

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL  
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS**

**DESENVOLVIMENTO E MICROESTRUTURA VERTEBRAL EM MESOSAURIDAE DO  
PERMIANO DA BACIA DO PARANÁ**

**THIAGO CARLISBINO**

**ORIENTADOR - Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz**

**Porto Alegre - 2019**

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL  
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS**

**DESENVOLVIMENTO E MICROESTRUTURA VERTEBRAL EM MESOSAURIDAE DO  
PERMIANO DA BACIA DO PARANÁ**

THIAGO CARLISBINO

ORIENTADOR - Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz

**BANCA EXAMINADORA**

Prof. Dr. Agustin Guillermo Martinelli – Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernadino Rivadavia", Argentina.

Prof. Dra. Graciela Piñeiro – Departamento de Paleontología, Universidad de la Republica, Uruguay.

Prof. Dra. Marina Bento Soares – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brasil.

Dissertação de Mestrado apresentada como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ciências.

Porto Alegre - 2019

### CIP - Catalogação na Publicação

Carlisbino, Thiago  
Desenvolvimento e microestrutura vertebral em  
Mesosaurideos do Permiano da Bacia do Paraná / Thiago  
Carlisbino. -- 2019.  
60 f.  
Orientador: Cesar Leandro Schultz.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal do  
Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências, Programa  
de Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre, BR-RS,  
2019.

1. Paleohistologia. 2. Microestrutura óssea. 3.  
Mesosauridae. 4. Parareptilia. 5. Permiano. I.  
Schultz, Cesar Leandro, orient. II. Título.

## AGRADECIMENTOS

À minha vó Helena Sandri Güntner e a minha tia Maria Elizabeth Güntner (*in memoriam*) por contribuírem no meu crescimento pessoal e a me incentivarem a estudar.

Ao Programa de Pós-Graduação em Geociências da Universidade do Rio Grande do Sul (PPGGEO-UFRGS) pelo apoio durante o mestrado.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo financiamento desta pesquisa por meio da bolsa de mestrado.

Ao Museu de Ciências Naturais do Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná (MCN-SCB-UFPR) pelo apoio ao desenvolvimento deste trabalho.

Ao biólogo e diretor do MCN-SCB-UFPR, Fernando Antonio Sedor, pelas sugestões em relação ao trabalho e pelo fornecimento de espécimes para estudo.

Ao Laboratório de Paleontologia de Vertebrados da Universidade Federal do Rio Grande do Sul por fornecer a infraestrutura, espécimes e equipamento necessário para execução deste trabalho.

Ao Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz por aceitar o convite de orientador e levantar questões importantes acerca deste trabalho, dessa forma, contribuindo no meu crescimento como profissional.

Ao Luiz Flávio Lopes pela contribuição na confecção das fotos dos espécimes.

Ao Laboratório de Análises de Minerais e Rochas (LAMIR) por fornecer o equipamento necessário para microfotografias.

Finalmente, a todos que direta ou indiretamente fizeram parte desta jornada, meu obrigado.

## RESUMO

Os mesossaurídeos são os amniotas mais antigos com adaptações para a vida em ambiente aquático. No Brasil, seus fósseis ocorrem em quantidade considerável nas rochas da Formação Irati (Kunguriano da Bacia do Paraná). Apesar de sua abundância, pouco de sua microestrutura óssea é conhecida. Nesta dissertação de mestrado, organizada em forma de artigo científico, são apresentadas a descrição da microestrutura vertebral de alguns fósseis de Mesosauridae provenientes de Goiás e Rio Grande do Sul. As vértebras são compostas por osso periosteal lamelar-zonal pouco vascularizado. Internamente, ocorre osso endocondral apresentando evidências de remodelamento ósseo (i.e. ósteons e cavidades de erosão). Os elementos vertebrais se desenvolvem em diâmetro por acréscimo de osso periosteal, enquanto que o crescimento em comprimento é promovido por ossificação endocondral. Cartilagem calcificada ocorre junto ao osso endocondral e em regiões articulares. O centro vertebral é anficélico e perfurado nos Mesosauridae e a cartilagem notocordal, na forma de tecido condroide, foi preservada em alguns espécimes. O tecido condroide apresenta lacunas de condrócitos de formato arredondado organizados individualmente ou formando grupos isógenos, similar ao encontrado em *Sphenodon punctatus*. Curvaturas no processo espinhoso de vértebras toracomolombares e caudais foram identificadas e associadas a processos patológicos e defeitos de desenvolvimento da musculatura epaxial. Determinadas vértebras caudais apresentam um sulco transversal na porção média do centro. No entanto, a hipótese de autotomia caudal nestes tetrápodes foi descartada devido à ausência de um plano claramente definido para fratura no centro vertebral, como ocorre em lepidossauros e *Captorhinus*. Adicionalmente, é apresentado um contexto acerca do tecido ósseo e cartilaginoso dos vertebrados, juntamente com detalhes sobre trabalhos prévios de microestrutura óssea em mesossaurídeos.

## ABSTRACT

Mesosaurids are the oldest amniotes with adaptations to live in the aquatic environment. In Brazil, their fossils occur in considerable quantity in rocks of the Irati Formation (Kungurian of the Paraná Basin). Despite its abundance, little is known about their bone microstructure. In this Master's thesis, organized as a scientific paper, the description of the vertebral microstructure of Mesosauridae fossils from Goiás, Paraná and Rio Grande do Sul States is presented. The vertebrae are composed of lamellar-zonal periosteal bone with scattered vascularity. Internally endochondral bone occurs presenting evidence of bone remodeling (i.e. osteons and erosion cavities). The vertebral elements develop in diameter by accretion of periosteal bone while growth in length is provided by endochondral ossification. Calcified cartilage occurs together with endochondral bone in articular regions. The vertebral centrum of Mesosauridae is anficelic and perforated and notochordal cartilage in the form of chondroid tissue has been preserved in some specimens. Chondroid tissue has rounded-shaped chondrocyte lacunae organized individually or in isogenous groups similar to that found in *Sphenodon punctatus*. Curvatures in the spinal process of thoracomolumbar and caudal vertebrae were identified and associated with pathological processes and defects in development of the epaxial musculature. Certain caudal vertebrae have a transverse sulcus in the middle portion of the centra. However, the hypothesis of caudal autotomy in these tetrapods was discarded due to the absence of a true fracture plane in the vertebral centrum like that occurring in lepidosaurs and *Captorhinus*. Additionally, a context about vertebrate bone and cartilaginous tissue is presented together with details on previous work on bone microstructure in mesosaurids.

## SUMÁRIO

<b>Sobre a estrutura desta Dissertação:</b> .....	4
<b>PARTE I</b> .....	5
<b>1. INTRODUÇÃO</b> .....	5
<b>2. OBJETIVOS</b> .....	6
<b>3. MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	6
<b>4. CONTEXTUALIZAÇÃO</b> .....	9
4.1. Contexto geológico.....	9
4.1.1. Paleontologia da Formação Irati .....	10
4.2. Os tecidos esqueléticos dos vertebrados e como estes ocorrem nos mesossaurídeos ..	11
4.2.1. A cartilagem.....	11
4.2.2. O tecido ósseo .....	13
4.3. O desenvolvimento vertebral e sua relação com a notocorda.....	22
4.3.1. Desenvolvimento .....	22
4.3.2. O papel da notocorda no desenvolvimento do centro .....	23
<b>5. ANÁLISE INTEGRADORA</b> .....	25
<b>6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	27
<b>PARTE II</b> .....	34
<b>7. ARTIGO</b> .....	34

**Sobre a estrutura desta Dissertação:**

Esta dissertação de mestrado está estruturada em torno de um artigo a ser submetido em periódico científico indexado e classificado entre os estratos A1 a B3 do Qualis da CAPES, conforme a *Norma 103 - Submissão de teses e dissertações na forma de artigos* do PPGGEO - UFRGS. Conseqüentemente, sua organização compreende as seguintes partes principais:

- a) Introdução sobre o tema e descrição do objeto de pesquisa do Mestrado, onde estão sumarizados o objetivo, a filosofia de pesquisa desenvolvida e a contextualização sobre o tema de pesquisa, seguidos de uma discussão integradora contendo os principais resultados e interpretações deles derivados.
- b) Artigo submetido em periódico com corpo editorial permanente e revisores independentes, escrito pelo autor durante o desenvolvimento de seu Mestrado.
- c) Anexos, compreendendo: resumos publicados em eventos, relacionados ao tema da dissertação, bem como documentação gráfica (e.g. fotografias, figuras, tabelas) que não puderam ser incluídas no artigo devido à dimensão ou natureza.

Inicialmente será apresentada uma breve introdução sobre os mesossaurídeos, incluindo aspectos geológicos, paleobiológicos, paleoecológicos e paleobiogeográficos e o objetivo desta dissertação de mestrado. Em seguida, é apresentada uma contextualização acerca do estudo da microestrutura óssea em mesossaurídeos. O artigo resultante desta dissertação é apresentado ao final do trabalho.



## PARTE I

### 1. INTRODUÇÃO

Os mesossaurídeos compreendem um grupo de amniotas aquáticos do Permiano gonduânico (Araújo, 1976), mas apesar de seus fósseis serem abundantes e de fácil reconhecimento, sua posição filogenética ainda é incerta (e.g. Hill, 2005; Laurin & Piñeiro, 2018; MacDougall et al. 2018). Às vezes, o grupo é recuperado em análises filogenéticas como o táxon-irmão para todos os outros amniotas (Hill, 2005), outras numa posição basal dentro de Sauropsida (por exemplo, Laurin & Reisz, 1995; Laurin & Piñeiro, 2018) ou ainda aparece como o mais basal dos Parareptilia (por exemplo Modesto, 1999 Tsuji & Müller, 2009; MacDougall et al., 2018). Dentre os estudos histológicos até hoje efetuados para o grupo, nenhum abordou aspectos da microestrutura e desenvolvimento vertebral, focando apenas no fenômeno da paquiosteosclerose.

Estudos de microestrutura em vertebrados fósseis vêm sendo realizados desde o século XIX. Pioneiro deste tipo de estudo em vertebrados fósseis é o famoso anatomista inglês Richard Owen. Seu tratado de anatomia e microestrutura dentária *Odontography* de 1840 divulgou pela primeira vez a diversidade de formas e da estrutura microscópica dos dentes em vertebrados atuais e fósseis. Trabalhos publicados de microestrutura com ênfase em ossos fossilizados surgiram anos mais tarde (e.g. Quekett, 1855). Atualmente, a análise da microestrutura, seja dentária ou óssea, é uma ferramenta muito utilizada para se inferir aspectos da paleobiologia dos táxons fósseis, como fisiologia, patologia e desenvolvimento em vários níveis (i.e. de determinado elemento esquelético ou espécie) (e.g. Danto et al. 2016).

Dentre os diversos artigos nos quais os Amniota foram estudados do ponto de vista da microestrutura, poucos abordaram os pararrépteis, sendo os procolofonídeos e os pareiassauros os mais estudados do “grupo”. Os primeiros trabalhos de cunho paleohistológico em mesossaurídeos enfocaram o fenômeno da paquiosteosclerose (e.g. Nopcsa & Heidsieck, 1934; Kaiser, 1960). Estudos detalhados sobre o tecido ósseo dos tetrápodes, incluindo os mesossaurídeos, surgiram no final da década de 60 com os trabalhos de Armand de Ricqlès (1968-1981). Ao propor um sistema de

classificação para os tecidos ósseos (ver Ricqlès, 1975), ele descreveu pela primeira vez de forma sistemática ossos dos apêndices locomotores e costelas dos mesossaurídeos (Ricqlès, 1974b). Elementos vertebrais foram descritos posteriormente por Timm & Araújo-Barberena (2006), mas com enfoque na análise de tecidos moles.

Em estudo preliminar, Carlisbino & Sedor (2016) reportaram a ocorrência de tecido semelhante à cartilagem preservado nos canais notocordais de diversas vértebras toracolombares de indivíduos considerados adultos. Nos tetrápodes, a notocorda geralmente é transiente, sendo que o canal vai obliterando com o prosseguimento do desenvolvimento do indivíduo. Dessa forma, a presença de canal notocordal aberto em centros vertebrais pode ser um indicador do estágio ontogenético nos amniotas. No entanto, há amniotas em que a notocorda permanece durante toda a vida do animal (Jonasson et al. 2012). Portanto, a abordagem do ponto de vista microestrutural em vértebras de mesossaurídeos revela-se como uma importante ferramenta para acessar informações paleobiológicas para este grupo.

## **2. OBJETIVOS**

O objetivo do presente trabalho é estudar, por meio de secções delgadas, a microestrutura vertebral dos Mesosauridae. Pretende-se realizar a descrição detalhada da organização microestrutural de vértebras das diferentes regiões da coluna e, quando possível, comparar os resultados obtidos com outros amniotas e tecer aspectos referentes à paleobiologia dos mesossaurídeos.

## **3. MATERIAL E MÉTODOS**

Estudos com mesossaurídeos acontecem há pelo menos 150 anos (e.g. Gervais, 1865). No entanto, a taxonomia do grupo ainda é complicada. Alguns materiais utilizados neste trabalho foram encontrados incompletos ou isolados e tentativamente atribuídos a um dos três táxons reconhecidos para o grupo (Tabela 1) baseando-se em trabalhos de Araújo (1976), Oelofsen & Araújo (1983), Modesto (1996; 2010) e Sedor & Ferigolo (2001). *Mesosaurus tenuidens* apresenta crânio curto em relação ao pescoço, dentes longos, costelas espessas (i.e. paquiostóticas) e arcos hemais não

paquiostóticos (Araújo, 1976; Oelfosen & Araújo, 1983). *Stereosternum tumidum* apresenta crânio e pescoço similar em comprimento, dentes longos (Araújo, 1976; Oelfosen & Araújo, 1983) e processo supraneural em vértebras toracolombares que são consideradas autapomorfias para o táxon por Modesto (1999). *Brazilosaurus sanpauloensis* apresenta crânio curto em relação ao pescoço, dentes pequenos e cônicos e costelas não paquiostóticas (Shikama & Ozaki, 1966). Para distinguir *Stereosternum* e *Brazilosaurus* de *Mesosaurus*, Oelfosen & Araújo (1983) citam a presença de arco hemal paquiostótico nos dois primeiros gêneros.

Os espécimes utilizados no desenvolvimento deste projeto consistem em esqueletos (parciais e/ou completos) de mesossaurídeos procedentes dos estados de Goiás, Paraná e Rio Grande do Sul, depositados em coleções científicas do Museu de Ciências Naturais da UFPR e do Laboratório de Paleontologia de Vertebrados da UFRGS. Adicionalmente, também foi utilizada uma vértebra caudal autotômica de *Sphenodon punctatus* para comparações.

**Tabela 1.** Espécimes utilizados no estudo.

<b>Táxon/nº</b>	<b>Região da coluna</b>	<b>Local de coleta</b>
<i>Brazilosaurus sanpauloensis</i> (UFRGSPV0612-P-L01)	Cervical	Passo do São Borja (RS)
<i>Brazilosaurus sanpauloensis</i> (UFRGSPV0612-P-L02)	Cervical	Passo do São Borja (RS)
<i>Stereosternum tumidum</i> (UFRGSPV0614-P-L01)	Toracolombar	Passo do São Borja (RS)
<i>Stereosternum tumidum</i> (MCN.P.1229.L.A)	Toracolombar	Passo de São Borja (RS)
<i>Stereosternum tumidum</i> (MCN.P.1227.A)	Toracolombar	Guapirama (PR)

<i>Mesosaurus tenuidens</i> (MCN.P.1228.L.A)	Toracolombar	Portelândia (GO)
<i>Mesosaurus tenuidens</i> (UFRGSPV0597-P-L01)	Caudal	Passo do São Borja (RS)
<i>Stereosternum tumidum</i> (MCN.P.1227.B)	Caudal	Guapirama (PR)
UFRGSPV0269-P-L01	Caudal	Passo do São Borja (RS)
UFRGSPV0613-P-L01	Caudal	Passo do São Borja (RS)
<i>Sphenodon punctatus</i> (UFRGSPV82-Z-L01)	Caudal	Taurunga, Nova Zelândia

Os fósseis a utilizados neste estudo encontravam-se em estágio de preparação ou totalmente preparados de forma mecânica. A preparação mecânica foi realizada com a utilização de agulhas de aço, agulhas entomológicas, agulhas de aço Widia, equipamentos pneumáticos e pincéis, seguindo os métodos usuais para vertebrados fósseis (e.g. Camp & Hanna 1937; Leiggi & May 1994). Para evitar que os espécimes fossem danificados pela preparação, estes foram impregnados com polímero de etilmetacrilato e metilacrilato (Paraloid B-72<sup>®</sup>) dissolvido em acetona para aumentar a resistência. A infraestrutura para a preparação de espécimes foi fornecida pelo Laboratório de Paleontologia de Vertebrados da Universidade Federal do Rio Grande do Sul e pelo Museu de Ciências Naturais do Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná.

Para estudos da microestrutura óssea, foram confeccionadas secções delgadas obtidas por meio da técnica de desgaste (e.g. Chinsamy & Raath, 1992). As amostras foram incluídas em resina poliéster de baixa viscosidade (Arazyn<sup>®</sup> 1.0#08) com catalisador de peróxido metil etil cetona (Butanox<sup>®</sup> M-50). O processo de catalisação e endurecimento da resina de poliéster dura aproximadamente 24 horas. Posteriormente, o material foi montado em lâminas histológicas (75 por 25 mm), desgastado e polido até a espessura desejada. Todas as etapas para a confecção das secções delgadas foram

executadas pelo próprio autor do trabalho, nos laboratórios acima mencionados. As secções foram analisadas sob microscópio óptico (luz convencional e polarizada) fotografadas e comparadas com a literatura especializada.

## **4. CONTEXTUALIZAÇÃO**

### **4.1. Contexto geológico**

Os fósseis de Mesosauridae utilizados no presente estudo ocorrem em rochas da Formação Irati, Kunguriano da Bacia do Paraná (Araújo, 1976; Santos et al. 2006). A Bacia do Paraná é uma depressão deposicional situada no centro-leste do continente sul-americano e inclui porções territoriais do Brasil, Paraguai, Uruguai e Argentina, se estendendo por uma área de aproximadamente 1.700.000 km<sup>2</sup> (Holz et al. 2010). Esta bacia é preenchida por rochas sedimentares de idade paleozoica, mesozoica (incluindo derrames vulcânicos) e localmente por rochas cenozoicas (Schneider et al. 1974; Milani et al. 2007). No Brasil, sua área de ocorrência se estende desde o estado do Mato Grosso até o Rio Grande do Sul (Schneider et al. 1974).

