

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL  
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS  
BACHARELADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Nikolas Rublescki Thomaz

Discussão sobre a dieta alimentar dos rincossauros (Diapsida, Archosauromorpha) do  
Neotriássico com base em evidências morfológicas, biomecânicas e botânicas

Porto Alegre

2021

Nikolas Rublescki Thomaz

Discussão sobre a dieta alimentar dos rincossauros (Diapsida, Archosauromorpha) do Neotriássico com base em evidências morfológicas, biomecânicas e botânicas

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

Orientador: Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz

Porto Alegre

2021

## FICHA CATALOGRÁFICA

### CIP - Catalogação na Publicação

Rublescki, Nikolas

Discussão sobre a dieta alimentar dos rincossauros (Diapsida, Archosauromorpha) do Neotriássico com base em evidências morfológicas, biomecânicas e botânicas / Nikolas Rublescki. -- 2021.

80 f.

Orientador: Cesar Leandro Schultz.

Trabalho de conclusão de curso (Graduação) -- Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Biociências, Bacharelado em Ciências Biológicas, Porto Alegre, BR-RS, 2021.

1. Rhynchosauria. 2. Hyperodapedontidae. 3. Neotriássico. 4. Paleoecologia. I. Schultz, Cesar Leandro, orient. II. Título.

Nikolas Rublescki Thomaz

Discussão sobre a dieta alimentar de rincossauros (Diapsida, Archosauromorpha) do Neotriássico com base em evidências morfológicas, biomecânicas e botânicas

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

Aprovado em 12 de maio de 2021.

Banca Examinadora:

---

Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz (Orientador)

---

Prof. Dr. Roberto Iannuzzi

---

Dr. Voltaire Dutra Paes Neto

Porto Alegre

2021

## AGRADECIMENTOS

Primeiramente, agradeço à minha família. À minha mãe, Anelise, à minha irmã, Fernanda, e ao meu irmão, Marcos, por todo o amor e apoio incondicionais ao longo dos anos. Eu não seria quem eu sou sem vocês. Em especial à minha mãe, agradeço pelo suporte que permitiu que eu realizasse os meus sonhos. Agradeço também pela minha criação. Espero algum dia poder retribuir tudo e deixá-los orgulhosos da minha trajetória.

Ao meu orientador, Cesar Schultz, agradeço pelas conversas, sugestões e conselhos, sem os quais esta pesquisa não teria sido elaborada do modo que foi.

Aos colegas do Laboratório de Paleontologia de Vertebrados, e, em especial, ao Voltaire, ao Pedro Henrique e ao Maurício, agradeço pelas conversas, pelos ensinamentos, pela confiança e por me introduzirem neste universo que é a Paleontologia.

Ao amigo e, agora, colega de profissão, Diego, serei sempre grato por nossas conversas e trabalhos juntos, nos quais me ensinastes como ser um cientista e pesquisador.

Aos amigos e colegas, Renata, Ramonna, Nina, Douglas, Carol, Nicolas e Roberta, agradeço por todos os momentos compartilhados, as conversas, os desabafos, as risadas, as cervejas após as aulas e por juntos tentarmos descobrir o que significa ser biólogo. Não consigo imaginar a minha graduação sem a companhia de vocês.

Aos meus amigos, Giovana Lemos, André, Giovana Lumertz, Catherine, Douglas e Julia, serei sempre grato por todos os momentos compartilhados com vocês. Sou grato por, ao longo de todos estes anos, diversas vezes terem agido como a minha segunda família. Crescer ao lado de vocês me moldou como pessoa.

Finalmente, agradeço ao meu gato, Spike, pela companhia fiel nas diversas nas quais esta pesquisa foi realizada.

## RESUMO

Os rincossauros do Neotriássico (Hyperodapedontidae) apresentam uma característica anatômica única no reino animal: as extremidades do dentário e das pré-maxilas encontram-se externas à boca, em um arranjo funcionalmente similar ao de um bico de ave, sem qualquer tipo de revestimento. Ao se analisar o registro fóssil de Rhynchosauria, percebe-se que as subfamílias destes animais presentes no Eo e no Mesotriássico apresentavam baixa abundância relativa dentre os vertebrados. Em contrapartida, as formas do Neotriássico chegam a compreender mais de 90% dos fósseis em algumas localidades, sendo o clado de vertebrados mais abundante no Pangea neste período. O objetivo geral deste trabalho é investigar os aspectos relevantes para a alimentação de rincossauros através de diferentes áreas de pesquisa, tendo-se como objetivos específicos delimitar as hipóteses já levantadas a respeito de possíveis alimentos de rincossauros do Neotriássico, caracterizar os aspectos relevantes da anatomia clado para sua alimentação e investigar a história evolutiva e a biologia dos principais grupos vegetais do período. Para tanto, foi realizada revisão bibliográfica e análise destes aspectos por método dedutivo e histórico. A realização desta pesquisa é justificada devido à relevância destes animais para o período, uma vez que melhor compreender a ecologia do principal herbívoro pode auxiliar na compreensão ecossistêmica do Neotriássico como um todo. A anatomia craniana de Hyperodapedontidae denuncia que o alimento, era cortado em pedaços menores devido à oclusão da maxila e do dentário, separando-o em uma parte que seria consumida, e outra descartada. Desse modo, infere-se que os alimentos deveriam ter formato mais ou menos regular, sendo sementes a hipótese que melhor se sustenta. Ao se analisar a anatomia pós-craniana do grupo, percebe-se que esses animais eram impossibilitados de olhar para baixo, o que descarta hipóteses quanto a alimentos próximos ao solo. Sua anatomia craniana invulgar sugere uma dieta especialista. Todavia, uma vez que a dominância numérica dos rincossauros do Neotriássico ocorreu concomitantemente com um evento de mudança climática global (*Carnian Pluvial Event*), o causou consideráveis mudanças na biota da Pangea, é possível que clados distintos de vegetais apresentassem estruturas morfológica e funcionalmente similares, caso estas fossem favoráveis para a sobrevivência no novo clima, e, portanto, os rincossauros fossem adaptados para predar um único tipo de estrutura, o qual se encontrava presente em mais de um grupo. As cicadófitas se apresentam como uma hipótese promissora de alimento. Diversas especializações deste grupo vegetal são interpretadas como tendo a finalidade de facilitar a interação com animais, e são inferidas de já estarem presentes nos indivíduos do Neotriássico. Ademais, sua semente tóxica é envolta por um sarcotesta nutritivo, arranjo condizente com a anatomia destes rincossauros. Sementes de Ginkgoales também se configuram como possíveis fontes de alimentos pois apresentam sarcotesta, o qual, neste caso, é vantajoso para a planta que seja removido da semente. O gênero *Dicroidium* (Umkomasiaceae) não pode ser descartado como hipótese. Todavia seria um alimento viável apenas para rincossauros filhotes ou juvenis. Outras hipóteses previamente propostas na literatura, como as ordens Equisetales e Bennettitales, além da divisão Lycopodiophyta não se sustentam ao se analisar o entrecruzamento das limitações impostas pela anatomia craniana e corporal dos rincossauros do Neotriássico com aspectos da biologia desses vegetais.

**Palavras-chave:** Rhynchosauria, Hyperodapedontidae, Neotriássico, Paleoecologia.

## ABSTRACT

The rhynchosaurs of the subfamily Hyperodapedontidae have a unique anatomical characteristic in the animal kingdom: the ends of the dentary and the premaxilla are external to the mouth, in an arrangement functionally similar to that of a bird's beak, without any type of coating. Through the analysis of the fossil record of Rhynchosauria, it is clear that the subfamilies present in the Lower and Middle Triassic had low relative abundance amongst vertebrates. In contrast, the Upper Triassic forms (Hyperodapedontidae) comprise more than 90% of some localities' vertebrate fossil record, being the most abundant herbivores on Pangea during that period, presenting a cosmopolitan distribution in the supercontinent. The general objective of this work is to investigate the relevant aspects for the feeding of rhynchosaurs through different research areas. Specific objectives are the delimitation of the existing hypotheses in literature about possible rhynchosaur food from the Upper Triassic, the characterization of relevant aspects of the clade's cranial and postcranial anatomy for feeding and the investigation of the evolution and biology of the main plant groups of that period. To achieve the proposed objectives, a bibliographic review was carried out using the deductive and historical methods of research and analysis. The realization of the present research is justified due to the relevance of rhynchosaurs for the Upper Triassic. Therefore, a better understanding of the ecology of the main group of vertebrate herbivores might help in a better ecosystemic understanding of the period as a whole. The cranial anatomy of Hyperodapedontidae reveals that there was no chewing of the food, which was only cut into smaller pieces due to the occlusion of the jaw and dentary, some of which would be consumed and the others discarded. Thus, it is inferred that the food had a somewhat regular shape, being seeds the better supported hypothesis. After the analysis of postcranial anatomy, it is clear that the Upper Triassic rhynchosaur forms were unable to look down, ruling out hypotheses about the source of food being close to the ground. The clades' highly adapted cranial anatomy suggests a specialist diet. However, since the abrupt numerical dominance of the Upper Triassic rhynchosaurs occurred during a global climate change event (the Carnian Pluvial Event), in which humidity levels of the planet dramatically increased causing considerable changes in the Pangea biota, it is possible that different structures amongst plants might have been selected for a similar morphology or functionality, if they were favourable to the plant's survival. Thus, it is possible that those rhynchosaurs were adapted to feed on only one type of vegetable structure, which could be present in more than one clade. Cycadophytes are presented as promising food hypothesis. Many adaptations of the group that are interpreted as having the purpose of facilitating the interaction with animals are also inferred to already be present in individuals from the Upper Triassic. In addition, its toxic seed presents a nutritious sarcotesta, an arrangement consistent with the functionality of the rhynchosaurs' buccal anatomy. Seeds of the Ginkgoales order are another viable source of food, also presenting a sarcotesta, which, in this case, its removal is advantageous for the plant since it limits the seedling germination. The genus *Dicroidium* (Umkomasiaceae) cannot be ruled out as a supported hypothesis. However it would only be a viable food source for juveniles. Other hypothesis previously proposed in the specialized literature, such as the Equisetales and Bennettitales orders, in addition to the Lycopodiophyta division, are not supported after the analysis of the intersection between the limitations imposed by the cranial and postcranial anatomy of the Upper Triassic rhynchosaurs and the evolution and biology of those plants.

**Key-words:** Rhynchosauria, Hyperodapedontidae, Upper Triassic, Paleoecology

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Cladograma de Diapsida.....	11
<b>Figura 2.</b> Distribuição paleogeográfica de rincossauros.....	12
<b>Figura 3.</b> Esqueleto de rincossauro hiperodapedontídeo.....	13
<b>Figura 4.</b> Reconstrução tridimensional de um rincossauro hiperodapedontídeo.....	14
<b>Figura 5.</b> Reconstrução anatômica de <i>Mesosuchus browni</i> .....	21
<b>Figura 6.</b> Reconstrução do crânio de <i>Mesosuchus browni</i> .....	21
<b>Figura 7.</b> Reconstrução anatômica de <i>Rhynchosaurus articeps</i> .....	22
<b>Figura 8.</b> Reconstrução do crânio de <i>Rhynchosaurus brodiei</i> .....	24
<b>Figura 9.</b> Comparação entre as formas de crânio de dicinodontes.....	25
<b>Figura 10.</b> Reconstrução dos músculos mandibulares de <i>Hyperodapedon</i> .....	32
<b>Figura 11.</b> Dentição da maxila de diversos rincossauros.....	35
<b>Figura 12.</b> Dentição do dentário de diversos rincossauros.....	36
<b>Figura 13.</b> Crânio de <i>Teyumbaita sulcognathus</i> .....	37
<b>Figura 14.</b> Reconstrução do pé de <i>Hyperodapedon huxleyi</i> .....	39
<b>Figura 15.</b> Reconstrução anatômica de <i>Hyperodapedon gordonii</i> .....	40
<b>Figura 16.</b> Ancestrais diretos de cicadófitas com óvulos acoplados ao megasporófilo.....	52
<b>Figura 17.</b> Desenho de órgãos reprodutivos de <i>Toretzia</i> .....	56
<b>Figura 18.</b> Órgãos reprodutivos de <i>Ginkgo biloba</i> .....	56
<b>Figura 19.</b> Reconstrução de <i>Williamsonia seawardiana</i> .....	62
<b>Figura 20.</b> Folha comprimida de <i>Pterophillum filicoides</i> .....	63

## SUMÁRIO

<b>1. INTRODUÇÃO</b> .....	10
<b>2. OBJETIVOS</b> .....	16
<b>3. JUSTIFICATIVA</b> .....	17
<b>4. METODOLOGIA</b> .....	18
<b>5. AUTORES CENTRAIS</b> .....	19
<b>6. DISCUSSÃO</b> .....	20
<b>6.1 Caracterização anatômica e evolução de Rhynchosauria no Eotriássico e no Mesotriássico</b> .....	20
<b>6.2 Caracterização anatômica da Subfamília Hyperodapedontidae</b> .....	31
6.2.1 Caracterização da anatomia pós-craniana de Hyperodapedontidae.....	36
<b>6.3 Delimitação de herbivoria</b> .....	41
<b>6.4 Vegetação do Neotriássico</b> .....	48
6.4.1 Cycadales.....	49
6.4.2 Equisetales.....	55
6.4.3 Ginkgoales.....	56
6.4.4 <i>Dicroidium</i> .....	59
6.4.5 Lycopodiophyta.....	61
6.4.6 Bennettitales.....	62
<b>7. CONCLUSÃO</b> .....	64
<b>8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	67

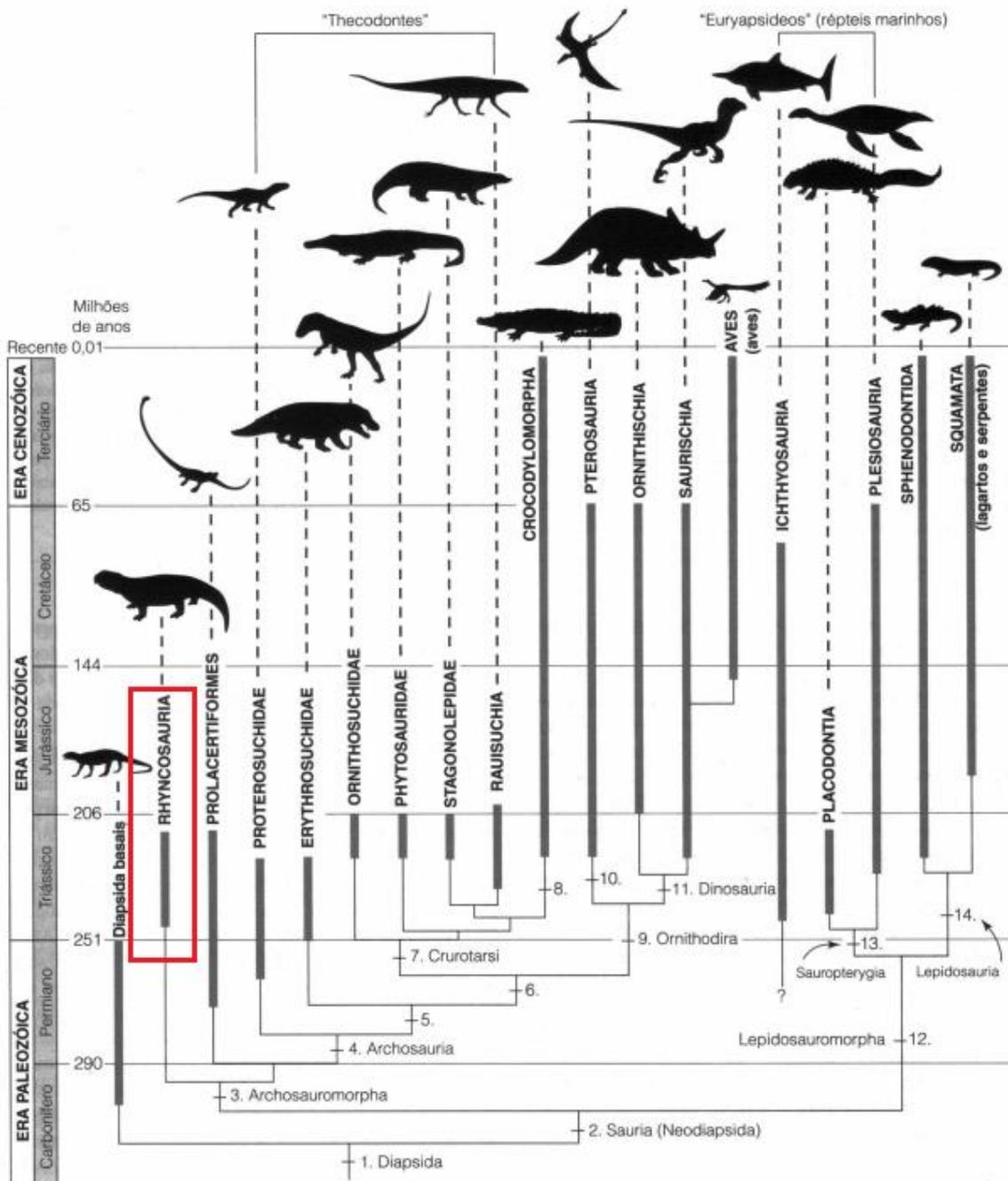
## 1. INTRODUÇÃO

O estudo da paleoecologia se configura como um desafio frente à escassez de evidências diretas preservadas no registro fóssil. Especialmente no âmbito das relações de alimentação, encontrar órgãos digestórios preservados e com conteúdo alimentar identificável é quase impossível, uma vez que tecidos moles raramente fossilizam.

Apesar deste cenário, compreender a dinâmica ecológica entre espécies do passado é essencial para o entendimento do presente e possibilita projetar o futuro. Investigar a trajetória das formas de vida pretéritas da Terra permite a análise em escala de tempo profunda de questões referentes à adaptação e à evolução de organismos, ao surgimento e à extinção de clados e, ainda, ao comportamento e à reação de diferentes espécies frente a momentos de crise ambiental.

Rhynchosauria foi uma ordem de répteis diapsidas restrita ao período Triássico, sendo encontrada em afloramentos que datam desde o Induano até o Noriano, tendo povoado o planeta, portanto, de 252 Ma a 208 Ma, aproximadamente. Pertencente à infraclasse Archosauromorpha (Figura 1), sendo o clado mais basal desta (BENTON & ALLEN, 1997). Representa um grupo plesiomórfico quando comparado com Archosauria (Figura 1), divisão dentro de Archosauromorpha que corresponde a uma classificação monofilética a qual apresenta dois grupos de vertebrados ainda vivos: crocodilianos (Pseudosuchia) e aves (Avemetatarsalia).

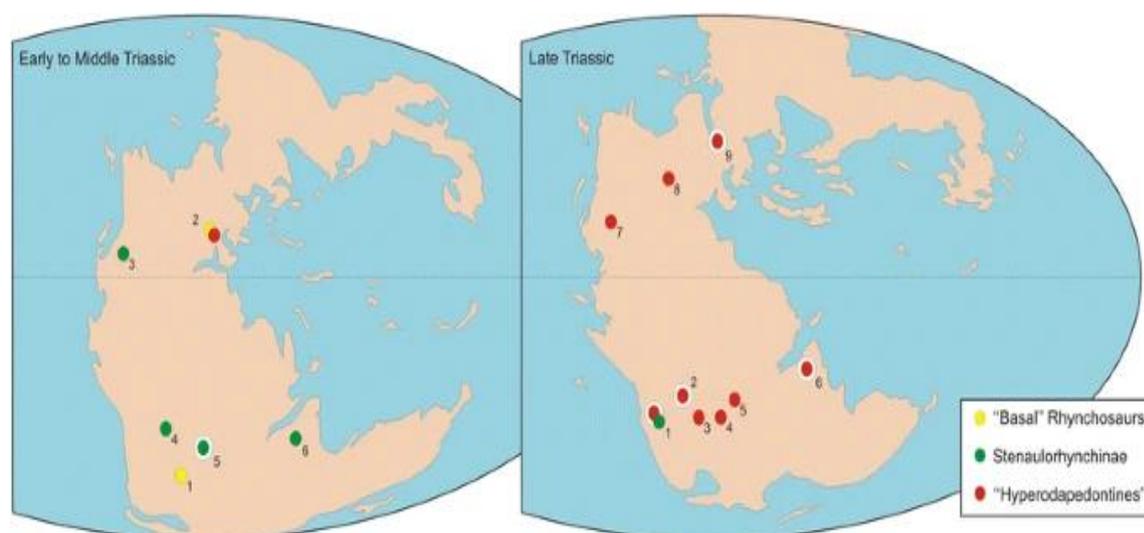
Portanto, a contribuição do estudo da ecologia de rincossauros, bem como de outros arcossaumorfos, não se restringe ao entendimento da dinâmica da biota em um período de tempo específico no passado, mas auxilia também na compreensão dos passos evolutivos que deram origem a dois dos grandes grupos de répteis atuais.



**Figura 1.** Cladograma de Diapsida, ressaltando a posição de Rhynchosauria na base de Archosauromorpha. Extraído de POUGH *et al.*, 2006.

Com distribuição cosmopolita no supercontinente Pangea, os rincossauros ocuparam os territórios que hoje correspondem ao Rio Grande do Sul, no Brasil; além da Argentina, África do Sul, Tanzânia, Zimbábue, Madagascar, Marrocos, Estados Unidos, Canadá, Inglaterra, Escócia e Índia (MONTEFELTRO *et al.*, 2010). Em algumas destas localidades, chegam a

corresponder de 40% a 92% dos fósseis de vertebrados encontrados (AZEVEDO *et al.*, 1990), com destaque para os países da América do Sul e do sul da África continental. São encontrados exclusivamente em afloramentos que contém sedimentos triássicos continentais, interpretados como tendo sido depositados em planícies de inundação, de origem eólica e/ou fluvial e/ou lacustre, e apresentando coloração avermelhada característica (SCHULTZ, 1991). No Rio Grande do Sul, os rincossauros ocorrem na Sequência Pinheiros-Chiniquá (Zona-Associação de *Dinodontosaurus*) e, principalmente, na base da Sequência Candelária (Zona-Associação de *Hyperodapedon*) da Supersequência Santa Maria (HORN *et al.*, 2014, SCHULTZ *et al.* 2020). Esta distribuição cosmopolita na Pangea se destaca no registro fóssil não apenas por ser pouco comum, mas também pelo fato de os rincossauros representarem o primeiro grupo de répteis arcossaumorfos a atingir tal feito (WERNING & NESBITT, 2016). A Figura 2 apresenta a distribuição paleogeográfica de rincossauros no Triássico, vinculando-a com a forma padrão de cada período (Eo/Meso/Neotriássico) e sua abundância na fauna local.



