paquímetro, foram mensuradas quatro variáveis morfométricas (Figura 2), como em Irmis<sup>4</sup>: altura anterior do centro (AAC), altura posterior do centro (APC), comprimento antero-posterior (C) e espessura (E). Para comparações com o trabalho de Irmis<sup>4</sup>, foram consideradas três estágios de FSN (ver Figura 3): aberto (A), parcialmente fechado (PC) e fechado (F). Entretanto, esta classificação se mostrou muito abrangente para o estágio PF, de modo que o subdividimos em duas categorias: parcialmente aberto (PA) e parcialmente fechado (PF). Foram realizadas comparações entre os estágios de FSN e a média geométrica das medidas morfométricas (GM, em inglês *geometric mean*) seguindo Brochu<sup>3</sup> (Figura 4). GM é o valor obtido ao se calcular, para cada vértebra, a raiz de índice  $n$  do produto de  $n$  variáveis morfométricas (previamente transformadas através do logaritmo comum, para minimizar os efeitos do crescimento alométrico). A GM torna possível a comparação aproximada do tamanho entre as vértebras analisadas.

## Resultados e Discussão

Observamos um elevado número de vértebras caudais abertas (92,3%) dentro dos 13 indivíduos que contêm vértebras caudais (34,21% da amostra);

Entre as vértebras cervicais e dorsais anteriores, a porcentagem de vértebras PF (22,9%) e PA (26,2%) foi superior àquelas observadas nas vértebras caudais;

Mesmo com o elevado número de vértebras abertas, o padrão de FSN de *Hyperodapedon* e *Teyumbaita*, dá-se no sentido cervical-caudal, portanto, ao contrário do observado em crocodilianos atuais (Figura 4 e 5; Tabela 1), indicando um contexto evolutivo mais complexo do que se supunha;

Espécimes considerados maduros somaticamente por análises histológicas (UFRGS-PV-298-T e -408-T) estão entre os indivíduos com maior número de vértebras dorsais PF e PA, indicando que, apesar de não ocorrer o fechamento total em indivíduos adultos (apenas uma vértebra caudal grande está fechada), a sequência de fechamento está vinculada à maturidade nestes táxons.