O registro estratigráfico da Bacia do Paraná foi organizado por Milani (1997) nas Supersequências Rio Ivaí, Paraná, Gondwana I, Gondwana II, Gondwana III e Bauru. A Supersequência Gondwana I compreende os sedimentos do Paleozoico e início do Mesozoico, incluindo os Grupos Itararé, Guatá e Passa Dois (na base do qual se encontra a Formação Irati) (Milani et al. 2007).

O Grupo Passa Dois é a associação de unidades litoestratigráficas que compõem parte da porção permiana da Bacia do Paraná. Neste grupo estão incluídas as formações Irati, Serra Alta, Teresina e Rio do Rasto (Schneider et al. 1974). Sua área de ocorrência vai do estado de Goiás até o Rio Grande do Sul.

A Formação Irati é formalmente dividida em duas subunidades, o Membro Taquaral (inferior) composto principalmente por siltitos e lamitos e o Membro Assistência (superior) composto por lamitos e folhelhos ricos em matéria orgânica, intercalados por calcários (Holz et al. 2010). O sistema deposicional do Membro Taquaral é interpretado como marinho raso com conexão restrita ao mar aberto. Já o Membro Assistência é interpretado como um grande mar raso e restrito (epicontinental), mas com uma

possível conexão com o Oceano Panthalassa. Além disso, teria regiões dominadas por água doce, evidenciadas pela ocorrência de algas como *Botryococcus* sp., enquanto outras porções do mesmo corpo d'água apresentariam condições hipersalinas (Holz et al. 2010).

Correlações lito e bioestratigráficas da Formação Irati foram feitas com outras unidades geológicas gonduânicas, tais como a Formação Mangrullo (Uruguai), Formação Chacabuco (Argentina e Paraguai), Formação Whitehill (África) e Formação B2 (Ilhas Falkland) (Araújo, 2001; Beder, 1923; Delaney & Goñi, 1963; Oelofsen & Araújo, 1983).

Uma idade absoluta para a Formação Irati foi obtida por Santos et al. (2006) pelo método U-Pb SHRIMP em zircões. Os autores obtiveram a idade de  $278.4 \pm 2.2$  milhões de anos, inserindo assim a Formação Irati no andar Kunguriano (Cohen et al. 2013).

#### 4.1.1. Paleontologia da Formação Irati

Em termos de microfósseis, a Formação Irati é caracterizada pela presença do palinomorfo *Lueckisporites virkkiae*, o qual também representa uma zona de intervalo para a unidade (Santos et al. 2006). Além deste, acritarcos, *Botryococcus* sp., cianófitas, clorófitas e estruturas de origem microbiana também são encontrados (Araújo, 2001; Calça & Fairchild, 2004; Calça, 2008; Lages, 2004).

A macroflora é composta por fósseis de glossopterídeas, cordaites e coníferas, sendo esta associação denominada de flora *Polysolenoxylon-Glossopteris* (Iannuzzi & Souza, 2005).

Dentre os metazoários fósseis, ocorrem invertebrados e vertebrados que estão geralmente associados ao ambiente aquático. Dentre os invertebrados, foram reportados crustáceos e insetos (Rösler et al. 1981; Pinto & Ornellas, 1981). Já entre os vertebrados foram encontrados elementos esqueléticos (e.g. escamas e dentes) de peixes e um provável Temnospondyli (Lages, 2004; Chahud & Petri, 2010), representado por um único dente, mal preservado.

Os mais conhecidos representantes da Formação Irati, porém, são os Mesosauridae, encontrados em abundância na forma de restos de esqueletos articulados e desarticulados (Araújo, 1976; Sedor & Ferigolo, 2001; Soares, 2003). O grupo

representa uma linhagem basal de amniotas adaptados ao ambiente aquático (Araújo, 1976; Modesto, 1999, 2010; Oelofsen & Araújo, 1983). Atualmente, a Família Mesosauridae Baur (1889) inclui três gêneros monoespecíficos: *Mesosaurus tenuidens* Gervais (1865), *Stereosternum tumidum* Cope (1886) e *Brazilosaurus sanpauloensis* Shikama & Ozaki (1966).

#### 4.2. Os tecidos esqueléticos dos vertebrados e como estes ocorrem nos mesossaurídeos

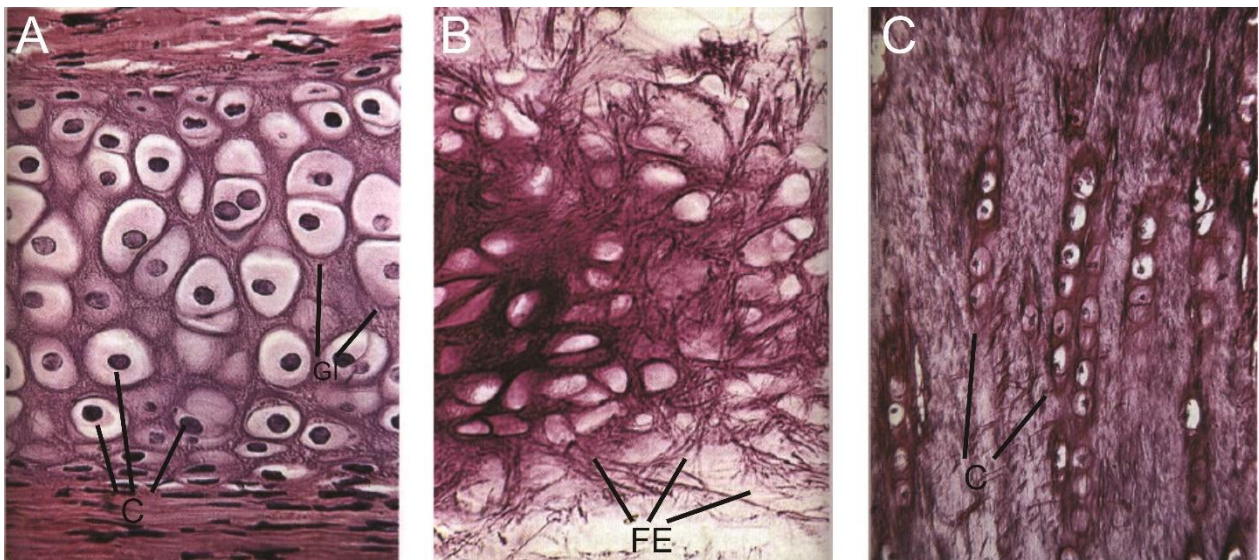
As estruturas internas que têm primariamente a função de sustentar o organismo dos vertebrados possuem uma história antiga na evolução da vida, tendo sua origem remontando ao pré-cambriano. Os vertebrados apresentam quatro tipos básicos de tecidos esqueléticos: cartilagem, dentina, esmalte e osso (Donoghue et al. 2006). No presente trabalho, serão abordadas a cartilagem e o osso, enfatizando os modos de ocorrência destes tecidos nas vértebras dos mesossaurídeos.

##### 4.2.1. A cartilagem

A cartilagem é um tecido avascular composto por células (i.e. condrócitos, condroblastos, condroclastos) envolvidos por uma matriz extracelular composta principalmente por glicosaminoglicanos, proteoglicanos e sulfato de condroitina. A cartilagem é depositada pelos condroblastos e removida pelos condroclastos. Diferentemente das células do tecido ósseo, as células da cartilagem não possuem sistema canalicular. Cada célula é separada uma da outra por meio de uma matriz pericelular e outra extracelular. A cartilagem pode apresentar duplas ou tétrades de células, organização denominada de grupo isógeno. Estas células ocupam cavidades denominadas de lacuna (Hall, 2005; Kardong, 2012; Junqueira & Carneiro, 2005).

Entre as cartilagens há três tipos principais: elástica, fibrosa (=fibrocartilagem) e hialina, sendo que a função de cada uma é determinada pelo tipo e quantidade de fibras presentes na matriz extracelular. A classificação das cartilagens é baseada na composição da matriz extracelular (Hall, 2005; Kardong, 2012; Junqueira & Carneiro, 2005).

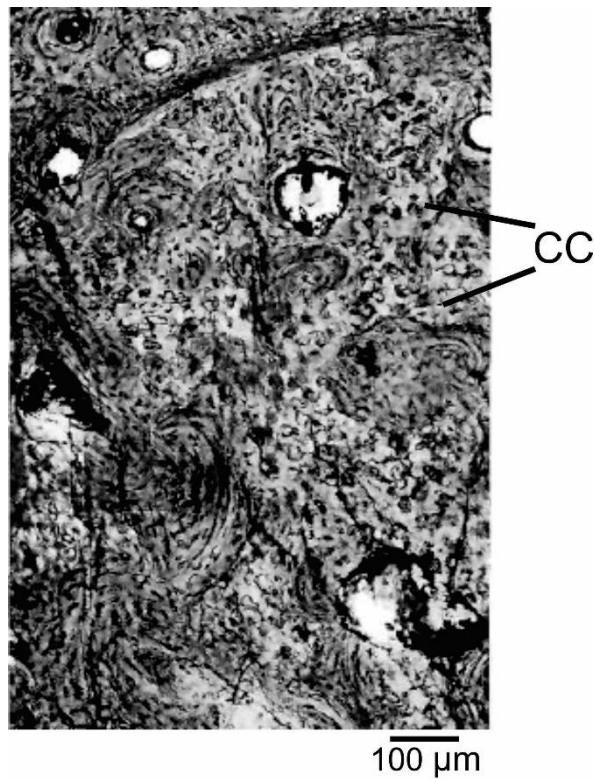
A cartilagem elástica contém grande quantidade de fibras elásticas na matriz extracelular. Este tipo de cartilagem ocorre na epiglote, tubo de eustáquio e orelha externa. A fibrocartilagem apresenta grande quantidade de colágeno fibroso acompanhada da deposição de colágeno tipo I e ocorre em regiões articulares (e.g. disco intervertebral). Devido à matriz fibrosa, os condrócitos da fibrocartilagem ficam alinhados em fileiras, o que facilita sua identificação em material fóssil (Fig. 1). Já a cartilagem hialina, o tipo mais comum no esqueleto dos vertebrados, contém matriz composta abundantemente por glicosaminoglicanos (Hall, 2005; Kardong, 2012; Junqueira & Carneiro, 2005).



**Figura 1.** Tecido cartilaginoso encontrado em vertebrados. A. cartilagem hialina. B. Cartilagem elástica. C. Fibrocartilagem. Abreviações: C, condrócitos; FE, fibras elásticas; GI, grupos isógenos. Retirado de Junqueira & Carneiro (2005).

A cartilagem pode ser substituída por osso durante o desenvolvimento do organismo em um processo conhecido como ossificação endocondral. Neste caso, a cartilagem se mineraliza com fosfato de cálcio. Após completar o processo de mineralização os condrócitos sofrem apoptose e a matriz extracelular é invadida por vasos sanguíneos. Com a presença de vasos sanguíneos, os osteoclastos conseguem destruir a cartilagem calcificada sendo então depositado na região tecido ósseo pelos osteoblastos (Fratzel, 2008). No entanto, resquícios de cartilagem calcificada podem ocorrer nos interstícios do osso endocondral, podendo ser reconhecida em fósseis (Fig. 2).





**Figura 2.** Cartilagem calcificada junto ao osso endocondral em costela de *Mesosaurus tenuidens*. Abreviações: CC, cartilagem calcificada. Retirado de Ricqlès (1974b).

A presença de cartilagem calcificada também pode ser usada como indicador de estágio ontogenético devido à sua abundância nas porções proximais e distais de ossos de indivíduos juvenis (Chinsamy-Turan, 2005; Houssaye, 2013). Em vertebrados que apresentam elementos ósseos paquiostóticos, como os mesossaurídeos, a cartilagem calcificada ocorre frequentemente (e.g. Ricqlès, 1974b; Houssaye, 2013).

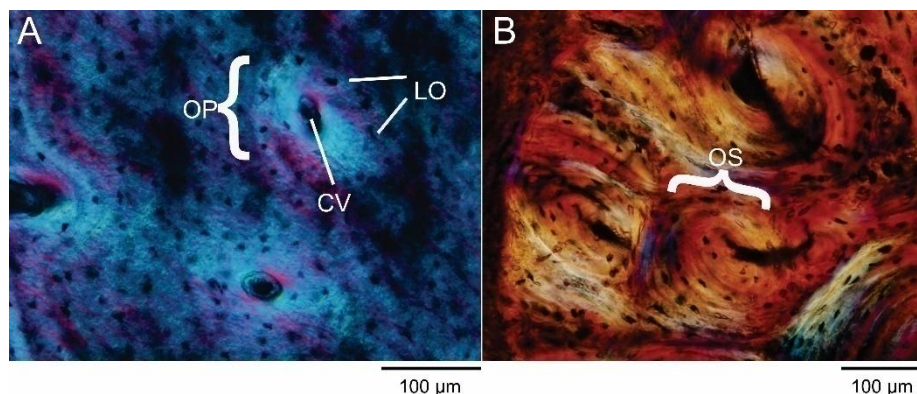
#### 4.2.2. O tecido ósseo

O osso é um tecido vascularizado, composto por células (e.g. osteócitos, osteoblastos, osteoclastos) e fibras de colágeno envoltas por uma matriz extracelular inorgânica mineralizada por hidroxiapatita. Cada osteócito fica preso na matriz extracelular em um espaço denominado de lacuna de osteócito (Hall, 2005; Kardong, 2012; Junqueira & Carneiro, 2005). Em fósseis, geralmente são as lacunas de osteócitos que se preservam e não o osteócito propriamente dito (Francillon-Vieillot et al. 1990).

O tecido ósseo é ativo, regulador da homeostase mineral do organismo e consumidor de altas taxas de oxigênio. Cada osteócito apresenta projeções protoplasmáticas que conectam cada célula do entorno, por meio dos *canaliculi*, servindo como pontos de comunicação e, dessa forma, mantendo suas funções fisiológicas. A forma, tamanho, quantidade e ramificação dos canaliculos é variável de acordo com o táxon ou estágio ontogenético (Ricqlès, 1975; Francillon-Vieillot et al. 1990).

O tecido ósseo é depositado pelos osteoblastos e modelado (podendo ser modelado mais de uma vez, i.e. remodelamento) e removido pelos osteoclastos. O primeiro tecido ósseo formado é denominado de osso primário, o qual, após ser reabsorvido e remodelado por osteoblastos e osteoclastos, torna-se o osso secundário (Ricqlès, 1975; Francillon-Vieillot et al. 1990).

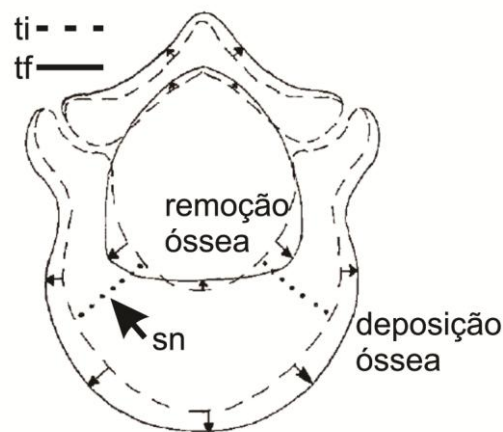
A matriz óssea apresenta diversos canais vasculares que possuem implicações na identificação de um osso primário ou secundário. Cada canal vascular pode apresentar lacunas de osteócitos arranjadas concentricamente em seu entorno, formando pequenos cilindros. Esta organização de osteócitos e canais vasculares é denominada de ósteon. No tecido ósseo primário, os ósteons são formados juntamente com a matriz e são denominados de ósteons primários. Quando a região é reabsorvida, novos ósteons podem ser formados. Esta nova geração de ósteons que se sobrepõem ao osso preexistente é denominada de ósteons secundários. Geralmente apresentam maior diâmetro, formam lamelas concêntricas e apresentam uma linha que os delimita, a linha cimentante (Chinsamy-Turan, 2005) (Fig. 3).



**Figura 3.** Exemplos de ósteons. A. Ósteons primários em rádio de *Alligator mississippiensis*. B. Ósteons secundários em ulna de *A. mississippiensis*. Abreviações: CV, canal vascular; LO, lacuna de osteócito; OP, ósteon primário; OS, ósteon secundário. Retirado de Woodward et al. (2014).

O tecido ósseo pode se desenvolver diretamente no mesênquima (i.e. osso intramembranoso) ou a partir de um precursor geralmente de origem cartilaginosa (i.e. osso endocondral). A maioria dos ossos intramembranosos faz parte do esqueleto dérmico (e.g. osteodermes) enquanto que os endocondrais são de origem endoesquelética (e.g. vértebras) (Francillon-Vieillot et al. 1990; Hall, 2005; Kardong, 2012).

O desenvolvimento dos elementos ósseos é dinâmico e envolve deposição e reabsorção sincrônicas. Nos ossos são reconhecidas várias superfícies: a superfície periosteal, endosteal, osteonal interna (Chinsamy-Turan, 2005). Assim como nos ossos longos, as vértebras se desenvolvem em comprimento e diâmetro (Reichman & Lewin, 1971; Daskocil et al. 1993; Houssaye et al. 2018). O crescimento em comprimento envolve ossificação endocondral, enquanto que o crescimento em diâmetro envolve aposição de tecido ósseo na superfície periosteal e remoção de osso na superfície endosteal (Reichman & Lewin, 1971; Chinsamy-Turan, 2005).



**Figura 4.** Representação esquemática de crescimento de vértebra lombar em humanos por remoção e deposição óssea. Abreviações: sn, região da sutura neurocentral; ti, representa a silhueta da vértebra original (antes do crescimento); tf, representa a silhueta da vértebra após sofrer crescimento. Retirado de Reichman & Lewin (1971).

#### 4.2.2.1. Classificação do tecido ósseo

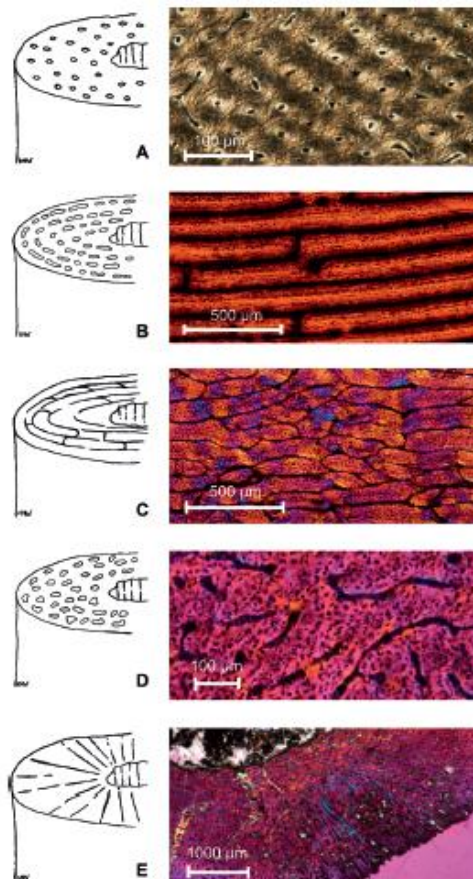
A microestrutura do tecido ósseo pode ser descrita a partir de diversos critérios, sendo comumente utilizados os de Ricqlès (1975); Francillon-Vieillot et al. (1990) e Padian & Lamm (2013) que incluem aspectos da arquitetura e desenvolvimento do

tecido ósseo, tais como: tipo de matriz óssea, grau de porosidade, padrão de vascularização e padrão de formação óssea.