**Figura 2.** Distribuição paleogeográfica de rincossauros. Mapa do Triássico Inferior e Médio (esquerda): 1 África do Sul; 2 Reino Unido; 3 Oeste dos EUA; 4 Rio Grande do Sul, Brasil; 5 Tanzânia; 6 Índia peninsular. Mapa do Triássico Superior (direita): 1 Noroeste da Argentina; 2 Rio Grande do Sul, Brasil; 3 Zimbábue; 4 Tanzânia; 5 Madagascar; 6 Índia peninsular; 7 Oeste dos EUA; 8 Nova Escócia, Canadá; 9 Escócia. A cor branca indica uma grande abundância de rincossauros. Outras cores representam espécimes das três subfamílias e diferentes estágios evolutivos dentro de Rhynchosauria. Amarelo: rincossauros “basais”; verde: Stenaurorhynchinae, correspondendo a formas intermediárias na evolução do grupo; vermelho: “Hyperodapedontines”, grupo de rincossauros do Neotriássico, momento no qual Rhynchosauria apresentou seu ápice de abundância. Extraído de SCHULTZ *et al.*, 2016.

A grande abundância relativa do registro fóssil de rincossauros sobre outros grupos chamou a atenção de ROMER (1962a) que, ao realizar um trabalho na Argentina, cunhou o conceito de “evolução explosiva”, definindo-a como um processo evolutivo no qual um grupo se adapta rapidamente a um nicho específico, aumentando consideravelmente em número e se tornando predominante na fauna. Postula, ainda, que após este período de abundância, a população deve experimentar uma redução drástica em número, podendo chegar até ao extermínio total. Para o autor, os rincossauros são “um excelente exemplo de evolução explosiva”, explosão esta que ocorreu no Neotriássico com a subfamília Hyperodapedontidae.

De fato, o registro fóssil de Rhynchosauria justifica a sua utilização como exemplo referente ao conceito postulado pelo autor: as subfamílias Mesosuchinae e Rhynchosaurinae (que povoaram o planeta no Eotriássico e no Mesotriássico, respectivamente) não apresentam uma abundância fora do comum nos registros fósseis desses períodos, especialmente quando comparada àquela das formas mais derivadas de rincossauros. Ainda, a observação deste distinto aumento populacional ocorrer justamente em Hyperodapedontidae, grupo que apresenta a anatomia craniana extremamente adaptada, apresentando uma estrutura óssea externa à boca e funcionalmente similar a um bico de ave (Figuras 3 e 4), e o súbito desaparecimento deste clado no registro fóssil logo antes do fim do Triássico, corroboram com a afirmação de ROMER (1962a).

Com relação ao formato do corpo, os rincossauros hiperodapedontídeos eram animais quadrúpedes de porte atarracado, chegando a dois metros de comprimento (BENTON, 1984a), apresentando patas posteriores mais robustas que as anteriores, além de unhas fortes e bastante compridas, as quais podiam ser utilizadas para cavar (SCHULTZ, 1991 & 2010).



**Figura 3.** Esqueleto de um rincossauro hiperodapedontídeo. Fotografia: Voltaire Dutra Paes Neto.



**Figura 4.** Reconstrução tridimensional um rincossauro hiperodapedontídeo. Cedida por Cesar Leandro Schultz.

Logicamente, aceitar que a trajetória evolutiva de rincossauros caracteriza de fato uma evolução explosiva levanta uma série de questões, como: quais fatores permitiram e levaram ao aumento brusco da abundância deste grupo? O que isso implicou para os ecossistemas do Triássico, especialmente para as plantas, tendo em vista que ocorreu o aumento do número de espécimes de um grupo herbívoro cuja distribuição era cosmopolita? O registro fóssil não deixa dúvidas que os rincossauros foram extintos logo antes do fim do Triássico, ou seja, pouco depois do seu ápice de abundância; mas quais os fatores que levaram a isso? Da mesma forma que seu aumento brusco deve ter impactado o ecossistema global do Neotriássico, como este mesmo ecossistema reagiu ao rápido desaparecimento do grupo de herbívoros mais abundante da Pangea?

No centro de todos esses questionamentos se encontra a ecologia dos rincossauros, e, em especial, a sua interação com as plantas, que eram a fonte de alimentação do grupo. ROMER (1962a) aponta como provável causa da evolução explosiva de Rhynchosauria a adaptação deste grupo a um nicho específico. Segundo o autor, o crânio dos rincossauros (especialmente aqueles do Neotriássico) apresentava características muito interessantes, principalmente referentes aos ossos que compõem o aparelho mastigatório e à expansão da região posterior (a anatomia craniana das diferentes formas de rincossauros encontradas ao longo da evolução do grupo será discutida com maior profundidade no item 6.1- Caracterização anatômica e evolução de Rhynchosauria, da discussão deste trabalho). Todavia, cabe salientar desde já que, em Hyperodapedontidae, a subfamília responsável pela grande abundância de rincossauros no final do Triássico, a anatomia do crânio é extremamente adaptada, com as pré-

maxilas e extremidades anteriores dos dentários em um arranjo em forma de “bico” e apresentando um evidente desgaste ósseo, gerado durante a oclusão. Além disso, esse desgaste ocorre também no contato entre os maxilares e os dentários, com vários indivíduos apresentando dentes desgastados até a polpa, em diversos indivíduos, como evidenciado por BENTON (1983a & b), LANGER & SCHULTZ (2000), GENTIL & EZCURRA (2018), CHATTERJEE (1974) entre outros. Apesar dessa condição extraordinária e da grande importância do grupo para os ecossistemas do Neotriássico, sabe-se pouco sobre a alimentação desses animais. Com a ausência de evidências diretas no registro fóssil, torna-se crucial, para realizar o mapeamento de potenciais fontes de alimentos para Hyperodapedontidae, a análise do entrecruzamento de aspectos anatômicos do crânio desses animais, referentes tanto à obtenção de alimento quanto ao processamento físico destes, com a biologia dos grupos de plantas que coexistiram com os rincossauros hiperodapedontídeos e poderiam ter sido as prováveis fontes de alimento para estes.

## **2. OBJETIVOS**

### **2.1 Objetivo Geral**

O objetivo geral desta pesquisa é discutir os aspectos envolvidos no processo de alimentação de rincossauros, incluindo as adaptações biomecânicas surgidas no grupo para o processamento desse alimento e as potenciais fontes alimentares disponíveis no momento da evolução explosiva do grupo.

### **2.2 Objetivos Específicos**

Como objetivos específicos, configuram-se:

1. Delimitar as hipóteses já levantadas a respeito de possíveis alimentos de rincossauros do Neotriássico.
2. Caracterizar os aspectos relevantes da anatomia craniana e corporal do clado Hyperodapedontidae relacionados à sua alimentação.
3. Investigar a biologia dos principais grupos vegetais do período, bem como a sua disponibilidade e acesso para os rincossauros.

### 3. JUSTIFICATIVA

A literatura referente aos rincossauros e, em especial, às formas de rincossauros do Neotriássico, é relativamente rica, quando comparada com outros clados de animais extintos. Isso se dá não apenas em decorrência de serem os vertebrados de maior abundância relativa do período, como também por sua invulgar anatomia craniana, na qual as pré-maxilas e o dentário se apresentam curvados com suas pontas externas ao limite da boca, formando uma estrutura óssea funcionalmente similar a um bico de ave, porém sem nenhum tipo de revestimento.

Esta configuração óssea peculiar despertou o interesse de diversos pesquisadores ao longo do tempo, resultando em vários trabalhos de descrição anatômica concernentes a esses animais, além do levantamento de diferentes hipóteses sobre sua alimentação.

Uma vez que as discussões transcorridas em pesquisas tomam como base a interpretação das evidências disponíveis no conhecimento científico de cada período, a realização deste trabalho justifica-se não apenas por apresentar uma sistematização dos conhecimentos até então produzidos sobre os aspectos da anatomia dos rincossauros do Neotriássico relevantes para a sua alimentação (e as potenciais fontes de alimentos para eles propostas), mas também por abranger trabalhos de áreas do conhecimento distintas à paleontologia de vertebrados, como a paleobotânica e botânica de espécies atuais. Deste modo, este trabalho visa sistematizar e aprofundar as discussões já existentes na bibliografia sobre o tema, ao correlacionar conhecimentos provenientes de diferentes áreas de pesquisa.

#### 4. METODOLOGIA

Com a finalidade de atingir os objetivos propostos, será realizada uma revisão bibliográfica para todos os itens supracitados, efetuando-se o entrecruzamento de conhecimentos já estabelecidos em diferentes áreas de pesquisa: descrição anatômica, paleoecologia, paleobotânica e botânica de espécimes vegetais da atualidade. Uma vez que a delimitação do processo de alimentação de um animal envolve não somente a anatomia cranial deste, mas também quais são e como se dão as interações ecológicas da espécie, salientando-se que a biologia dos outros clados envolvidos é também essencial para este processo, justifica-se realizar uma sistematização destes conhecimentos referente aos rincossauros.

Neste contexto, será utilizado o método dedutivo, uma vez que serão postuladas possibilidades de alimentos para Rhynchosauria através da análise de trabalhos de evolução e biologia geral de diversos clados. Ademais, será feita uma análise por método histórico, visto que transcorrerá uma realização do levantamento da trajetória evolutiva tanto de rincossauros, quanto de alguns grupos vegetais abundantes no Triássico Superior ainda viventes hoje.

## 5. AUTORES CENTRAIS

O levantamento bibliográfico referente às hipóteses de alimentação e à biologia de rincossauros teve como base os trabalhos de SCHULTZ (1991), CHATTERJEE (1969 & 1974), ROMER (1962a) e BENTON (1983a). A escolha destes autores como norteadores do eixo da discussão sobre os rincossauros se deve por diversos motivos: SCHULTZ, ao realizar uma revisão crítica dos conhecimentos até então publicados acerca de Rhynchosauria, traçou um panorama essencial para a compreensão dos processos biológicos e tafonômicos que concernem aos rincossauros; CHATTERJEE, por realizar um estudo sistemático das relações evolutivas entres esses animais, dividindo Rhynchosauria em três subfamílias representando, cada, um passo evolutivo do grupo (1969), além de realizar uma descrição anatômica de um exemplar de rincossauro hiperodapedontídeo e levantar de hipóteses sobre a sua alimentação (1974); ROMER, devido à sua análise acerca da distribuição e abundância de rincossauros do/no Neotriássico, na qual cunha o conceito de evolução explosiva, essencial para o entendimento da importância desses animais nos ecossistemas do período; e BENTON, pelo seu trabalho de descrição anatômica de rincossauros hiperodapedontídeos, juntamente com sua revisão bibliográfica de trabalhos sobre a alimentação dos mesmos.

Com relação ao levantamento bibliográfico sobre os principais grupos vegetais do Neotriássico, sua história evolutiva e sua disponibilidade e acessibilidade para os rincossauros, apresentam-se como autores nucleares: RETALLACK (1977), DEL TREDICI (1984), ROTHWELL & HOLT (1997), AXMITH *et al.*, (2000), SPALLETTI (2002), TIFFNEY (2004), ZHOU (2009), BUTLER (2009), BOMFLEUR & KERP (2010), HALL & WALTER (2014), SCHNEIDER (2002) e POTT *et al.* (2007). Estas escolhas são justificadas uma vez que se tratam de pesquisas referentes à evolução do padrão de dispersão e da abundância das populações de grupos vegetais como cicadófitas, teixos e ginkgos, entre outros prevalentes no Carniano, ao longo do período de tempo geológico compreendido desde o Neotriássico até os dias atuais; de estudos de anatomia e morfologia vegetal tanto paleobotânicos quanto referentes a espécimes modernos, com o intuito de investigar quais estruturas destes vegetais poderiam efetivamente representar fontes alimentícias para rincossauros; e de trabalhos sobre a ecologia de clados vivos desses grupos, bem como aspectos bioquímicos que modulam suas interações.

## 6. DISCUSSÃO

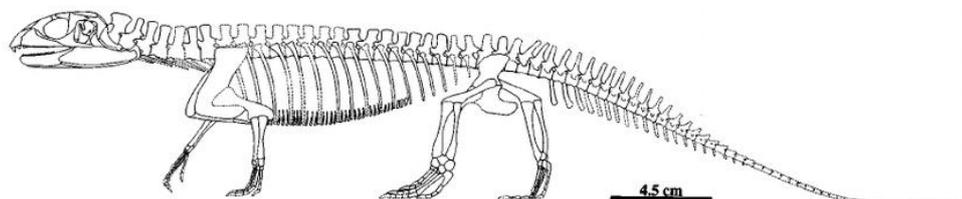
### 6.1 Caracterização anatômica e evolução de Rhynchosauria no Eotriássico e no Mesotriássico

Rhynchosauria é uma ordem que, atualmente, comporta 14 gêneros descritos (SCHULTZ *et al.* 2016). Com a perspectiva de que este grupo esteve presente desde o início do Triássico até praticamente o fim deste período (abrangendo, portanto, uma janela temporal de aproximadamente 50 milhões de anos), as formas englobadas pelo termo “rincossauros” diferem bastante entre si.

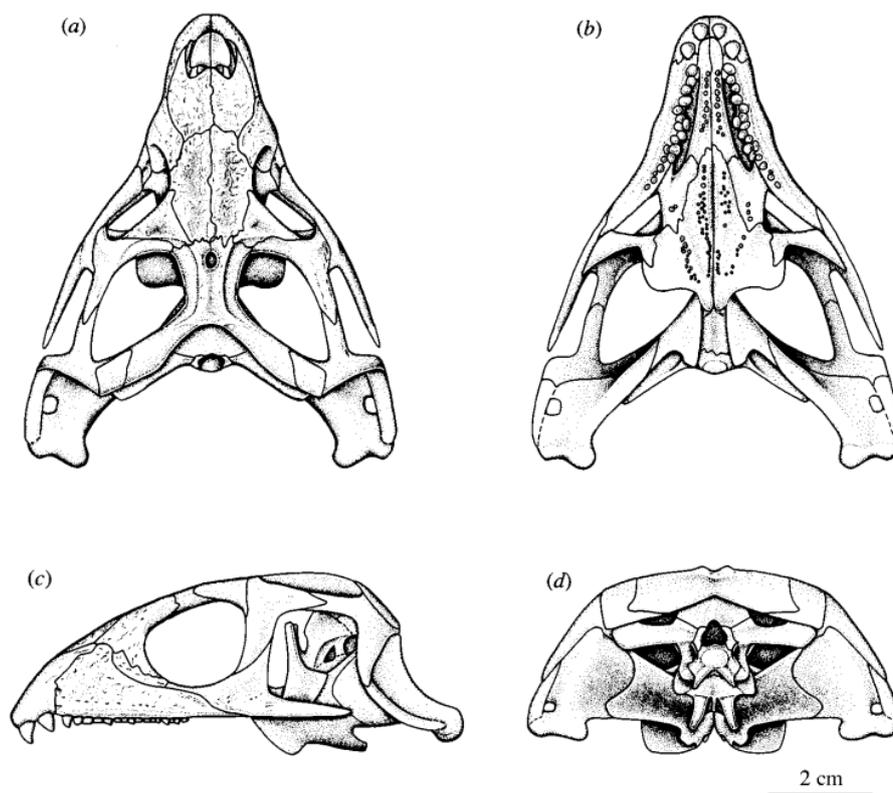
Apresentando três estágios evolutivos bem distintos, a sistemática de Rhynchosauria se dá principalmente pela anatomia craniana e a proporção corporal dos animais. Cada um destes passos evolutivos corresponde também a uma subfamília dentro de Rhynchosauria (CHATTERJEE, 1969), sendo elas: Mesosuchinae, cujos representantes constituem formas basais de rincossauros que ocorreram no Eotriássico; Rhynchosaurinae, a qual pode ser encontrada em depósitos do Mesotriássico, e Hyperodapedontidae, que compreende formas mais derivadas de rincossauros, as quais são correlacionadas ao Neotriássico, além de serem responsáveis pela grande abundância de Rhynchosauria nos ecossistemas do final do Triássico. Para a classificação taxonômica em nível de gêneros e espécies, o posicionamento dos dentes no maxilar e no dentário, além de alguns caracteres anatômicos do corpo (pós-crânio), se tornam mais relevantes como diagnóstico (CHATTERJEE, 1969). Para uma maior compreensão da alimentação de Hyperodapedontidae, objeto de estudo desta pesquisa, analisar a evolução anatômica dentro de Rhynchosauria, especialmente ao que se refere à perda e aquisição de caracteres relevantes para a obtenção de alimento e para a oclusão deste, demonstra-se essencial para o aprofundamento do tema. Portanto, serão realizadas descrições anatômicas sob uma perspectiva evolutiva para as três subfamílias, com ênfase nos aspectos que possibilitavam ou limitavam a alimentação dos rincossauros.

A subfamília Mesosuchinae foi o primeiro grupo de rincossauros a povoar a Pangea, no Eotriássico e corresponde a animais de pequeno porte, atingindo, em média, 0,80 m quando adultos (DILKES, 1995). Os rincossauros desta família são bastante escassos no registro fóssil, contrastando com as formas do Mesotriássico e, principalmente, com as do Neotriássico, as quais eram, como já descrito, extremamente abundantes. Uma representação corporal de um indivíduo pertencente a essa subfamília pode ser observada na Figura 5 deste trabalho.

Com relação à sua anatomia, o crânio corresponde ao padrão observado para os répteis diapsidas da época, com formato triangular mais longo do que largo, além de se fazerem presentes duas fenestras temporais, características do grupo (Figura 3). Apresentavam, ainda, uma única abertura externa para as narinas, sendo esta uma sinapomorfia de Rhynchosauria.



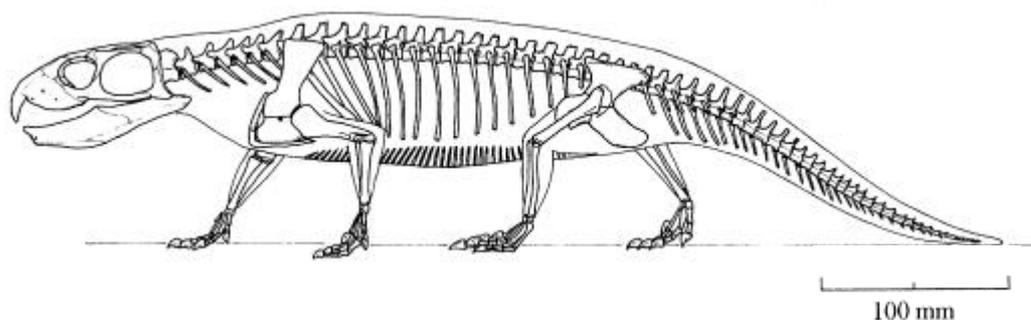
**Figura 5.** Representação corporal de um indivíduo de *Mesosuchus browni*, pertencente à subfamília Mesosuchinae. Extraído de DILKES, 1998.



**Figura 6.** Reconstrução de diversas vistas do crânio de um exemplar de *Mesosuchus browni*. (a) Vista dorsal; (b) Vista ventral; (c) Vista lateral esquerda; (d) Vista occipital. Extraído de DILKES, 1998.

Estudos filogenéticos sobre as inter-relações dos táxons pertencentes à ordem Rhynchosauria (BENTON, 1983a; BENTON, 1984a; DILKES, 1995 e DILKES, 1998) apontam que as adaptações para hábito herbívoro, observadas no crânio e nos dentes, foram claramente originadas antes do aumento de tamanho corporal observado no processo evolutivo dos rincossauros. É interessante observar que *Howesia* (gênero pertencente à Mesosuchinae) foi a primeira forma de rincossauros a apresentar os dentes arranjados em múltiplas fileiras tanto na maxila como no dentário, de modo a formar duas largas superfícies dentíferas nesses ossos, indicativas de uma boa capacidade de trituração de alimentos. Esse gênero também apresentava vários dentes pequenos dispostos na superfície palatal do pterigóide e, provavelmente, dentes incisivos nas pré-maxilas (SCHULTZ, 1991). Ao analisar este conjunto de características, SCHULTZ complementa salientando que elas não são indicativas de uma dieta especializada; pelo contrário: permitiram a obtenção e oclusão de uma grande gama de alimentos.

Na passagem do Eotriássico para o Mesotriássico, uma nova subfamília de rincossauros começa a povoar o planeta e, gradualmente, substituir Mesosuchinae nos ecossistemas: Rhynchosaurinae. Este novo passo evolutivo do grupo foi descrito por BENTON (1984b) que, ao analisar um espécime de *Stenaulorhynchus stockleyi*, descreveu esse rincossauro (bem como a subfamília Rhynchosaurinae) como animais quadrúpedes de grande porte que chegavam a medir 1,60 metros de comprimento (Figura 7).



**Figura 7.** Representação do corpo de *Rhynchosaurus articeps*, forma típica da subfamília Rhynchosauridae do Mesotriássico. Extraído de BENTON, 1990.

Após realizar uma série de cortes histológicos longitudinais e transversais de maxilas e mandíbulas de *Stenaulorhynchus*, analisando tanto os ossos em si quanto os dentes neles enraizados, BENTON (1984b) ressaltou a presença, nos maxilares, de uma fileira principal de dentes, posicionada na porção mais lateral daqueles ossos, além de outras fileiras de dentes menores (duas ou mais) nas porções intermediária e medial da placa dentária, nas faces oclusal e lingual dos maxilares. Com relação ao dentário, ressaltou que esse osso apresenta o bordo dorsal quase plano, o qual, assim como a maxila, porta várias fileiras de dentes que estão situados desde a face oclusal até a face lingual. O tamanho desses dentes varia de acordo com a sua posição no dentário, sendo que, próximos à extremidade anterior, são muito pequenos, aumentando de proporção conforme aproximam-se da extremidade posterior. Todavia, independente de sua posição no dentário, são sempre menores do que os dentes maxilares.