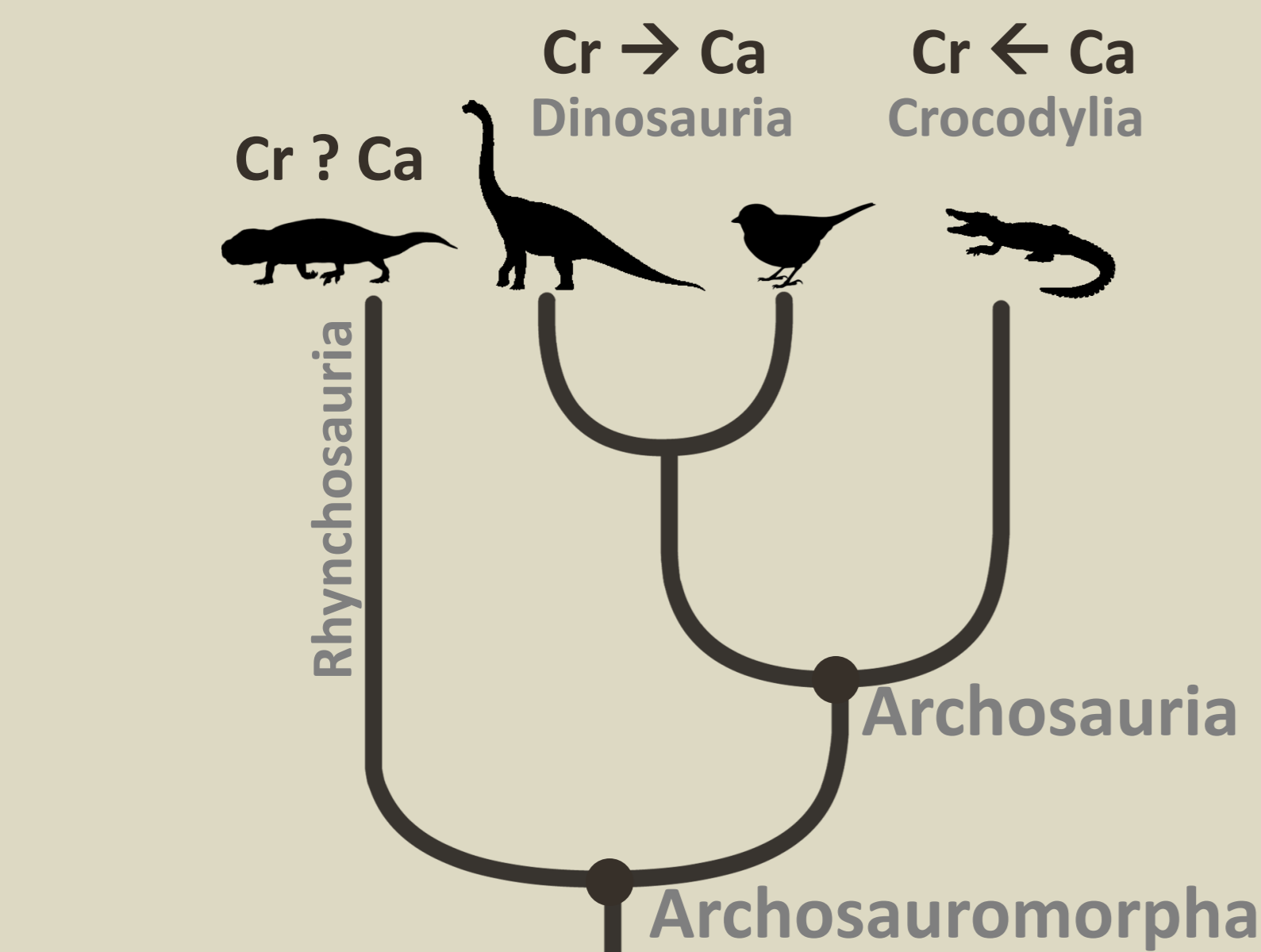


Figura 1.: Árvore filogenética mostrando a relação entre rincossauros, dinossauros (incluindo aves) e crocodilianos<sup>9</sup> e os respectivos sentidos de FSN. Abreviações: Ca, caudal e Cr, cânio.