O critério mais generalista classifica a arquitetura óssea de acordo com o grau de porosidade. O osso é considerado compacto ao apresentar 50% ou mais em volume mineral do que em espaço poroso (i.e. canais vasculares, cavidades de erosão). Caso o inverso ocorra, o tecido ósseo é considerado esponjoso (=canceloso) (Padian & Lamm, 2013). Geralmente, a região cortical do osso é mais compacta do que a porção endosteal. No entanto, isto pode ser alterado durante a ontogenia, sendo a porção cortical invadida por canais vasculares ou tornando-se extremamente compacta devido ao fenômeno da osteosclerose (Francillon-Vieillot et al. 1990; Houssaye, 2013).

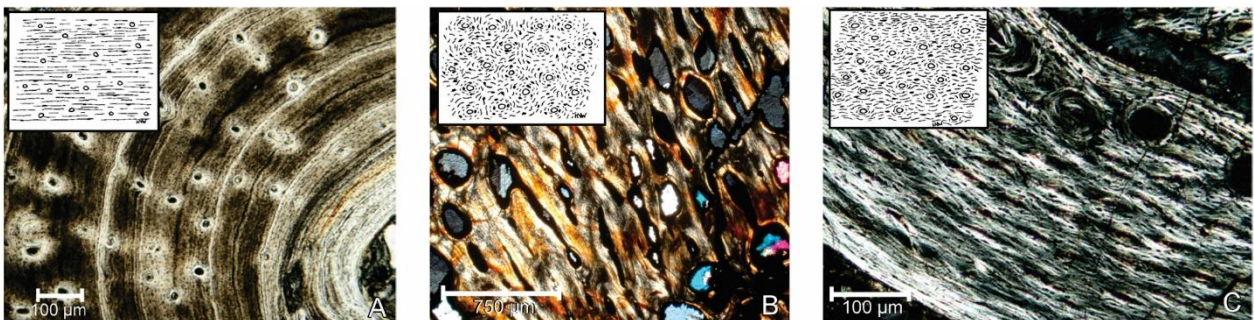
Por ser um tecido vascularizado, o arranjo dos canais vasculares também pode ser classificado (e.g. Ricqlès, 1975; Francillon-Vieillot et al. 1990; Padian & Lamm, 2013). Deve-se salientar que a visualização da orientação dos canais vasculares pode ser influenciada pelo plano de seccionamento do elemento ósseo (e.g. transversal, longitudinal, tangencial):

- Longitudinal: os canais vasculares ocorrem paralelos entre si, arranjados de forma homogênea ou não, mas orientados em única direção (Fig. 5A).
- Laminar: os canais vasculares são circunferencialmente orientados e organizados em fileiras (Fig. 5B).
- Plexiforme: os canais vasculares são circunferencialmente orientados e anastomosados por canais radiais (Fig. 5C).
- Reticular: os canais vasculares são anastomosados e orientados de forma oblíqua (Fig. 5D).
- Radial: os canais vasculares divergem a partir de um ponto, geralmente da porção endosteal ou interna (Fig. 5E).



**Figura 5.** Orientação dos canais vasculares em secção transversal. A. Longitudinal. B. Laminar. C. Reticular. C. Plexiforme. D. Reticular. E. Radial. Retirado de Padian & Lamm (2013).

O osso também pode ser classificado de acordo com sua organização fibrosa e matriz mineral. Cada organização possui implicações funcionais e fisiológicas do organismo podendo indicar taxa de deposição óssea, metabolismo e estágio ontogenético. Ricqlès (1975) e, posteriormente Francillon-Veillot (1990), classificaram o tecido ósseo primário em fibroso (=woven-fibered; woven bone), lamelar e paralelo-fibroso (=pseudolamellar) (Fig. 6).



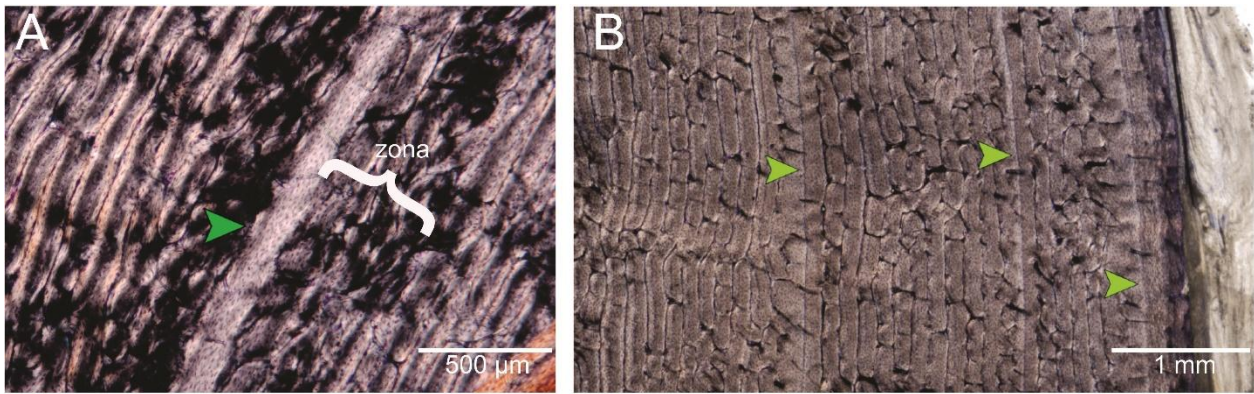
**Figura 6.** Tipos de matriz óssea. A. Osso lamelar em rádio de *Alligator*. B. Osso fibroso em vértebra de *Dimetrodon*. C. Osso paralelo-fibroso em fêmur de *Confuciusornis*. Retirado de Padian & Lamm (2013).

O tecido ósseo fibroso apresenta fibras colágenas de diversos tamanhos e sem ordenamento espacial. Os osteócitos são distribuídos irregularmente e podem apresentar formato arredondado e com muitas projeções protoplasmáticas. Este tecido é característico de osteogênese rápida, o que explica a aparência desorganizada da matriz (Ricqlès, 1975; Francillon-Vieillot et al. 1990; Padian & Lamm, 2013).

O tecido ósseo paralelo-fibroso apresenta fibras de colágeno organizadas paralelamente. Pode ser vascularizada por canais vasculares simples e ósteons primários, mas geralmente em baixa densidade. É considerado um tecido de deposição intermediária entre o fibroso e o lamelar (Ricqlès, 1975; Francillon-Vieillot et al. 1990; Padian & Lamm, 2013).

O tecido ósseo lamelar apresenta fibras de colágeno dispostas paralelamente, formando lamelas. Os osteócitos são alongados, apresentam poucos canalículos e são distribuídos ordenadamente. Cada fibra é depositada em sentidos alternados aparecendo como camadas escuras e claras quando a secção é observada em microscópio por meio de luz polarizada com nicóis cruzados. Marcas de crescimento são comuns neste tecido. Por ser altamente organizado, é interpretado como um tecido de deposição lenta (Ricqlès, 1975; Francillon-Vieillot et al. 1990; Padian & Lamm, 2013).

A deposição óssea pode ser contínua ou cíclica. O osso depositado ciclicamente é formado por anéis de crescimento (i.e. *annuli* e linhas de parada de crescimento) e/ou zonas que auxiliam no estudo da periodicidade da deposição óssea. Geralmente a microestrutura de um osso depositado ciclicamente apresenta zonas e *annuli* organizadas alternadamente. As zonas se referem a períodos de grande deposição óssea (i.e. crescimento rápido) e geralmente são vascularizadas e mais espessas que os *annuli*. Os *annuli* correspondem a períodos de crescimento lento e, geralmente apresentam-se como marcas mais delgadas que as zonas. Já as linhas de parada de crescimento indicam o cessamento momentâneo na deposição óssea (Fig. 7). Por outro lado, sucessivas linhas de parada de crescimento (i.e. Sistema Fundamental Externo) na região mais externa do córtex indicam cessamento total no crescimento do indivíduo (Ricqlès, 1975; Francillon-Vieillot et al. 1990; Padian & Lamm, 2013).



**Figura 7.** Marcas de crescimento em *Cervus canadensis*. A. *Annulum* (seta) e zona em secção transversal de fêmur. B. Linhas de parada de crescimento (setas). Retirado de Padian & Lamm (2013).

#### 4.2.2.2. A microestrutura óssea em Mesosauridae

O conhecimento acerca da microestrutura óssea dos mesossaurídeos é baseado em apenas quatro artigos (i.e. Nopcsa & Heidsieck, 1934; Kaiser, 1960; Ricqlès, 1974b e Timm & Araújo-Barberena, 2006).

Nopcsa & Heidsieck (1934), estudaram diversos amniotas com o intuito de investigar o fenômeno da paquiostose e osteosclerose nas costelas destes tetrápodes. Notaram que as costelas de *Mesosaurus tenuidens* eram muito compactas, tanto na região cortical quanto na medular. Diferentemente de *M. tenuidens*, as costelas de *Stereosternum tumidum* apresentaram resquícios de cartilagem calcificada em sua porção interna, fazendo com que Nopcsa & Heidsieck (op. cit.) interpretassem isto como um indicativo de estágio ontogenético juvenil. Desse modo, para Nopcsa & Heidsieck (1934), a microestrutura óssea indicaria que *M. tenuidens* corresponderia a um estágio mais avançado na ontogenia do que *S. tumidum*.

Posteriormente, Kaiser (1960 *apud* Ricqlès, 1974b), complementou o estudo da paquiostose revisando a ocorrência do fenômeno em vertebrados aquáticos e terrestres, além de incluir uma perspectiva da paleopatologia ao assunto. No entanto, apesar de ter analisado secções delgadas de mesossaurídeos, não foram adicionadas novidades acerca da microestrutura óssea do grupo.

Ricqlès (1974b) estudou secções delgadas de ossos longos dos membros e costelas de *Mesosaurus*. Os ossos do carpo e tarso apresentam um osso periosteal fino e avascular que encerra um tecido central endocondral constituído abundantemente por cartilagem calcificada e trabéculas de origem endocondral dispostas irregularmente. Em

relação às costelas, a organização ocorre de maneira semelhante, apresentando tecido periosteal lamelar, vascularizado por poucos canais simples e longitudinais. Diferentemente dos ossos do carpo e tarso, o osso periosteal da costela é descrito como muito espesso, ocupando cerca de 60% da área seccionada. Como descrito por Nopcsa & Heidsieck (1934), algumas amostras de costelas utilizadas por Ricqlès (1974b) apresentaram grande compacidade na região central (i.e. medular) sendo a cartilagem calcificada restrita a pequenas ilhotas envolvidas por osso compacto de origem endosteal.

Apesar de não ter descrito a microestrutura das vértebras, Ricqlès (1974b) relatou que estes elementos são formados da mesma forma que os ossos longos, sendo constituídos por córtex depositado ciclicamente, formado por zonas e *annuli*, envolvendo uma porção central composta por osso endocondral e cartilagem calcificada.

O autor prosseguiu discutindo o fenômeno da paquiostose, definida como um osso que apresenta território periosteal muito espesso, envolvendo osso endocondral associado a cartilagem calcificada persistente. Hipóteses acerca da causa do fenômeno foram citadas, tais como: proteção para a caixa torácica, adaptação hidrostática, hipotiroidismo e neotenia. Ricqlès (1974b) discutiu a hipótese fisiológica (i.e. hipotiroidismo) considerando-a plausível devido ao fenômeno também ocorrer em alguns Urodela atuais. Quanto à persistência de cartilagem calcificada nos ossos dos mesossaurídeos, o autor associou-a aos baixos níveis metabólicos que estes animais apresentariam. Em relação a hipótese neotênica, o autor mencionou que a presença de cartilagem calcificada poderia ser interpretada como um retardo na ossificação, visto que a cartilagem seria uma adaptação essencialmente embrionária. Dessa forma, a presença de tecido embrionário (i.e. cartilagem) em esqueletos adultos seria evidência de neotenia. Para Ricqlès (1974b), explicações acerca da paquiostose devem levar em consideração as duas hipóteses. Concluiu que esta manifestação estrutural não deve ser considerada como patológica, mas como uma característica selecionada por pressões ecológicas.

Ricqlès (1974b) finalizou o trabalho abordando a microestrutura óssea dos mesossaurídeos do ponto de vista filogenético, incluindo um tópico sobre a origem e outro sobre a descendência dos Mesosauridae. Em relação à origem, o autor comparou a microestrutura do grupo com a de outros amniotas do Carbonífero e início do



Permiano (e.g. “pelicossauros” e “cotilossauros”). Do ponto de vista da microestrutura óssea, Ricqlès (op. cit.) apontou certa afinidade com os “cotilossauros” sugerindo uma origem a partir de um ancestral comum.

Sobre a descendência, Ricqlès (1974b) relatou certa semelhança tecidual com *Pachypleurosaurus*. Deve-se salientar que, na época, Gingsburg (1967) reviveu a ideia de que os mesossaurídeos estariam relacionados com a origem dos sauropterídeos. No entanto, Ricqlès (op. cit.) descartou a hipótese, concluindo que as semelhanças teciduais entre *Mesosaurus* e *Pachypleurosaurus* seriam na verdade resultado de convergência evolutiva e não de relacionamento filogenético.

Timm & Araújo-Barberena (2006) estudaram a microestrutura óssea de uma ulna de *Mesosaurus tenuidens* e tarsos, metatarsos e uma vértebra toracolombar de *Stereosternum tumidum*. O osso periosteal da ulna de *M. tenuidens* e os metatarsos de *S. tumidum* foram descritos como lamelar, enquanto que a vértebra de *S. tumidum* apresentaria tecido pseudo-lamelar. Além disso, o trabalho apresentou interpretações de cunho citológico. Estruturas arredondadas desprovidas de *canaliculi* encontradas nas vértebras e nos metatarsos de *S. tumidum* foram interpretadas como células da medula óssea. Nas vértebras, Timm & Araújo-Barberena (2006) indicaram a presença destas estruturas no tecido que recobre o canal notocordal em *Stereosternum tumidum*. Entretanto, é comum em vértebras anficélicas, como as dos mesossaurídeos, a presença de um revestimento cartilaginoso (portanto, sem lacunas de osteócitos) no canal notocordal (e.g. Danto et al. 2016; LeBlanc et al. 2018). Em vértebras não anficélicas, esse revestimento se restringe às regiões articulares do centro (i.e. côndilo e cótilo) (e.g. Houssaye & Tafforeau, 2012). Além disso, os fósseis em questão não foram analisados por meio de outras técnicas (e.g. MEV) que poderiam auxiliar na identificação de um eventual tecido medular. A medula óssea é composta por adipócitos, células hematopoiéticas e seus derivados (e.g. eritrócitos, leucócitos) (Junqueira & Carneiro, 2005; Clever & Quaglia, 2009). As células da medula óssea dos répteis apresentam contorno arredondado, algumas ovais (e.g. eritrócitos) e tamanho variado (Clever & Quaglia, 2009). Por tratar-se de material fossilizado, a infiltração por sedimentos e/ou de carbeta de silício (utilizado para o polimento de secções delgadas) pode contaminar a amostra. Dessa forma, o uso de MEV ajudaria na diferenciação de grãos de origem mineral, que geralmente apresentam superfícies angulosas, de estruturas celulares. A presença de cartilagem calcificada, abordada nos outros

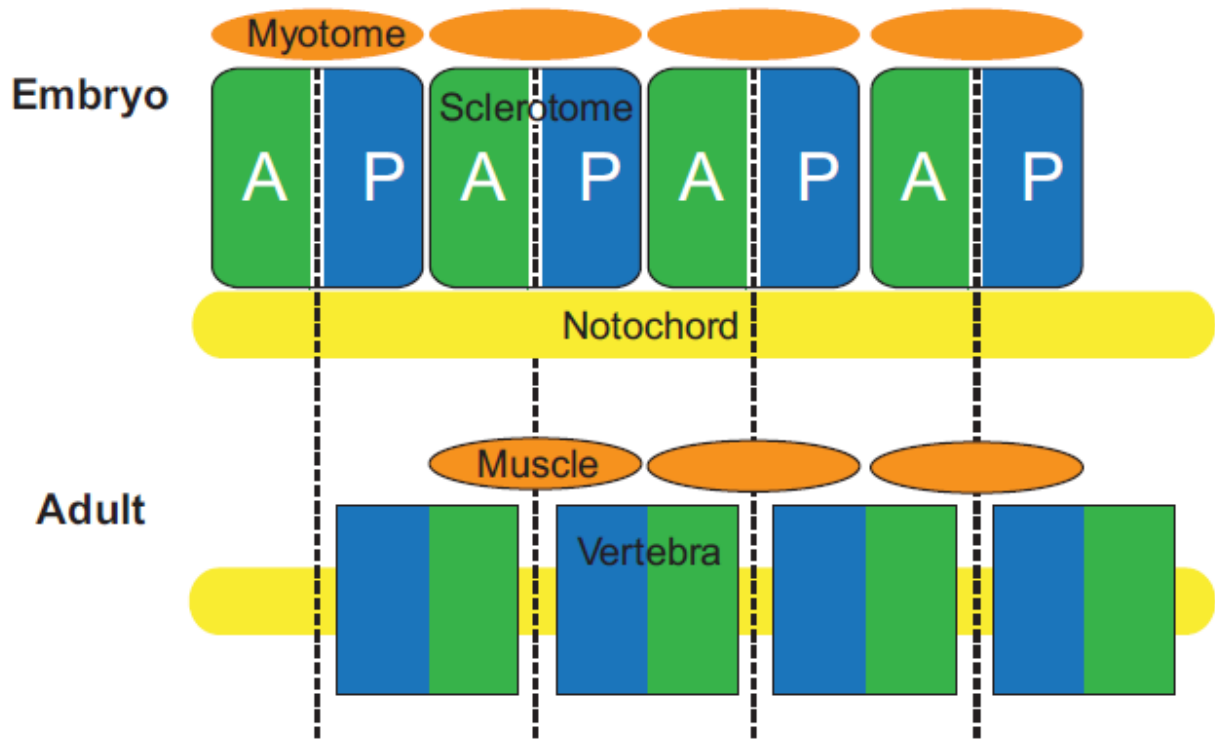
trabalhos prévios com mesossaurídeos, não foi citada no trabalho de Timm & Araújo-Barberena (2006).