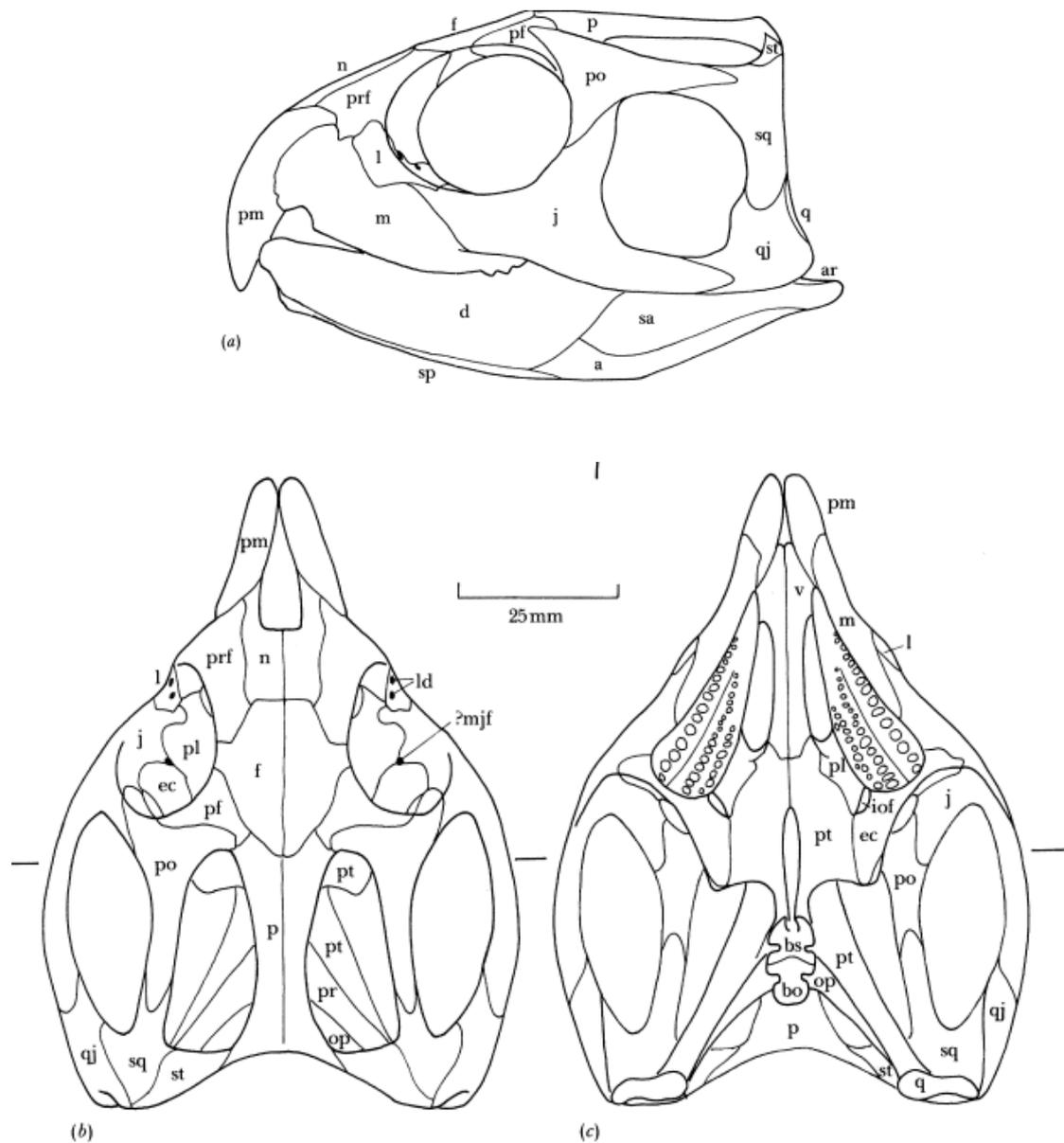
A característica mais relevante descrita por BENTON sobre o arranjo dos dentes em Rhynchosaurinae, em termos de classificação filogenética dentro de Rhynchosauria, foi a presença de dois sulcos longitudinais, separando as linhas de dentes na maxila, e duas cristas correspondentes na mandíbula, ambas portadoras de dentes. Esse padrão é observado também em *Rhynchosaurus* (BENTON, 1990), *Mesodapedon* (CHATTERJEE, 1980), com variações pequenas de um táxon para o outro. Cabe ressaltar que esse padrão de oclusão provocava desgaste não apenas dos dentes maxilares e mandibulares, mas também dos ossos onde estes estavam fixados, num padrão que não encontra analogia em nenhum táxon moderno.

Apesar da posterior perda de um dos sulcos da maxila e de uma crista da mandíbula na transição entre as formas do Mesotriássico para as do Neotriássico, é importante ressaltar que a biomecânica do encaixe entre a maxila e mandíbula (bem como o padrão de desgaste de ossos e dentes) manteve-se bem definida durante a evolução do grupo, não sendo muito contrastante entre as formas de Rhynchosaurinae e de Hyperodapedontidae.

Com relação ao arranjo externo dos ossos, a característica mais peculiar dos rincossauros hiperodapedontídeos começa a se definir, na realidade, na subfamília Rhynchosaurinae: o “bico” edentado. Esta nova característica anatômica está associada com a perda da dentição incisiva das pré-maxilas vista em *Howesia* e outros gêneros de Mesosuchinae, uma vez que esses ossos passam a se projetar anteroventralmente, ao mesmo tempo em que as extremidades anteriores dos dentários divergem entre si para receber esta projeção dos pré-maxilares, compondo assim o “bico” externo que caracteriza o grupo. Neste novo arranjo, os ossos da região pré-orbital passam a convergir anteriormente, o que resultou em um encurtamento do rosto. Esse processo é facilmente observado nos gêneros

*Rhynchosaurus* (BENTON, 1990) e *Stenaulorhynchus* (BENTON, 1984b; WERNING & LAURIN, 2016).

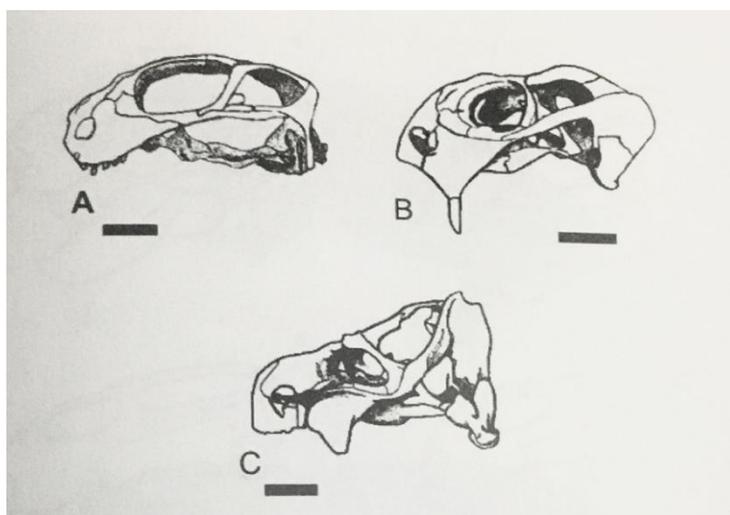
A Figura 8 detalha o arranjo ósseo do padrão cranial das formas de rincossauros do Mesotriássico.



**Figura 8.** Diferentes vistas da reconstrução de um crânio de *Rhynchosaurus brodiei*. (a) Vista lateral, (b) Vista dorsal e (c) Vista ventral. Reconstrução baseada no holótipo, WARMS Gz6097/BMNH R8495, com informações adicionais de outros espécimes. Extraído de BENTON, 1990.

No registro fóssil triássico do Rio Grande do Sul, os Mesosuchinae estão ausentes e os Rhynchosaurinae são os primeiros rincossauros presentes, na Sequência Pinheiros/ Chiniquá (Zona-Associação de *Dinodontosaurus*, Ladiniano, Mesotriássico), mas com uma representatividade muito baixa naquela fauna. AZEVEDO *et al.* (1990) contabilizaram em 0,7% dos espécimes a participação dos rincossauros naquela biozona, enquanto que, na biozona subsequente, no Carniano, os hiperodapedontídeos passaram a constituir mais de 90% do total de espécimes. Na ZA de *Dinodontosaurus* (bem como na biozona argentina equivalente: Fauna de Chañares), o principal grupo de herbívoros era o dos sinápsidos dicinodontes, especialmente *Dinodontosaurus*, cujo aparato mastigatório e morfologia corporal são completamente distintos daqueles dos rincossauros. Os dicinodontes tiveram tamanhos muito variados. *Cistecephalus*, do Permiano da África do Sul, possuía cerca de 40 centímetros de comprimento total, enquanto outras formas, como *Stahleckeria*, presente no mesotriássico do sul do Brasil, tinha uma dimensão corporal que ultrapassava os 3 metros de comprimento (SCHWANKE & VEGA, 2010). As autoras comentam que esse aumento de tamanho registrado para o grupo no Triássico é uma característica evolutiva, uma vez que os táxons mais derivados apresentam, geralmente, um tamanho corporal maior do que aqueles mais antigos.

A Figura 7 apresenta um quadro comparativo das diferentes formas cranianas de dicinodontes.



**Figura 9.** Comparação entre as três principais formas de crânio de dicinodontes, em vista lateral. (A) forma mais plesiomórfica, com dentes na região anterior, espécime de *Patranomodon*. Escala: 1 cm. Modificado de RUBIDGE & HOPSON, 1996. (B) Forma intermediária, com os caninos longos característicos, espécime de *Dicynodon*. Escala: 3 cm. Modificado de CLUVER & HOTTON III, 1981. (C) Forma mais derivada com os processos caniniformes, espécime de *Jachaleria candelariensis*. Escala: 10 cm. Modificado de ARAÚJO & GONZAGA, 1980. Extraído de SCHWANKE & VEGA, 2009.

Uma característica anatômica importante da dentição dos dicinodontes era a presença (ou ausência) de longos dentes caninos. Como apontado por SCHWANKE & VEGA (2010), o aparato dentário do grupo passou por diversas modificações ao longo de sua trajetória evolutiva. As formas mais antigas são marcadas por dentição de dimensões pequenas, mas presente na pré-maxila, maxila e mandíbula. Posteriormente, nota-se uma tendência à redução do número de dentes, mas a permanência dos caninos, além de seu alongamento e formação de um recobrimento córneo, fazendo com que esses dentes fossem fortes e afiados, ultrapassando os limites internos da boca. Este recobrimento córneo atuava como um sistema cortador de folhas, uma vez que também cobria o palato e a mandíbula, sendo feita uma analogia com as tartarugas atuais. Esses caninos proeminentes desaparecem nas formas mais derivadas de dicinodontes, remanescendo apenas um processo caniniforme ósseo, atrelado à borda cortante da maxila. Apesar de apresentarem uma diversidade de formas, todos os dicinodontes compartilham da mesma mecânica mandibular, a propalinia (RAYNER, 1992), a qual permitia uma maior eficiência na alimentação (SURKOV & BENTON, 2004).

CRUICKSHANK (1978) defende a hipótese de que estas presas alongadas estariam relacionadas com a obtenção de alimento, que seria distinta para os dois tipos de dicinodontes mais derivados, já que um dos grupos as possuía, ao passo que o outro apresentava os processos caniniformes. Segundo evidências descritas por outras pesquisas, realizadas com o gênero *Placerias* (CAMP & WELLES, 1956; ROWE, 1979), somente os espécimes machos destes dicinodontes apresentam os processos caniniformes bastante alongados característicos, o que indicaria função de ornamentação para competição intraespecífica, seja por território ou para fins de seleção sexual. Sob outra perspectiva, outros autores creem que esta característica seja uma evidência de dimorfismo sexual dentro das espécies de dicinodontes (OWEN, 1876; BROOM, 1937; COX, 1969), com as fêmeas possuindo presas/processos caniniformes, apenas em escala menos desenvolvida do que a observada em machos (CAMP & WELLES, 1956; CRUICKSHANK, 1967; BANDYOPADHYAY, 1988).

A substituição dos dentes caninos pelas presas e, posteriormente, pelos processos caniniformes, ambas as morfologias apresentando bordos afiados e cortantes, aliada à mecânica mastigatória proporcionada pela propalinia, indicam, para VEGA-DIAS (2005), uma especialização ainda maior para o hábito herbívoro, permitindo mais eficácia em termos de área de corte para os dicinodontes sobre as novas floras que surgiram no período. Isso não excluiria uma potencial função de competição intraespecífica e/ou para dimorfismo sexual. A

autora também salienta que as longas presas, se relacionadas com herbivoria, poderiam explicar o aumento de tamanho corporal dos dicinodontes observado no período.

Nas três décadas desde a publicação do estudo realizado por AZEVEDO *et al.* 1990, o número de fósseis de coletados nas duas biozonas triássicas brasileiras comparadas naquele artigo aumentou consideravelmente, tendo diminuído um pouco a abundância relativa dos hiperodapedontídeos na fauna do Carniano (ZA de *Hyperodapedon*, ver detalhes em Schultz *et al.*, 2020), mas o registro de Rhynchosaurinae para a ZA de *Dinodontosaurus* continua exatamente o mesmo, restrito aos dois únicos exemplares conhecidos em 1990 (publicado como *Brasinorhynchus* Schultz, Langer & Montefeltro 2016). Os dados conhecidos para o registro da Argentina no mesmo intervalo de tempo indicam exatamente este mesmo padrão (Martinez *et al.*, 2011; Desojo *et al.*, 2020).

Mesmo no contexto atual, os dados levantados por AZEVEDO *et al.* continuam válidos no sentido de mostrar que uma composição faunística escassa em rincossauros no Mesotriássico foi sucedida, no Neotriássico, por outra composição que apresenta uma dominância muito marcada dos rincossauros sobre os outros grupos de vertebrados, sendo que isto é observado em escala global (SCHULTZ, 1991). Isto corrobora a hipótese de ROMER (1962a), com a única diferença de que, em nível global, a evolução “explosiva” dos rincossauros começou no Mesotriássico, com os Rhynchosaurinae, mas esta grande mudança só chegou ao sul da América do Sul no Neotriássico.

Entre os outros grupos de vertebrados do Neotriássico (ZA de *Hyperodapedon*, Schultz *et al.*, 2020), os cinodontes se destacam como o segundo clado mais. Por se tratar de um grupo de animais de morfologia e hábitos bastante distintos e, especialmente, pela considerável diferença de tamanho entre eles e os rincossauros hiperodapedontídeos (estes maiores que aqueles), é pouco provável que ocorresse competição direta por alimento entre ambos. Em contrapartida, os dicinodontes desaparecem completamente do registro fóssil nesta biozona e tiveram uma redução substancial na biozona argentina correspondente (Fauna de Ischigualasto, Martinez *et al.*, 2011; Desojo *et al.*, 2020).

Então, compreender o processo por trás da substituição dos dicinodontes pelos rincossauros como o grupo de vertebrados herbívoros mais abundante no planeta pode ser uma peça-chave para a compreensão do nicho que os rincossauros ocupavam.

Formas como *Howesia* e *Mesosuchus* (Mesocuhinae - Eotriássico) estão associadas a dicinodontes no registro fóssil da Zona de *Cynognathus*, na África do Sul (DILKES, 1995), mas ocorrem como componentes menores dentro da composição faunística. No Mesotriássico, os Rhynchosaurinae (e.g. *Rhynchosaurus* na Inglaterra, *Mesodapedon* na Índia e

*Brasinorhynchus* no Brasil, entre outros), continuaram tendo papel secundário (e menor tamanho corporal) em relação aos dicinodontes nas suas respectivas associações faunísticas, mas, na Tanzânia (WERNING & LAURIN, 2016), *Stenaulorhynchus* deu início à evolução explosiva dos rincossauros, passando a ser o herbívoro mais abundante na fauna daquela região.

As formas citadas de rincossauros do Mesotriássico são particularmente relevantes para a presente discussão devido ao já comentado processo de aparecimento do “bico” ósseo como estrutura funcional. Essa estrutura, evidentemente, é preservada no processo de adaptação dos rincossauros hiperodapedontídeos do Neotriássico (BENTON, 1984b; BENTON, 1990; WERNING & LAURIN, 2016).

Uma vez que boa parte da discussão sobre a dieta das formas de rincossauros “com bico” tem como eixo a questão sobre eles serem animais especialistas ou generalistas, o fato de serem encontrados associados a outro grupo de herbívoros permite levantar a hipótese de que ocorria competição por alimento entre ambos. Todavia, tendo em vista a diferença nas adaptações craniais entre os dicinodontes e os rincossauros, isto sugere que esta competição entre os dois grupos efetivamente não ocorria, pois tal hipótese depende da não existência de uma separação ecológica de suas respectivas fontes alimentares, a qual não é comprovada. Além disso, o quase desaparecimento dos dicinodontes na Argentina e sua total ausência na fauna Neotriássica do RS sugere fortemente que o “padrão dicinodonte” de alimentação (incluindo as adaptações cranianas destes animais e as plantas disponíveis para lhes servirem de alimento), que havia dado a estes animais um predomínio incontestável desde o final do Permiano, tornou-se subitamente ineficiente, provavelmente em face de uma mudança climática e florística, dando lugar a um “padrão rincossauro” em escala cosmopolita.

A coexistência de rincossauros com “bico” e dicinodontes no Mesotriássico, antes da explosão evolutiva do primeiro grupo, levantou diversas dúvidas quanto a serem eles animais de hábito especialista ou generalista e se isso acarretaria competição com os dicinodontes (ROMER, 1962; SILL, 1971a). Para SCHWANKE & MACHADO (1995), apesar de ambos os grupos serem herbívoros, as acentuadas diferenças entre a morfologia do aparelho maxilo-mandibular de rincossauros hiperodapedontídeos e dicinodontes apontam para hábitos alimentares bastante distintos. Complementam essa ideia ao postularem que estes dois grupos ocupavam nichos ecológicos separados e, portanto, o declínio de um e o aumento populacional do outro não podem ser explicados por competição. Os autores postulam, ainda, que os dicinodontes eram animais pastadores e comedores de brotos.

Retomando a análise da abundância relativa de rincossauros (de <1% para >90%) no registro fóssil do Meso para o Neotriássico do RS, realizada por AZEVEDO *et al.* (1990),

HOLZ (1991), concluiu que tamanha distinção na abundância de táxons de vertebrados não se explicaria por diferenças nos processos tafonômicos e de preservação do registro fossilífero entre os dois níveis fossilíferos, uma vez que praticamente não há diferenças entre eles neste sentido. Tendo em vista que este padrão de sucessão faunística se repete em associações faunísticas espalhadas por todo o mundo, também não se pode atribuí-lo a um eventual tendenciamento de coleta (SCHULTZ, 1991). Este autor pontua que essa mudança faunística é um indicativo claro da ocorrência de uma mudança climática na transição do Ladiniano para o Carniano.

De fato, o Triássico foi um período marcado por repetidas mudanças em seu clima, ora sendo a Pangea caracterizada como um supercontinente árido, ora como uma porção continental úmida (PARRISH *et al.*, 1982; HALLAM, 1985; SUN *et al.*, 2020). Pesquisas recentes parecem indicar que o aumento de abundância dos rincossauros hiperodapedontídeos, no Neotriássico, ocorreu concomitantemente a um claro aumento de umidade na Pangea, mudança climática esta conhecida como o Evento Pluvial do Carniano (*Carnian Pluvial Event*), o qual está associado com uma considerável mudança na biota do planeta (PRETO *et al.*, 2010; BERNARDI *et al.*, 2018; DAL CORSO *et al.*, 2020; SUN *et al.*, 2020; BENAVENTE *et al.*, 2021). É relevante observar que, para além do aumento de umidade, este aumento populacional e expansão territorial do grupo está também associado com o aparecimento das especializações no aparelho maxilo-mandibular nas formas mais derivadas do Mesotriássico, e a conservação dessa característica para os táxons rincossauros pertencentes à subfamília Hyperodapedontidae.

Uma vez que os rincossauros do Neotriássico apresentavam distribuição cosmopolita na Pangea, SCHULTZ (1991) ressalta o aparente paradoxo de estes animais necessitarem de uma fonte de alimento abundante e também globalmente distribuída, o que indicaria um hábito de alimentação generalista, enquanto que sua anatomia craniana tão especializada apontaria para um hábito especialista. O autor salienta que, independente do tipo de alimentação, outros vertebrados não poderiam buscar alimentos na mesma fonte utilizada pelos rincossauros, devido às suas adaptações ósteo-odontológicas. Por mais que seja possível que os rincossauros hiperodapedontídeos se alimentassem de um grupo vegetal que também teria passado por um processo de “evolução explosiva”, a hipótese que SCHULTZ levanta é a de que o drástico aumento populacional dos rincossauros teria acompanhado o florescimento de um determinado padrão de substância alimentar, a qual não necessariamente seria limitada a um único táxon vegetal. Em outras palavras, vários táxons diferentes de plantas poderiam ter adotado uma mesma estratégia (de mudança morfológica) em resposta à mudança climática.

O conhecimento disponível na época do trabalho realizado por SCHULTZ (1991) apontava para que a explosão de abundância dos rincossauros teria coincidido com um período de aumento na aridez do Pangea, e não de sua umidade. Apesar disso, a discussão proposta pelo autor para este aspecto segue relevante, uma vez que se embasa no argumento de que, devido à mudança climática observada no final do Triássico, é possível que distintos táxons de plantas tenham adotado a mesma estratégia morfológica de resposta a este evento. Caso essa adaptação fosse favorável para a sobrevivência dos vegetais frente ao novo clima vigente no Pangea, seria de se esperar que diversos táxons tivessem adquirido a mesma característica, sendo que os rincossauros, naquele momento, eram o grupo de animais melhor adaptado para predação destas novas plantas, o que explicaria o seu drástico aumento de abundância e o declínio dos outros grupos antes numericamente dominantes nos ecossistemas, frente às novas condições ambientais. Mais informações sobre a discussão a respeito do hábito alimentar dos rincossauros (se generalista ou especialista) serão apresentadas no item 6.3 - **Delimitação de herbivoria**.