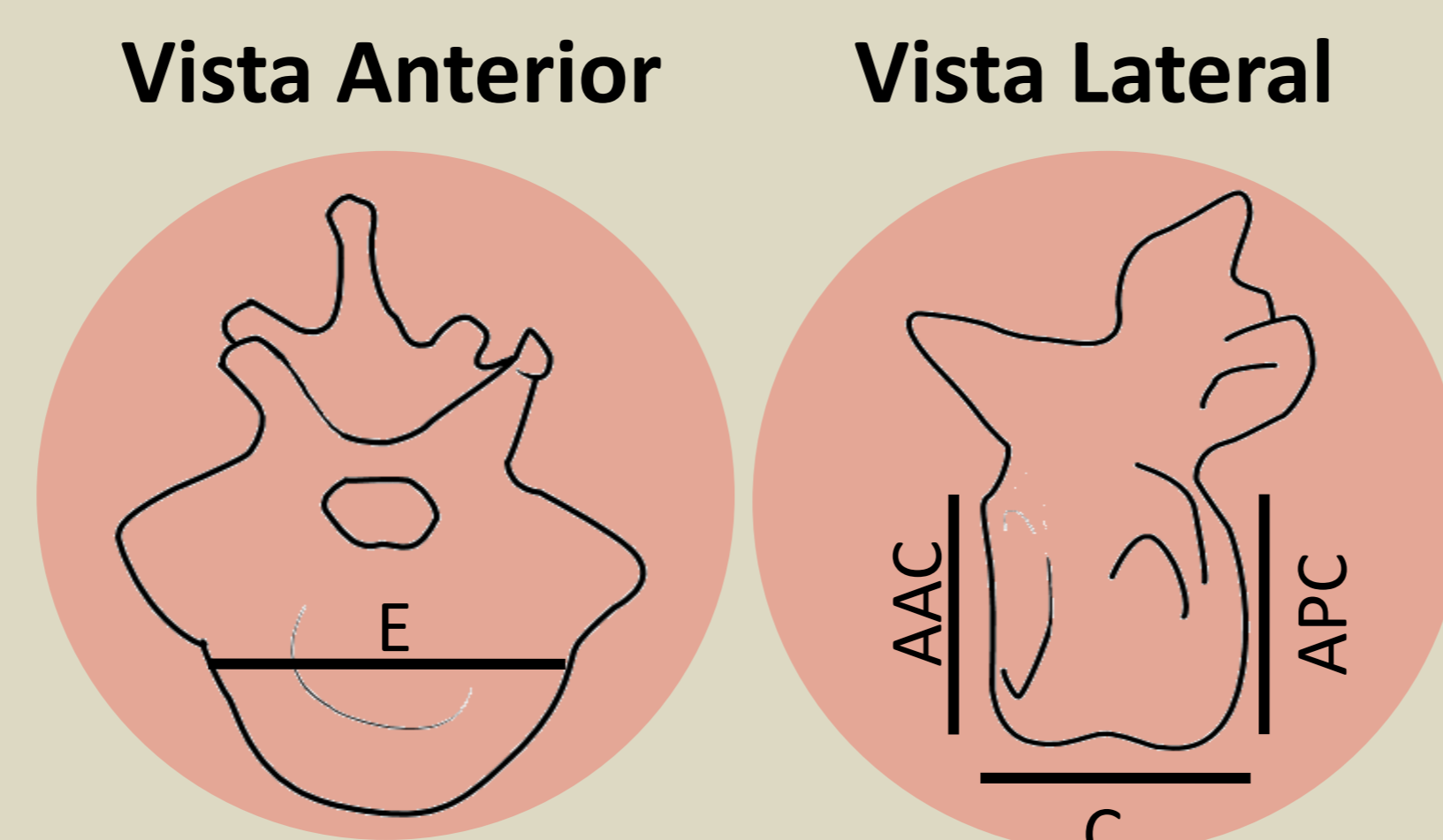


Figura 2.: Variáveis morfométricas analisadas nas vértebras: Espessura (E), altura anterior do centro (AAC), altura posterior do centro (APC) e comprimento antero-posterior (C).