### 4.3. O desenvolvimento vertebral e sua relação com a notocorda

#### 4.3.1. Desenvolvimento

A coluna vertebral é a estrutura que caracteriza os vertebrados. No vertebrado maduro esqueleticamente, ela é composta por uma série de ossos, as vértebras. Cada vértebra apresenta dois elementos básicos: o centro e os arcos (neural e hemal). O centro vertebral envolve a notocorda, enquanto que o arco neural protege a medula espinhal e o hemal protege vasos sanguíneos.

O desenvolvimento das vértebras se inicia pelos somitos, pares de blocos de origem mesodérmica distribuídos ao longo do eixo longitudinal dos animais segmentados. Nos vertebrados, cada somito se diferencia em dermomiótomo e esclerótomo (Fleming et al. 2015). O dermomiótomo, localizado na porção dorsal, dá origem à derme e aos músculos esqueléticos enquanto que as vértebras têm origem a partir do esclerótomo (Chal & Pourquié, 2009; Fleming et al. 2015). Durante o desenvolvimento dos amniotas, as células do esclerótomo migram para a região da notocorda e tubo neural, envolvendo estas estruturas. A porção que envolve a notocorda é denominada de tubo pericordal. Na formação de uma vértebra, porções de dois esclerótomos estão envolvidos. As células do esclerótomo se polarizam formando uma região anterior e outra posterior e, dessa forma, cada vértebra é formada pela metade posterior de um esclerótomo e pela metade anterior do esclerótomo seguinte (em sentido posterior). Esta recombinação dos esclerótomos é conhecida como ressegmentação (Fig. 8) e foi reportada primeiramente por Remak (1855) ao observar o fenômeno em embriões de galinha. As células do esclerótomo, então, se diferenciam em condrócitos, depositando matriz cartilaginosa e, posteriormente, sofrem ossificação endocondral com consequente produção de centro e arcos ósseos (Fleming et al. 2015).

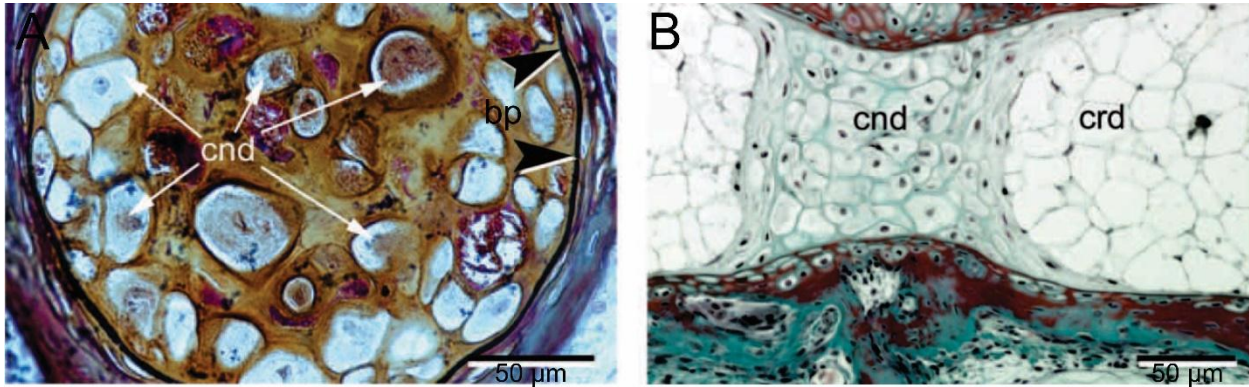


**Figura 8.** Desenho esquemático sobre a recombinação dos esclerótomos (i.e. ressegmentação). Retirado de Fleming et al. (2015).

#### 4.3.2. O papel da notocorda no desenvolvimento do centro

A notocorda é um órgão em formato de bastão que está distribuída ao longo do eixo ântero-posterior dos cordados. Desempenha papel estrutural importante, sendo o principal elemento de sustentação do eixo no embrião, além de produzir fatores de transcrição que fornecem informações de posição e destino aos tecidos adjacentes (Stempe, 2005). Na maioria dos tetrápodes, a notocorda contínua é um elemento transiente, tornando-se ossificada durante a maturação esquelética, restando apenas o núcleo pulposos dos discos intervertebrais. No entanto, há tetrápodes (e.g. Lissamphibia; Lepidossauromorpha, Mesosauridae) em que a notocorda permanece no canal notocordal das vértebras do indivíduo adulto (i.e. notocorda persistente). Tecidualmente, a notocorda consiste de uma bainha fibroelástica, a bainha perinotocordal, que encerra em seu interior dois tipos de tecidos que se alternam ao longo de seu comprimento (i.e. tecido cordoide e condroide). O tecido cordoide apresenta células com grandes vacúolos. Estes vacúolos ajudam as células a exercerem pressão, por meio de osmose, contra o entorno, tendo papel essencial na

sustentação da região (Koehl et al. 2000). Este tecido é interrompido na porção média do canal notocordal por células menores e arredondadas que assemelham-se aos condrócitos da cartilagem hialina (Fig. 9). O tecido condroide é também conhecido como cartilagem cordal ou cartilagem notocordal (e.g. Werner, 1967; Bellairs & Bryant, 1985).



**Figura 9.** Canais notocordais de vértebras caudais de *Eublepharus macularis* esqueleticamente maduros. A. Secção transversal. B. Secção longitudinal. Abreviações: bp, bainha perinotocordal; cnd, células do tecido condroide; crd, células do tecido cordoide. Retirado de Jonasson et al. (2012).

Devido às células da notocorda sintetizarem e depositarem colágeno do tipo II, terem formato similar ao dos condrócitos, terem características histoquímicas semelhantes ao do tecido cartilaginoso e terem a capacidade de se diferenciar em cartilagem (i.e. condrogênese) muitas vezes a notocorda tem sido tratada por diversos autores como um subtipo de cartilagem (e.g. Jonasson et al. 2012). Provavelmente sua origem evolutiva está relacionada com o tecido cartilaginoso (Fleming et al. 2015).

Entre os vertebrados, há dois tipos de centro que são classificados de acordo com seu desenvolvimento: o centro cordal e o centro pericordal. Em elasmobrânquios e teleósteos, o centro vertebral primeiro se desenvolve a partir da deposição e mineralização da matriz junto da bainha da notocorda que, posteriormente, prossegue pericordalmente (i.e. no entorno da notocorda). Por outro lado, nos tetrápodes, o centro se desenvolve apenas em volta da notocorda (i.e. centro pericordal). Enquanto que, nos teleósteos, a ossificação do centro é intramembranosa, nos tetrápodes a ossificação é endocondral (Fleming et al. 2015).

## 5. ANÁLISE INTEGRADORA

As vértebras de Mesosauridae analisadas no artigo “*Vertebral Microstructure of Mesosauridae*”, submetido à revista *Acta Palaeontologica Polonica*, foram retiradas de espécimes provenientes da Formação Irati nos estados de Goiás e Rio Grande do Sul. No estudo, foi também utilizada uma vértebra caudal de *Sphenodon punctatus* para comparação e discussão acerca da possível capacidade de autotomia caudal nos mesossaurídeos.

O artigo apresenta aspectos inéditos da microestrutura vertebral dos Mesosauridae, sendo seus principais resultados:

1. As vértebras apresentam uma porção cortical lamelar e/ou paralelo fibrosa espessa e pouco vascularizada, com canais vasculares longitudinais, radiais e poucos reticulares. A porção interna das vértebras é bastante remodelada, apresentando grande quantidade de ósteons. Cartilagem calcificada também é presente nesta região.
2. O canal notocordal é revestido por cartilagem calcificada. Em algumas amostras estão preservados resquícios da bainha notocordal e de tecido condroide, sendo possível distinguir lacunas e grupos isógenos.
3. Foi reportada a ocorrência de anomalias em algumas vértebras toracolombares, apresentando curvaturas no processo espinhoso. Foram observadas curvaturas tanto para a direita quanto para a esquerda nas diferentes amostras. Em relação à microestrutura do processo espinhoso, foi observada uma sutura sinuosa em uma secção transversal de uma vértebra com curvatura sutil.
4. Algumas vértebras caudais dos mesossaurídeos apresentam um sulco vertical na porção média do centro, sugerindo especialização para autotomia intravertebral. No entanto, esta hipótese foi descartada por motivos paleoecológicos e também com base na comparação da microestrutura destas vértebras caudais com as de outros táxons que comprovadamente apresentam autotomia caudal.

Estes resultados demonstram que o estudo da microestrutura vertebral pode contribuir com informações importantes acerca da paleobiologia dos vertebrados

fósseis. No caso dos mesossaurídeos, uma preservação histológica excepcional em determinadas amostras permitiu inclusive o reconhecimento de tecidos não reportados previamente em fósseis (e.g. tecido condroide).

Especificamente no que concerne a este estudo, os dados acima listados permitiram obter as seguintes conclusões:

- Da mesma forma que nos ossos longos dos mesossaurídeos estudados por outros autores (e.g. Nopcsa & Heidsieck, 1934; Ricqlès, 1974b), as vértebras também se desenvolvem de forma cíclica e crescendo em comprimento endocondralmente e em diâmetro por acréscimo de osso periosteal.

- Apesar do estudo da esqueletocronologia com o uso de vértebras ser uma ferramenta confiável para alguns táxons (e.g. Guarino et al. 2016), esta técnica não foi testada nas vértebras dos mesossaurídeos no presente estudo devido à origem do material (i.e. isolado ou esqueleto incompleto) e à incerteza na atribuição taxonômica para algumas amostras.

- As vértebras dos Mesosauridae são anficélicas, com o centro notocordal perfurado como as dos amniotas basais do Carbonífero e Permiano (e.g. *Captorhinus agouti*). Dentre o material estudado, foram feitas secções delgadas de vértebras de grande tamanho, nas quais observou-se que o canal notocordal permaneceu perfurado, demonstrando que o tecido notocordal persistiu durante toda a vida do animal. De fato, tecido notocordal, na forma de tecido condroide, foi encontrado em algumas amostras.

- O tecido condroide dos Mesosauridae é semelhante aos de Lepidosauria atuais (e.g. *Sphenodon punctatus*) apresentando lacunas de condrócitos e grupos isógenos. A semelhança entre o tecido condroide e a cartilagem hialina é evidente e já relatada por estudos prévios em amniotas atuais (e.g. Jonasson et al. 2016). Dessa forma, a relação entre o tecido notocordal e a cartilagem também é reforçada pelo estudo.

- A ideia de que os mesossaurídeos seriam capazes de autotomizar a cauda (e.g. Carroll, 1982) como o que ocorre em *Captorhinus* e Lepidosauria atuais foi testada e refutada. Externamente, algumas vértebras caudais dos mesossaurídeos apresentam um sulco transversal na porção média do centro, o que levou os autores supracitados a sugerirem tal especialização. No entanto, ao se observar a microestrutura da vértebra caudal notou-se que o sulco não divide o centro como ocorre em *Sphenodon punctatus*. Além disso, por serem animais dependentes da cauda para locomoção perder porções consideráveis da região tornaria a vida do indivíduo inviável em ambiente aquático.

Dessa forma, a hipótese de autotomia intravertebral é improvável e foi descartada para o grupo.

- Os mesossaurídeos se locomoviam por meio de ondulações laterais da coluna vertebral. Entre as amostras estudadas foram encontradas quatro vértebras apresentando curvatura no processo espinhoso. Esta assimetria já foi reportada em alguns mamíferos, incluindo animais aquáticos (e.g. Cetartiodactyla). Hipóteses acerca de sua origem envolvem defeitos durante o desenvolvimento e patologias da musculatura paravertebral, que acarretaria na aplicação de forças desproporcionais e assimétricas na região do processo espinhoso (e.g. Lawler et al. 2016). Dentre as vértebras, há amostras de grande tamanho sugerindo que estas anomalias não teriam comprometido a locomoção destes espécimes.

## 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARAÚJO, D. C. Taxonomia e relações dos Proganosauria da Bacia do Paraná. **Anais da Academia Brasileira de Ciência**, v. 48 (1), p. 91-116, 1976.
- ARAÚJO, L. M. De. **Análise da expressão estratigráfica dos parâmetros de geoquímica orgânica e inorgânica nas sequências deposicionais Irati**. Porto Alegre: UFRGS, 2001.
- BAUR, G. *Palaeohatteria* Credner, and the Proganosauria. **American Journal of Science**, v. 27, n. 220, p. 310-313, 1889.
- BEDER, R. Sobre un hallazgo de fósiles Pérmicos en Villarrica (República del Paraguay). **Bol. Academia Nacional de Ciências de Córdoba**, 1923. v. 27, p. 9–12.
- BELLAIRS, A D'A.; BRYANT, S. V. Autotomy and regeneration in reptiles. In: Gans, C.; Billet, F. (Ed). **Biology of the Reptilia**, v. 15C. New York: Wiley, p. 301-410, 1985.
- CALÇA, C. P. **Microbiota fóssil da Formação Assistência (Subgrupo Irati, Permiano, Bacia do Paraná) no Estado de São Paulo**. São Paulo, Instituto de Geociências, Univerisdade de São Paulo, 2008, 80p.
- CALÇA, C. P., FAIRCHILD, T. R. Uso de lâminas delgadas na paleopalinologia da Formação Assistência (Subgrupo Irati), Permiano, Estado de São Paulo. In: **IXX Congresso Brasileiro de Paleontologia**, 2005, Aracaju. Resumos.

- CAMP, C. L.; HANNA, G. D. *Methods in Paleontology*. Berkeley, University of California Press, 1937.
- CARLISBINO, T.; SEDOR, F. A. Microestrutura óssea e ‘tecido notocordal’ em vértebras torácicas de mesossaurídeos da Formação Irati, Permiano da Bacia do Paraná. **Paleontologia em Destaque: Boletim informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia - Edição Especial**. Rio de Janeiro, p. 57, 2016.
- CHAHUD, A.; PETRI, S. Anfíbio e palaeonisciformes da porção basal do Membro Taquaral, Formação Irati (Permiano), estado de São Paulo, Brasil. **Geologia-USP - Série Científica**, v. 10 (1), p. 29-37, 2010.
- CHAL, J. & POURQUIÉ, O. **Patterning and differentiation of the vertebrate spine**. *In*: The Skeletal System, p. 41-116, 2009.
- CHINSAMY, A.; RAATH, M. A. Preparation of Fossil Bone for Histological Examination. **Palaeontologia Africana**, v. 29, p. 39–44, 1992.
- CHINSAMY-TURAN, A. **The microstructure of dinosaur bone: deciphering biology with fine-scale techniques**. The Johns Hopkins University Press, Maryland, EUA, 2005, 195 p.
- COHEN, K. M.; FINNEY, S. C.; GIBBARD, P. L.; FAN, J-X. **The ICS International Chronostratigraphic Chart Episodes**, v. 36, p. 199–204, 2013.
- DANTO, M.; WITZMANN, F.; FRÖBISCH, N. B. Vertebral development in paleozoic and mesozoic tetrapods revealed by paleohistological data. **PLoS ONE**, v. 11 (4), p. 1-30, 2016.
- DELANEY, P. J.; GOÑI, J. Correlação Preliminar entre as formações Gondwânicas do Uruguai e Rio Grande do Sul, Brasil. **Boletim Paranaense de Geografia**, v. 8/9, p. 3–21, 1963.
- DONOGHUE, P. C. J.; SANSOM, I. J.; DOWNS, J. P. Early evolution of vertebrate skeletal tissues and cellular interactions, and the canalization of skeletal development. **Journal of Experimental Biology**, v. 306B, p. 1-17, 2006.
- DOSKOCIL, M.; VALOUCH, P.; PAZDERKA, V. On vertebral growth. **Functional and developmental morphology**, v. 3, n. 3, p. 149-155, 1993.
- FLEMING, A.; KISHIDA, M. G.; KIMMEL, C. B.; KEYNES, R. J. Building the backbone: the development and evolution of vertebral patterning. **Development**, v. 142, p. 1733-1744, 2015.



- FRANCILLON-VIEILLOT, H.; BUFFRÉNIL, V. DE.; CASTANET, J.; GERANDIE, J.; MEUNIER, F. J.; SIRE, J. Y.; ZYLBERBERG, L. L.; RICQLÉS, A. J. DE. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. In: CARTER, J. G. (Ed.). **Skeletal biomineralization: Patterns, process and evolutionary trends**. New York: Van Nostrand Reinhold, 1990, p. 471-530.
- FRATZEL, P. **Collagen: structure and mechanics**. Springer Science + Business Media, LLC. Potsdam, Alemanha, 2008, 516 p.
- GUARINO, F. M.; MEZZASALMA, M.; ODIERNA, G. Usefulness of postpygal caudal vertebrae and osteoderms for skeletochronology in the limbless lizard *Anguis veronensis* Pollini, 1818. **Herpetozoa** 29 (1/2): 69-75, 2016.
- INGSBURG, L. Sur les affinités des Mésosaures et l'origine des Reptiles Euryapsides. **Comptes Rendus de l'Académie des Sciences D**, v. 264, p. 244-246, 1967.
- HALL, B. K. **Bones and cartilage: Developmental and Evolutionary Skeletal Biology**. Elsevier, 2005, 792 p.
- HILL, R. V. Integration of morphological data sets for phylogenetic analysis of Amniota: the importance of integumentary characters and increased taxonomic sampling. **Systematic Biology**, v. 54 (4), p. 530-547, 2005.
- HOLZ, M.; FRANÇA, A. B.; SOUZA, P. A.; IANNUZZI, R.; ROHN, R. A stratigraphic chart of the Late Carboniferous/Permian succession of the eastern border of the Paraná Basin, Brazil, South America. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 29, p. 381-399, 2010.
- HOUSSAYE, A. Bone histology of aquatic reptiles: what does it tell us about secondary adaptation to an aquatic life?. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 108, p. 3-21, 2013.
- HOUSSAYE, A.; NAKAJIMA, Y.; SANDER, P. M. Structural, functional, and physiological signals in ichthyosaur vertebral centrum microanatomy and histology. **Geodiversitas**, v. 40 (2), p. 161-170, 2018.
- IANNUZZI, R., SOUZA, P. A. Floral succession in the Lower Permian deposits of the Brazilian Paraná Basin: an up-to-date overview. In: Lucas, S.G., Zigler, K.E. (Eds.), **The Nonmarine Permian: New Mexico**. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, 30, 144-149, 2005.