## 6.2 Caracterização anatômica da Subfamília Hyperodapedontidae

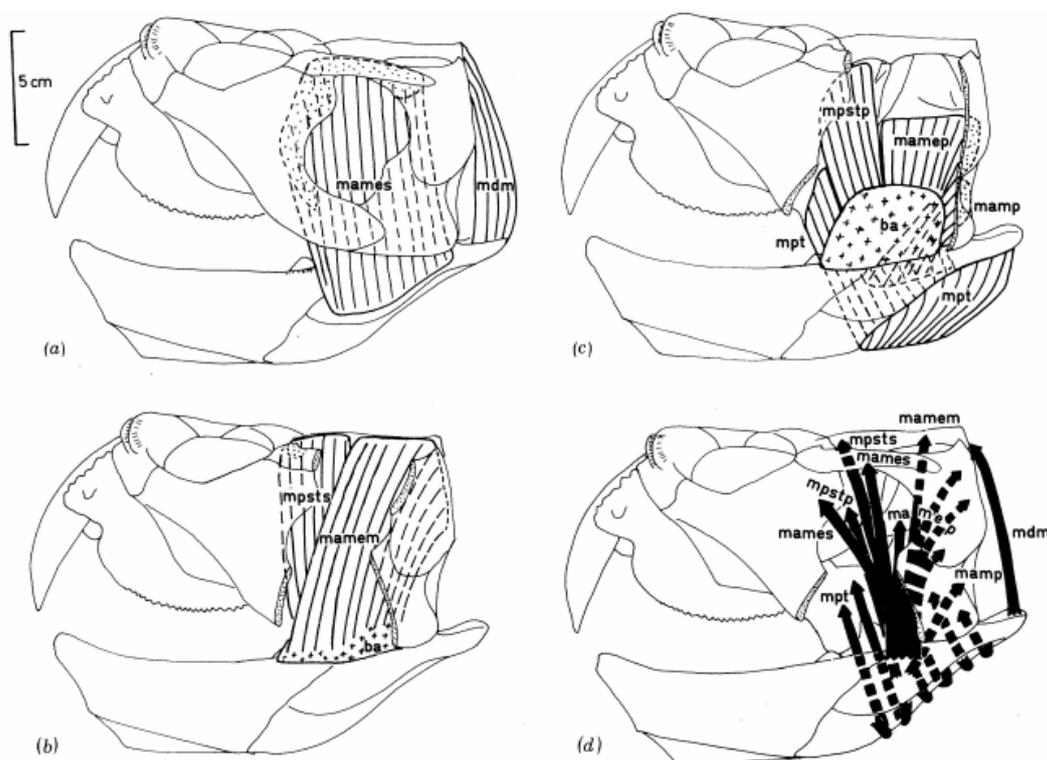
Hyperodapedontidae é o último estágio evolutivo de Rhynchosauria. Restrita ao Neotriássico, esta subfamília se destaca por sua já comentada enorme abundância relativa, dominando, em números, os ecossistemas da Pangea neste período. Sua anatomia craniana extremamente adaptada e única no reino animal há muito intriga os pesquisadores.

O encurtamento do rosto, percebido nas formas mais derivadas do Mesotriássico (em especial *Rhynchosaurus* e *Stenaulorhynchus*) se acentua nos Hyperodapedontidae, o qual, somado com um alargamento da região temporal do crânio, dá a este um formato triangular mais largo do que longo. Segundo SCHULTZ (2009), este aumento da região temporal, com enormes fenestras laterais e dorsais, indicaria uma mordida bastante poderosa, uma vez que facilitaria a expansão dos músculos adutores, criando mais espaço para esses. A presença inferida de um palato mole e a possibilidade de movimentação entre o palato e o restante do crânio destes rincossauros (observada por SILL 1971a, em *Scaphonyx* (hoje *Hyperodapedon*) da Argentina) implicaria na possibilidade de se aplicar uma grande força durante a mordida, uma vez que esta dinâmica teria como funcionalidade impedir a ocorrência de fratura ou deslocamento da mandíbula durante a oclusão. Para o autor, esta mecânica mastigatória implicaria, ainda, no consumo de alimento(s) rígido(s).

Ademais, a redução do rosto nestas formas de rincossauros é também acompanhada pelo direcionamento mais vertical dos pré-maxilares (em comparação aos Rhynchosaurinae do Mesotriássico). Esta conformação deu aos rincossauros hiperodapedontídeos uma estrutura morfológicamente ainda mais similar a um “bico”, o qual deveria ficar exposto para fora da boca, apesar de ser composto apenas por material ósseo, sem qualquer tipo de revestimento. Deste modo, esta configura-se como uma adaptação característica de Hyperodapedontidae, uma vez que este é o único clado de animais conhecidos que apresenta ossos expostos, os quais entravam em atrito entre si e geravam áreas de desgaste bem marcadas. Essa estrutura é similar ao bico das aves em termos de funcionalidade anatômica, uma vez que, durante o processo de oclusão, os pré-maxilares encaixavam-se entre duas projeções ântero-dorsais dos dentários, com provável utilidade na obtenção e no processamento de alimentos.

Ainda referente ao crânio, é relevante o fato de que o osso jugal passa a compor a maior parte da face dos rincossauros hiperodapedontídeos, apresentando uma série de cristas e forames em sua superfície externa. De acordo com SCHULTZ (2009), estes elementos sugerem a existência de um tecido muscular bastante desenvolvido associado a este osso, o que levanta a possibilidade da presença de músculos faciais (e inclusive bochechas, que permitiriam o

acúmulo de alimentos na boca), a qual é uma característica anatômica pouco comum em répteis. BENTON (1983a) realizou uma reconstrução das possíveis camadas da musculatura adutora desses rincossauros (Figura 8). Esta provável musculatura, o formato triangular do crânio, o encurtamento do rostro e - especialmente - a presença de um osso hióide bem desenvolvido BENTON (1983a) nos rincossauros do Neotriássico sugerem a presença de uma longa e poderosa língua (na verdade, esta teria permanecido em seu comprimento original, enquanto os ossos do rostro é que teriam encolhido) a qual qual devia desempenhar o papel de posicionar o alimento dentro da boca da melhor forma para ser para “mordido” entre a crista mandibular e o sulco maxilar.



**Figura 10.** Reconstrução dos principais músculos mandibulares de *Hyperodapedon*. (a) Camada superficial; (b) Camada intermediária (barras temporais removidas); (c) Camada mais profunda. Reconstrução realizada com base em *Sphenodon* e lacertílios. (d) Sobreposição dos principais músculos, mostrando as direções de força máxima e o tamanho relativo de cada um. Extraído de BENTON, 1983a.

Com relação ao dentário, as formas do Neotriássico apresentam um aumento no tamanho deste osso, o qual chega a compor mais da metade da mandíbula. Concomitantemente, ao acompanhar o encurtamento do crânio, a mandíbula sofreu uma redução em seu

comprimento, tornando-se mais curta e alta. Agora, nos Hyperodapedontidae, a bateria de dentes maxilares é dividida longitudinalmente por um único sulco, no qual se encaixa uma crista mandibular também única e encimada por uma fileira de dentes, diferentemente das espécies de Rhynchosaurinae, as quais apresentavam dois sulcos e duas cristas. Este arranjo particular promovia o atrito não somente entre o sulco (ósseo) e a crista (com dentes), como também entre as projeções anteriores dos ossos pré-maxilares e as extremidades anteriores do dentário (devido ao arranjo de “bico”). Deste modo, a alimentação destes rincossauros causava desgaste em múltiplos ossos para além dos dentes, o que não é observado em nenhum outro animal conhecido. Já foram encontradas evidências desta peculiaridade no dentário, no maxilar e no pré-maxilar, além de dentes desgastados até a polpa (portanto, com as raízes expostas) em diversos indivíduos, como evidenciado por BENTON (1983a & b), LANGER & SCHULTZ (2000) e GENTIL & EZCURRA (2018), entre outros. Segundo SCHULTZ (2009), a provável função do atrito entre a crista na mandíbula e as bordas e fundo do sulco maxilar seria a de possibilitar cortar, serrar, mastigar, ou combinações desses três movimentos para alimentos bastante duros. Os dentes maxilares, posicionados lateralmente ao sulco, não entravam em contato com a mandíbula e sua função presumida seria a de evitar o deslocamento do alimento para a frente no momento em que a crista do dentário começasse a cortar o alimento, pressionando-o contra o maxilar. Deste modo, não havia uma mastigação propriamente dita do alimento, já que este poderia apenas ser cortado e/ou serrado. As Figuras 9 e 10 ilustram a dentição das maxilas e dos dentários de diversas formas de rincossauros.

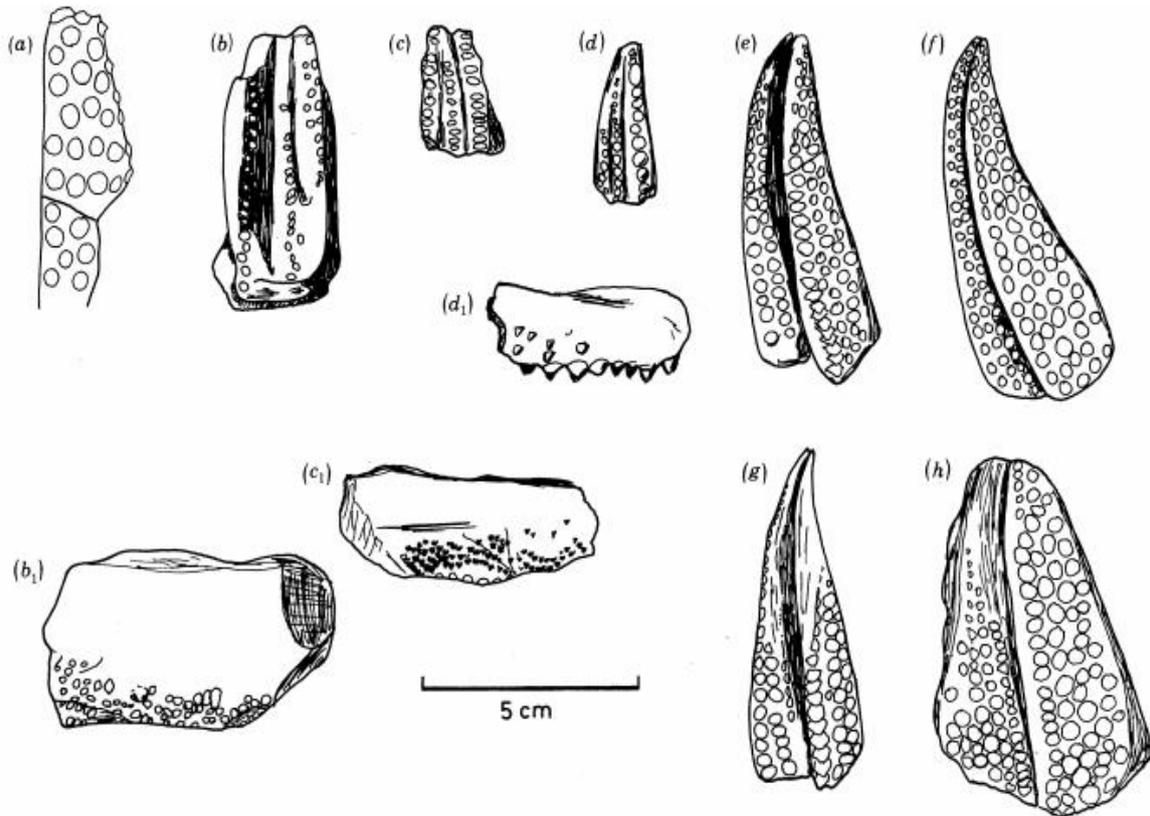
Outra característica odontológica dos rincossauros hiperodapedontídeos que se faz pertinente para o entendimento da alimentação do grupo é a ausência de bordas alveolares, (CABREIRA, 2004), o que implica que os dentes (externamente cônicos, curtos e afilados) tinham sua porção radicular fusionada diretamente ao osso, caracterizando uma dentição denominada anquilotecodonte (Benton, 1984). Uma vez que não ocorria reposição dentária ao longo da vida do animal, uma adaptação cuja finalidade era minimizar os efeitos deste excessivo desgaste odontológico e não prejudicar a alimentação dos indivíduos se fazia presente: novos dentes com pontas afiadas surgiam, tanto na parte posterior da maxila quanto do dentário (HUENE 1935-42, apud SCHULTZ 1991). Desse modo, na medida em que o sistema crista X sulco ia sendo desgastado na porção anterior do crânio, uma nova área de corte, plenamente afiada, se formava posteriormente. Isso era possível uma vez que os rincossauros apresentavam crescimento contínuo ao longo de sua vida. Portanto, a gênese de novos dentes deveria ocorrer no mesmo ritmo do crescimento dos ossos que os comportavam.

A composição do aparato dentário dos rincossauros e, especialmente, das formas do Neotriássico, não possibilitava um grande retrabalhamento do alimento (SCHULTZ, 1991). De acordo com o autor, a ausência de uma dentição incisiva não permitia ao animal dividir um alimento grande em porções menores antes que estas fossem introduzidas na boca. Uma possibilidade seria que o “bico” servisse para arrancar pedaços de alguma parte da planta, por exemplo, um rizoma bulboso, para levá-los à boca. Entretanto, o preciso sistema de encaixe entre a crista do dentário e o sulco do maxilar pressupõe, mais provavelmente, que o alimento precisava ser cortado antes de ser engolido (o que não seria o caso de um pedaço maior de qualquer parte da planta que fosse arrancado pelo bico). Considerando que a área de corte ativa correspondia a uma porção restrita do conjunto maxila/mandíbula (entre a porção anterior já gasta e a porção posterior, ainda não em oclusão) conclui-se que o alimento não deveria ser muito grande e nem muito irregular, para posicionar-se perfeitamente na área de corte.

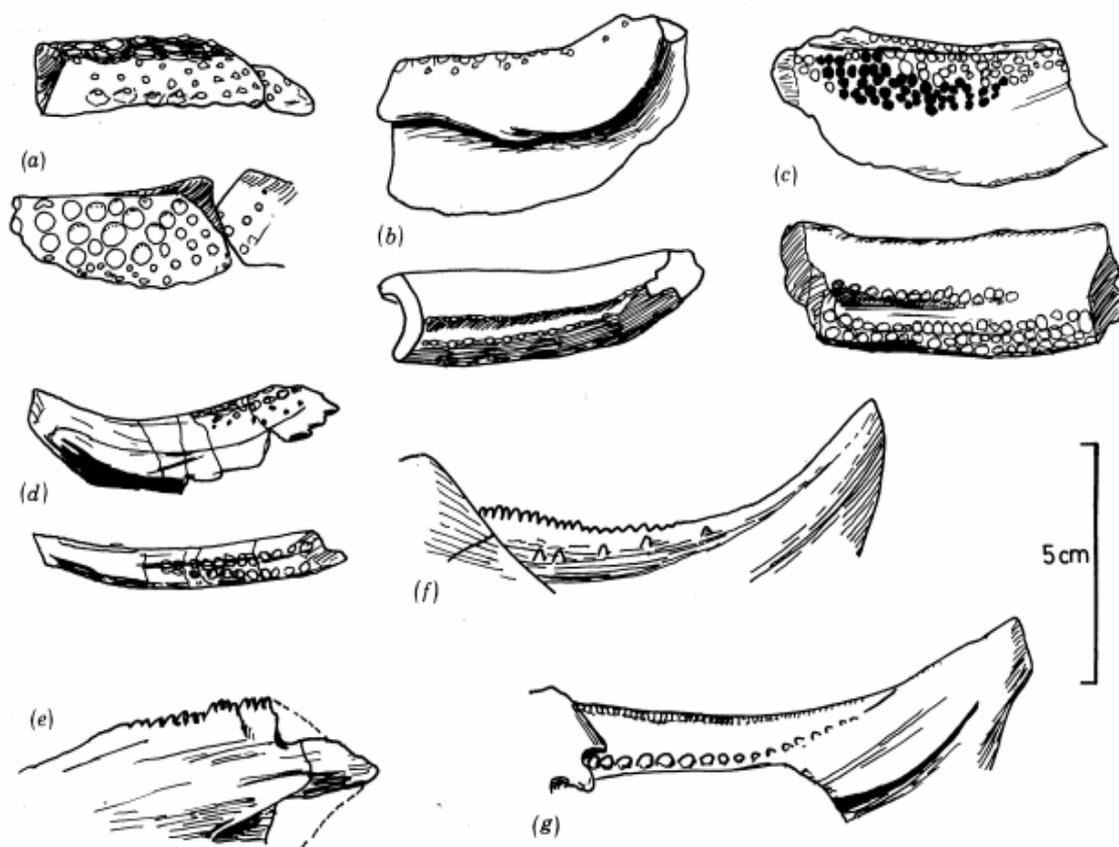
Segundo HUENE (1935-42) apud SCHULTZ (1991): “De acordo com sua natureza, a função deste aparelho dentário deveria ser que uma substância alimentar fosse imprensada entre os maxilares e, principalmente pela “área de ralador” da maxila, impedida de deslocamento e da possibilidade de escorregar. Depois, seria cortada e quebrada pelo movimento do bordo serrilhado e afiado do dentário ajustado ao sulco”. Por esta razão, HUENE realizou uma analogia da biomecânica da maxila destes rincossauros com o bico da “pomba dentada” das Ilhas Sanwa (*Didunculus spp.*), espécie de ave que se alimenta de frutos redondos de uma árvore nativa conhecida como “mauke”, os quais são compostos de uma cápsula coreacea externa com três caroços internos. Esta ave utiliza a parte superior do seu bico para manter os alimentos estáticos enquanto a mandíbula realiza um movimento com finalidade de corte. Como salientado por SCHULTZ (1991), esta analogia é importante uma vez que, ao desenvolver este comportamento, tornou-se possível à “pomba dentada” abrir um invólucro externo, que não lhe serve, com o intuito de retirar seu alimento de dentro deste. O autor complementa enfatizando que um mecanismo mastigatório deste tipo, no qual apenas uma parte da substância (camada interna) é de fato aproveitada, ao passo que o restante (parte externa) é rejeitado, seria condizente com a morfologia maxilo-mandibular dos rincossauros do Neotriássico.

Já BENTON (1984b), realiza uma analogia com enfoque distinto, porém complementar àquela realizada por HUENE. Afirma que, funcionalmente, a anatomia de rincossauros hiperodapedontídeos referente à oclusão permite compará-los com o gênero vivente *Uromastix*, que corresponde a pequenos lagartos agamídeos encontrados em regiões da África e da Ásia, os quais apresentam hábito herbívoro. Alimentam-se de uma variedade de estruturas vegetais,

como folhas, brotos, frutos e flores, obtidas de diversas espécies de plantas. Segundo o autor, assemelham-se às formas de rincossauros do Neotriássico no sentido de que ambos apenas cortam, mas não mastigam o seu alimento, apresentando dentes expandidos ântero-posteriormente para formar um bordo cortante contínuo.



**Figura 11.** Dentição da maxila de diversos rincossauros. (a) *Howesia* (Mesosuchinae); (b) *Mesodapedon*; (c) *Stenaulorhynchus*; (d) *Rhynchosaurus* (estes três gêneros pertencentes à Rhynchosaurinae); (e) *Scaphonyx* (nomenclatura obsoleta, atualmente enquadrado em *Hyperodapedon*); (f) *Paradapedon*; (g) *Hyperodapedon*; (h) *Supradapedon* (sendo estes quatro últimos pertencentes à Hyperodapedontidae). Em vista palatal (a-h). Em vista medial (b<sub>1</sub>, c<sub>1</sub>, d<sub>1</sub>). Extraído de BENTON, 1983a. Referências da imagem original: (a) MALAN, 1963; (b, b<sub>1</sub>) CHATTERJEE, 1980; (c) HUENE, 1938; (c<sub>1</sub>) original (BMNH R9279); (d) original (GSM 59745); (d<sub>1</sub>) original (Warwick Museum G955); (e) original (Tübingen 'X1X2'); (f) CHATTERJEE, 1974; (g) original (NUGD B); (h) CHATTERJEE, 1980.

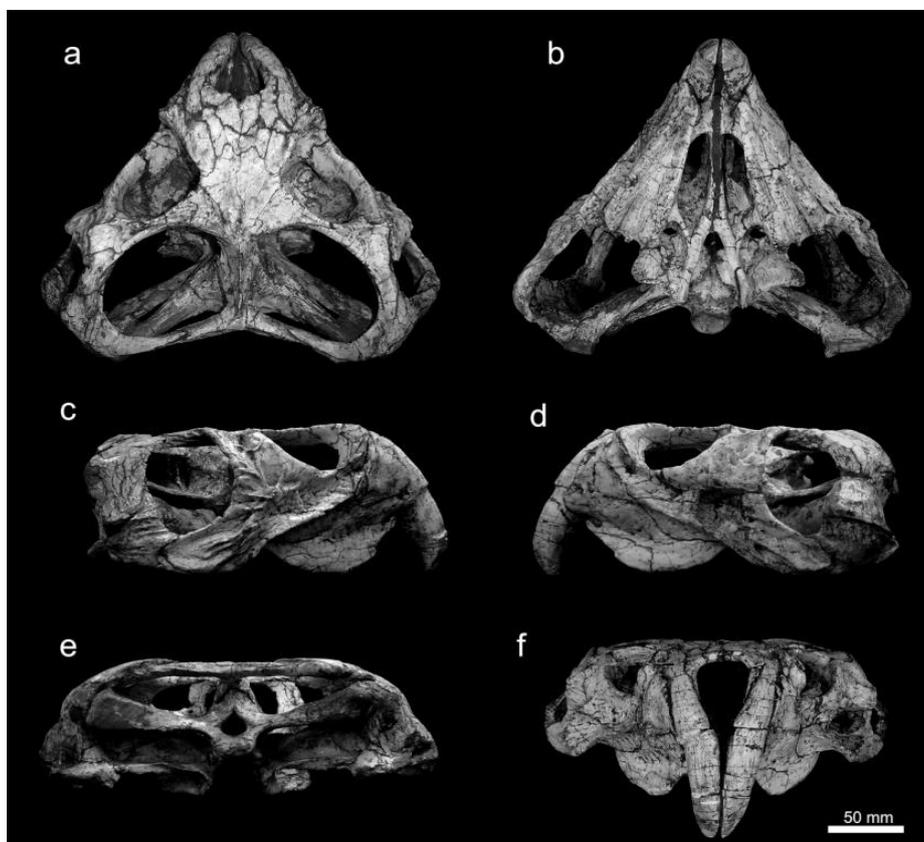


**Figura 12.** Dentição do dentário de diversos rincossauros. (a) *Howesia* (Mesosuchinae); (b) *Mesodapedon*; (c) *Stenaulorhynchus*; (d) *Rhynchosaurus* (estes três últimos gêneros pertencentes à Rhynchosaurinae); (e) *Scaphonyx* (nomenclatura obsoleta, atualmente enquadrado em *Hyperodapedon*); (f) *Paradapedon*; (g) *Hyperodapedon* (sendo estes três últimos pertencentes à Hyperodapedontidae). Representados em vista medial (superior) e vista oclusal (inferior) de (a)-(d). Apenas em vista medial de (e)-(g). Mandíbulas direitas em (d), (e). Mandíbulas esquerdas em (a), (b), (c), (f), (g). Extraído de BENTON, 1983a. Referências da imagem original: (a) MALAN, 1963; (b) CHATTERJEE, 1980; (c) original (BMNH R9273); (d) original (Warwick Museum, G950); (e) HUENE, 1942; (f) CHATTERJEE, 1974; (g) original (NUGD B).