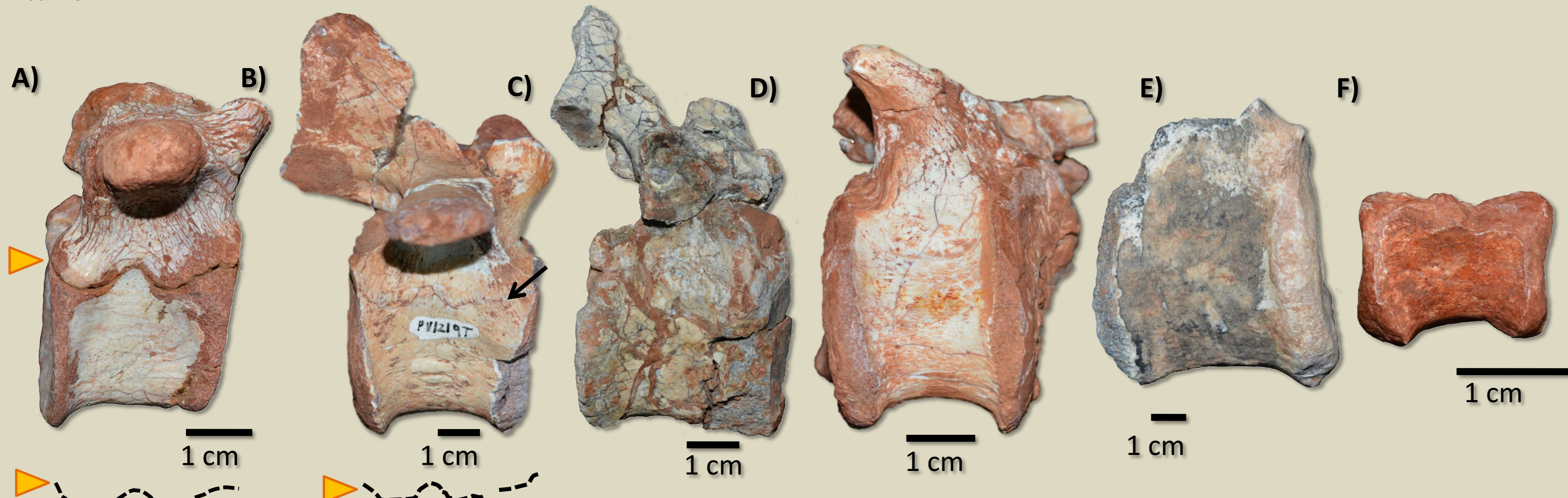


Figura 3.: Distintos estágios de fechamento da sutura neurocentral: A) Sutura aberta (A) - a linha da sutura é totalmente visível, preenchida por matriz sedimentar. O centro vertebral pode estar desarticulado, isolado do respectivo arco neural (ver F). B) Parcialmente aberta (PA) - apresenta menos de 50% da sutura fechada, em ambas as extremidades. C) Parcialmente fechada (PF) - apresenta mais de 50% da sutura fechada. D) Sutura fechada (F) - não permite a visualização da linha sutural, indicando avançado estado de ossificação. Note que PA e PF seriam considerados como um mesmo estágio (PZ) por Irmis<sup>4</sup>. E) Centro vertebral isolado, mas não considerado de sutura aberta devido à presença de parte do arco neural ainda fusionada. F) Centro vertebral isolado considerado aberto.

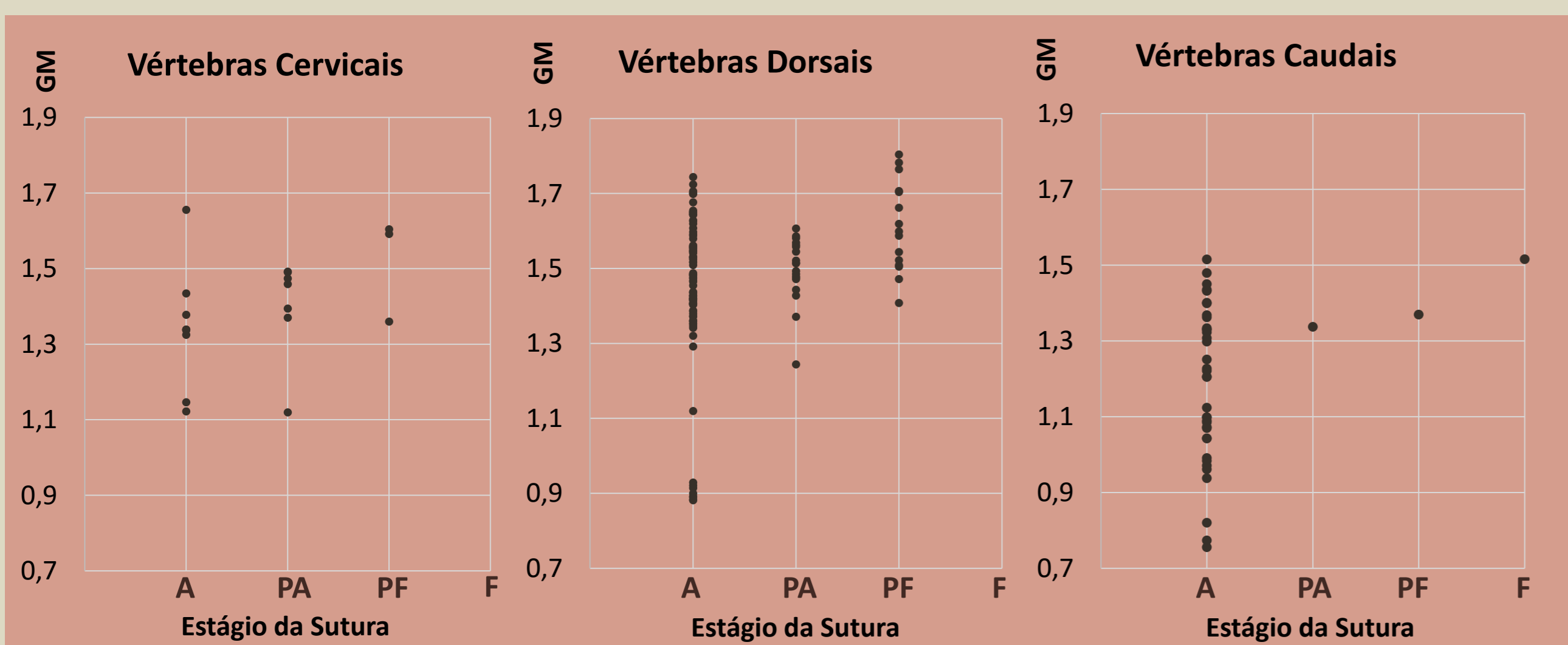


Fig. 4: Gráficos da relação do estágio da sutura com o tamanho vertebral, representado pelo GM. Cada ponto representa uma vértebra, e quanto maior for seu valor GM maior será seu tamanho. Note que, embora ocorra sobreposição de estágios em vértebras de tamanho similar, como observado para fitossauros<sup>4</sup>, nas vértebras dorsais as maiores se apresentam mais fechadas do que abertas.