- JONASSON, K. A.; RUSSELL, A. P.; VICKARYOUS, M. K. Histology and histochemistry of the gekkotan notochord and their bearing on the development of notochordal cartilage. **Journal of Morphology**, v. 273, p. 596-603, 2012.
- JUNQUEIRA, L. C.; CARNEIRO, J. **Basic histology: text & atlas**. São Paulo: São Paulo, 2005, 554 p.
- KAISER, H. E. Untersuchungen zur vergleichenden Osteologie der fossilen und rezenten Pachyostosen. **Paleontographica A**, v. 114, p. 113-196, 1960.
- KARDONG, K. V. **Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution**. New York: McGraw-Hill, 2012, 816 p.
- KOEHL, M. A. R.; QUILIN, K. J.; PELL, C. A. Mechanical design of fiber-wound hydraulic skeletons: the stiffening and straightening of embryonic notochords1. **American Zoologist**, v. 40 (1), p. 28-41, 2000.
- LAGES, L. C. A Formação Irati (Grupo Passa Dois, Permiano, Bacia do Paraná) no furo de sondagem FP-01-PR (Sapopema, PR). Rio Claro, UNESP, 117p, 2004.
- LAWLER, D. F. et al. Differential diagnosis of vertebral spinous process deviations in archaeological and modern domestic dogs. **Journal of Archaeological Science: Reports**, v. 9, p. 54-63, 2016.
- LAURIN, M.; PIÑEIRO, G. H. A reassessment of taxonomic position of mesosaurs, and a surprising phylogeny of early Amniotes. **Frontiers in Earth Science**, v. 5.
- LEIGGI, P.; MAY, P. **Vertebrate Paleontological Techniques**. Cambridge: Cambridge University Press, 1994, p. 205-234.
- MACDOUGALL, M. J.; MODESTO, S. P.; BROCKLEHURST, N.; VERRIÈRE, A.; REISZ, R. R. Response: a reassessment of the taxonomic position of mesosaurs, and a surprising phylogeny of early Amniotes. **Frontiers in Earth Science**, v. 6.
- MILANI, E. J. **Evolução tectono-estratigráfica da Bacia do Paraná e seu relacionamento com a geodinâmica fanerozóica do Gondwana sul-ocidental**. 1997. 2 v. Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1997.
- MILANI, E. J.; MELO, J. H. G.; SOUZA, P. A.; FERNANDES, L. A.; FRANÇA, A. B. Bacia do Paraná. **Boletim de Geociências da PETROBRÁS**, v. 15, n. 2, p. 265-287, 2007.
- MODESTO, S. P. Observations on the structure of the early permian reptile *Stereosternum tumidum* Cope. **Palaeontologia Africana**, v. 35, p. 7-19, 1999.

- MODESTO, S. P. The postcranial skeleton of the aquatic parareptile *Mesosaurus tenuidens* from the Gondwanan Permian. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 30, n. 5, p. 1378-1395, 2010.
- NOPCSA, F.; HEIDSIECK, E. Über eine pachyostorische rippe aus der kreiden rügens. **Acta Zoologica**, v. 15, p. 431-455, 1934.
- OELOFSEN, B. W.; ARAÚJO, D. C. Palaeoecological implications of the distribution of mesosaurid reptiles in the Permian Irati sea (Paraná Basin), South America. **Revista Brasileira de Geociencias**, v. 13, n. 1, p. 1–6, 1983.
- OWEN, R. **Odontography, a treatise on the comparative anatomy of teeth; their physiological relations, mode of development, and microscopic structure, in the vertebrate animals**. H. Bailliére, London, 1840-55, 655 p.
- QUEKKET, J. T. **Descriptive and illustrated catalogue of the histological series contained in the Museum of the Royal College of Surgeons of England**. London, v. 2, 1855, 320 p.
- PADIAN, K.; LAMM, E-T. **Bone histology of fossil tetrapods: advancing methods, analysis, and interpretation**. University of California Press, Berkeley, California, 2013, 285 p.
- PINTO, I. D., ORNELLAS, L. P. Permian insects from Paraná Basin, South Brazil. III Homoptera -1- Pereboridae. In: Congresso Latino–Americano de Paleontologia, 2, Porto Alegre, vol. 1. **Anais**, p. 209–219, 1981.
- REICHMAN, S.; LEWIN, T. Growth processes in the lumbar neural arch. **Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte**, v. 133, p. 89-101, 1971.
- RICQLÈS, A. J. DE. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes II. - Quelques observations sur la structure des os longs des thériodontes. **Annales de Paléontologie**, v. 55, p. 3-52, 1969.
- \_\_\_\_\_. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes III. - Titanosuchiens dinocéphales et dicynodontes. **Annales de Paléontologie**, v. 58, p. 17-60, 1972.
- \_\_\_\_\_. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes IV. - Eothériodontes et pélycosaures. **Annales de Paléontologie**, v. 60, p. 1-39, 1974a.

- \_\_\_\_\_. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes V. - Cotylosaures et mésosaures. **Annales de Paléontologie**, v. 60, p. 171-216, 1974b.
- \_\_\_\_\_. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes VII. - Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tétrapodes. Première partie, structures. **Annales de Paléontologie**, v. 61, p. 51-129, 1975.
- \_\_\_\_\_. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes VII. - Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tétrapodes. Deuxième partie, fonctions. **Annales de Paléontologie**, v. 62, p. 71-126, 1976.
- \_\_\_\_\_. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes VII. - Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tétrapodes. Deuxième partie, fonctions, suite. **Annales de Paléontologie**, v. 63, p. 33-56, 1977a.
- \_\_\_\_\_. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes VII. - Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tétrapodes. Deuxième partie, fonctions, fin. **Annales de Paléontologie**, v. 63, p. 133-160, 1977b.
- \_\_\_\_\_. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes VII. - Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tétrapodes. Troisième partie, évolution. **Annales de Paléontologie**, v. 64, p. 85-111, 1978a.
- \_\_\_\_\_. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes VII. - Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tétrapodes. Troisième partie, évolution, fin. **Annales de Paléontologie**, v. 64, p. 153-184, 1978b.
- \_\_\_\_\_. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes VI. - Stégocephales. **Annales de Paléontologie**, v. 67, p. 141-160, 1981.
- RÖSLER, O., ROHN, R., ALBAMONTE, L. Libélula permiana do Estado de São Paulo, Brasil (Formação Irati): Gondvanoptilon brasiliense gen. et sp. nov. In: Congresso Latino-Americano de Paleontologia, 2, Porto Alegre. **Anais**, vol. 1, p. 221-232, 1981.

- SANTOS, R. V.; SOUZA, P. A.; DE ALVARENGA, C. J. S.; DANTAS, E. L.; PIMENTEL, M. M.; DE OLIVEIRA, C. G.; DE ARAÚJO, L. M. Shrimp U–Pb zircon dating and palynology of bentonitic layers from the Permian Irati Formation, Paraná Basin, Brazil. **Gondwana Research**, v. 9, n. 4, p. 456–463, 2006.
- SEDOR, F. A.; FERIGOLO, J. A coluna vertebral de *Brazilosaurus sanpauloensis* Shikama & Ozaki, 1996 da Formação Irati, Permiano da Bacia do Paraná (Brasil) (Proganosauria, Mesosauridae). **Acta Biologica Paranaense**, v. 30, p. 151-173, 2001.
- SCHNEIDER, R. L.; MÜHLMANN, H.; TOMMASI, E.; MEDEIROS, R. A.; DAEMON, R. F.; NOGUEIRA, A. A. Revisão Estratigráfica da Bacia do Paraná. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 28, 1974, Porto Alegre. **Anais...**, v. 1, Porto Alegre, SBG, 1974, p. 41-65.
- SOARES, M.B., 2003. A taphonomic model for the Mesosauridae assemblage of the Irati Formation (Paraná Basin, Brazil). **Acta Geologica** 1 (4), 349–361.
- STEMP, D. L. Structure and function of the notochord: an essential organ for chordate development. **Development**, v. 132, p. 2503-2512, 2005.
- TIMM, L. DE L.; ARAÚJO-BARBERENA, D. C. Preservação histológica de medula óssea *Mesosaurus tenuidens* Gervais 1864 e *Stereosternum tumidum* Cope 1886 da bacia do Paraná, Rio Grande do Sul, Brasil. **GAEA**, v. 2 (1), p. 24-28, 2006.
- WERNER, Y. L. Regeneration of the caudal axial skeleton in a gekkonid lizard (*Hemidactylus*) with particular reference to the "latent" period. **Acta Zoologica**, v. 181, p. 495-525, 1967.
- WOODWARD, H. N.; HORNER, J. R.; FARLOW, J. A. Quantification of intraskeletal variability in *Alligator mississippiensis* and implications for vertebrate osteohistology. **PeerJ**, 2014.

## PARTE II

## 7. ARTIGO

Comprovante de submissão no periódico Acta Paleontologica Polonica do artigo "Vertebral microstructure of Mesosauridae".

The screenshot shows the 'Manuscripts sent to editors' section of the Editorial System. It displays a table with one entry:

Title	State	Insert time	Send to editors time
Vertebral microstructure of Mesosauridae	Sent to editors	20-01-2019	21-01-2019

Below the table, it indicates 'Total: 1'. The page also includes navigation tabs for 'Dashboard', 'Your Manuscripts', 'Instructions for Authors', and 'The Journal'. The user is identified as 'Hello Thiago Carlisbino!' with options for 'Your Account' and 'Log out'.

The screenshot shows an email received in a webmail interface. The email is from 'Acta Palaeontologica Polonica' and is addressed to 'Thiago Carlisbino'. The subject is 'New manuscript received by Editorial Office (APP-00601-2019-01)'. The email content reads:

Dear Dr Carlisbino,

Thank you for your manuscript: Vertebral microstructure of Mesosauridae. The following number has been assigned to it: APP-00601-2019-01.

The manuscript and your cover letter will be made available to an expert Editor who will decide whether the article may be appropriate for Acta Palaeontologica Polonica. The Editor may reject the paper without further review or elect to have it sent to reviewers. You will be informed by email about any further decisions on this article.

Thank you for submitting your work to our journal.

Yours sincerely,  
Acta Palaeontologica Polonica Editorial Team  
<http://www.app.pan.pl/>

APP Editorial System is available here: <http://e-system.app.pan.pl/app/>

## Vertebral microstructure of Mesosauridae

THIAGO CARLISBINO<sup>1</sup>; FERNANDO ANTONIO SEDOR<sup>2</sup>; CESAR LEANDRO  
SCHULTZ<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Programa de Pós-graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Campus do Vale, 91501-970, Cx.P. 15001, Porto Alegre, RS, Brazil. thiago.carlisbino@ufrgs.br

<sup>2</sup>Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas, Museu de Ciências Naturais, Centro Politécnico, Jardim das Américas, 81531-990, Cx.P. 19031, Curitiba, PR, Brazil. sedor@ufpr.br

<sup>3,1</sup>Programa de Pós-graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Campus do Vale, 91501-970, Cx.P. 15001, Porto Alegre, RS, Brazil. schultz@ufrgs.br

## ABSTRACT

Mesosaurs are a well-known group of aquatic amniotes that lived during the Kungurian. Despite the effort on morphology studies, little is known about their bone microstructure. We made thin sections of mesosaurid vertebrae and analyzed them under light microscope. The general vertebral micro-organization presents high compactness, even in the smaller samples. Lamellar-zonal periosteal bone occupy great portion of the vertebrae but remodelling was detected near the cortex in some specimens. As in other tetrapods, the ossification develops in length endochondrally and in diameter periosteally. The samples presents large occurrence of calcified cartilage in the articular surfaces and within the endochondral bone. Notochordal cartilage remains in the form of chondroid tissue and occur in the middle region of the centra, indicating that it remained for entire life of the individual. Deviations in spinous processes of some vertebrae are also reported. The caudal vertebrae have a vertical sulcus at the midline in the centra thus the capacity of mesosaurs to shed the tail is discussed.

Key words: Gondwana, mesosaurs, notochord, paleohistology, Permian.

## INTRODUCTION

Mesosaurids were the first amniotes to invade the aquatic habitat (in the Kungurian, aprox. 278 M. a. ago). The group presents three monospecific genera: *Mesosaurus tenuidens* Gervais (1865), *Stereosternum tumidum* Cope (1886) and *Brazilosaurus sanpauloensis* Shikama & Ozaki (1966). Still today, the phylogenetic position of Mesosauridae among amniotes remains in debate. Sometimes the group is recovered as the sister taxon to all other amniotes (Hill, 2005), in a basal position within Sauropsida (e.g. Laurin & Reisz, 1995; Laurin & Piñeiro, 2018) or is considered the basalmost parareptile (e.g. Modesto, 1999; Tsuji & Müller, 2009; MacDougall et al. 2018).

These amniotes lived in a large and shallow epicontinental water body (the so-called Irati-Whitehill sea) that dominated the southern portion of Gondwana during Kungurian (Santos et al. 2006). Mesosaur fossils are found abundantly in limestones and shales of Brazil (Irati formation), Uruguay (Mangrullo formation), Paraguay (Tiburón group) and Africa (Whitehill formation). The other biota elements known for the Irati formation comprises pygocephalomorph crustaceans (e.g. Matos et al. 2013), palaeoniscoid fishes (Richter, 1985), stromatolites (e.g. Ricardi-Branco et al. 2006), insects (e.g. Rösler et al. 1981), palynomorph (e.g. Santos et al. 2006) and fossil plants (e.g. Iannuzzi and Souza, 2005).

Mesosaurus present several adaptations to live in an aquatic environment like a longirostrine skull, external naris close to the orbits, elongate tail, paddle-like autopodials, ribs and vertebrae presenting pachyosteosclerosis (Silva & Sedor, 2017). However, Demarco et al. (2018) based on morphometric studies of the vertebral column of *Mesosaurus tenuidens* suggest that large specimens probably spent time on land while the smaller individuals would be fully aquatic.

Previous microstructural studies on Mesosauridae have emphasized their variation with inferences in paleocology, especially with reference to their aquatic adaptations. They are known principally by data on long bones of *Mesosaurus tenuidens* (Nopcsa & Heidsieck, 1934; Kaiser, 1960; de Ricqlès, 1974), a transverse section of athoracolumbar vertebra of *Stereosternum tumidum* (Timm & Araujo-Barberena, 2006) and mandibular teeth of *Stereosternum tumidum* (Pretto et al. 2014). In this contribution we present an analysis of vertebral microstructure of Mesosauridae with insights in development, anomalies and the possibility of caudal autotomy in the group.



*Institutional abbreviations.*—UFRGS, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre Brazil; UFPR, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brazil.

*Other abbreviations.*—H, hyperostotic bone; O, osteosclerotic bone; P, pachyosteosclerotic bone; GO, Goiás state; NZ, New Zealand; RS, Rio Grande do Sul state.

## MATERIAL AND METHODS

The material studied in this work corresponds to vertebrae of several specimens of mesosaurids recovered from outcrops of Irati Formation in Goiás, Paraná and Rio Grande do Sul states in Brazil. A caudal autotomic vertebra of *Sphenodon punctatus* was used for comparisons. Although the studies on mesosaurids comprehend almost 150 years (e.g. Gervais, 1865) and their fossils are found abundantly, the taxonomy of the group is still complicated. Some materials used in this work were found incomplete or isolated and were tentatively attributed to one or other taxon within the group based on Araújo (1976), Oelofsen & Araújo (1983); Modesto (1999; 2010), and Sedor & Ferigolo (2001) studies. *Mesosaurus tenuidens* presents a short skull in relation to the neck, long teeth, thick ribs and absence of pachyosteosclerotic haemal arches (Araújo, 1976; Oelofsen & Araújo, 1983). *Stereosternum tumidum* presents similar proportion of skull and neck, long teeth (Araújo, 1976; Oelofsen & Araújo, 1983) and supraneural process in thoracolumbar vertebrae that are considered as autapomorphy for the taxon by Modesto (1999). *Brazilosaurus sanpauloensis* presents short skull in relation to the neck, small and conical teeth and absence of thickened ribs (Shikama & Ozaki, 1966). To distinguish *Stereosternum* and *Brazilosaurus* from *Mesosaurus*, Oelofsen & Araújo (1983) cite the presence of pachyosteosclerotic haemal archs in the former two genera.

The specimens under the collection code “MCN.P.” are housed in the paleontological collection of the Museu de Ciências Naturais at the Setor de Ciências Biológicas of Universidade Federal do Paraná (MCN-SCB-UFPR), in Curitiba, Paraná, Brazil. The “UFRGS-PV” specimens belong to the paleontological collection of the Laboratório de Paleontologia de Vertebrados of Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS) in Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil (Table 1). Thin sections of cervical,

thoracolumbar and caudal vertebrae were prepared manually using the methods of Chinsamy & Raath (1992). The samples were embedded in polyester resin Arazyn® 1.0#08 with Butanox® M-50 (methyl ethyl ketone peroxide) catalyst before the sectioning. Subsequently, were mounted in slides and polished until reach to the desired thickness. The microstructure was observed under a optic microscope with transmitted light and cross-polarized light (Axio Imager – Zeiss) from Laboratório de Análise de Minerais e Rochas of Universidade Federal do Paraná (LAMIR – UFPR). For building the mosaics, measuring and draw the scales it was used the software Adobe Photoshop CS6® with the plugin Photomerge.

---

TABLE 1 NEAR HERE

---

## RESULTS

### General microanatomy

In all vertebrae investigated the neural arches and centra are fused and do not present neurocentral sutures. Like in other amniotes, periosteal and endochondral bones are easily identifiable (Fig. 1A,B,C). The compact periosteal bone forms the cortices of neural arches and centra. By its turn, endochondral bone is found in the inner region of the vertebrae. Overall, the vertebrae are very compact, with scattered periosteal vascularity represented by simple vascular canals and portions of endochondral bone permeated by calcified cartilage increasing the bone mass (Fig. 1E).

---

FIGURE 1 NEAR HERE

---

### Microstructural features

In all studied vertebrae, a compact periosteal bone borders the inner endochondral bone. In the periosteal region, the bone is lamellar-zonal consisting of lamellar and/or parallel-fibered matrix (Fig. 1, 2). Vascularity is scattered in the periosteal cortices that

are composed by simple longitudinal and radial vascular channels. Some primary osteons occur in the cervical vertebrae (Fig. 1C). The flattened osteocyte lacunae present frequently the long axis oriented parallel to the surface of the bone. In some sections they are highly ordered (Fig. 1C) while in others are randomly distributed (Fig. 1F). Sharpey's fibers are inserted in the articular facets of neural arches (Fig. 1D) as well as in those for haemal arches (Fig 2F).

---

FIGURE 2 NEAR HERE

---

Numerous growth lines in the form of annuli and lines of arrested growth occur throughout the periosteal territory, with a minimum of four in the section UFRGS-PV-0612-P-L01 and a maximum of 12 in the MCN. P.1228.L.A (Fig. 1F).