Ao descrever os pré-maxilares dos hyperodapedontídeos, CHATTERJEE (1974) analisa o posicionamento destes ossos com relação ao dentário. Como as extremidades dos primeiros são curvadas para baixo e as do segundo para cima, ambas em contato, o autor associa a funcionalidade deste arranjo com o de uma pinça. Denuncia, também, o notável desgaste resultante do atrito entre esses ossos. O autor defende a hipótese de que estas adaptações teriam sido selecionadas para um hábito escavador de procura de alimento, salientando como evidência corroborativa a esta hipótese o fato de que a porção anterior das pré-maxilas dos espécimes descritos por ele (*Hyperodapedon huxleyi*) são lisas e polidas, sendo essa última característica também registrada para *Hyperodapedon gordonii* da Escócia e *Scaphonyx fischeri*

do Brasil (atualmente *Hyperodapedon* sp.) No item 6.2.1 deste trabalho, destinado à descrição da anatomia pós-craniana dos rincossauros hiperodapedontídeos, será discutido em detalhe o motivo pelo qual a hipótese de que esses rincossauros buscavam seus alimentos no solo não se sustenta anatomicamente.

O posicionamento das órbitas (marcadamente grandes) em Hyperodapedontidae também se altera em relação à subfamília anterior, posicionando-se mais dorsalmente na cabeça. Isso aponta para uma melhor percepção do campo visual situado para a frente e/ou para cima em relação ao animal (SCHULTZ 1991). Ao examinar material de indivíduos *Hyperodapedon gordonii*, BENTON (1983b) detectou indícios da presença de um grande anel esclerótico, estrutura que comumente não é preservada em registros fósseis. Este achado sugere um provável hábito noturno e que a visão tinha um importante papel na ecologia desses animais. A Figura 11 mostra o crânio de um rincossauro hiperodapedontídeo em diferentes vistas.



**Figura 13.** Crânio de *Teyumbaita sulcognathus*, holótipo (UFRGS-PV-023T). (a) Vista dorsal; (b) Vista ventral; (c) Vista lateral direita; (d) Vista lateral esquerda; (e) Vista occipital; (f) Vista anterior. Extraído de MONTEFELTRO *et al.*, 2010. Obs: este crânio apresenta um certo grau de compressão dorso-ventral, de modo que sua forma original deveria ser mais alta, com as órbitas não tão dorsalizadas.

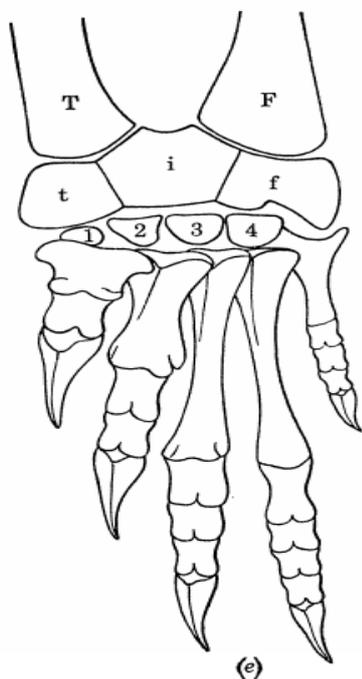
### 6.2.1 Caracterização da anatomia pós-craniana de *Hyperodapedontidae*

O esqueleto pós-cranial dos rincossauros não receberá particular destaque em descrição anatômica nesta pesquisa, pois não se trata da região do corpo do animal mais relevante para a alimentação. Todavia, alguns pontos são interessantes de se tomar nota, principalmente no âmbito da morfologia funcional.

Apesar de apresentar um padrão plesiomórfico dentro de Archosauomorpha, concernente ao número e a distribuição dos tipos de vértebras, ao formato das costelas e à composição das cinturas escapular e pélvica, uma característica que foge desse padrão é a incorporação do osso central à série de tarsais proximais, com o osso central, o astrágalo e o calcâneo alinhados e firmemente articulados na série tarsal proximal, como descrito por SCHULTZ (2009). O autor aponta ainda que, apesar de uma articulação entre a tíbia e o osso intermédio se faça presente em todos os arcossaumorfos (GOWER, 1996), o tamanho do intermédio observado nos rincossauros atinge uma proporção não vista em nenhum outro clado deste grupo. Além disso, as falanges ungueais, tanto das mãos quanto dos pés, eram mais altas do que nas formas primitivas, servindo como base para a presença de grandes e fortes unhas para os animais. HUENE (1939) relaciona estas estruturas (tarso e falanges) com a função de escavação, apontando que os rincossauros poderiam buscar alimentos enterrados no solo com a ajuda das patas. Em HUENE (1935-42) apud SCHULTZ (1991), o autor reitera que as garras dos rincossauros eram adequadas para escavação, mas ressalta que este processo seria melhor efetuado pelas patas traseiras, uma vez que as dianteiras seriam menores e menos eficientes para realizar tal função, devido ao seu posicionamento quase perpendicular ao tronco do animal. Tal observação sobre o posicionamento dos membros é válida para todas as formas de rincossauros.

Já SCHULTZ (1991) hipotetiza que, ao invés de utilizar suas longas unhas para buscar alimento, os rincossauros hiperodapedontídeos poderiam utilizar o solo para enterrar seus ovos. Sustenta esta hipótese argumentando que estes rincossauros eram animais quadrúpedes de pouca mobilidade, e que, para se alimentarem, teriam que realizar uma série de procedimentos complexos, começando pela detecção da fonte alimentar enterrada através dos órgãos sensoriais (restritos à cabeça), depois escavar o solo com as patas traseiras, sem estar enxergando o alimento em questão, e, por fim coletá-lo, com o “bico” para ser processado na boca. Portanto, a anatomia das patas traseiras não necessariamente estaria vinculada à alimentação. Ainda, SCHULTZ salienta que este comportamento de enterrar ovos com o auxílio de grandes unhas é comum em outros grupos de répteis, tanto extintos quanto vivos,

inclusive nos crocodilos. Nestes animais, a morfofuncionalidade do tarso é muito semelhante àquela suposta para os rincossauros (HUGHES, 1968). A Figura 12 mostra a reconstituição do pé de um rincossauro padrão *Hyperodapedontidae*.

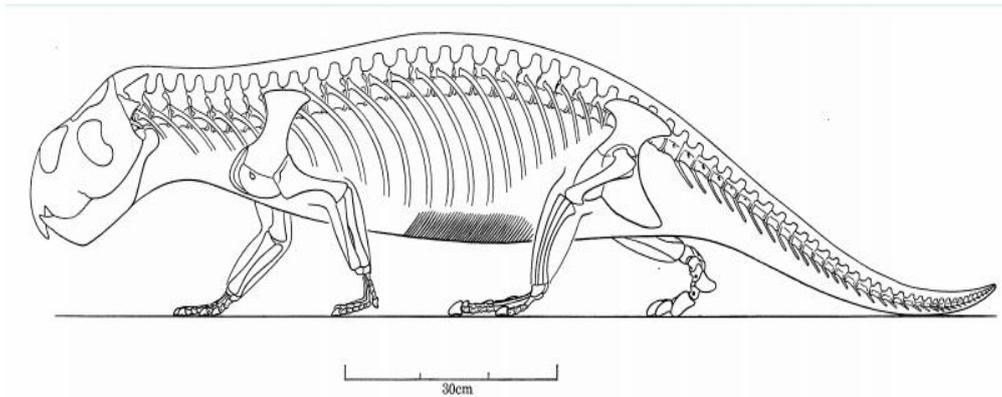


**Figura 14.** Reconstituição dos ossos que compunham os pés de um *Hyperodapedon huxleyi*, evidenciando as falanges ungueais e longas unhas. Extraído de CHATTERJEE, 1974. t = tibial; i = intermédio; u = ulnar.

Ao analisar a porção cervical das vértebras de *Hyperodapedon gordonii*, BENTON (1983a), discute que as feições morfológicas do axis e da 3ª vértebra da região cervical da coluna sugerem que a mobilidade do pescoço do animal se daria exclusivamente para cima ou para os lados, resultando que estes rincossauros enxergassem apenas com um dos olhos na direção desejada. Em um cenário no qual quisessem olhar diretamente para baixo, necessitariam sustentar o peso do corpo somente nas patas dianteiras, de modo a posicionar o rosto e pescoço em direção ao solo. Esse procedimento não se configura apenas como pouco prático, como também algo que era, muito provavelmente, impossível, quando se considera a estatura e o formato do corpo desses animais.

Ademais, para a descrição da anatomia pós-craniana relevante para a alimentação, cabe ressaltar a observação feita por BENTON (1983a) de que os rincossauros do Neotriássico apresentam um formato corporal de barril (Figura 13), pressupondo a presença de um estômago

grande e subdividido, apropriado para realizar uma digestão lenta de matéria vegetal, como observado em diversos grupos de herbívoros atuais.



**Figura 12.** Reconstituição do corpo de um indivíduo de *Hyperodapedon Gordoni*, representando a forma típica dos rincossauros do Neotriássico. Escala: 30 cm. Extraído de CHATTERJEE, 1974.

### 6.3 Delimitação de Herbivoria

Estudar a paleoecologia referente à alimentação de espécies extintas não é a mais simples das tarefas. A maior porção dos sistemas digestórios é constituída de órgãos moles que muito raramente são preservados. Registros diretos de alimentação são, portanto, muito escassos, o que torna a análise de aspectos da anatomia funcional da espécie predadora e da presa, das associações interespecíficas no registro fóssil e da trajetória evolutiva das espécies cuja interação está em evidência, fundamentais para o possível entendimento de como se dava este aspecto da ecologia de uma espécie.

Com relação aos rincossauros hiperodapedontídeos é necessário, antes da tentativa de nomear grupos que se constituíam como possíveis alimentos para os mesmos, destacar que o substrato propício para a fossilização destes animais (vermelho, proveniente de planícies de inundação continentais - SCHULTZ, 1991) dificultam a preservação de matéria vegetal. De fato, em nenhum dos locais onde são encontrados estes rincossauros ocorrem diretamente associados com restos vegetais. Desse modo, não é possível realizar uma correlação direta entre os rincossauros e suas potenciais fontes de alimento. Todavia, isso parte do pressuposto de que estes animais eram exclusivamente herbívoros.

Delimitar uma dieta como totalmente herbívora ou carnívora não é tão evidente quanto a imagem comum propõe. Mesmo entre os grupos de animais ainda viventes, nota-se que, ocasionalmente, ocorre busca por fontes de alimentos que diferem da sua classificação como dieta exclusiva baseada em matéria vegetal ou animal. Um exemplo são os gatos domésticos (*Felis silvestris catus*), animais considerados carnívoros, mas que, ocasionalmente, recorrem à ingestão de plantas, mesmo que seu organismo reaja a este consumo produzindo vômito quase que imediatamente. Na verdade, estudos apontam que a finalidade desse comportamento seja justamente proporcionar uma limpeza rápida do trato digestório, para eliminação de algum patógeno previamente ingerido antes que este manifeste uma doença (HART, 2008). Esse consumo ocasional não deve ser confundido com onivoria, por mais que animais onívoros também possam, por vezes, desviar de seu padrão de alimentação: já foi observado em Uganda que chimpanzés-orientais (*Pan troglodytes schweinfurthii*), cuja alimentação é baseada em frutos e insetos, e, portanto, onívoros, podem consumir folhas de diversas espécies de plantas, as quais, normalmente, apresentam propriedades medicinais para a eliminação de parasitas intestinais, tratamento de infecções de pele e/ou doenças respiratórias ou reprodutivas (KRIEF *et al.*, 2005).

Portanto, mesmo que um animal possua uma dieta bem conhecida, é cabível que, ocasionalmente, ele busque outras fontes de alimento. Por mais que estas sejam extremamente relevantes para sua sobrevivência e parte da ecologia/nicho daquela espécie, é evidente que um trabalho paleontológico não consegue prever estas interações. Pensando em um cenário fictício no qual os gatos são uma espécie extinta nunca vista por humanos (considerando seu passado selvagem como realidade única), não há evidências anatômicas que denunciariam que eles interagem com plantas de maneira predatória e muito menos que esta interação fosse importante na manutenção da homeostasia dos indivíduos. Assim, entende-se que esta pesquisa visa delimitar as fontes de alimentos mais prováveis para os rincossauros e não estabelecer qualquer interação como verdade única.

De acordo com a anatomia de Hyperodapedontidae, delimita-se que estes não eram caçadores e nem possuíam uma dieta exclusivamente carnívora. A proporção corporal aponta que eram animais lentos e com pouca mobilidade, especialmente da cabeça e do pescoço (BENTON, 1983a). Além disso, a falta de presas ou caninos proeminentes, bem como a total ausência de dentes na região do “bico”, descaracterizam esses animais como caçadores. Todavia, sua anatomia não descarta a onivoria, uma vez que nem todo onívoro é necessariamente um caçador.

Ao descrever uma espécie de rincossauro pertencente à Hyperodapedontidae (*Hyperodapedon huxleyi*), CHATTERJEE (1974) investigou a hipótese de que a dieta deste grupo fosse malacófaga. Mais especificamente, baseada em mexilhões de água doce. O autor sustentou este posicionamento apresentando como evidências o fato das rochas nas quais os fósseis do rincossauro em questão ficaram registrados serem interpretadas como pertencentes a um canal fluvial com períodos de seca e inundação. Ressalta-se que esse trabalho foi realizado na formação Maleri, na Índia, que apresenta uma grande abundância de malacofauna no registro fóssil, em níveis estratigráficos próximos àquele no qual *H. huxleyi* foi preservado. Ainda, através de análise biomecânica da anatomia do animal, postula que o arranjo dos ossos craniais em forma de bico, sendo a parte anterior da pré-maxila totalmente lisa, indicaria uma adaptação para um hábito escavador com objetivo de procurar e coletar conchas em solo úmido, utilizando, ainda, os diversos dentes inseridos nas maxilas para fixar o molusco dentro boca enquanto a parte posterior deste osso seria usada para quebrar a concha do bivalve.

O autor ainda postula que o desgaste observado em dentes fora da região de oclusão seria em decorrência de atrito com alimento duro, no caso, as conchas. Por fim, a longa língua seria utilizada tanto para selecionar o alimento quanto para expelir as conchas quebradas. Todavia, como discutido no item 6.2.1 desta pesquisa, destinado à caracterização da anatomia

pós-craniana de Hyperodapedontidae, a posição das órbitas e a articulação das vértebras do pescoço dos rincossauros hiperodapedontídeos não permitiria que os animais olhassem para baixo (BENTON, 1983a). O único método viável para buscar alimentos enterrados seria cavar de costas para a fonte de alimento, utilizando os membros traseiros e sem enxergar o solo, o que parece um método pouco produtivo e que não utiliza o potencial de sua anatomia.

Neste mesmo trabalho, CHATTERJEE (1974) aponta que a parte posterior do aparato mandibular parece ideal para realizar movimentos de corte e esmagamento do alimento, uma vez que o desgaste em diversos dentes na extensão da maxila, o qual pode ser observado medial e lateralmente ao sulco, indicaria mastigação ou maceração de alimentos duros; e, ainda, que a expansão da região temporal evidencia forte musculatura. Se faz condizente com esta hipótese a observação de SCHULTZ (1991) de que a morfologia maxilo-mandibular do aparelho mastigatório dos rincossauros do Neotriássico implica no aproveitamento de apenas uma parte da matéria levada à boca, uma vez que seria realizado apenas o corte de um invólucro externo (que seria descartado) e o aproveitamento apenas de uma parte interna como fonte de alimento. Moluscos bivalves de fato preenchem dois requisitos compatíveis com a anatomia funcional do crânio destes rincossauros: a forma relativamente constante das conchas (que seriam colocadas sempre na mesma posição para serem cortadas) e a variação gradual de tamanho entre os mexilhões (o que seria necessário para permitir a alimentação tanto de rincossauros adultos quanto de indivíduos jovens). Entretanto, por mais que todas estas características anatômicas e biomecânicas estejam corretamente salientadas, elas não necessariamente definem os moluscos bivalves como a fonte de alimento principal para os rincossauros, uma vez que outras estruturas animais ou vegetais também poderiam ser processadas dentro destes parâmetros de corte, maceração e esmagamento. SCHULTZ salienta ainda que, apesar de o trabalho publicado por CHATTERJEE (1974) descrever o achado de um rincossauro em um afloramento cujo registro fóssil é rico em malacofauna, esta abundância de moluscos em níveis estratigráficos próximos a rincossauros hiperodapedontídeos ocorre apenas na formação Maleri, na Índia, não sendo observada em nenhum outro afloramento do mundo.

HUENE (1935-42) apud SCHULTZ (1991) também levanta a hipótese de que uma fonte de alimento para os rincossauros hiperodapedontídeos poderia ter sido moluscos, mas, dessa vez, gastrópodes de ambiente terrestre (sugerindo uma possível dieta onívora, tendo em vista que nesta mesma pesquisa levanta diversas hipóteses acerca de vegetais). Todavia, o autor ressalta que a mandíbula e a maxila dos rincossauros do Neotriássico (mais especificamente, se referindo a *Scaphonyx fischeri* (= *Hyperodapedon* sp.) parecem mais adaptadas para lidar com o corte de materiais duros, como alguns tipos de frutos, tubérculos ou bulbos, uma vez

que ambos os ossos são bastante robustos e tolerantes à pressão e o espaço reservado para a musculatura adutora próxima a estes ossos é extraordinariamente grande, comentando ainda que estas adaptações não seriam necessárias para lidar com caracóis com concha frágeis.

Portanto, como salientado por SCHULTZ (1991), uma dieta que envolva moluscos seria possível, mas não é muito provável que estes fossem a fonte preferencial de alimento destes rincossauros. SILL (1971a) descartou uma dieta malacófaga para o grupo de maneira mais enfática, afirmando que a dentição de quase todos os animais cuja dieta é baseada em moluscos com concha se mostra expandida lateralmente, para gerar uma plataforma triturante, característica que não é observada em rincossauros, cujos dentes são cônicos e afilados. Ademais, o corpo em formato de barril também sugere a hipótese de que estes rincossauros eram animais herbívoros (ou que, pelo menos, tinham matéria vegetal como principal fonte de alimento), uma vez que esta morfologia é observada em diversos grupos de herbívoros atuais e tem como finalidade adaptativa a criação de espaço para acomodar um estômago grande e subdividido, o que torna viável uma digestão lenta, porém otimizada, de matéria vegetal, como observado por BENTON (1983a).

CHATTERJEE (1974) também discute a hipótese de que os rincossauros hiperodapedontídeos poderiam ser consumidores ocasionais de carniça. Esta hipótese novamente remete a todos os já citados impedimentos anatômicos que inviabilizariam estes rincossauros de obter alimento de uma fonte próxima ao solo.

Com relação a grupos vegetais potencialmente usados como alimento, diversos são os clados que já foram associados a rincossauros hiperodapedontídeos. ROMER (1962a) sugere uma provável dieta baseada em sementes de Pteridospermales, Bennettitales, Cycadales e Ginkgoales, com base na análise da anatomia cranial de Hyperodapedontidae. Já SILL (1971a), associa rincossauros com plantas das ordens Bennettitales, Equisetales e Cycadales (referenciando tanto as frutificações quanto o rizoma deste último grupo). Cita, ainda, a divisão Lycopodiophyta, em relação tanto ao corpo do vegetal quanto às suas sementes, e a classe Polypodiopsida, em referência a brotos de samambaias, como outros possíveis componentes da dieta dos animais em questão, apontando que, muito provavelmente, ocupavam o nicho ecológico de “comedores de frutos”.

Uma alimentação baseada em bulbos e rizomas não parece provável uma vez que estes animais eram impossibilitados de olhar diretamente para baixo devido ao posicionamento de suas órbitas e articulação das vértebras cervicais e, tendo em vista a importância assumida para a visão dos rincossauros do Neotriássico (BENTON, 1983b), os mesmos não utilizariam o seu principal órgão sensorial para essa interação. SCHULTZ (1991), também contrapõe tal

hipótese ao discorrer que, ao se admitir que os rincossauros do padrão de Hyperodapedontidae se alimentavam de bulbos ou rizomas rígidos, a função do aparelho mastigatório desses animais seria apenas a de cortar essas estruturas em pedaços menores, cabendo ao estômago toda a tarefa restante de digestão. Segundo o autor, isso não parece condizente com a anatomia destes rincossauros, a qual indica ser adaptada para o descarte de uma parte “inútil” e o aproveitamento de outra parte, “útil”, do alimento. O autor analisa que assumir que o alimento principal dos rincossauros hiperodapedontídeos era algum tipo de frutificação preencheria melhor os critérios referentes ao tamanho, forma e disponibilidade de alimento para os rincossauros.

Apesar de ser uma hipótese levantada por BENTON (1984b), uma dieta pastadora não parece ser uma opção viável como obtenção de alimento pois não somente apresentam a mesma problemática referente a alimentos enterrados, ou seja, a incapacidade dos rincossauros do Neotriássico de olharem para baixo mantendo mãos e pés no solo (BENTON, 1983b); como também apresentam os dentes pontiagudos e a construção do aparelho maxilo-mandibular voltada para o corte e não para trituração ou o movimento de moer, devido à falta de uma superfície que proporcionasse a trituração do alimento na placa maxilar (CHATTERJEE, 1974).

Outra questão que se faz presente na discussão sobre a dieta alimentar dos rincossauros hiperodapedontídeos é se o seu hábito se refere a uma espécie generalista ou especialista. Segundo SCHULTZ (1991), as diferenças do desgaste da placa dentária para cada indivíduo aponta que estes animais seriam capazes de se alimentar de uma ampla variedade de frutificações de plantas, uma vez que, de acordo com a preferência alimentar de cada espécime - cujo tamanho, dureza e quantidade de mordidas necessárias para uma obtenção de energia satisfatória apresentariam variabilidade - explicaria estas oscilações no nível de desgaste, por mais que este esteja sempre presente nos espécimes já descritos para o Neotriássico. SILL (1971b) discute a hipótese de que a organização dos ossos no formato de bico e a organização dentária bastante adaptada destes animais aponta a uma seleção para um aparelho mastigatório muito especializado, mas que não necessariamente limitasse o número de táxons com os quais o animal poderia interagir, ou seja, que esses rincossauros se alimentariam de uma estrutura específica de plantas (para o autor, as frutificações), com a possibilidade de predar mais de uma espécie que apresentasse estrutura similar. Ao descrever os rincossauros do Neotriássico como ocupantes do nicho ecológico “comedores de frutos”, SILL especifica que esta hipótese se refere apenas a vegetais de baixo ou médio porte, tendo em vista não apenas a estatura dos

rincossauros adultos, como também sua baixa mobilidade, que limitariam a obtenção de alimentos em grandes coníferas, ou outros vegetais de tamanho similar.