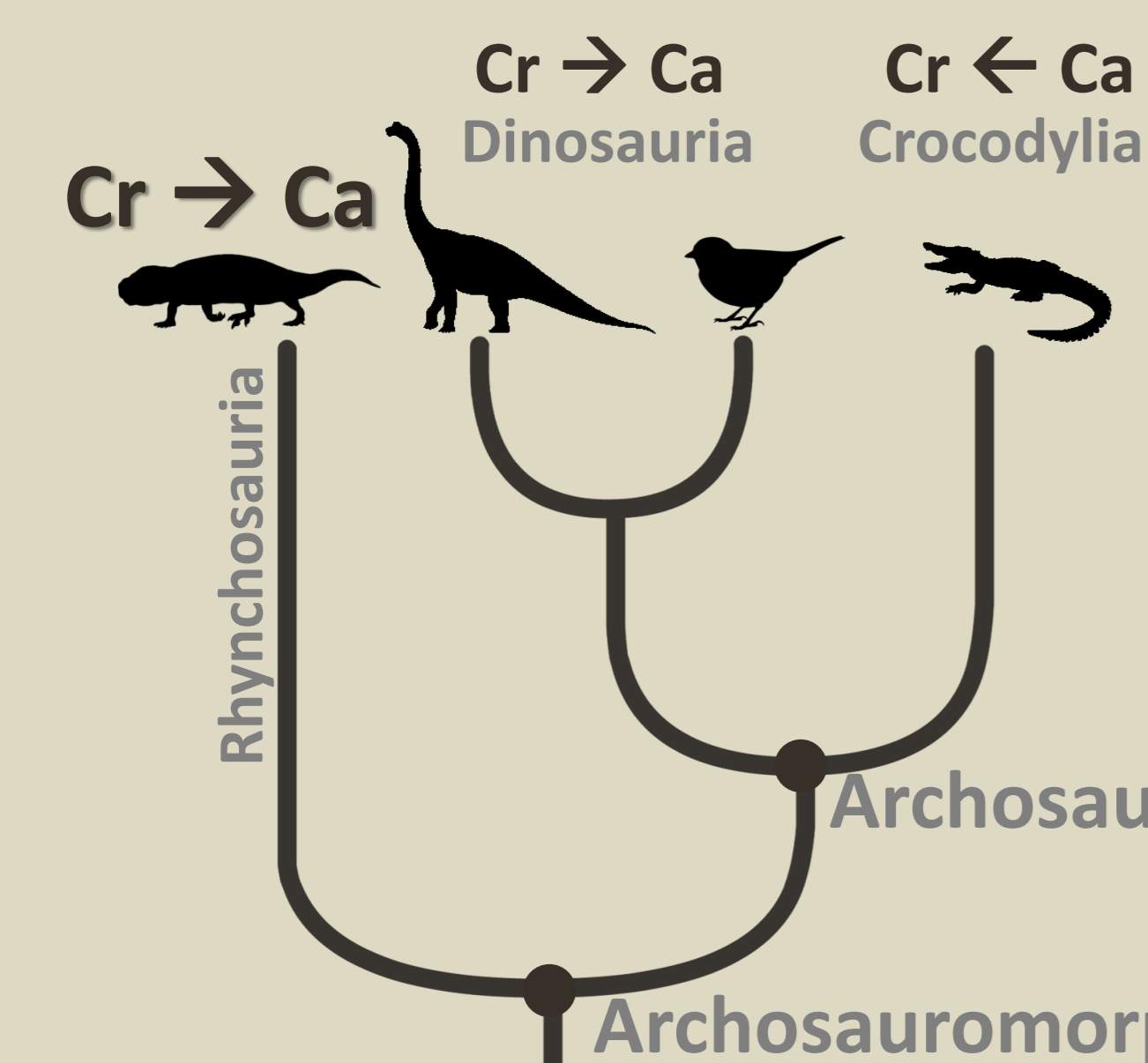


Figura 5.: Relação filogenética entre rincossauros, dinossauros e crocodilianos<sup>9</sup> e os respectivos sentidos de FSN segundo este estudo. Abreviações: ver Figura 1.