The endochondral region is mainly composed by primary and secondary osteons, longitudinal and reticular canals, erosion cavities and interstitial calcified cartilage (Fig. 1F, 2E). Extensive remodelling is observed in the inner area with increasing of erosion cavities towards the center of the vertebrae (Fig. 1, 2). The osteocyte lacunae are more globular than the periosteal ones and distributed randomly or in concentric rings around a vessel (i.e. in the form of osteons). In the centrum, layers of calcified cartilage occur in the borders and continue internally through the notochordal canal. The rounded notochordal canal is open in all vertebrae studied, being surrounded and filled by a cartilaginous tissue (Fig. 3). In the thoracolumbar vertebrae (MCN.P.1229.L.A) a fibrous acellular sheath borders the notochord and some duplets of chondrocyte lacunae are preserved (Fig. 3F).

---

FIGURE 3 NEAR HERE

---

In some caudal vertebrae in which the transverse processes are absent (generally from the tenth caudal), a vertical sulcus is present in the middle portion traversing superficially the centrum as a whole (Fig. 2G). Longitudinal sections of these vertebrae reveal that this groove does not proceed internally as in autotomic vertebrae capable of intravertebral split (Fig. 3). In the sample UFRGS-PV-0269-P(Fig. 3A), the ventral

periosteal cortex appears to be divided, giving the impression of the existence of a fracture plane. However it does not occur in other longitudinal sections (e.g. Fig. 3G). A large erosion cavity occurs below the notocordal canal in the section UFRGS-PV-0269-P (Fig. 3A), which may explain the apparent division of the ventral periosteal region. Comparing to an autotomic caudal vertebra of *Sphenodon punctatus* (Fig. 3B), the fracture plane occur in the region of the maximum constriction, dividing the centra as a whole. At this region, both in Mesosauridae and *S. punctatus*, a patch of spherical chondrocyte lacunae - the chondroid tissue - occurs. The chondrocyte lacunae diameter varies in the specimens, being greater in the Mesosauridae samples than in the *Sphenodon*.

## DISCUSSION

### Growth

As in long bones, the vertebrae of Mesosauridae and other vertebrates grow in length and in diameter. Growth in length is provided by endochondral ossification that can be remodelled extensively as in thoracolumbar vertebrae (see Fig. 1F). On the other hand, growth in diameter is due to accretion of lamellar and/or parallel-fibered bone in a centrifugal pattern of ossification (see Figs. 1, 2). However, the internal portions of periosteal bone can be also remodelled but without reaching the outermost area (e.g. Fig. 1F). No sign of a neurocentral suture is observed in the sections, probably because the neural arch and centrum fuse early in ontogeny, growing by external deposition of periosteal bone. In larger specimens, the haemal arch appears fused into the centra (see Fig. 2F). Probably, during the accretion of the periosteal bone in the caudal centra, these layers also extend to the haemal arches, resulting in hyperplasy of that region.

Growth marks (LAGs and annuli) occur extensively in the periosteal territory, parallel to the vertebral outline. As expected, larger vertebrae present greater quantity of growth lines than the smaller ones (Fig. 1A and 1F). Although the use of growth lines to determine ages is more common in long bones, vertebral growth marks are also used to estimate aging in reduced and limbless taxa, seeming to be a reliable method (e.g. Guarino, 2010; Guarino et al. 2016; Peterman & Gauthier, 2018). However, in this study, the standard protocols used for access aging were not followed (e.g. comparison of

growth marks in several bone elements of the same specimens) for not being the purpose of the work.

### Notochordal cartilage

In all vertebrates the notochord is composed of an acellular fibrous sheath that surrounds a rod similar to cartilage composed of chordoid and chondroid tissue that alternate in specific regions of the vertebral centra. Morphologically, the chordoid tissue is characterized by the presence of large vacuolated cells generally of polygonal contour. On the other hand, the chondroid tissue is characterized by spherical, non-vacuolated cells resembling chondrocytes (Jonasson et al., 2012).

Notochord plays an important role in the induction of the ossification of the vertebral centra. Commonly in amniotes the notochord is replaced by bone during skeletal maturation, persisting only as nuclei pulposi of intervertebral discs (Jonasson et al. 2012; Fleming et al., 2015). Although transient, exceptions occur in some taxa with anficelic vertebrae such as Gekkota (e.g. Jonasson et al., 2012), *Sphenodon punctatus* (Howes and Swinnerton, 1901) and in basal amniotes (e.g. *Captorhinus*) where notochord or its cartilaginous derivatives persist into the notochordal canal during adult life (e.g. Holder, 1960; Winchester & Bellairs, 1977; LeBlanc et al. 2018). In the Mesosauridae, the notochordal canal is open in all studied vertebrae. Cartilaginous tissue was preserved in that area and it is possible to infer that the chordal cartilage remained throughout the axial skeleton. Remains of vacuolated cells (= chordoid tissue, chordoid cells) of notochord were not preserved, probably because they decomposed more easily than chondroid tissue.

Each caudal vertebra of Mesosauridae has a mass composed mainly of spherical chondrocyte lacunae in the middle of the centra (see Fig. 3) and a similar feature is found in amphibians (e.g. Moorkerjee, 1930; Lawson, 1966; Danto et al., 2016) and other amniotes (e.g. Howes and Swinnerton, 1901; Gadow, 1930; Winchester & Bellairs, 1977). Since then, its origin and nature have been much discussed. In a 10 week *Lacerta vivipara*, remnants of original notochordal cartilage are still present, but restricted to a small portion in the central region of the centra (Winchester & Bellairs, 1977). This cartilage was called “*chordal plate*” and “*notochordal plate*” by Gadow (1930) and is also present in the adult caudal vertebrae of *Sphenodon punctatus* (Fig.

3). Subsequently, this tissue was called “*chordal cartilage*” by Holder (1960) and “*intravertebral cartilage*” by Lawson (1966) when observed in embryos of the cecilian *Hypogeophis rostratus*. Previously to these studies, Moorkeerje (1930) described a transformation of notochordal cells into cartilaginous cells in the same region. Similar description was made by Jonasson et al. (2012), where a change in cell generation during the aging of the animal (chordoid to chondroid) present in the region of the notochordal canal in gekkotans is described. Due to morphological and histochemical characteristics, Jonasson et al. (2012) considered that this area (i.e. chondroid tissue area) in gekkotans would correspond to a true cartilage that is formed by cells similar to the chondrocytes and that also stain with Hematoxylin and eosin, Alcian blue, Mallory’s trichrome and Toluidine blue as in cartilage. This explains the "transformation" observed by Moorkeerje (1930). The presence of chondroid tissue in the middle region of the vertebral centra seems to be an old characteristic in the amniotes and common for anficelic centra.

#### Calcified cartilage and pachyosteosclerosis

All vertebrae here studied presents a neural arch with thick and low vascularized periosteal region (i.e. hyperplasy of periosteal area) combined with a dense bone with few internal spaces (i.e. osteosclerotic), besides calcified cartilage. The combination of bone hyperplasia and high compactness is termed pachyosteosclerosis. Such specialization increases the skeletal mass and can produce drag and inertia, causing reduction in swimming speed (Taylor, 2000). Indeed, the swimming efficiency of *Mesosaurus tenuidens* is low if compared to other aquatic non pachyostotic amniotes with similar body outline and capable of sub-anguilliform swimming like crocodilians and iguanids. However, the pygocephalomorph crustaceans prey of *Mesosaurus tenuidens* were also low speed swimmers (Villamil et al. 2016). For their part, *Brazilosaurus* and *Stereosternum* present low rates of hyperostosis and osteosclerosis, being interpreted (Araújo, 1976) as predators of more mobile animals (e.g. fishes). However, the fossil record from the Mangrullo Formation in Uruguay shows that the fishes and mesosaurs occur in distinct strata (Laurin & Piñeiro, 2018) making difficult to affirm that there was a predator-prey relationship between them. In fact, prey content on mesosaur bromalites

are composed mainly by remains of pygocephalomorph carapaces and a little content of small mesosaurs bones (Silva et al. 2017).

Associated with pachyosteosclerosis there is also a great amount of calcified cartilage present in the bone matrix (e.g. Fig. 1F). The presence of this tissue is used to estimate a juvenile stage for some tetrapods (e.g. Gee et al., 2017). In Mesosauridae, it is treated by Ricqlès (1974) as a case of heterochrony. The retention of this trait in association with pachyosteosclerotic bone also contributes to the increase in the skeletal mass, that can be used by mesosaurids to control buoyancy, as previously suggested by Ricqlès (1974), as occurs in other tetrapods (Houssaye, 2009). Timm & Araújo-Barberena (2006) described inside a vertebra and long bones of a mesosaurid a tissue characterized by the absence of bone matrix, osteocyte lacunae and lacunocanicular system that they interpreted as bone marrow preserved. However, the areas indicated by Timm & Araújo-Barberena (2006) as bone marrow inside that vertebra are interpreted in our study as cartilaginous coating portions of the notochordal canal. Bone marrow is composed mostly of adipocytes (large rounded cells) and hematopoietic stem cells and their derivatives (i.e. myeloid and lymphoid progenitors), generally smaller than adipocytes, some with rounded outlines (e.g. erythrocytes) and others with irregular borders (e.g. leukocytes) (e.g. Claver & Quaglia, 2009). Although structures present in some sections studied by Timm & Barberena (op. cit.) resemble bone marrow cells in shape and location, they have not been studied by other methods like scanning electron microscopy, rendering the interpretation unreliable. As an example, the use of SEM could help to differentiate erythrocytes (ovoid cells) from grains of silicon carbide (used during the polishing step) which may present angled surfaces. Structures that could be interpreted as cell remains of bone marrow were not found in the sections studied in this work.

#### Vertebral abnormalities in Mesosauridae

Cases of vertebral abnormalities in mesosaurids have been reported in the literature such fused elements and lateral curvature of vertebral column (Modesto, 1999; Szczygielski et al. 2017). Modesto (1999) described a co-ossification of haemal arches in a *Stereosternum tumidum* specimen, probably result of ankylosing spondylitis, a type of arthritic condition in which an inflammation can lead to bone overgrowth and ankylosis

in the affected region (Braun & Sieper, 2007; Smith, 2015). Szczygielski et al. (2017) reported in *S. tumidum* a congenital form of scoliosis. In that case, the defect in vertebral development resulted in the formation of a hemivertebra, whose position caused an abnormal arrangement in the vertebral column, producing a lateral distortion.

In this study, several thoracolumbar and caudal vertebrae present asymmetric spinous processes, directed both left and right (see Figs. 2A and 4). Such vertebral anomalies can be caused by several factors such defects in development, diseases, trauma and mechanical load. Unilateral damage of paravertebral muscles, local imbalance of muscle forces and/or neuromotor injuries can result in lateralized dysfunction of the epaxial musculature (e.g. Lawler et al. 2016). Thus, the architecture of the region adapts to compensate for the disproportional mechanical load applied to the bone during movement, producing such deformations (i.e. Wolff's Law). All the studied samples with asymmetric spinous processes represent large specimens showing that such deviation would not influence the animal locomotion. However, it is not possible at present to infer that these deformations occur only in older individuals, since we did not have juvenile specimens with preserved processes to compare.

---

FIGURE 4 NEAR HERE

---

#### Tail autotomy capability

Some caudal vertebrae of Mesosauridae are constricted and present a transverse sulcus in the middle of the centra (see Fig. 2G) having some authors suggested that these amniotes were capable to tail autotomy (e.g. Osborn, 1903; Broom, 1904; Mac Gregor, 1908; Carroll, 1982). Tail autotomy is distributed principally in terrestrial tetrapods, but some aquatic amphibians are also capable to split the tail (Marvin, 2010). There are two types of tail autotomy: intravertebral, where the split occur through an unossified area in the middle of the centrum and intervertebral, where the split occurs between successive caudal vertebrae. Vertebrae capable to intravertebral autotomy, as those of *S. punctatum*, present a fracture plane appearing externally as a vertical line traversing the centrum (e.g. Fig.2G). Autotomy of the tail in tetrapods is used to evade predators and is found in Caudata (e.g. Wake & Dresner, 1967; Marvin, 2010),



Lepidosauria (Arnold, 1984; 1988), Rodentia (e.g. Dubost & Gasc, 1987) and recently reported in Captorhinidae (LeBlanc et al. 2018). Intervertebral autotomy is found in Caudata and some squamates (e.g. Agamidae). In Rodentia the tail is shed in the basal portion and sometimes carries the distal epiphysis of the previous vertebra (e.g. Dubost & Gasc, 1987). The presence of a specialized area for fracture in the centrum was reported only for Lepidosauria and Captorhinidae.

Mesosaurids were aquatic animals dependent of their pes and tails for propulsion (Sedor & Silva, 2004; Silva & Sedor, 2017; Villamil et al. 2017). In the Irati-Whitehill sea, the possible predators of mesosaurs would be paleoniscid fishes (Richter, 1985), other mesosaurids themselves, whose cannibalistic/necrophagous behaviour was reported by Silva et al. (2017) and possible temnospondyl amphibians (Chahud & Petri, 2010). Tail loss results in several problems, such the cost to regrowing the tail, reduction on survival when encounter subsequent predators and negative effects on locomotion performance (Arnold, 1984; 1988; Marvin, 2010; Gillis & Higham, 2016). Amphibians in which the main propeller is the tail lose about 50% of swimming speed until the regeneration (Marvin, 2010). Besides mesosaurs were low speed swimmers (e.g. Villamil et al. 2016), autotomy of the tail would have great effect in its buoyancy due to considerable loss of skeletal mass, affecting this use as ballast. These biomechanical constraints and the absence of a clear fracture plane in the centrum of the putative “autotomic” vertebrae here discussed makes the tail autotomy hypothesis in mesosaurs unlikely. Instead, the presence of this vertical sulcus could improve flexibility, reducing bending moment in the vertebrae during lateral movements or could be a remnant of the ancestral state encountered in forms like *Captorhinus*. Also, some lizard species (e.g. *Tupinambis*) lose the ability of caudal autotomy with aging (Arnold, 1988). The sectioned caudal vertebrae here studied belonged to medium to large individuals. Thus, the vertical sulcus may be a residual characteristic of a functional autotomic caudal vertebrae of a juvenile individual. In lizards, tail autotomy is very advantageous in small individuals that are more vulnerable than the larger ones to defend themselves by other means (e.g. usage of claws, teeth and tail as a whip) (Arnold, 1988).

Assuming that caudal autotomy had occurred in Mesosauridae, it would indicate that this phenomenon is exclusive to the group, once it is not reported in other parareptilians, or probably would present in the common ancestors of Parareptilia + Eureptilia, since this feature is present in captorhinomorphs. However, based on vertebral microstructure

and in paleoecology, there is no convincing evidence that caudal autotomy had occurred in mesosaurs. The detailed study of other caudalvertebrae, including bone microstructure of other taxons, can resolve this question.

### Acknowledgements

We thank Luiz Flávio Lopes (Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre) for the photographs of vertebral material and Laboratório de Análise de Minerais e Rochas (Universidade Federal do Paraná, Curitiba) for the photomicrographs. We are grateful to Laboratório de Paleontologia de Vertebrados (Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre) and Museu de Ciências Naturais (Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Curitiba) for providing the specimens, infrastructure and equipment needed for the execution of this work. This research was supported by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq - Project nº 458187/2014-3).

### REFERENCES

- Araújo, D. C. 1976. Taxonomia e relações dos Proganosauria da Bacia do Paraná. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 48 (1): 91-116.
- Arnold, E. N. 1984. Evolutionary aspects of tail shedding in lizards and their relatives. *Journal of Natural History* 18:1, 127-169.
- Arnold, E. N. 1988. Caudal autotomy as a defense.
- Braun, J. and Sieper, J. 2007. Ankylosing spondylitis. *The Lancet* 369(3570): 1379-1390.
- Broom, R. 1904. Observations on the structure of *Mesosaurus*. *Transactions of the South African Philosophical Society* 25: 103-112.
- Carroll, R. L. 1982. Early evolution of reptiles. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 87-109.
- Chadud, A. and Petri, S. 2010. Anfíbio e Paleonisciformes da porção basal do Membro Taquaral, Formação Irati (Permiano), Estado de São Paulo, Brasil. *Geologia USP. Série Científica* 10 (1): 29-37.

- Chinsamy, A. and Raath, M. A. 1992. Preparation of fossil bone for histological examination. *Palaeontologia Africana* 29: 39-44.
- Claver, J. A. and Quaglia, A. I. E. 2009. Comparative morphology, development, and function of blood cells in nonmammalian vertebrates. *Journal of Exotic Pet Medicine* 18 (2): 87-97.
- Cope, E. D. 1886. A contribution to the vertebrate paleontology of Brasil. *Proceedings of the American Philosophical Society* 25: 7-15.
- Demarco, P. N.; Meneghel, M.; Laurin, M. and Piñeiro, G. 2018. Was *Mesosaurus* a fully aquatic reptile? *Frontiers in Ecology and Evolution* 6. doi: 10.3389/fevo.2018.00109
- Dubost, G. and Gasc, J-P. 1987. The process of total tail autotomy in the South-American rodent, *Proechimys*. *Journal of Zoology* 212: 563-572.
- Fleming, A.; Kishida, M. G.; Kimmel, C. B. and Keynes, R. J. 2015. Building the backbone: the developmental and evolution of vertebral patterning. *Development* 142: 1733-1744.
- Gervais, P. 1865. Du *Mesosaurus tenuidens*, reptile fossile de l'Afrique australe. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 60: 950-955.
- Gillis, G. and Higham, T. E. 2016. Consequences of lost endings: caudal autotomy as a lens for focusing attention on tail function during locomotion. *Journal of Experimental Biology* 219: 2416-2422.
- Guarino, F. M. 2010. Structure of the femora and autotomous (postpygal) caudal vertebrae in the tree-toed skink *Chalcides chalcides* (Reptilia: Squamata: Scincidae) and its applicability for age and growth rate determination. *Zoologischer Anzeiger* 248: 273-283.
- Guarino, F. M.; Mezzasalma, M. and Odierna, G. 2016. Usefulness of postpygal caudal vertebrae and osteoderms for skeletochronology in the limbless lizard *Anguis veronensis* Pollini, 1818. *Herpetozoa* 29 (1/2): 69-75.
- Hill, R. V. 2005. Integration of morphological data sets for phylogenetic analysis of Amniota: the importance of integumentary characters and increased taxonomic sampling. *Systematic Biology* 54 (4): 530-547.
- Holder, L. A. 1960. The comparative morphology of the axial skeleton in the Australian Gekkonidae. *Zoological Journal of the Linnean Society* 44 (297): 300-335.