Cabe ainda salientar a diferença no tamanho entre as formas adultas e as jovens e a potencial consequência disso na obtenção de alimento. Tanto o arranjo ósseo em forma de “bico”, quanto o peculiar sistema de dentição se encontravam presentes em todos os estágios ontogenéticos da vida do animal (SILL, 1971b). As implicações deste fato para a alimentação dos rincossauros hiperodapedontídeos varia de acordo com dois cenários: o primeiro, que consiste em assumir que ambas as formas buscavam o mesmo alimento; e o segundo, no qual adultos e jovens buscavam alimento em fontes distintas.

Neste primeiro caso, a alimentação provavelmente se daria na busca de órgãos não reprodutivos dos vegetais, como bulbos, rizomas e folhas, uma vez que estes órgãos se fazem presentes tanto em indivíduos adultos quanto jovens dos vegetais, possibilitando que cada rincossauro se alimentasse de um espécime compatível com o seu próprio tamanho corporal. Como previamente discutido, seria extremamente difícil (e, portanto, muito improvável) que os rincossauros hiperodaependotídeos buscassem alimentos no solo, o que descarta a hipótese de se alimentarem de bulbos e rizomas. Uma alimentação baseada em folhas é anatomicamente possível, mas também parece pouco provável, pois, segundo CHATTERJEE (1974), a ausência de uma estrutura que possibilitasse a trituração do alimento na placa dentária maxilar desencoraja essa hipótese. Ademais, ela não explica as adaptações observadas no aparelho mastigatório como um todo, uma vez que o alimento não precisaria ser “segurado no lugar”, pelas diversas fileiras de dentes, e nem cortado, em consequência da oclusão do maxilar com o dentário, não fazendo sentido que todo o clado de rincossauros hiperodapendotídeos (e, em certo grau, também os rincossauros pertencentes à Rhynchosaurinae), tivesse sofrido uma seleção culminando nesse arranjo osteo-odontológico. Ao analisar as implicações de se assumir que as formas adultas e juvenis dos rincossauros desse período compartilhavam uma(s) mesma(s) fonte(s) de alimento, parece pouco provável que fosse este o caso.

Já para o segundo cenário, seria necessária a presença de diferentes espécies vegetais em um mesmo ambiente, e que atendessem às demandas de forma, tamanho e disponibilidade impostas pelo “bico” e pelo aparelho mastigatório único destes rincossauros. Como discutido no item 6.1 desta pesquisa, destinado à caracterização anatômica e evolução de Rhynchosauria no Eotriássico e no Mesotriássico, o drástico aumento de abundância das formas hiperodapedontídeas de rincossauros está provavelmente associado com uma mudança climática da Pangea como um todo, com o aumento dos níveis de umidade do supercontinente. Segundo SCHULTZ (1991), esse cenário poderia levar a uma seleção de diversos grupos

vegetais para adaptações que auxiliassem sua sobrevivência neste novo clima. Portanto, seria possível que táxons distintos de vegetais apresentassem estruturas morfológica e funcionalmente similares, fazendo com que a hipótese de que os rincossauros do Neotriássico se alimentavam de mais de um tipo de vegetal pareça a mais provável. A seguir, será discutido em maior detalhamento a diversidade, a evolução e a anatomia da vegetação da última época do Triássico e o quão possível seria que os rincossauros do padrão Hyperodapedontidae com ela interagissem.

#### 6.4 Vegetação do Neotriássico

Como previamente discutido, o Triássico foi um período marcado por constantes mudanças climáticas, com alterações drásticas nos níveis de aridez e de umidade da Pangea (PARRISH *et al.*, 1982; HALLAM, 1985; SUN *et al.*, 2020). Durante o Neotriássico, ocorre, concomitantemente, com a explosão de abundância dos rincossauros, o Evento Pluvial do Carniano (PRETO *et al.*, 2010; BERNARDI *et al.*, 2018; DAL CORSO *et al.*, 2020; SUN *et al.*, 2020; BENAVENTE *et al.*, 2021) e a seleção de clados vegetais melhor adaptados para lidar com a nova realidade climática (SPALLETII *et al.*, 2002).

Tendo em vista a distribuição cosmopolita dos rincossauros e sua grande dominância em número na fauna dos ecossistemas da época, estes animais poderiam, potencialmente, entrar em contato com qualquer grupo vegetal. Como já discutido, é provável que os rincossauros hiperodapedontídeos estivessem adaptados para uma dieta generalista em clados, porém específica na forma de estrutura a ser consumida (SILL, 1971b; SCHULTZ, 1991). Os grupos de vegetais dominantes em abundância e distribuição, no Neotriássico, foram: coníferas de grande porte, cicadófitas, ginkgos; plantas das ordens Pteridospermales, Bennettitales e Equisetales, além de diversas espécies de pteridófitas (ANDERSON, 1974; RETALLACK, 1977; POLE & DOUGLAS, 1999; POTT *et al.*, 2007; POTT *et al.*, 2008; SPALLETTI *et al.*, 2002; MOREL *et al.*, 2011; BONIS & KÜRSCHNER, 2012; KUSTATSCHER *et al.*, 2017).

A seguir, será discutida a biologia dos grupos destes vegetais que já foram hipotetizados como possíveis alimentos de rincossauros na bibliografia referente a esses animais. Serão tratados assuntos como sua anatomia, morfologia, bioquímica e o processo de evolução destes grupos, analisando-se o entrecruzamento destas características com a funcionalidade da anatomia dos rincossauros hiperodapedontídeos e a trajetória evolutiva de Rhynchosauria como um todo.

### 6.4.1 Cycadales

ROMER (1962a) foi o primeiro autor a associar cicadófitas aos rincossauros, como uma fonte de alimento possível para estes animais. O autor discutiu em seu trabalho que as sementes destas plantas seriam a estrutura mais provável de atender aos critérios que a anatomia dos rincossauros hiperodapedontídeos impõe. Já SILL (1971a), propõe que os rizomas ou as frutificações destas plantas (se referindo, ao estróbilo) como as fontes de alimento mais prováveis para estes rincossauros, caso os mesmos consumissem cicadófitas. Como já discorrido nesta pesquisa, a interação dos rincossauros com rizomas não será considerada como possível devido as já discutidas limitações anatômicas que Hyperodapedontidae apresenta, impedindo (ou pelo menos dificultando muito) que os indivíduos dessa subfamília consumissem alimentos do solo.

As cicadófitas atuais possuem uma contradição: apresentam uma série de adaptações que indicam dispersão por zoocoria (HERRERA, 2002; JONES, 2002 e VAN DER PIJL, 1982), ao passo que não há registros de nenhum animal vivente que realize esta função de maneira significativa para o vegetal. As sementes destas plantas são grandes, pesadas, se encontram internamente a um envoltório mucilaginoso, denominado sarcotesta, o qual apresenta coloração amarelada, avermelhada, alaranjada ou ainda arroxeadada, dependendo da espécie, e dispostas em um cone conspícuo. Portanto, não apenas se configuram como estruturas chamativas e viáveis para dispersão animal, como parecem melhor adaptadas para interações com animais de médio ou grande porte. Todavia, o motivo de serem uma contradição evolutiva é que as sementes destes vegetais (além de algumas outras estruturas do corpo da planta) são extremamente tóxicas, como evidenciado por WHITING (1963), que registrou a morte de 2.200 carneiros de um rebanho de 6.000 cabeças, após o consumo de sementes de *Macrozamia heteromera*, além de outros, como BECK (1992) e THIERET (1958).

Esta alta toxicidade se dá pela presença de dois compostos: cicasina e macrozamina, ambos glicosídeos relacionados ao metilazoximetanol. Em 2014, HALL & WALTER analisaram a concentração destes compostos na semente e no sarcotesta das cicadófitas, no intuito de averiguar se o envoltório externo também seria impróprio para o consumo, tomando como base indivíduos de *Cycas ophiolitica* e *Macrozamia miquelii*, registrando uma quantidade ínfima dessas moléculas nesta estrutura para pouquíssimos dos espécimes testados. Os autores concluíram, portanto, que o sarcotesta de cicadófitas é livre de toxinas, com alguns indivíduos apresentando, quando muito, resquícios de cicasina. Entretanto, essa quantidade baixa não parece afetar a viabilidade de consumo do sarcotesta.

Apesar das cicadófitas serem um grupo de gimnospermas, sua semente envolta pelo sarcotesta (rico em açúcares e passível de consumo) se configura como uma estrutura funcionalmente similar a um fruto de angiospermas (HALL & WALTER, 2014), caracterizando-se com um pseudofruto. JANZEN & MARTIN (1982) discorreram sobre a dispersão de alguns grupos atuais de angiospermas encontrados na América Central, sendo que todos apresentam uma característica em comum: ausência de agentes dispersores conhecidos para suas sementes. Segundo os autores, alguns vegetais vivos apresentam adaptações que se mantêm preservadas até os dias atuais e que foram selecionadas em resposta a animais já extintos, especialmente no que concerne à dispersão de suas sementes. Posteriormente, esse processo, no qual uma espécie de vegetal vivo apresenta adaptações para dispersão por animais não mais presentes no planeta ficou conhecido como síndrome da dispersão por megafauna. Neste mesmo trabalho, JANZEN & MARTIN postularam que cinco características indicam que um grupo de plantas se enquadra nesse conceito, sendo elas:

- 1) Presença de sementes largas ou grandes;
- 2) Presença de frutos grandes;
- 3) Produção de muitos frutos para poucos frugívoros;
- 4) Produção de frutos que despencam ao solo quando maduros;
- 5) Dispersão atual dos frutos realizada, predominantemente, por pequenos mamíferos.

É evidente que uma tentativa de inserção direta das cicadófitas nesses cinco aspectos não é possível, uma vez que estes foram ressaltados em análises referentes à angiospermas. Todavia, não é de todo inconcebível que estas características contribuam para a discussão da Síndrome de Dispersão por Megafauna também em gimnospermas. De fato, ao considerar o conjunto sarcotesta e semente como uma estrutura funcional e ecologicamente similar ao fruto com sementes das angiospermas, nota-se que os aspectos 1, 2, 3 e 4 são correspondidos. Com relação ao último item, uma gama de espécies vivas de pequenos animais já foi registrada interagindo com cicadófitas e dispersando suas sementes, sendo elas: casuares-anões (MACK, 1995), corvos, gambás e cangurus de pequeno porte da família Macropodidae (LOARING, 1952; JONES, 2002; SNOW & WALTER, 2007), todavia, esses autores relatam que a natureza dessas interações foi muito mais ocasional ou oportunista do que de fato uma relação de predação bem consolidada.

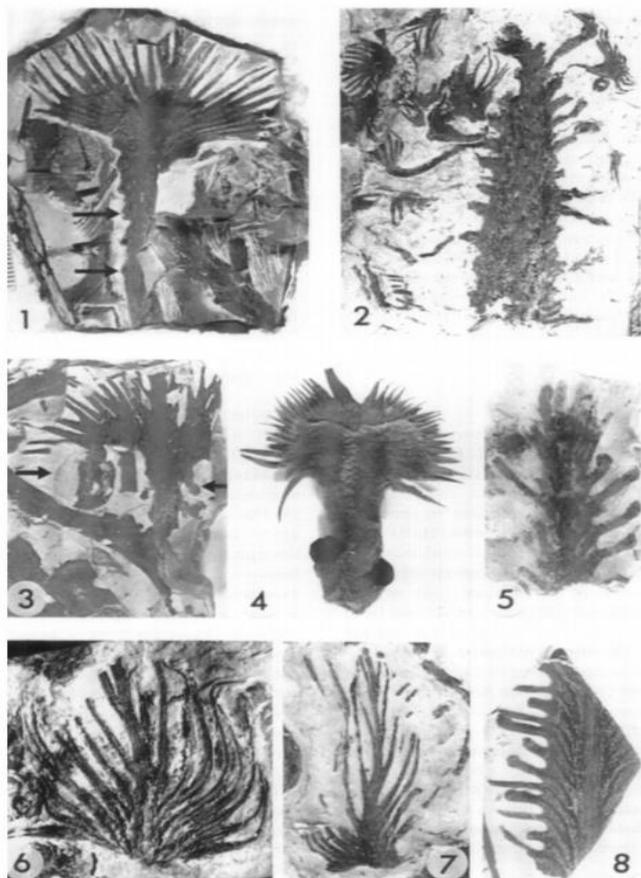
O maior potencial de divergência desse padrão se encontra em gambás, os quais já foram registrados diversas vezes removendo e consumindo o sarcotesta e descartando a

semente tóxica intacta (BALLARDIE & WHELAN, 1986; BURBRIDGE & WHELAN, 1982; TANG, 1989; HALL & WALTER, 2013; SNOW & WALTER, 2007). Com relação ao trabalho realizado por BURBRIDGE & WHELAN (1982), cabe ressaltar que 96% das sementes das cicadófitas observadas foram descartadas pelos gambás com distância máxima de cinco metros da planta mãe. Deste modo, contempla-se o item de número 5 dos aspectos ressaltados por JANZEN & MARTIN (1982) como indicadores de síndrome de dispersão por megafauna. Ainda é relevante pontuar que JONES (2002) sugere que as cicadófitas teriam como dispersores estabelecidos animais de grande porte ainda viventes, levantando como exemplos emus, casuares, elefantes, babuínos e cangurus. Todavia, essa hipótese não se sustenta, uma vez que os registros de interação entre os vegetais e estes animais são, segundo o autor, bastante escassos, considerados como observações casuais.

Ao analisar a situação atual das cicadófitas pela perspectiva da Síndrome de Dispersão por Megafauna, alguns autores hipotetizaram que esta relação se dava com animais da megafauna do pleistoceno, como *Genyornis* (MURRAY & VICKERS-RICH, 2004) e *Dipropodon* (PRICE, 2008). Estas hipóteses são plausíveis por se tratarem de animais de grande porte que coexistiram com cicadófitas em torno de 46.000 anos atrás. Corroborando esta hipótese, se encontra o trabalho realizado por TREUTLEIN & WINK (2002) no qual, ao analisar a filogenia de cicadófitas através de relógio molecular, os autores obtiveram como resultado que a diversificação destes vegetais teria ocorrido entre o Mioceno e o Plioceno, sendo as espécies viventes descendentes diretas deste processo.

Por mais que a interação entre cicadófitas e a megafauna do Pleistoceno seja plausível de ter ocorrido, quer seja como uma relação bem estabelecida, ou então na mesma frequência das interações com a megafauna atual, evidências fósseis descritas por ZHIFENG & THOMAS (1989) mostram que as cicadófitas atuais descendem de plantas que apareceram no Permiano Inferior, tendo sido encontrados fósseis contendo óvulos maduros preservados, acoplados ao megasporófilo e bastante similares tanto em tamanho quanto em morfologia aos propágulos de cicadófitas atuais (Figura 14). Ainda, BUTLER *et al.* (2008) ao analisar caracteres de diferentes clados dentro de Cycadophyta, evidenciou que todos os grupos viventes desses vegetais apresentam sementes com toxinas envoltas pelo sarcotesta, de coloração chamativa. Deste modo, o autor pontua que, por parcimônia, os grupos extintos também possuíam tais características, inclusive aqueles presentes na flora do Mesozóico. Portanto, essas adaptações teriam sido adquiridas em resposta a animais presentes em um tempo muito mais antigo do que o Pleistoceno.

PLATE I



**Figura 16.** Fósseis datados do Permiano Inferior apresentando vegetais ancestrais diretos às cicadófitas, com óvulos maduros acoplados ao megasporófilo. Extraído de ZHIFENG & THOMAS, 1989.

Diversos trabalhos foram publicados associando o consumo de cicadófitas com dinossauros sauropodomorfos (WIELAND, 1925; BURBIDGE & WHELAN, 1982; MUSTOE, 2007; BUTLER *et al.* 2010). Esta hipótese é corroborada por uma série de fatores, tendo como enfoque o porte físico de algumas espécies do grupo, o fato de possuírem pouco processamento oral, viverem em manadas e realizarem migrações. Assim, poderiam engolir as estruturas reprodutivas (provavelmente de maneira não intencional, ao ingerirem as folhas de cicadófitas), digerir o sarcotesta nutritivo e livre de toxinas, dispersarem-se em migrações de manada e evacuem as sementes, ainda intactas, em lugares afastados da planta mãe. Essa relação seria, portanto, benéfica tanto para o animal quanto para a planta.

BUTLER *et al.* (2010) analisaram a abundância do número de espécies e de indivíduos de cicadófitas e dinossauros sauropodomorfos ao longo do tempo, perceberam uma correlação tanto no pico de abundância quanto no declínio populacional de ambos os grupos. Contudo, esta hipótese, por mais plausível que seja, apresenta algumas lacunas; parte delas evidenciadas

pelos próprios autores, como o fato do declínio populacional desses grupos datar do final do Cretáceo (período no qual ocorreu um evento de Extinção em Massa no planeta), a diminuição da abundância de cicadófitas ter iniciado um pouco antes daquela observada para os dinossauros, a qual corresponde ainda ao aparecimento e proliferação de coníferas e ao fato do aparecimento de caracteres importantes para as cicadófitas, como a coloração do sarcotesta e a toxicidade das sementes datarem mais provavelmente do Permiano (BUTLER *et al.*, 2008), sendo, portanto, anteriores às possíveis interações com dinossauros.

Nesse contexto, os rincossauros do Neotriássico se apresentam como uma boa hipótese para terem interagido com cicadófitas devido a alguns fatores. Primeiramente, como já discutido, a morfologia do aparato maxilo-mandibular desses animais foi interpretada como sendo adaptada para realizar a abertura de um invólucro externo à uma estrutura, descartando o primeiro e consumindo a segunda (SCHULTZ, 1991), como a analogia com a “pomba dentada” das Ilhas Sanwa (*Didunculus spp.*) feita por HUENE (1935-1942). Todavia, caso as cicadófitas fossem de fato sua fonte de alimento, o que se passaria, na realidade, é que os rincossauros separariam o sarcotesta externo no intuito de consumi-lo, e não o descartar, ao passo que evitariam a ingestão da semente tóxica.

Outro ponto relevante é o tamanho médio de uma cicadófitas adulta, o qual tornaria possível que os rincossauros hiperodapedontídeos tivessem acesso aos propágulos maduros evitando as folhas, processo facilitado por seu “bico”, bem como respeitando a limitação de movimento do axis e da terceira vértebra cervical observada por BENTON (1938b), uma vez que estas estruturas estariam acima da altura de suas cabeças, portanto, dentro de seu campo visual natural. Ademais, tendo em vista o já comentado achado do indício da presença de um grande anel esclerótico em um fóssil de rincossauro hiperodapedontídeo (BENTON 1938b), evidência de que a visão era um sentido importante para o animal, seria de se esperar que este grupo de rincossauros fosse atraído pela coloração chamativa dos sarcotestas, cuja função é, justamente, facilitar a interação com animais.

Parece bastante plausível que os rincossauros do Neotriássico obtivessem alimento em cicadófitas, mais especificamente através do sarcotesta. Todavia, é provável que não fossem os principais dispersores das sementes destas plantas, tendo em vista que o aparelho mastigatório aponta para o descarte dessas estruturas. Isso não necessariamente indica que a interação, caso ocorresse, fosse negativa para as cicadófitas. Segundo HOWE (1989) a falta de distância entre uma semente dispersada e a planta mãe não necessariamente é prejudicial para a propagação de uma espécie pois, aumentando-se a densidade demográfica de um grupo vegetal, facilita-se o encontro de parceiros reprodutivos e se garante condições ambientais favoráveis para o

crescimento e sobrevivência dos indivíduos. Ainda, dificulta a ocupação do terreno por outra espécie. Isso auxilia a explicar também como as cicadófitas persistem até os dias atuais mesmo sem vetores de dispersão naturais. Logicamente, assumir que os rincossauros do Neotriássico se alimentavam desses vegetais, mas não realizavam sua dispersão não impede que outra espécie animal cumprisse este papel.

### 6.4.2 Equisetales

Em mais de um artigo, HUENE (1939 e 1935-1942) sugeriu que os rincossauros (se referindo, na realidade, exclusivamente às formas existentes no Neotriássico) escavavam raízes e bulbos com as patas traseiras, posicionando-se de costas para o potencial alimento e depois apanhando-os com o bico. Neste sentido, deu especial enfoque para sugerir que estas estruturas eram de vegetais pertencentes à ordem Equisetales. Como anteriormente discutido, esta hipótese para a obtenção de alimentos não se sustenta frente à análise anatômica realizada por BENTON (1983a), o qual discute que a melhor mobilidade do pescoço destes animais se daria para cima e para os lados, tendo em vista as feições morfológicas do axis e da terceira vértebra cervical. Isto, aliado com a dificuldade destes rincossauros de apoiar completamente o peso de seu corpo nos membros dianteiros para aproximar a boca do solo, não corroboram com a hipótese de que sua principal fonte de alimento advinha do solo. Cabe ressaltar que essa dificuldade foi também levantada na discussão de HUENE, por mais que não adentre no âmbito da anatomia e morfologia funcional para tal conclusão.

Ainda, SILL (1971b), ao criticar esta mesma hipótese, coloca em questão o valor nutritivo das equisetales. Destaca a alta concentração de sílica na estrutura celular destes vegetais e a presença de alcalóides e ácidos que as fazem tóxicas para animais atuais. Pontuando que as formas viventes deste grupo de plantas são praticamente idênticas aos espécimes fósseis já encontrados, o autor supõe, por parcimônia, que as mesmas condições bioquímicas ocorreriam nas formas de Equisetales encontradas no Neotriássico, e, portanto, não seriam atrativas para os rincossauros desse período.

### 6.4.3 Ginkgoales

Os ginkgos foram citados como hipótese de alimento para os rincossauros do Neotriássico pela primeira vez por ROMER (1962a), suposição que foi retomada por BENTON (1983a), o qual citou o levantamento da flora do Triássico realizado por RETALLACK (1977) para apontar o gênero extinto *Baiera* como o clado de ginkgoales mais provável de servir de alimento para esses animais. Este gênero, por sua vez, é filogeneticamente aparentado aos gêneros *Ginkgo* e *Ginkgoites*.