Tabela 1: Distribuição dos estágios de fechamento da sutura neurocentral avaliados nos espécimes mais completos de *Teyumbaita* (UFRGS-PV-232-T) e *Hyperodapedon* (os demais).

Espécime	Vértebras Cervicais					Vértebras Dorsais										Vértebras Caudais										
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	Anteriores	Vértebras Caudais Posteriores
UFRGS-PV-408-T	-	-	-	-	-	-	-	PF	PF	PF	PA	PA	PA	PA	PA	PA	PA	A	A	A	A	A	A	A	A	-
UFRGS-PV-1302-T	-	PA	-	-	-	-	PA	PA	PA	PA	A	A	-	A	-	-	-	A	-	-	-	-	-	A	-	-
UFRGS-PV-504-T	-	PF	-	PF	A	-	A	-	-	-	-	A	A	A	-	A	A	A	-	A	A	A	-	-	-	-
UFRGS-PV-232-T	-	PF	PA	PA	PA	PA	-	PA	-	-	-	A	-	A	-	-	A	A	A	-	A	A	A	A	A	A
UFRGS-PV-302-T	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	A	A	A	A	A	A	A	A	A	-	-	-	-	-	-

Em vermelho está representada toda vértebra cuja sutura classifica-se como parcialmente fechada (PF); Em laranja estão representadas as vértebras parcialmente abertas (PA); Em amarelo estão representadas as vértebras de sutura aberta (A).

## Referências

- JINKINS, J.R. 2000. Atlas of Neuroanatomical Embryology, Anatomy, and Variants. Lippincott Williams & Wilkins.
- IKERJIRI, T. 2012. Histology-Based Morphology of the Neurocentral Synchondrosis in Alligator mississippiensis (Archosauria, Crocodylia). *The Anatomical Record* 295:18-31.
- BROCHU, C.A. 1996. Closure of neurocentral sutures during crocodylian ontogeny: implications for maturity assessment in fossil archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16:49-62.
- IRMISS, R.B. 2007. Axial Skeleton Ontogeny in the Parasuchia (Archosauria: Neosuchia) and its Implications for Ontogenetic Determination in Archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27 (2):350-361.
- IKERJIRI, T. 2003. Sequence of closure of neurocentral sutures in *Camarasaurus* (Sauropoda) and implications for phylogeny in Reptilia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 65A.
- STARCK, J.M. 1993. Evolution of avian ontogenies. *Current Ornithology* 10: 275-366.
- CHINNERY, B. 2004. Description of *Preoceratops pieganensis* gen. et sp. nov. (Dinosauria: Neoceratopsia) from the Two Medicine Formation of Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24: 572-590.
- IKERJIRI, T. 2010. Morphology of Presacral Vertebrae in *Eusperkeria capensis* (Diapsida, Archosauriformes) from the Early Triassic of South Africa and the Origin of Delayed Neurocentral Fusion and Complex Neurocentral Suture. Unpublished Chapter 5 in: Morphology of the Neurocentral Junction during Postnatal Growth of Alligator (Reptilia, Crocodylia). Dissertation at University of Michigan.
- EZCURRA, M.D.L., MONTEFELTRO, F., BUTLER, R.J. 2016. The early evolution of rhynchosaurs. *Frontiers in Ecology and Evolution* 3 (00142).
- SCHULTZ, C.L., LANGER, M.C., MONTEFELTRO, F.C. 2016. A new rhynchosaur from south Brazil (Santa Maria Formation) and rhynchosaur diversity patterns across the Middle-Late Triassic boundary. *Palaeontol. Z.*
- LANGER, M.C. & SCHULTZ, C.L. (2000). A new species of the Late Triassic rhynchosaur *Hyperodapedon* from the Santa Maria Formation of South Brazil. *Palaeontology* 43, 633-652.
- MONTEFELTRO, F.C.; LANGER, M.C.; SCHULTZ, C.L.; 2010. Cranial anatomy of a new genus of hyperodapedontine rhynchosaur (Diapsida, Archosauromorpha) from the Upper Triassic of southern Brazil. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 101, 27-52.
- LANGER, M.C., RIBEIRO, A.M., SCHULTZ, C.L., FERIGLIO, J. 2007. The Continental Tetrapod-Bearing Triassic of South Brazil In: LUCAS, S.G. & SPIELMANN, J.A. (eds.) *The Global Triassic*. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin 41.