- Houssaye, A. 2009. "Pachyostosis" in aquatic amniotes: a review. *Integrative Zoology* 4: 325-340.
- Howes, G. B. and Swinnerton, H. H. 1901. On the development of the skeleton of the tuatara, *Sphenodon punctatus*; with remarks on the egg, on the hatching, and on the hatched young. *Transactions of the Zoological Society of London* 16 (1): 86 pp.
- Iannuzzi, R.; Souza, P. A. 2005. Floral succession in the Lower Permian deposits of the Brazilian Paraná Basin: an up-to-date overview. *In: The nonmarine Permian: New Mexico. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 30: 144-149.
- Jonasson, K. A.; Russell, A. P. and Vickaryous M. K. 2012. Histology and histochemistry of the gekkotan notochord and their bearing on the development of notochordal cartilage. *Journal of Morphology* 273: 596-603.
- Kaiser, H. E. 1960. Untersuchungen zur vergleichenden osteologie der fossilen und rezenten pachyostosen. *Palaeontographica A* 114: 113-196.
- Lawler, D. F.; Widga, C.; Rubin, D. A.; Reetz, J. A.; Evans, R. H.; Tangredi, B. P.; Thomas, R. M.; Martin, T. J.; Hildebolt, C.; Smith, K.; Leib, D.; Sackman, J. E.; Avery, J. G. and Smith, G. K. 2016. Differential diagnosis of vertebral spinous process deviations in archaeological and modern domestic dogs. *Journal of Archaeological Science: Reports* 9: 54-63.
- Laurin, M. and Piñeiro, G. H. 2017. A reassessment of the taxonomic position of mesosaurs, and a surprising phylogeny of early Amniotes. *Frontiers in Earth Science* 5. doi: 10.3389/feart.2017.00088
- Laurin, M. and Reisz, R. R. 1995. A reevaluation of early amniote evolution. *Zoological Journal of the Linnean Society* 113: 165-223.
- LeBlanc, A. R. H.; MacDougall, M. J.; Haridy, Y.; Scott, D. and Reisz, R. R. 2018. Caudal autotomy as anti-predator behaviour in Palaeozoic reptiles. *Scientific Reports* 8: 3328.
- MacDougall, M. J.; Modesto, S. P.; Brocklehurst, N.; Verrière, A.; Reisz, R. R. and Fröbisch, J. 2018. Response: a reassessment of the taxonomic position of mesosaurs, and a surprising phylogeny of early Amniotes. *Frontiers in Earth Science* 6. doi: 10.3389/feart.2018.00099

- Mac Gregor, J. H. 1908. On *Mesosaurus brasiliensis* sp. nov. from the Permian of Brasil; p. 301-336; In I. C. White (ed.), *Comissão dos Estudos das Minas de Carvão de Pedra do Brasil*, Parte II. National Press, Rio de Janeiro.
- Marvin, G. A. 2010. Effect of caudal autotomy on aquatic and terrestrial locomotor performance in two Desmognathine salamander species. *Copeia* 3: 468-474.
- Matos, S. A.; Pretto, F. A. and Simões, M. G. 2013. Tafonomia dos Pygocephalomorpha (Crustacea, Peracarida, Malacostraca), Permiano, Bacia do Paraná, Brasil e seu significado paleoambiental. *Revista Brasileira de Paleontologia* 16 (1): 97-114.
- Modesto, S. P. 1999. Observations on the structure of the early permian reptile *Stereosternum tumidum* Cope. *Palaeontologia Africana* 35: 7-19.
- Modesto, S. P. 2010. The postcranial skeleton of the aquatic parareptile *Mesosaurus tenuidens* from the Gondwanan Permian. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30(5): 1378-1395.
- Nopcsa, F. and Heidsieck, E. 1934. Ueber eine pachyostotische rippe aus der kreide rügens. *Acta Zoologica* 15: 431-455.
- Oelofsen, B. and Araújo, D. C. 1983. Palaeocological implications of the distribution of mesosaurid reptiles in the Permian Irati sea (Paraná Basin), South America. *Revista Brasileira de Geociências* 13 (1): 1-6.
- Osborn, H. F. 1903. The reptilian subclasses Diapsida and Synapsida and the early history of the Diaptosauria. *Memoirs of the American Museum of Natural History* 1: 451-507.
- Petermann, H. and Gauthier, J. A. 2018. Fingerprinting snakes: paleontological and paleoecological implications of zygantral growth rings in Serpentes. *PeerJ* 6:e4819. <https://doi.org/10.7717/peerj.4819>
- Pretto, F. A.; Cabreira, S. F. and Schultz, C. L. 2014. Tooth microstructure of the early permian aquatic predator *Stereosternum tumidum*. *Acta Palaeontologica Polonica* 59 (1): 125-133.
- Ricardi-Branco, F.; Caires, E. T. and Silva, A. M. 2006. Campo de estromatólitos gigantes de Santa Rosa de Viterbo, SP - Excelente registro do litoral do mar permiano Irati, Bacia do Paraná, Brasil. *In: Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil*.

- Richter, M. 1985. Situação da pesquisa paleoictiológica no paleozóico brasileiro. *In*: Coletânea de trabalhos paleontológicos. *DNPM, Série Geologia. Seção de Paleontologia e Estratigrafia* 2 (27): 105-110.
- Ricqlès, de A. 1974. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes. V. - Cotylosaures et mésosaures. *Annales de Paléontologie (Vertébrés)* 60 (2): 171-216.
- Rösler, O.; Rohn, R. and Albamonte, L. 1981. Libélua permiana do Estado de São Paulo, Brasil (Formação Irati): *Gondvanoptilon brasiliense* gen. et sp. nov. *In*: Congresso Latino-americano de Paleontologia, 2, Porto Alegre. *Anais* 1: 221-232.
- Santos, R. V.; Souza, P. A.; Alvarenga, C. J. S.; Dantas, E. L.; Pimentel, M. M.; Oliveira, C. G. and Araújo, L. M. 2006. Shrimp U-Pb zircon dating and palynology of bentonitic layers from the Permian Irati Formation, Paraná Basin, Brazil. *Gondwana Research* 9 (4): 456-463.
- Szczygielski, T.; Surmik, D.; Kapuścińska; A. and Rothschild, B. M. 2017. The oldest record of aquatic amniote congenital scoliosis. *PLoS ONE* 12(9): e0185338. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185338>
- Sedor, F. A. and Ferigolo, J. 2001. A coluna vertebral de *Brazilosaurus sanpauloensis* Shikama & Ozaki, 1966 da Formação Irati, Permiano da Bacia do Paraná (Brasil) (Proganosauria, Mesosauridae). *Acta Biologica Paranaense* 30: 151-173.
- Sedor, F. A. and Silva, R. C. 2004. Primeiro registro de pegadas de Mesosauridae (Amniota, Sauropsida) na Formação Irati (Permiano Superior da Bacia do Paraná) do Estado de Goiás, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 7 (2): 269-274.
- Shikama and Ozaki. 1966. On a reptilian skeleton from the Palaeozoic Formation of San Paulo, Brazil. *Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series* 64: 351-358.
- Silva, R. C. and Sedor, F. A. 2017. Mesosaurid swin traces. *Frontiers in ecology and evolution* 5 (22). doi: 10.3389/fevo.2017.00022
- Smith, J. 2015. Update on ankylosing spondylitis: current concepts in pathogenesis. *Current Allergy and Asthma Reports* 15(1). DOI 10.1007/s11882-014-0489-6

- Tsuji, L. A. and Müller, J. 2009. Assembling the history of the Parareptilia: phylogeny, diversification and a new definition of the clade. *Fossil Record* 12 (1): 71-81.
- Villamil, J.; Demarco, P. N.; Meneghel, M.; Blanco, R. E.; Jones, W.; Rinderknecht, A.; Laurin, M. and Piñeiro, G. 2016. Optima swimming speed estimates in the Early Permian mesosaurid *Mesosaurus tenuidens* (Gervais 1865) from Uruguay. *Historical Biology: An International Journal of Paleobiology* 28 (7): 1-9.
- Wake, D. B. and Dresner, I. G. 1967. Functional morphology and evolution of tail autotomy in salamanders. *Journal of Morphology* 122 (4): 265-305.
- Winchester, L. and Bellairs, A. A. 1977. Aspects of vertebral development in lizards and snakes. *Journal of Zoology* 181: 495-525.

#### Table and figure captions

Table 1. Mesosaurid and *Sphenodon punctatus* vertebrae sectioned and used in this study (see abbreviations at page 3).

Fig. 1. Vertebral thin sections of Mesosauridae photographed under conventional transmitted light. **A.** Transverse section of cervical vertebra (UFRGS-PV-0612-P-L01). **B.** Longitudinal section of cervical vertebra (UFRGS-PV-0612-P-L02). **C.** Detail of A, showing the periosteal and endochondral regions and four LAGs. **D.** Detail of B, showing the Sharpey's fibers distributed along the articular facet. **E.** Transverse section of thoracolumbar vertebra (MCN.P.1228.L.A) showing the lamellar organization of the cortex. **F.** Detail of E, showing the periosteal and endochondral regions and 12 growth marks. Arrowheads indicate growth lines. Yellow dashed lines indicate the limits between periosteal and endochondral bone. Abbreviations: n, notochordal canal; os, secondary osteon; ps, periosteal surface; sh, Sharpey's fibers.

Fig. 2. Vertebral thin sections of Mesosauridae photographed under conventional and polarized light. **A.** Transverse section of thoracolumbar vertebra (UFRGS-PV-0614-P-L01). The dashed yellowline indicates the sinuous suture between the two halves of the slightly deviated spinous process. **B.** Detail of A, showing the lamellar microstructure with several flattened osteocyte lacunae and the sinuous suture between the two halves

of the slightly deviated spinous process. **C.** Detail of A, showing the articular surface of the transverse process covered by calcified cartilage. **D.** Transverse section of anterior caudal vertebra (UFRGS-PV-0597-P-L01). **E.** Detail of D, enlarged dorsal region of neural arch. Right half photographed under polarized light. **F.** Detail of D, showing an enlarged portion of the centrum-haemal arch contact. **G.** Posterior caudal vertebra (UFRGS-PV-0269-P-L01) showing a vertical sulcus in the middle of the centrum. **H.** Longitudinal section of the caudal vertebra represented in G. **I.** Detail of H, showing the bone microstructure of the neural arch cortex. It is more lamellar cortically with flattened osteocyte lacunae and becomes more woven internally with rounded osteocyte lacunae (Photographed under polarized light with lambda compensator). **J.** Detail of H, showing the parallel-fibered periosteal bone of the ventral portion of the centrum (Photographed under polarized light with lambda compensator). Abbreviations: cc, calcified cartilage; EC, erosion cavities; fol, flattened osteocyte lacunae; ha, haemal arch; N, notochordal canal; NC, neural canal; ol, osteocyte lacunae; pz, postzygapophysis; rol, rounded osteocyte lacunae; SH, Sharpey's fibers; so, secondary osteon; sp, spinous process.

Fig. 3. Vertebral centra and notochordal canals of selected thin sections of Mesosauridae (A, C, E-G) and *Sphenodon punctatus* (B, D) photographed under conventional transmitted light. **A.** Longitudinal section of caudal vertebra (UFRGS-PV-0269-P-L01). **B.** Longitudinal section of autotomic caudal vertebra of *Sphenodon punctatus* (UFRGS-PV-82-Z-L01). The dashed line indicates the region of the fracture plane. **C.** Detail of A, showing the notochordal canal filled with calcified cartilage and osteons. **D.** Detail of B, showing the resquicial chordal cartilage and its structure. **E.** Transverse section of thoracolumbar vertebra (MCN.P.1229.L.A), notochordal canal region. **F.** Drawing of an isogenous group observed in E. **G.** Detail of the notochordal canal of the specimen UFRGS-PV-0613-P-L01 showing slightly resemblance of the chondroid tissue of *S. punctatus*. Abbreviations: cc, calcified cartilage; cl, chondrocyte lacunae; ee, elastica externa; ig, isogenous group; ol, osteocyte lacunae; os, secondary osteon; rcb?, resquicial cellular border?.

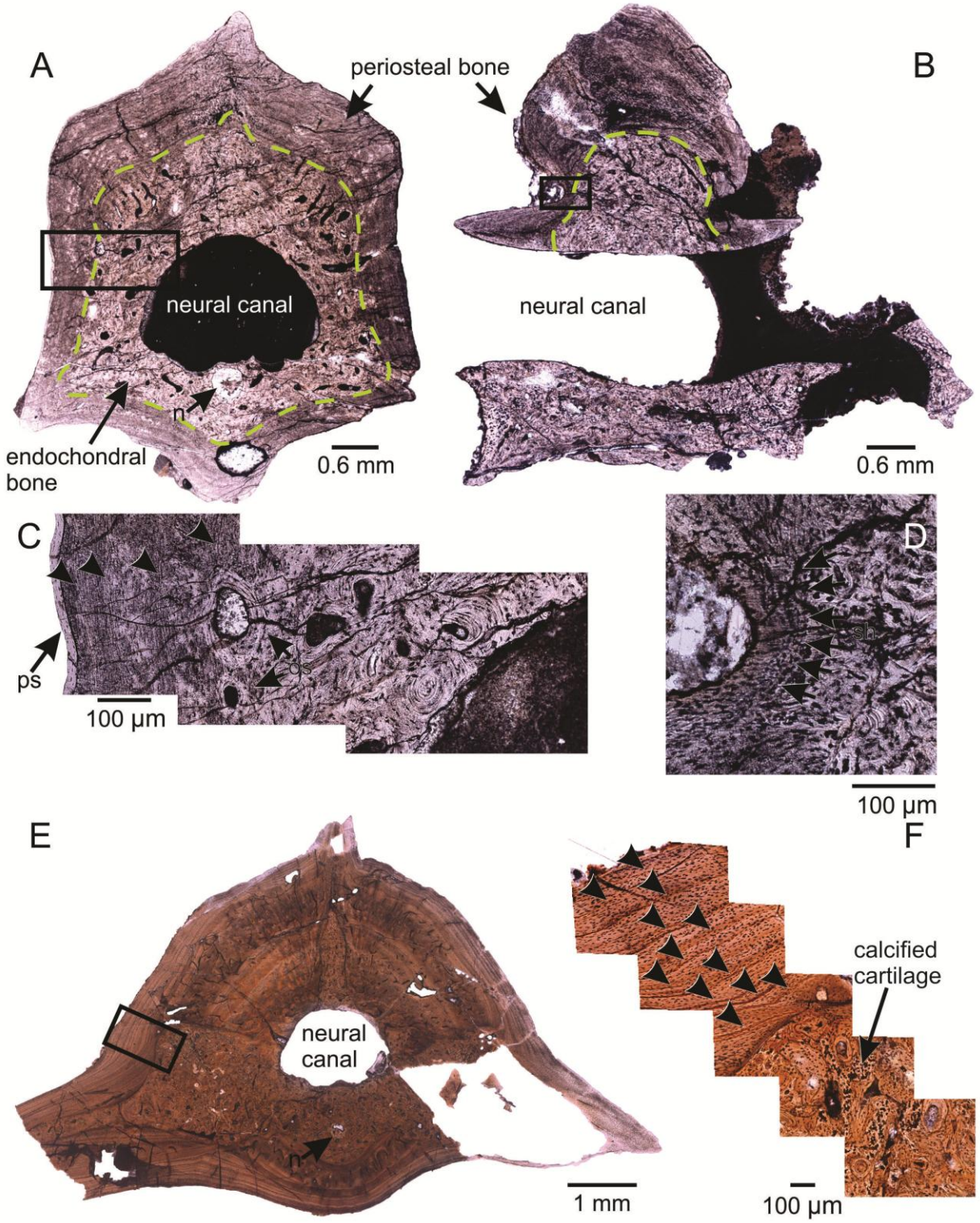
Fig. 4. Mesosauridae vertebrae showing deviations in spinous processes. **A** and **B.** Thoracolumbar vertebrae with the spinous process directed to the right (A – MCN.P.1227.A; B – UFRGS-PV-0615-P). **C.** Caudal vertebrae (MCN.P.1227.B) with the