Apesar de apresentar uma única espécie ainda vivente, a flora de Ginkgoales no Mesozóico apresentou maior diversidade: 26 gêneros já foram descritos através do registro fóssil de folhas e brotos (ZHOU, 2009), apesar de, segundo o autor, alguns destes terem sido pobremente definidos, tendo sido estabelecidos com base em material insuficiente. Segundo ZHOU & WU (2006) é registrado um aumento de diversidade para Ginkgoales a partir do Mesotriássico, com o Neotriássico configurando-se como o pico numérico de espécies dessa ordem.

Como previamente discutido, a anatomia craniana dos rincossauros hiperodapedontídeos não permite descartar a possibilidade de que esses animais consumiam as folhas dos espécimes vegetais que lhes serviam de alimento. Contudo, a potencialidade de suas adaptações anatômicas para o corte e consumo de alimentos duros não seriam exploradas com apenas esse tipo de dieta. Ao longo de sua evolução, espécimes de Ginkgoales apresentam variação no tamanho de suas estruturas (folhas, óvulos, brotos e troncos). Para os indivíduos do Mesozóico, constata-se uma redução em seu tamanho, quando comparada tanto com os espécimes encontrados durante o Paleozóico quanto com aqueles de *Ginkgo biloba*, ainda vivente (ZHOU, 1997). Essa redução no porte do vegetal no período de coexistência com os rincossauros de “bico” é um fator que aponta para a possibilidade da existência de uma interação entre os mesmos, uma vez que se trata de animais de altura mediana e que provavelmente não conseguiam sustentar o peso de seu corpo em apenas dois de seus membros.

Ao analisar a composição de paleofloras que incluíam Ginkgoales, do Neotriássico, HARRIS (1937) constatou que esses vegetais habitavam zonas costeiras, de temperatura quente e com presença de umidade (flora do fiorde Scoresby Sund, na Groenlândia); assim como LEE *et. al* (1976) que, ao efetuarem a mesma análise, todavia para a flora de Yipinglang (província de Yunnan, China), que correlacionaram tais vegetais com um ambiente próximo da costa, de

clima quente e predominantemente úmido, porém com uma estação seca. A proximidade do litoral não parece ser uma característica definitiva para a presença de Ginkgoales em um ambiente, uma vez que já foram encontrados fósseis desses vegetais datando do Neotriássico no interior continental, na formação Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil (BARBONI & DUTRA, 2015) e no Cerro de Cacheuta, Mendoza, Argentina (MOREL *et al.* 2011). Tendo em vista que o ápice de diversidade desses vegetais ocorreu justamente durante o Evento Pluvial do Carniano, parece lógico aceitar que possuíam adaptações que permitiram a sobrevivência em ambientes de maior umidade, que explicariam o porquê da prosperidade de Ginkgoales no final do Triássico.

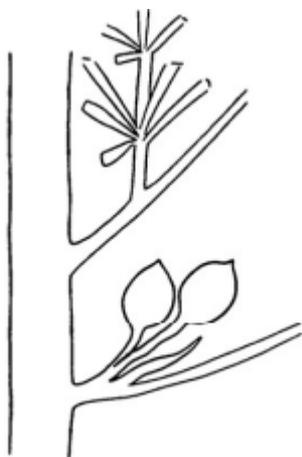
Pouco é sabido sobre as estratégias de dispersão de sementes empregadas por Ginkgoales e os vetores que realizavam tal função. TIFFNEY (1984) postula que vegetais cujas sementes apresentam tamanho grande necessariamente apresentam uma coevolução com o seu agente de dispersão. Pesquisas relativas à ontogenia de Ginkgoales (HOLT & ROTHWELL, 1995; ROTHWELL & HOLT, 1997) apontam que o sarcotesta dessas plantas limita a germinação das sementes, e que sua remoção seria favorável para a propagação do vegetal. Deste modo, diversos autores associaram os animais que realizavam a dispersão das sementes com um hábito alimentar de ingerir o conjunto sarcotesta e semente, digerir o primeiro e defecar a segunda intacta, sem passar pelo efeito da ação digestiva, apontando aves primitivas, dinossauros e répteis extintos de grande porte (não especificados) como potenciais agentes de tal função durante o Mesozóico (VAN DER PIJIL, 1982; TIFFNEY, 1984; DEL TREDICI, 1989; ROTHWELL & HOLT, 1997; ZHOU *et al.*, 2002).

Apesar do amplo consumo de extratos das folhas de *Ginkgo biloba*, a ingestão das sementes dessa planta não é aconselhável, pois apresenta dois compostos neurotóxicos: 4'-O-metil piridoxina, também chamada de ginkgotoxina, e ginkgotoxina-5'-glicosídeo (WADA *et al.*, 1988; YOSHIMURA *et al.*, 2006; KOBAYASHI *et al.*, 2011), cuja toxicidade já foi observada tanto para roedores *in vitro* (MEI *et al.* 2017) quanto para humanos *in vivo*, com casos registrados de intoxicação alimentar por sementes de *Ginkgo biloba* na China e no Japão (WADA *et al.*, 1988; WADA, 2005.), além de registros de mortes causadas pelo consumo dessas estruturas, com os primeiros datando de 1881, no Japão (KUDO, 1881).

Devido ao fato de *Ginkgo biloba* ser a única espécie vivente da ordem Ginkgoales, é impossível extrapolar sua toxicidade para as espécies extintas do grupo. Independentemente disso, caso os rincossauros consumissem órgãos reprodutivos de Ginkgoales, é mais provável que eles utilizassem seu aparato maxilo-mandibular especializado para corte justamente para cortar o sarcotesta, separando-o da semente. Em seguida, ingeririam o sarcotesta e, utilizando

sua grande língua e os desenvolvidos músculos faciais, ejetariam a semente, ainda intacta, pela boca. Deste modo, os animais aproveitariam ao máximo a biomecânica do seu arranjo ósseo bucal. Até a realização desta pesquisa, não foi encontrada bibliografia que confirme a presença ou ausência dos compostos neurotóxicos encontrados na semente para o sarcotesta, sendo assumido na literatura que ele não é tóxico.

Parece possível, portanto, que os rincossauros do Neotriássico interagissem com Ginkgoales. Por se tratar de um grupo vegetal amplamente distribuído neste período, adaptado para ambientes úmidos, apresentando sarcotesta envolvendo a semente e cujos propágulos (conjunto sarcotesta e semente) se encontram desprovidos de estruturas acessórias (Figura 15), o que facilitaria o acesso de rincossauros à ela, os quais, provavelmente interagiam com o vegetal apenas como predadores, dispersando as sementes em distâncias muito próximas da planta mãe.



**Figura 17.** Desenho esquemático de órgãos reprodutivos de *Toretzia*, gênero extinto pertencente à Ginkgoales, encontrado em registros do Neotriássico na Rússia (STALISNAVISKY, 1973).



**Figura 18.** Órgãos reprodutivos de *Ginkgo biloba*.  
Imagem sem direitos autorais

#### 6.4.4 *Dicroidium*

A família Umkomasiaceae foi associada a rincossauros do padrão anatômico hyperodapedontídeo pela primeira vez por SILL (1971a). Ao tratar da alimentação de Hyperodapedontidae, BENTON (1983a) retoma a proposta anterior, colocando como exemplo o gênero extinto *Dicroidium*. Entretanto, o autor não especifica os motivos que destacariam este táxon dos demais pertencentes à referida divisão.

*Dicroidium* é considerado um grupo típico e dominante na composição paleobotânica do Triássico de Gondwana, sendo o final do Mesotriássico o período em que este táxon registra seu ápice de diversidade (BOMFLEUR & KERP, 2010), com registros para a América do Sul, a África, a Austrália e a Nova Zelândia (sintetizado por ANDERSON & ANDERSON, 1983), além de fósseis encontrados na Antártica (PIGG, 1990; AXMITH *et al.*, 2000; BOMFLEUR & KERP, 2010); e, para o Laurásia, no Oriente Médio (HAMAD *et al.*, 2008).

A distribuição do gênero *Dicroidium*, aliada ao seu ápice de diversidade registrado para o Neotriássico, são bons indicativos para uma possível interação com os rincossauros deste período. Um contraponto, todavia, é a dimensão dos órgãos reprodutivos desses vegetais, que atingiam poucos milímetros de diâmetro, sendo o corpo da planta também de pequeno porte (AXMITH *et al.*, 2000). Esses fatores representam dificuldades para os rincossauros, devido a já discutida inabilidade destes animais de obter alimentos próximos ao solo.

É interessante observar que, ao se utilizar o termo ‘rincossauros’, na realidade são englobadas tanto as formas adultas quanto as juvenis. A maioria dos indivíduos preservados no registro fóssil são interpretados como adultos. Deste modo, uma discussão sobre a paleoecologia de juvenis torna-se limitada pelo pouco conhecimento científico disponível. Imaginando estes animais apenas como versões diminutas dos adultos, os vegetais do gênero *Dicroidium* poderiam servir como possíveis fontes de alimento para eles, uma vez que apresentam sementes duras e de tamanho regular, apesar de pequenas, o que corresponderia ao aparelho maxilo-mandibular menor dos filhotes e a limitação de olhar para baixo não necessariamente estaria presente, já que os juvenis também teriam um porte pequeno. A distribuição cosmopolita deste táxon vegetal permitiria que os adultos se alimentassem de outras plantas presentes no mesmo ambiente, ocorrendo, portanto, uma possível separação do alimento entre os estágios ontogenéticos de rincossauros do Neotriássico.

Ademais, nota-se que estas sementes não se encontravam envolvidas por um sarcotesta (ou qualquer outro tipo de invólucro) o que implica que, ao realizar a oclusão da maxila com o

dentário, os rincossauros apenas cortariam a semente em pedaços menores sem realizar a separação de uma parte “útil” e “inútil” do alimento, como previamente hipotetizado para a função deste aparato ósseo cortante. Essa interação só seria possível se a semente não fosse tóxica para os juvenis, característica que não pode ser comprovada ou refutada pelo registro fóssil.

#### **6.4.5 Lycopodiophyta**

Divisão associada aos rincossauros por SILL (1971a), que agrupa cerca de 1290 espécies (CALLOW & COOK, 1999; CHRISTENHUSZ & BYNG, 2016). Como previamente discutido, a anatomia craniana de rincossauros não os impede de se alimentarem de folhagens. Entretanto, apontam para o consumo de estruturas duras e mais ou menos arredondadas ou ovaladas, normalmente interpretadas como sementes e seus invólucros externos. Deste modo, ao possuírem uma reprodução exclusivamente por esporos, sem produzirem sementes, as plantas dessa divisão não correspondem a prováveis fontes de alimento para as formas de rincossauros do Neotriássico.

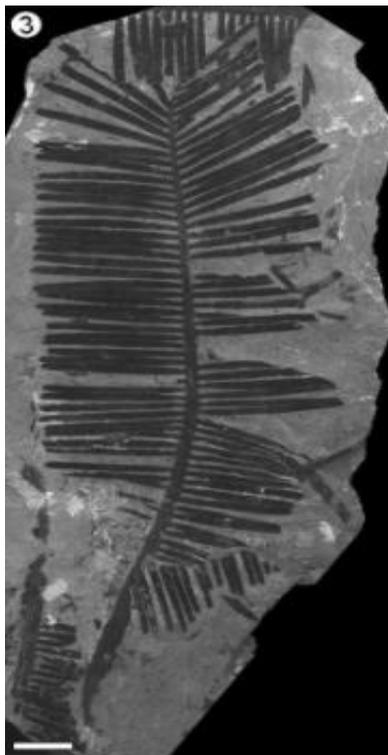
#### 6.4.6 Bennettitales

Tanto ROMER (1962a), quanto SILL (1971a), hipotetizaram que vegetais da extinta ordem Bennettitales poderiam servir de alimento para os rincossauros do Neotriássico, todavia sem apontar os motivos para tal conclusão. De fato, trata-se de um táxon bastante abundante no Triássico (SPEEL, 2000; POTT *et al.*, 2007; POTT & MCLOUGHLIN, 2009). São descritos como vegetais de grande porte, com folhas longas e produtores de sementes (SPEEL, 2000; POTT *et al.*, 2007).

Apesar de as sementes serem estruturas que potencialmente poderiam servir de alimento para os rincossauros do período, o local em que estas ficavam situadas no corpo da planta representa um impedimento para o acesso de rincossauros (Figuras 16 e 17), uma vez que dependeria dos animais sustentarem seu peso nos membros traseiros para, apoiando os membros dianteiros no tronco do vegetal, obter as sementes. Como já discutido no item 6.2.1 da discussão desta pesquisa, destinado para a descrição da anatomia pós-craniana dos rincossauros hiperodapedontídeos, apesar de os membros traseiros destes animais serem mais robustos do que os dianteiros, essa adaptação pode ter a finalidade de aumentar a eficiência do animal ao realizar um movimento de cavar, e não necessariamente tornaria possível que eles assumissem a posição de sustentar o peso de seu corpo somente nesta região, processo dificultado, ainda, pela forma com que os membros se articulam com o corpo do animal. Portanto, parece pouco provável que os vegetais da ordem Bennettitales servissem de alimento para os rincossauros do Neotriássico.



**Figura 19.** Reconstituição de um exemplar de *Williamsonia sewardiana*. Modificado de SPEEL, 2000.



**Figura 20.** Folha comprimida de *Pterophillum filicoides*. Escala: 2 cm. POTT *et al.*, 2007

## 7. CONCLUSÃO

Os rincossauros da subfamília Hyperodapedontidae apresentam características anatômicas extremamente adaptadas em seu crânio, não apenas por possuírem ossos expostos ao corpo, formando uma estrutura funcionalmente similar a um bico de ave, mas também por chegarem a causar evidente desgaste em ossos e dentes destes animais. Logicamente, essa morfologia única impactava a alimentação dos rincossauros do Neotriássico.

O arranjo dentário observado no grupo implica que não ocorria mastigação propriamente dita, sendo que as baterias de dentes poderiam ser utilizadas apenas para raspar ou ralar o alimento, além de segurá-lo no lugar. O principal processo que ocorria na boca desses animais era a oclusão das porções posteriores da maxila e do osso dentário, que culminava em um movimento de corte. Deste modo, é provável que os rincossauros hiperodapedontídeos separassem o alimento em duas partes, uma “útil”, aproveitável, e outra “inútil”, que seria descartada. Corroboram com essa hipótese as inferidas presenças de uma grande língua e de musculatura adutora bastante desenvolvida, indicando uma forte mordida, característica pouco comum em répteis e que permitiria a estes animais realizar um movimento de ejeção a partir da boca. Devido a este aparato ósteo-odontológico, torna-se provável que a forma do alimento consumido deveria ser mais ou menos regular, sendo sementes a hipótese de alimento que melhor se sustenta neste cenário.

A análise da anatomia pós-craniana do clado também auxilia na discussão sobre sua dieta, uma vez que a morfologia do axis e da terceira vértebra cervical denunciam a impossibilidade destes animais em olhar diretamente para baixo, limitando os movimentos do pescoço e da cabeça apenas para cima e para os lados. Deste modo, é possível refutar hipóteses nas quais os rincossauros hiperodapedontídeos buscavam fontes alimentícias no solo ou próximo a ele.

Diversas hipóteses acerca das possíveis fontes de alimento dos rincossauros do Neotriássico já foram propostas. As que melhor se sustentam, com base na anatomia funcional desses animais, são aquelas que propõem um comportamento herbívoro. Apesar de não ser possível, com base em registros fósseis, descartar totalmente o consumo ocasional de carne ou carniça para qualquer animal, a anatomia dos rincossauros deste período aponta para uma dieta pelo menos majoritariamente herbívora.

Como sua anatomia craniana é bastante adaptada, é provável que estes animais apresentassem uma dieta especialista. Entretanto, tendo em vista que o drástico aumento de abundância dos rincossauros no Neotriássico se deu concomitantemente ao Evento Pluvial do

Carniano (*Carnian Pluvial Event*), cuja alteração climática no Pangea, com o grande aumento na umidade global, provocou diversas mudanças na composição da biota do planeta, é possível que diferentes clados vegetais apresentassem características que foram selecionadas para uma função ou morfologia similar, caso essa adaptação auxiliasse na sobrevivência vegetal durante essas mudanças no clima. Portanto, existe a possibilidade de que táxons distintos apresentassem estruturas morfológicamente similares, o que permitiria que os rincossauros estivessem adaptados a predação um único tipo de estrutura, o qual se encontrava presente em mais de uma espécie naquele período.

Sendo os rincossauros o clado de vertebrados herbívoros numericamente mais dominante nos ecossistemas do Neotriássico, tendo passado por um processo de evolução explosiva durante o Evento Pluvial do Carniano, apresentando, também, distribuição cosmopolita pela Pangea, estes animais poderiam, potencialmente, entrar em contato com qualquer grupo de vegetais. Dentre as hipóteses de interação de herbivoria entre os rincossauros hiperodapedontídeos e vegetais, três se destacam: com cicadófitas, com Ginkgoales e com o gênero *Dicroidium* (Umkomasiaceae).

Com relação às cicadófitas, o fato de a semente se encontrar envolvida por um sarcotesta rico em açúcares é um indício que aponta para uma possível interação com os rincossauros. Não apenas este invólucro externo apresenta coloração chamativa (interpretada como uma adaptação à zoocoria), sendo a visão um sentido de bastante importância para os rincossauros hiperodapedontídeos, como também ele se encontra livre de substâncias neurotóxicas, ao contrário da semente. Deste modo, o conjunto sarcotesta e semente apresentaria uma parte “útil” e outra “inútil” (neste caso, tóxica), que seria descartada. O porte destas plantas, a altura em que as sementes nelas se encontram e o fato das características recém discutidas serem inferidas como presentes já nas cicadófitas do Neotriássico, configuram-se como ótimos indícios para uma potencial interação de rincossauros com estes vegetais.

Ginkgoales também se apresentam como hipóteses promissoras de potenciais alimentos de rincossauros do Neotriássico, especialmente tendo em vista a compatibilidade do porte destes vegetais com o tamanho dos rincossauros no período. Apresentam sementes envoltas por sarcotesta, o qual comprovadamente limita a germinação do embrião, sendo a remoção do mesmo favorável para a planta. Deste modo, é possível que ocorresse novamente a presença de uma parte “útil” e outra “inútil” já que as sementes da única espécie ainda vivente desta ordem apresentam compostos neurotóxicos e, portanto, não seria ingerida. Todavia, justamente por haver apenas um clado ainda presente hoje, não é possível extrapolar essa característica para aqueles presentes no Neotriássico.

Quanto ao gênero *Dicroidium* (Umkomasiaceae), apesar de este poder ser descartado como hipótese para alimentação de rincossauros hiperodapedontídeos adultos, devido ao seu porte pequeno e conseqüente proximidade ao solo, não é possível afirmar que estes vegetais não poderiam servir de alimentos para filhotes de rincossauros. Por apresentarem sementes, mesmo que pequenas para os adultos, é possível que ocorresse uma interação de herbivoria. Um contraponto, todavia, é a ausência de invólucro externo às sementes, o que não proporciona uma parte aproveitável e outra descartável. Aliada a isso está a escassez de conhecimento acerca da biologia dos estágios ontogenéticos de rincossauros hiperodapentídeos, que não os adultos, essencial para a análise da alimentação de filhotes e juvenis.

Por fim, outras hipóteses previamente propostas na literatura, como as ordens Equisetales e Bennettitales, além da divisão Lycopodiophyta não se sustentam ao se analisar o entrecruzamento das limitações impostas pela anatomia craniana e corporal dos rincossauros do Neotriássico com aspectos da biologia desses vegetais.

## 8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Anderson, H. M. 1974. A brief review of the flora of the Molteno Formation (Triassic), South Africa. *Paleontologia Africana*, 21: 57-77

Anderson, J. M. & Anderson, H. M. 1983. Paleoflora of Southern Africa: Molteno Formation. Vol. 1. Part 1. Introduction/ Part 2. *Dicroidium*. A. A. Balkema. Rotterdam.

Andreis, R.R, Bossi, G. E. & Montardo, D. K. 1980. Mapa Geológico da folha Rio Pardo 1:50000, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Instituto de Geociências. Mapa nº 11.

Araújo, D. C. & Gonzaga, T. D. 1980. Uma nova espécie de *Jachaleria* (Therapsida, Dicynodontia) do Triássico do Brasil. *Actas II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología, Buenos Aires, 1980*, 159-174.

Axmith, B. J., Taylor, E. L., Taylor, T. N. & Cuneo, N. R. 2000. New perspectives on the Mesozoic seed fern order Corystospermales based on attached organs from the Triassic of Antarctica. *American Journal of Botany*, 87: 757-768.

Azevedo, S. A. K, Schultz, C. L. & Barbarena, M. C. 1990. Novas evidências bioestratigráficas e paleoecológicas na análise da evolução explosiva dos rincossauros no Triássico. *Paulacotiana*, 4: 35-44.

Ballardie, R. T. & Whelan, R. J. 1986. Mastig seed dispersal and seed predation in the cycad *Macrozamia communis*. *Oecologia* 70: 100-105

Bandyopadhyay, S. 1988. A kannemeyeriid dicynodont from the Middle Triassic Yerrapalli Formation, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B*, 320: 185-233.

Barberena, M. C., Araújo, D. C., Lavina, E. L. & Azevedo, S. A. K. 1985. O estado atual do conhecimento sobre tetrápodes permianos e triássicos do Brasil meridional. *Coletânea de Trabalhos Paleontológicos*. MME-DNPM, Série Geologia, Seção Paleontologia e Estratigrafia, Brasília, 27(2): 21-28.

- Barboni, R. & Dutra, T. L. 2015. First record of *Ginkgo*-related fertile organs (*Hamshawvia*, *Stachyoptys*) and leaves (*Baiera*, *Sphenobaiera*) in the Triassic of Brazil, Santa Maria formation. *Journal of South American Earth Sciences*, 63: 417-435.
- Beck, W. 1992. Aboriginal preparation of cycads seed in Australia. *The Society of Economic Botany*, 46: 133-147.
- Benevalente, C. A., Mancuso, A. C., Irmis, R. B., Bohaes, K. M. & Matheos, S. 2021. Tectonically conditionally record of continental interior paleoclimate during the Carnian Pluvial Episode: the Upper Triassic Los Rastro Formation, Argentina. *The Geological Society of America Bulletin*.
- Benton, M. J. 1983a. The Triassic Reptile *Hyperodapedon* From Elgin: Functional Morphology and Relationships. *Philosophical Transactions of The Royal Society B: Biological Sciences*, 1102(302): 605-718.
- Benton, M. J. 1983b. The age of the rhynchosaurs. *New Scientist*, 98: 9-13.
- Benton, M. J. 1983c. Dinosaur success in the Triassic: A noncompetitive ecological model. *The Quarterly review of Biology*, 58(1): 29-55.
- Benton, M. J. 1984a. The relationships and early evolution of the Diapsida. *Symposia of the Zoological Society of London*, 52: 575-596.
- Benton, M. J. 1984b. Tooth form, growth and function in Triassic rhynchosaurs (Reptilia, Diapsida). *Paleontology*, 27:737-776.
- Benton, M. J. 1990. The species of *Rhynchosaurus*, a rhynchosaur (Reptilia, Diapsida) from the middle Triassic of England. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 328(1247): 213-306.
- Benton, M. J. & Allen, J. 1997. *Boreopricea* from the Lower Triassic of Russia, and the relationships of the prolacertiform reptiles. *Paleontology*, 40 (4): 931-954.

- Bernardi, M., Gianolla, P., Petti, F. M., Mietto, P. & Benton, M. J. 2018. Dinosaur diversification linked with the Carnian Pluvial Episode. *Nature Communications*, 9.
- Bomfleur, B. & Kerp, H. 2010. *Dicroidium* diversity in the Upper Triassic of north Victoria Land, East Antarctica. *Review of Paleobotany and Palynology*, 160(3-4): 67-101.
- Bonis, N. R. & Kürschner, W. M. 2012. Vegetation history, diversity patterns, and climate change across the Triassic/Jurassic boundary. *Paleobiology*, 38(2): 240-264.
- Bortoluzzi, C. A., 1974. Contribuição à geologia da Região de Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil. *Pesquisas* 4, 1-101.
- Broom, R. 1937. A further contribution to our knowledge of fossil reptiles of Karoo. *Proceedings of the Zoological Society of London B*, 107: 299-318.
- Burbridge, A. H. & Whelan, R. J. 1982. Seed dispersal in a cycad *Macrozamia riedlei*. *Australian Journal of Ecology* 7:63-67.
- Butler, R. J., Barrett, P. M., Kenrick, P & Penn, M. G. 2008. Diversity patterns amongst herbivorous dinosaurs and plants during the Cretaceous: implications for hypotheses of dinosaur/angiosperm co-evolution. *The Natural History Museum*, 22: 446-459.
- Butler, R. J., Barrett, P. M., Kenrick, P & Penn, M. G. 2010. Testing coevolutionary hypothesis over geological timescales: interactions between Cretaceous dinosaurs and plants. *Biological Journal of the Linnean Society*, 100: 1-15.
- Callow, R. S. & Cook, L. M. 1999. *Genetic and evolutionary diversity: the sport of nature*. Editora: Garland Science. 1ª Edição. p 8.
- Camp, C. L. & Welles. 1956. Triassic dicynodont reptiles. Part I. The North American genus *Placerias*. *Memoirs of the University of California*, 13(4): 305-348.

Chatterjee, S. 1969. Rhynchosaurs in time and space. *Proceedings of the Geological Society of London*, 1658: 203-208.

Chatterjee, S. 1974. A Rhynchosaur from the upper Triassic Maleri Formation India. *Physical Transactions of The Royal Society. Biological Sciences* 267, 209-261.

Chatterjee, S. 1980. The evolution of Rhynchosaurs. *Mémoires Société Géologique de France*, 139: 57-65.

Christenhusz, M. J. M. & Byng, J. W. 2016. The number of known plant species in the world and its annual increase. *Phytotaxa*, 261(3): 201-217.

Cluver, M. A. & Hotton III, N. 1981. The genera *Dicynodon* and *Diictiodon* and their bearing on the classification of the Dicynodontia (Reptilia, Therapsida). *Annals of the South African Museum*, 83(6): 195-273.

Cox, C. B. 1969. Two new dicynodonts from the Triassic N'twere Formation, Zambia. *Bulletin of the British Museum of Natural History, Geology*, 17(6): 255-294.

Cruickshank, A. R. I. 1967. A new dicynodont genus from the Manda Formation of Tanzania (Tanganyika). *Journal of Zoology*, 13: 47-55.

Cruickshank, A. R. I. 1978. Feeding adaptations in Triassic dicynodonts. *Paleontologia Africana*, 21: 121-131.

Dal Corso, J., Bernardi, M., Sun, Y., Song, H., Seyfullah, L. J., Preto, N., Gianolla, P., Ruffel, A., Kustatcher, E., Roghi, G., Merico, A., Hohn, S., Schmidt, A. R., Marzoli, A., Newton, R. J., Wignall, P. B. & Benton, M. J. 2020. Extinction and dawn of the modern world in the Carnian (Late Triassic). *Science Advances*, 6:1-12.

Del Tredici, P. 1989. Ginkgos and multituberculates: evolutionary interpretations in the Tertiary. *Biosystems*, 22: 327-339.

Dilkes, D. W. 1995. The rhynchosaur *Howesia browni* from the Lower Triassic of South Africa. *Paleontology*, 38: 665-685.

Dilkes, D. W. 1998. The early Triassic rhynchosaur *Mesosuchus browni* and the interrelationships of basal arcossauromorph reptiles. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 353(1368), 501-541.

Embry, A. F. 1988. Triassic sea-level changes: evidence from the Canadian Arctic archipelago. *The Society of Economic Paleontologists and Mineralogists*, 42: 249-259.

Faccini, U. F. 1989. O Permo-Triássico do Rio Grande do Sul. Uma análise sob o ponto de vista das sequências deposicionais. Dissertação de Mestrado, Curso de Pós-Graduação em Geociências, UFRGS, Porto Alegre.

Farina, R. A. T. 1991. Anatomia funcional mastigatória em *Scaphonyx sulcognathus*. Dissertação (Mestrado em Geociências). Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Gamermann, N. 1973. Formação Rosário do Sul. *Pesquisas* 2, 5–36.

Gentil, A. R. & Ezcurra, M. D. 2018. A new rhynchosaur maxillary tooth plate morphotype expands the disparity of the group in the Ischigualasto Formation (Late Triassic) of Northwestern Argentina. *Historical Biology*.

Gower, D. J. 1996. The tarsus of the erythrosuchid archosaurs, and implications for early diapsids phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 116: 345-375.

Hall & Walter, 2013. Seed dispersal of the Australian cycad *Macrozamia miquelii* (Zamiaceae): are cycads megafaunal dispersal “grove forming” plants? *American Journal of Botany*, 100: 1127-1136.

Hall & Walter. 2014. Relative seed and fruit toxicity of the Australian cycads *Macrozamia miquelii* and *Cycas ophiolitica*: further evidence for a megafaunal seed dispersal syndrome in cycads and its possible antiquity. *Journal of Chemical Ecology*, 40: 860-868.

Hallam, A. 1985. A review of Mesozoic climates. *Journal of the Geological Society of London*, 142: 433-445.

Hamad, A., Kerp, A., H., Vörding, B. & Bandel, K. 2008. A Late Permian flora with *Dicroidium* from the Dead Sea region, Jordan. *Review of Paleobotany and Palynology*, 149: 83-130.

Hart, B. L. 2008. Why do dogs and cats eat grass? *Veterinary Medicine*. 648-649.

Haq, B. U., Hardenbol, J. & Vail, P. R. 1988. Mesozoic and Cenozoic chronostratigraphy and cycles of sea-level change. *The Society of Economic Paleontologists and Mineralogists*, 42: 71-108.

Harris, T. M. 1937. The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland. *Meddelelser om Grønland*, 112(2): 1-114.

Herrera, C. M. 2002. Plant-animal interactions: an evolutionary approach. *Blackwell Science*, Oxford.

Holt, B. F. & Rothwell, G. W. 1995. Phenology and germination history of *Ginkgo biloba*. *American Journal of Botany*: 82, 20.

Holz, M. 1991. Tafonomia da sequência triássica do Rio Grande do Sul: morte, transporte, soterramento e diagênese da paleoherpetofauna. Dissertação (Mestrado em Geociências). Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Horn, B. L. P., Melo, T. P., Schultz, C. L., Philipp, R. P., Kloss, H. P. & Goldberg, K. 2014. A new third-order sequence stratigraphic framework Applied to the Triassic of the Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil, based on structural, stratigraphic and paleontological data. *Journal of South American Earth Sciences*, 55: 123-132.

Howe, K. D. 1998. Scatter-and clump-dispersal and seedling demography: Hypothesis and implications. *Oecologia*, 79: 417-426.

Huene, F. von. 1935-42. Die fossilen Reptilien des suedamerikanischen Gondwanalandes. Munich C. H. Beck 332 p.

Huene, F. von. 1938. *Stenaulorhynchus*, ein Rhynchosauridae der ostafrikanischen Obertrias. *Nova acta Leopoldina*, 6: 83-121.

Huene, F. von. 1939. Die Lebensweise des Rhynchosauriden. *Palaeontologische Zeitschrift*, 21: 232-238.

Huene, F. von. 1942. Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes. Munich: C. H. Beck.

Hughes, B. 1968. The tarsus of rhynchocephalian reptiles. *Journal of Zoology*, London 156: 457-481.

Janzen, D. H. & Martin, P. S. 1982. Neotropical anachronisms: the fruits the gomphotheres ate. *Science*, 215: 19-27.

Jones, D. L. 2002. Cycads of the world. *Reed New Holland Books*, Sydney.

Krief, S., Hladik, C. M. & Haxaire, C. 2005. Ethnomedical and bioactive properties of plants ingested by wild chimpanzees in Uganda. *Journal of Ethnopharmacology* 101: 1-15.

Kobayashi, D., Yoshimura, T., Johno, A. Sasaki, K. & Wada, K. 2011. Toxicity of 4'-O-methylpirodoxine-5'-glucoside in *Ginkgo biloba* seedstion. *Food Chemistry*, 126: 198-202.

Kudo, K. 1881. Does the *Ginkgo* seed contain large amounts of cyanogenic glycosides? *Tokio Iji Shinshi*. 149: 19-21.

Kutatscher, E., Ash, S. R., Karasev, E., Pott, C., Vajda, V., Yu, J & MacLoughlin, S. Flora of the Late Triassic - *The Late Triassic World: Earth in a Time of Transition*. Topics in Geobiology, Volume 46: Editora Springer, 2017. p (545-622).

Langer, M. C., & Schultz, C. L. 2003. A New Species Of The Late Triassic Rhynchosaur *Hyperodapedon* From The Santa Maria Formation Of South Brazil. *Palaeontology*, 434: 633–652.

Lavina, E. L. 1982. Paleontologia, Estratigrafia e Bioestratigrafia da Formação Sanga do Cabral (Triássico Inferior do Grupo Rosário do Sul), na Folha de Catuçaba, Rio Grande do Sul, Brasil. Dissertação (Mestrado em Geociências). Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Lee, P. C., Tsao, C. Y., & Wu, S. Q. 1976. Mesozoic plants from Yunnan. In: Nanjing Institute of Geology and Paleontology, Academia Sinica (Ed.), Mesozoic Fossils from Yunnan, vol 1 *Science Press*, Beijing, 87-150.

Loaring, W. A. 1952. Birds eating the fleshy outer coat of zamia seeds. *Western Australian Naturalist*, 3:94.

Mack, B. 1995. Distance and non-randomness of dispersal by the dwarf cassowary, *Casuarius bennettii*. *Ecography*, 18: 286-295.

Malan, M. E. 1963. The dentition of the South African Rhynchocephalia and their bearing on the origin of rhynchosaurs. *South African Journal of Science*, 59: 214-220.

Mei, N., Guo, X., Ren, Z., Kobayashi, D., Wada, K. & Guo, L. 2017. Review of *Ginkgo biloba*-induced toxicity, from experimental studies to human case reports. *Journal of Environmental Science and Health*, 35(1): 1-28.

Montefeltro, F., Langer, M & 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(1): 27-52.

Morel, E. M., Artabe, A. E., Ganuza, D. G. & Zúñiga, A. 2011. La paleoflora triásica del Cerro Cacheuta, Provincia de Mendoza, Argentina. Petriellales, Cycadales, Ginkgoales, Voltziales, Coniferales, Gnetales y Gimnospermas *Incertae sedis*," *Ameghiniana* 48(4), 520-540.

Murray, P. F. & Vicker-Rich, P. 2004. Magnificent mihirungs: the colossal flightless birds of the dreamtime. *Indiana University Press*. Indiana.

Mustoe, G. E. 2007. Coevolution of cycads and dinosaurs. *The Cycad Newsteller*, 30(1): 6-9

Owen, R. 1876. Descriptive and illustrated catalogue of the fossil Reptilia of South Africa in the Collection of the British Museum. *Trustees of the British Museum*. 88p.

Parrish, J. T., Ziegler, A. M. & Scotese, C. R. 1982. Rainfall patterns and the distribution of coals and evaporites in the Mesozoic and Cenozoic. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleocology*, 40: 67-101.

Pigg, K. B. 1990. Anatomically preserved *Dicroidium* foliage from the central Transantarctic Mountains. *Review of Paleobotany and Palynology*, 66: 129-145.

Pole, M. S. & Douglas, J. G. 1999. Bennettitales, Cycadales and Ginkgoales from the mid Cretaceous of the Eromanga Basin, Queensland, Australia. *Cretaceous Research*, 20(5): 523-538.

Pott, C. & McLoughlin, S. 2009. Bennettitalean foliage in the Rhaetian-Bajocian (latest Triassic - Middle Jurassic) floras of Scania, southern Sweden. *Review of Paleobotany and Palynology*, 158: 117-166.

Pott, C., Konijnenburg-van Cittert, J. H. A. van, Kerp, H. & Krings, M. 2007. Revision of the *Pterophyllum* species (Cycadophytina: Bennettitales) in the Carnian (Late Triassic) flora from Lunz, Lower Austria. *Reviews of Paleobotany and Palynology*, 147: 3-27.

Pott, C., Krings, M. & Kerp, H. 2008. The Carnian (Late Triassic) flora from Lunz in Lower Austria: paleoecological considerations. *Paleoworld*, 17: 172-182.

Pough, F. H., Janis, C. M. & Heiser, J. B. Os Diápsida da Era Mesozoica: Dinosauria, Crocodylia e Aves. *A vida dos vertebrados*. 4 ed. São Paulo, São Paulo, Brasil: Editora Atheneu. p. 389.

Preto, N., Kustatcher, E. & Winganall, P. B. 2010. Triassic climate - State of the art and perspectives. *Paleogeography, Paleoclimatology and Paleoecology*, 290: 1-10.

Price, G. J. 2008. Taxonomy and paleobiology of the largest-ever marsupial *Dipropodon* Owen 1838 (Dipropodontidae Marsupialia). *Zoology Journal Linnean Society*, 153: 369-397.

Raath, M. A, Oesterlen, P. M. & Kitching, J. W. 1992. First record of Triassic Rhynchosauria (Reptilia: Diapsida) from the Lower Zambezi Valley, Zimbabwe. *Paleontologia Africana*, 29:1-10.

Rayner, R. J. 1992. *Phyllothea*: the pastures of Late Permian. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 92: 31-40.

Retallack, G. J. 1977. Reconstructing Triassic vegetation of eastern Australasia: a new approach for the biostratigraphy of Gondwanaland. *Alcheringa*, 1: 247-277.

Romer, A. S. 1962a. La evolución explosiva de los rincosaurios del Triásico. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales. *Ciencias Zoológicas VIII*: 1-14.

Romer, A. S., Wright, N. E., Edinger, T. & Frank, R. V. 1962b. Bibliography of fossil vertebrates exclusive of North America, 1509-1927. *The Geological Society of America*, 87.

Rothwell, G. W. & Holt, B. F. 1997. Fossils and phenology on the evolution of *Ginkgo biloba*. In: Hori, T, Ridge, R. W., Tulecke, W., Del Tredici, P., Trémouillaux-Guiller, J & Tobe, H. (Eds.) *Ginkgo biloba* - a global treasure from biology to medicine. *Springer Verlag*, Tokio, 183-206.

Rowe, T. 1979. *Placerias*, an unusual reptile from the Chinle Formation. *Plateu*, 51: 30-32.

Rubidge, B. S. & Hopson, J. A. 1996. A primitive anomodont therapsid from the base of the Beaufort Group (Upper Permian) of South Africa. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 117: 115-139.

Spalletti, L. A., Artabe, A. E. & Morel, E. M. 2002. Geological factors and evolution of Southwestern Gondwana Triassic Plants. *International Association for Gondwana Research*, 6(1): 119-134.

Schultz, C. L. 1991. Os rincossauros sul-americanos e suas relações com outros representantes do grupo. Tese (Doutorado em Geociências). Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Schultz, C. L. Rincossauros - os herbívoros que dominaram o mundo no Triássico. *Vertebrados fósseis de Santa Maria e região*. Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil: Editora Pallotti, 2009. p (209-231).

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. *PalZ*, 90: 593-609.

Schultz, C. L., Martinelli, A. G., Soares, M. B., Pinheiro, F. P., Kerber, L., Horn, B. L. D., Pretto, F. A., Müller, R. T. & Melo, T. P. 2020. Triassic faunal successions of the Paraná Basin, southern Brazil. *Journal of South America Earth Sciences*, 104: 1-24.

Schwanke, C & Machado, M. 1995. Reconstrução paleobiogeográfica do Gondwana (Triássico) mediante o estudo dos dicinodontes. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia UBEA/PUCRS, Série Ciências da Terra*, 1: 51-56.

Schwanke, C & Vega, C. S. Os Dicinodontes. *Vertebrados Fósseis de Santa Maria e Região*. Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil: Editora Pallotti, 2009. p (127-151).

Sill, W. D. 1970. Scaphonyx sanjuanensis, nuevo rincosaurio (Reptilia) de la Formación Ischigualasto, Triasico de San Juan, Argentina. *Ameghiniana* 7, 341-354

Sill, W. D. 1971a. Functional morphology of the rhynchosaur skull. *Forma et Functio* 4: 303-318.

Sill, W. D. 1971b. Implicaciones estratigráficas y ecológicas de los rincosaurios. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 26(3): 281-297.

Snow, E. L. & Walter, G. H. 2007. Large seeds extinct vectors and contemporary ecology: testing dispersal in a locally distributed cycad *Macrozamia lucida* (Zamiaceae). *Austral Journal of Botany* 55: 592-600.

Spalletti, L. A., Artabe, A. E. & Morel, E. M. (2002). Geological Factors and Evolution of Southwestern Gondwana Triassic Plants. *Gondwana research* 6 (1), 119-134.

Speer, B. 2000. Introduction to the Bennettitales. Online. Disponível em: <https://ucmp.berkeley.edu/seedplants/bennettitales.html> (acessado em abril de 2021).

Stanislavsky, F. A. 1973. The new genus *Toretza* from the Upper Triassic of the Donetz and its relationship to the genera of the order Ginkgoales. *Paleontological Journal* 1: 88-96.

Sun, T. D., Orchard, M. J., Kocsis, A. T. & Joachimski, M. M. 2020. Carnian-Norian (Late Triassic) climate change: Evidence from conodont oxygen isotope thermometry with implications for reef development and Wrangellian tectonics. *Earth and Planetary Science Letters*, 534: 1-14.

Surkov, M. V. & Benton, M. J. 2004. The basicranium of dicynodonts (Sinapsida) and its use in phylogenetics analysis. *Paleontology*, 47: 619-638.

Tang, W. 1989. Seed dispersal in the cycad *Zamia pumila* in Florida. *Canadian Journal of Botany*, 67: 2066-2070.

Tiffney, B. H. 1984. Seed size, dispersal syndromes and the rise of angiosperms: evidence and hypothesis. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 71: 551-576.

Treutlein, J. & Wink M. 2002. Molecular phylogeny of cycads inferred from *rbcL* sequences. *Naturwissenschaften*, 89: 221-225.

Thieret, J. W. 1958. Economic botany of cycads. *The Society of Economic Botany*, 67: 2066-2070.

Van Der Pijil. 1982. Principles of dispersal in higher plants. *Springer*, New York.

Vega-Dias, C. 2005. Os dicinodontes triássicos (Synapsida, Therapsida): morfologia, filogenia e paleobiologia. Tese (Doutorado em Ciências). Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Wada, K. 2005. *Ginkgo* seed poisoning. *Chudoku Kenkyu*, 18: 11-16.

Wada, K., Ishigaki S., Ueda, K., Sakata, M. & Haga, M. 1988. An antivitamin B6, 4'-O-metilpiridoxine, from the seed of *Ginkgo biloba*. *Chemical and Pharmaceutical Bulletin*, 33: 355-357.

Werning, S. & Laurin, M. 2016. Bone histology and growth in *Stenaulorhynchus stockleyi* (Archosauromorpha: Rhynchosauria) from the Middle Triassic of the Ruhuhu Basin of Tanzania. *General Paleontology, Systematics and Evolution*, 15: 163-179.

Wieland, G. R. 1925. Dinosaur feed. *Science*, 61: 601-603.

Whiting, M. G. 1963. Toxicity of cycads. *The Society of Economic Botany*, 17: 271-302.

Yoshimura, T., Udaka N., Morita, J., Jinyu, Z., Sasaki, K., Kobayashi D. & Wada, K. 2006. High performance liquid chromatographic determination of ginkgotoxin and ginkgotoxin-5'-glucoside in *Ginkgo biloba* seeds. *Journal of Liquid Chromatography and Related Technologies*, 29: 605-616.

Zhifeng, G. & Thomas, B. A. 1989. A review of fossil cycads megasporophylls, with new evidence of *Crossozamia pomel* and its associated leaves from the lower permian of Taiyuan, China. *Review of Paleobotany and Palynology*, 60: 205-233.

Zhou, Z. Y. 1997. Mesozoic ginkgoalean megafossils: a systematic review. In: Hori, T., Ridge, R. W., Tulecke, W., Del Tredici, P., Trémouillaux-Guiller, J & Tobe, H. (Eds.) *Ginkgo biloba* - a global treasure from biology to medicine. *Springer Verlag*, Tokio, 183-206.

Zhou, Z. Y. 2009. An overview of fossil ginkgoales. *Paleoworld*, 18(1): 1-22.

Zhou, Z. Y. & Wu, X. W. 2006. Early Mesozoic radiation and diversification of ginkgoaleans. In: Rong, J. Y., Fang, Z. J., Zhou, Z. H., Zhan, R. B., Wang, X. D., Yuan, X. L. (Eds.) *Originations, radiations and biodiversity changes - evidences from the Chinese fossil record*. *Science Press*, Beijing, 519-549.

Zhou, Z. Y., Zhang, B. L., Wang, Y. D., Guignard, G. 2002. A new *Karkeniania* (Ginkgoales) from the Jurassic Yima Formation, Henan, China and its megaspore membrane ultrastructure. *Review of Paleobotany and Palynology*, 120: 91-105.