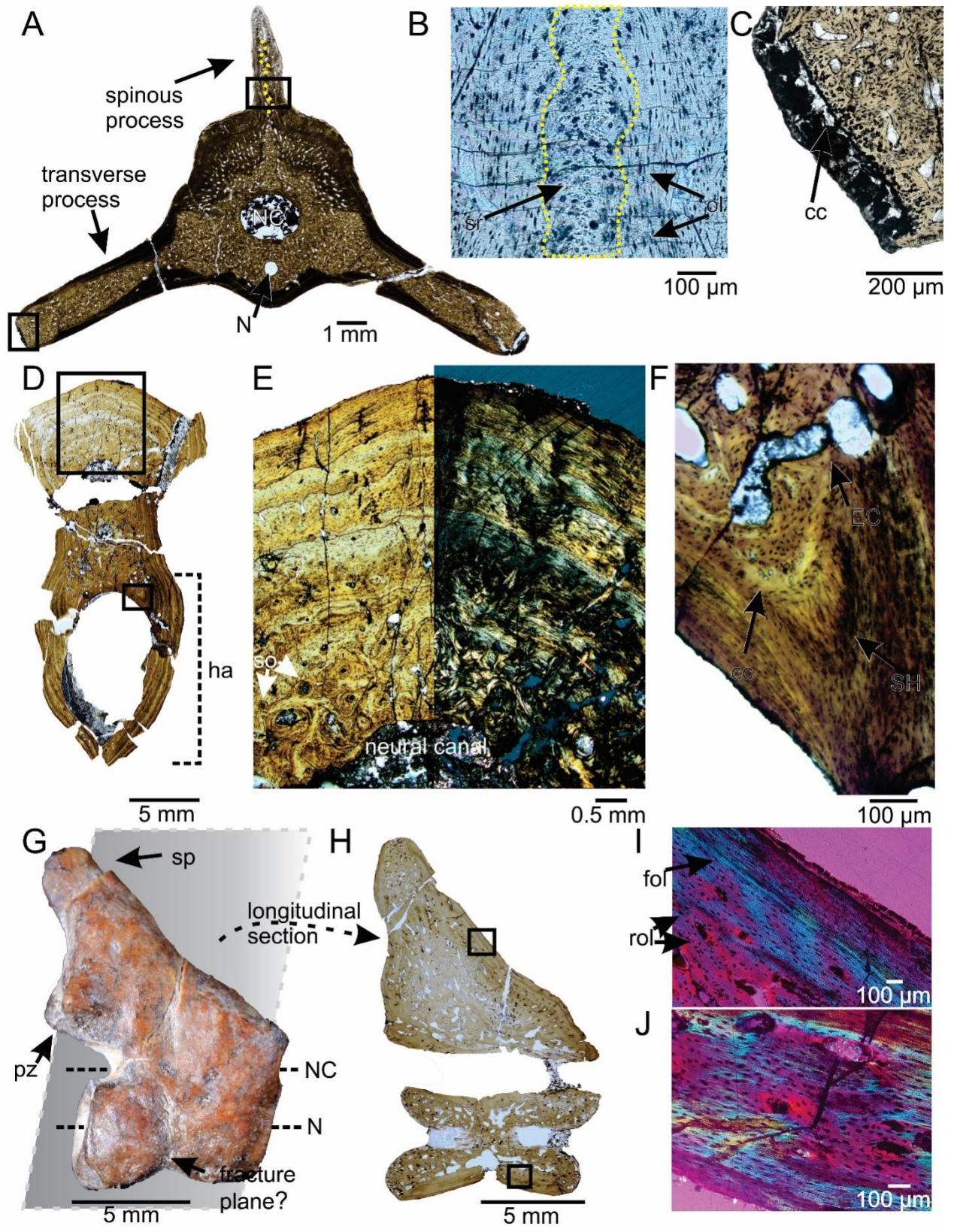


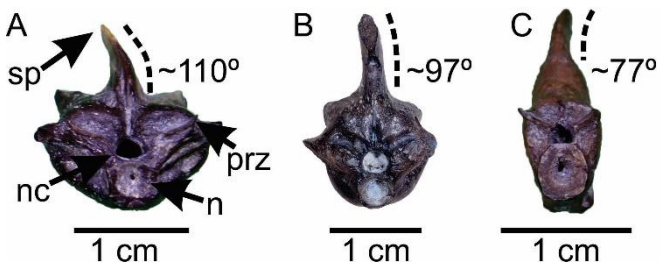
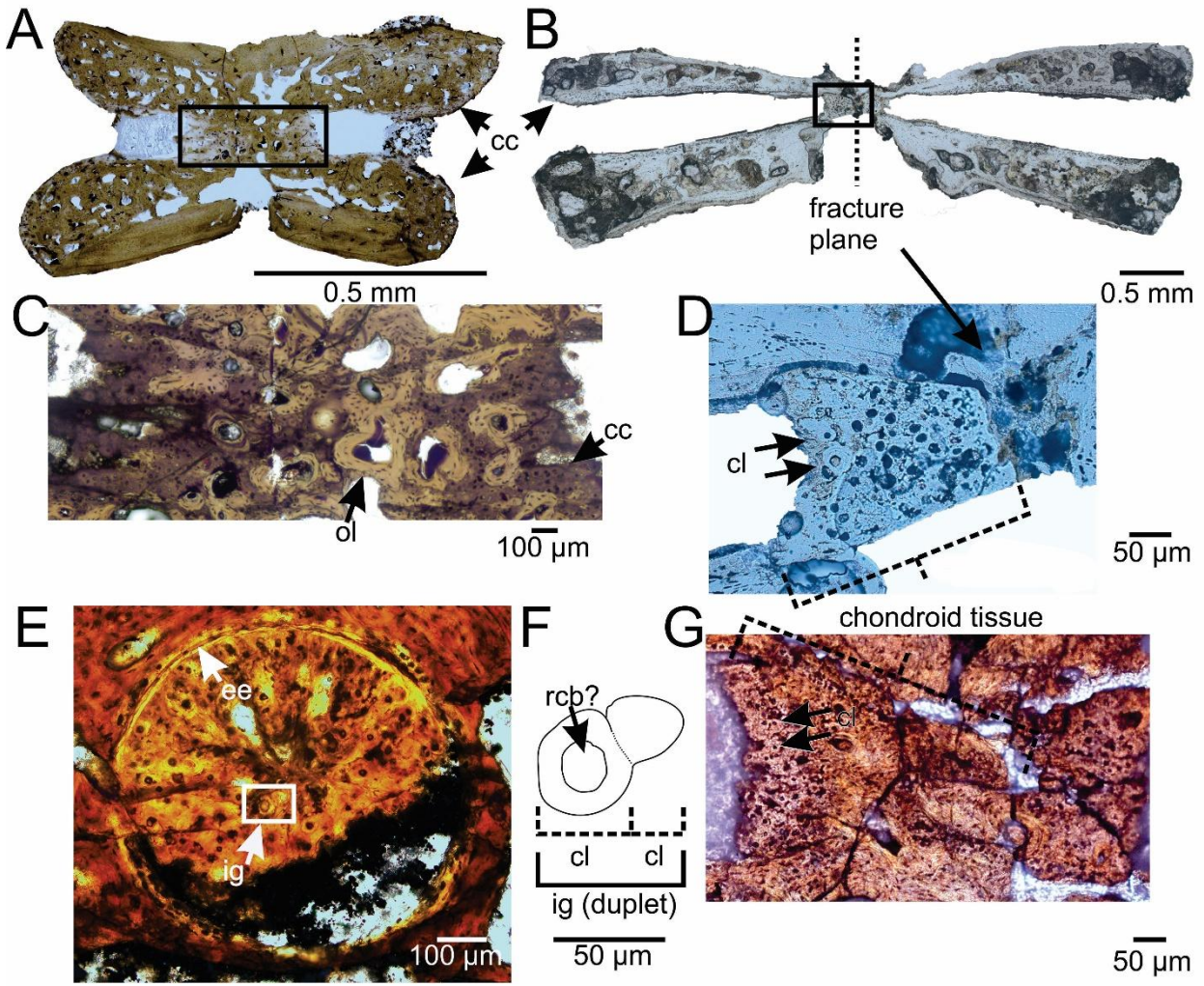
spinous process directed to the left. Dashed lines indicate the direction of the spinous processes deviations. Abbreviations: n, notochordal canal; nc, neural canal; prz, prezygapophysis; sp, spinous process.

Attributed taxon/slice number	Region	Centrum length (mm)	H? O? P?	Estimated ontogenetic stage	Locality
<i>Brazilosaurus sanpauloensis</i> (UFRGSPV0612-P-L01)	Cervical	5,2	O	Adult	Passo do São Borja (RS)
<i>Brazilosaurus sanpauloensis</i> (UFRGSPV0612-P-L02)	Cervical	5,1	O	Adult	Passo do São Borja (RS)
<i>Stereosternum tumidum</i> (UFRGSPV0614-P-L01)	Thoracolumbar	5 (incomplete)	P	Adult	Passo do São Borja (RS)
<i>Stereosternum tumidum</i> (MCN.P.1229.L.A)	Thoracolumbar	-		Adult	Passo do São Borja (RS)
<i>Stereosternum tumidum</i> (MCN.P.1227.A)	Thoracolumbar	8.5	P	Adult	Guapirama (PR)

<i>Mesosaurus tenuidens</i> (MCN.P.1228.L.A)	Thoracolumbar	8,6	P	Adult	Portelândia (GO)
(UFRGSPV0615-P)	Thoracolumbar	6 (incomplete)	P	Adult	Passo do São Borja (RS)
<i>Stereosternum tumidum</i> (MCN.P.1227.B)	Caudal	8	-	Adult	Guapirama (PR)
<i>Mesosaurus tenuidens</i> (UFRGSPV0597P)	Caudal	6,3 (incomplete)	P	Adult	Passo do São Borja (RS)
UFRGSPV0269-P-L01	Caudal	6		Adult	Passo do São Borja (RS)
UFRGSPV0613-P-L01	Caudal	5,1		Adult	Passo do São Borja (RS)
<i>Sphenodon punctatus</i> (UFRGSPV82-Z-L01)	Caudal	10,02	-	Adult	Tauranga, (NZ)







**ATA Nº 849**

A comissão abaixo assinada tendo examinado a Dissertação de Mestrado do aluno **Thiago Carlisbino**, intitulada “**DESENVOLVIMENTO E MICROESTRUTURA VERTEBRAL EM MESOSAURIDAE DO PERMIANO DA BACIA DO PARANÁ**”, atribuem os seguintes conceitos:

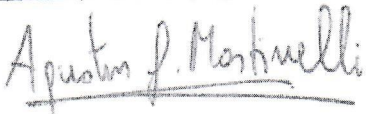
Dr. Agustin Guillermo Martinelli (Museo Argentino de Ciencias Naturales)  
**CONCEITO: "A" (EXCELENTE)**

Dra. Graciela Piñeiro Martínez (UDELAR)  
**CONCEITO: "A" (EXCELENTE)**

Profa. Dra. Marina Bento Soares (PPGGEO/UFRGS)  
**CONCEITO: "A" (EXCELENTE)**

de de 2019.

<b>Homologação pela Comissão de Pós-Graduação,</b>	
<b>Ata nº</b>	<b>Data:</b>
<b>Conceito Final:</b>	
<b>Rubrica:</b>	


<b>ANEXO I</b>	
Título da Dissertação:	
<b>“DESENVOLVIMENTO E MICROESTRUTURA VERTEBRAL EM MESOSAURIDAE DO PERMIANO DA BACIA DO PARANÁ”</b>	
Área de Concentração: Paleontologia	
Autor: <b>Thiago Carlisbino</b>	
Orientador: Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz	
Examinador: Dr. Agustín Guillermo Martinelli	
Data: 04 de Fevereiro, 2019	
Conceito: <b>A (Excelente)</b>	
<b>PARECER:</b>	
<p>A dissertação do Sr. Thiago Carlisbino aborda uma temática muito interessante com metodologia atualizada que aponta resultados novos para o micro-anatomia e paleoecologia do grupo dos Mesosauridae. Como foi relatado pelo discente, os mesosaurídeos são abundantes em rocas da Formação Irati, mas ainda poucos estudos de anatomia detalhada foram feitos e o estudo das vértebras através de cortes histológicos (junto a observações externas, como as deformações de processos vertebrais) são altamente significativos para serem publicados e mostram trabalho e dedicação do Sr. Carlisbino durante o período do Mestrado. O texto integrador está redigido com clareza e mostra o domínio do assunto. Os resultados obtidos estão justificados nos estudos desenvolvidos, com evidências objetivas e boas figuras. O texto integrador e o manuscrito mostram um conhecimento acabado do assunto e a publicação do artigo será de grande importância para o público científico.</p> <p>Ao longo do arquivo PDF da dissertação (em anexo), no texto integrado e no MS, marquei mínimas sugestões (e.g., bibliográficas, idiomáticas) que não modificam a substância e objetivo do presente Mestrado.</p> <p>Considero a dissertação do Sr. Thiago Carlisbino uma contribuição de alto nível, e coloco conceito: <b>A (Excelente)</b>. Parabéns a C. Schultz e F. Sedor pela orientação e ao T. Carlisbino pelos resultados obtidos.</p>	
	
Assinatura:	
Data: 04/02/2019	
Ciente do Orientador:	
Ciente do Aluno:	

<b>ANEXO I</b>	
Título da Dissertação:	
<b>“DESENVOLVIMENTO E MICROESTRUTURA VERTEBRAL EM MESOSAURIDAE DO PERMIANO DA BACIA DO PARANÁ”</b>	
Área de Concentração: Paleontologia	
Autor: <b>Thiago Carlisbino</b>	
Orientador: Prof. Dr. Cesar Leandro Shultz	
Examinadora: Dra. Graciela Piñeiro	
Data: 03-02-2019	
Conceito: Excelente	
<b>PARECER:</b>	
<p>A tese apresentada pelo Bach. Thiago Carlisbino consiste em um bonito trabalho original sob a histologia das vértebras dos mesosaurídeos da Formação Irati. Entretanto já existiam artigos descrevendo a estrutura histológica das costelas e os ossos longos (e.g., úmero, rádio, ulna, ossos do carpo, etc.) no se havia estudado as vértebras com o detalhe que se apresenta em esta tese. E por tanto uma importante contribuição ao estudo dos mesosaurídeos da Bacia do Paraná. A tese é bem escrita, clara e os objetivos foram bem estabelecidos. A metodologia é apropriada e as técnicas aplicadas foram bem explicitadas. Solo alguns aspectos parecem pouco desenvolvidos e foram notados no PDF adjunto. A maneira do exemplo fica claro que as vértebras analisadas pertencem a esqueletos articulados mais o menos completos, mas deveria se especificar se as amostras pertencem a indivíduos adultos mais jovens ou, mas maduros, e quais foram os critérios utilizados para a determinação; porém uma fotografia dos espécimes que aportaram as vértebras analisadas também teria sido muito útil. Recentemente foi publicado um artigo (Piñeiro et al., 2016) que mostra como alguns dos elementos do tarso dos mesosauros ossificavam bastante mais tarde do que os outros. Então, um mesosauro alcançaria a sua condição de adulto quando os ossos centrais do tarso fusionam se pra formar um solo osso (lateral central ou navicular). Seria interessante que você testara que sua determinação da idade dos espécimes cujas vértebras foram estudadas concorda com esta condição no tarso. Da mesma forma, o fato de que os resultados obtidos em esta tese sugerem que os mesosauros foram aquáticos sem discriminar seu estágio ontogenético poderia ter relação com a nova hipótese recentemente apresentada que sugere que os indivíduos jovens passam mais tempo na água do que fora de ela (consulta Nuñez Demarco et al., 2018).</p>	
<p>Dado que os mesosauros conservam muitos espécimes em distintos estágios de desenvolvimento, haveria sido interessante que se apresentaram dados provenientes de indivíduos de distintas idades, incluindo adultos e juvenis das espécies que você há convalidado. Mas, esse poderia ser parte de um novo estudo.</p>	



Em suma, a tese é um documento interessante em quanto que ele não só mostra a estrutura histológica das vértebras dos mesosauros mais também a existência de cartilagem calcificada, um novo tecido descoberto em algumas zonas do corpo vertebral que não foi registrado com anterioridade para este grupo de répteis. Finalmente, estes estudos estariam confirmando que os mesosauros não possuíam a capacidade de autotomia em as vértebras caudais apesar de que um sulco transversal e bem evidente na zona média do centro vertebral. As hipóteses que descartariam a necessidade de desenvolver capacidades de autotomia são bem justificadas.

Resta só cumprimentar ao estudante Thiago Carlisbino pelo trabalho realizado e agradecer que ele teve em conta meu nome para formar parte da sua banca. Aguardo agora conhecer os resultados dos novos estudos que eventualmente fossem realizados a futuro em esta apaixonante temática.

Assinatura: 

Data: 5-02-2019

Ciente do Orientador:

Ciente do Aluno:

<b>ANEXO I</b>
Título da Dissertação/Tese: <b>"DESENVOLVIMENTO E MICROESTRUTURA VERTEBRAL EM MESOSAURIDAE DO PERMIANO DA BACIA DO PARANA"</b>
Área de Concentração: Paleontologia
Autor: Thiago Carlisbino
Orientador: Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz
Examinador: Profa. Dra. Marina Bento Soares (IGEO/UFRGS)
Data: 14 de fevereiro de 2019.
Conceito: A (EXCELENTE)
PARECER:

O mérito desta Dissertação de Mestrado é apresentar um estudo baseado em histologia óssea sobre um grupo ainda pouco explorado neste tema, os Mesosauridae, fornecendo resultados interessantes acerca não só da microestrutura óssea em si, e do tecido cartilaginoso das vértebras, mas também testando, e descartando, a hipótese de autotomia caudal proposta por outros autores e chamando atenção para anomalias nos espinhos neurais das vértebras de alguns espécimes analisados.

De modo geral, o texto encontra-se bem organizado, bem redigido, mantendo um bom encadeamento de ideias e favorecendo uma leitura fluente e clara do início ao fim. Isso se aplica tanto para o texto introdutório quanto para o artigo científico anexado. Mínimos erros de digitação foram encontrados, os quais nem necessitam ser mencionados. Como o artigo submetido e o texto integrador se completam, algumas considerações tecidas a seguir são válidas para ambos, outras são mais específicas.

No texto integrador, o item 4.2.2.1. Classificação do Tecido Ósseo poderia ter sido mais aprofundado, uma vez que ele é a base para o leitor compreender a análise osteohistológica apresentada no artigo. Notam-se, também, alguns equívocos. Na página 16 é apresentada uma classificação do arranjo dos canais vasculares (Longitudinal, Laminar, Plexiforme, Reticular e Radial). Entretanto, estes arranjos só são encontrados no tecido Fibrolamelar, que é um dos tipos de tecido ósseo primário que pode ocorrer no esqueleto de alguns grupos de vertebrados. Só na sequência disso é que o autor apresenta os tipos de tecido ósseo primário: Fibroso, Paralelo-Fibroso e Lamelar. O primeiro tipo deve se referir ao Tecido Fibrolamelar (terminologia mais utilizada que Tecido Ósseo Fibroso, adotada pelo autor). Senti falta de um parágrafo, pelo menos caracterizando as Fibras de Sharpey, já que são mencionadas no artigo e figuradas nas Figuras 1 e 2 do mesmo.

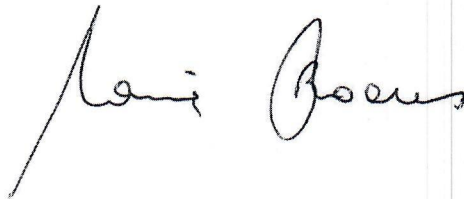
No item 4.3.1. Desenvolvimento é apresentada a Figura 8, com legendas em inglês. O autor deveria ter feito a tradução das legendas para o português.

Outra questão que chama a atenção, tanto no texto integrador (item 3. Material e Métodos) quanto no artigo (pag. 37) é o comentário de que os espécimes estudados foram tentativamente associados a um dos três táxons de Mesosauridae. No Brasil existem centenas de espécimes de Mesosauridae bastante completos, e com identificação taxonômica precisa, em diversas coleções científicas que poderiam ter sido cedidos para o trabalho, ao invés de espécimes "encontrados incompletos ou isolados - pág. 6 e pág. 37". Mas, uma vez que o autor optou por usar materiais mais fragmentados e incompletos e identificá-los apenas tentativamente, deveria ter justificado a atribuição específica de cada espécime com base nos seus caracteres diagnósticos, mesmo que

não todos. Por exemplo, o espécime UFRGS-PV-0612-P é tentativamente atribuído a *Brazilosaurus sanpauloensis* devido aos seguintes caracteres: X, Y, Z. Essa informação deveria ser apresentada para cada espécime analisado. Não ficou claro, se devido a essa incerteza taxonômica, o autor não fez comparações acerca dos padrões microestruturais de tecido ósseo observados em cada táxon, tratando-os apenas como Mesosauridae. Esse tipo de comparação seria bastante interessante, uma vez que nunca foi feita, e mesmo que, de fato, não houvesse diferença alguma entre os três táxons, isso já é um dado relevante e que deveria ter sido, pelo menos, mencionado tanto no texto integrador quanto no artigo.

No que tange às ilustrações do artigo, apesar das fotografias estarem de ótima qualidade, muitas das legendas são quase ilegíveis. Sugiro aumentar as letras.

À parte tais considerações, cabe ressaltar que a presente dissertação atingiu as metas propostas, atendendo aos requisitos exigidos para uma dissertação de mestrado. Atribuo o conceito **A (excelente)**.



Profa. Dra. Marina Bento Soares

Assinatura:

Data:

Ciente do Orientador:

Ciente do Aluno: