

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

**Endotermia em cinodontes não-mamalianos:
a busca por evidências osteológicas**

Pablo Gusmão Rodrigues

ORIENTADOR: Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz

CO-ORIENTADORA: Prof^a. Dr^a. Marina Bento Soares

BANCA EXAMINADORA: Dr. Sérgio Alex Kugland de Azevedo (UFRJ)

Dr. José Eduardo Figueiredo Dornelles UFPEL)

Dr. Jorge Ferigolo (FZB/RS)

**Dissertação de Mestrado apresentada
como requisito para obtenção do
Título de Mestre em Geociências.**

Porto Alegre, 2005

Rodrigues, Pablo Gusmão

Endotermia em cinodontes não-mamalianos: a busca por evidências osteológicas. / Pablo Gusmão Rodrigues. - Porto Alegre : UFRGS, 2005.

[133 f.] il.

Dissertação (Mestrado). - Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Instituto de Geociências. Programa de Pós-Graduação em Geociências. Porto Alegre, RS - BR, 2005.

1. Paleontologia. 2. Evolução da Endotermia. 3. Cinodontes Não-mamalianos. 4. Fisiologia de Sinápsidos. 5. Tomografia em Fósseis. 6. Triássico. I. Título.

Catálogo na Publicação
Biblioteca Geociências - UFRGS
Renata Cristina Grun CRB 10/1113

AGRADECIMENTOS

- Ao professor Cesar Leandro Schultz pela confiança, incentivo e boa orientação durante a realização deste trabalho.
- À professora Marina Bento Soares pelo interesse, sugestões e indicações de bibliografia.
- Ao físico Alexandre Bacelar por possibilitar a realização das tomografias no Serviço de Radiologia do Hospital de Clínicas de Porto Alegre Hospital de Clínicas de Porto Alegre
- Ao físico José Augusto Marconato e ao médico Paulo Cesar Sanvitto por possibilitarem a realização das tomografias no Centro de Imagem do Hospital Moinhos de Vento.
- Aos colegas Téo Veiga de Oliveira, Leonardo Morato, Ana Luiza Outa Mori, Miriam Reichel, Cristina Bertoni Machado e Cristina Veiga Dias pelo auxílio, discussões, e bibliografias indicadas.
- À Virgínia Ghilardi pelas sugestões, estímulo e dedicação.
- Aos meus pais e ao meu irmão pelo incentivo e apoio de sempre.

RESUMO

Crânios de cinodontes do Triássico da América do Sul, de distintas posições filogenéticas, foram submetidos a tomografias computadorizadas para um estudo comparativo das respectivas cavidades nasais e caixas cerebrais, visando discutir suas implicações fisiológicas e evolutivas, especialmente no que tange à origem da endotermia em sinápsidos. Foram analisados espécimes de *Massetognathus pascuali* (PV0968T), *Exaeretodon riograndensis* (PV0715T), *Prozostrodon brasiliensis* (PV0248T), *Riograndia guaibensis* (PV0596T e PV0601T), *Brasilodon quadrangularis* (PV0628T) e *Brasilitherium riograndensis* (PV0760T)); além de um exemplar de *Didelphis*, usado como parâmetro, representando um mamífero atual com um crânio de morfologia primitiva. Uma revisão crítica acerca das diversas hipóteses para a evolução da endotermia é também apresentada. As imagens das tomografias computadorizadas foram digitalmente processadas para gerar reconstituições 3D dos crânios e seus moldes internos, bem como para realizar medições superficiais e volumétricas. Os resultados obtidos revelaram que a morfologia da cavidade nasal, nos cinodontes estudados, é bastante similar à dos mamíferos, indicando altas taxas respiratórias, o que confirma o provável status metabólico endotérmico para eucinodontes já proposto em trabalhos anteriores. Por consequência, todas as demais adaptações anatômicas e fisiológicas relacionadas com a endotermia poderiam também estar presentes nos Cinodontes do Triássico. Por outro lado, uma significativa encefalização foi observada somente em *Riograndia* e nos brasilodontídeos, indicando uma desvinculação

entre esta característica e o processo de incremento da atividade respiratória, sendo este anterior àquela.

Palavras-chave: evolução da endotermia; cinodontes não-mamalianos; fisiologia de sinápsidos; tomografia em fósseis; encefalização em sinápsidos; Triássico.

ABSTRACT

Skulls of South American Triassic cynodonts of distinctive phylogenetic positions were analyzed by C.T. Scanning for a comparative study of the respective nasal cavities and braincases, aiming to discuss their physiological and evolutionary roles specially regarding to the arising of the endothermy in synapsids. Specimens of *Massetognathus pascuali* (PV0968T), *Exaeretodon riograndensis* (PV0715T), *Prozostrodon brasiliensis* (PV0248T), *Riograndia guaibensis* (PV0596T and PV0601T), *Brasilodon quadrangularis* (PV0628T) and *Brasilitherium riograndensis* (PV0760T) were scanned, as well as a skull of *Didelphis*, an extant mammal with a primitive cranial morphology, used for comparisons. A discussion about the current hypotheses on the origin of endothermy is presented too. The C.T. scan images were digitally processed to generate 3D reconstitutions of the skulls and their endocasts, from which some areal and volumetric measurements were obtained. The morphological aspects of the nasal cavity of the studied cynodonts, very close to the mammalian condition and indicating high respiratory rates, confirm the endothermic metabolic status attributed to eucynodonts by some authors. Thus, all the anatomical and physiological adaptations related to endothermy could also be already present in Triassic cynodonts. On the other hand, a significant encefalization was observed only in *Riograndia* and the brasilodontids, suggesting a negative correlation between this physiological feature and the enhancement of the respiratory rates and indicating that the later evolved earlier than the former.

Key words: evolution of endothermy; physiology of synapsids; computed tomography on fossils; encephalization in synapsids, Triassic.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	11
2. OBJETIVOS.....	23
3. RELAÇÕES FILOGENÉTICAS.....	25
4. CONTEXTO ESTRATIGRÁFICO.....	30
5. CONTEXTUALIZAÇÃO DO CAMPO DE ESTUDO: A EVOLUÇÃO DA ENDOTERMIA EM VERTEBRADOS.....	36
5.1. Possíveis causas para a evolução da endotermia.....	38
5.2. Inferências fisiológicas a partir de dados paleontológicos.....	52
6. MATERIAL E MÉTODOS.....	75
6.1 Material de estudo.....	76
6.2 Tomografia computadorizada.....	80
6.3 Análise quantitativa.....	84
7. RESULTADOS.....	85
7.1 Estimativas de massa.....	86
7.2 Região respiratória da cavidade nasal.....	86
7.3 Região olfativa da cavidade nasal.....	90
7.4 Região órbita-temporal.....	93
7.5 Caixa cerebral.....	96
8. DISCUSSÃO E CONCLUSÕES.....	102
9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	113

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1: REPRESENTAÇÃO DE CRÂNIOS DE <i>DIDELPHIS</i> (A E B) E <i>MASSETOGNATHUS</i> (C) SECCIONADOS EM PLANO SAGITAL, EVIDENCIANDO OS MAXILOTURBINAIS, DE FUNÇÃO RESPIRATÓRIA, E OS OLFATIVOS NASO E ETMOTURBINAIS (A) BEM COMO AS CRISTAS ONDE OS MESMOS SE INSEREM NA SUPERFÍCIE MEDIAL DOS OSSOS DA CAVIDADE NASAL (B E C). MODIFICADO DE HILLENIOUS (1994).....	14
FIGURA 2: CLADOGRAMA MOSTRANDO RELAÇÕES FILOGENÉTICAS DENTRO DE AMNIOTA E TÁXONS PROPOSTOS COMO GRUPO-IRMÃO, SEGUNDO LAURIN E REISZ (1995).....	16
FIGURA 3: DIVERSIFICAÇÃO DOS PRINCIPAIS GRUPOS DE SYNAPSIDA DESDE O PENNSILVANIANO. MODIFICADO DE CARROL (1988) E HILLENIOUS (1994).....	16
FIGURA 4: CLADOGRAMA MOSTRANDO OS PRINCIPAIS GRUPOS DE THERAPSIDA E SPHENACODONTIDAE, COMO GRUPO-IRMÃO (RETIRADO DE RUBIDGE E SIDOR, 2001).....	18
FIGURA 5: DIFERENTES HIPÓTESES FILOGENÉTICAS PROPONDO O GRUPO-IRMÃO DE <i>MORGANUCODON</i>	18
FIGURA 6: COMPARAÇÃO DA SECÇÃO TRANSVERSAL DA REGIÃO ORBITO-TEMPORAL EM DIFERENTES CINODONTES EVIDENCIANDO DIFERENTES ESTÁGIOS EVOLUTIVOS.....	21
FIGURA 7: CLADOGRAMAS MOSTRANDO A RELAÇÃO FILOGENÉTICA ENTRE <i>EXAERETODON</i> E <i>MORGANUCODON</i> : A, SEGUNDO ROWE (1988); E B, SEGUNDO HOPSON E KITCHING (2001).....	27
FIGURA 8: CLADOGRAMA MOSTRANDO A POSIÇÃO FILOGENÉTICA DE <i>PROZOSTRODON</i> , <i>RIOGRANDIA</i> , <i>BRASILODON</i> E <i>BRASILITHERIUM</i> (RETIRADO DE SOARES, 2004).....	29
FIGURA 9: CLADOGRAMA MOSTRANDO A POSIÇÃO FILOGENÉTICA DE <i>PROZOSTRODON</i> , <i>RIOGRANDIA</i> , <i>BRASILODON</i> E <i>BRASILITHERIUM</i> (RETIRADO DE BONAPARTE <i>ET AL.</i> , 2005).....	29
FIGURA 10: LOCALIZAÇÃO DA BACIA DO PARANÁ NA AMÉRICA DO SUL (RETIRADO DE RUBERT, 2003).....	32
FIGURA 11: SEQUÊNCIA ESTRATIGRÁFICA, SISTEMA DEPOSICIONAL E PERFIL DAS UNIDADES LITOESTRATOGRAFICAS NA REGIÃO DE SANTA MARIA, RIO GRANDE DO SUL (RETIRADO DE SOARES, 2004).....	33
FIGURA 12: GEOCRONOLOGIA, BIOESTRATIGRAFIA E LITOESTRATIGRAFIA COMPARADAS ENTRE BRASIL E ARGENTINA (RETIRADO DE RUBERT, 2003).....	35

FIGURA 13: GRÁFICO (LOG/LOG) MOSTRANDO AS REGRESSÕES DA ÁREA DA SECÇÃO TRANSVERSAL DA PORÇÃO RESPIRATÓRIA DA CAVIDADE NASAL (Y) VERSUS A MASSA CORPÓREA (X), PARA ENDOTERMOS ($Y=0,57X^{0,68}$, LINHA VERMELHA) E ECTOTERMOS ($Y=0,11X^{0,76}$, LINHA VERDE) ATUAIS, OBTIDAS POR RUBEN <i>ET AL.</i> (1996).....	72
FIGURA 14: <i>PROZOSTRODON BRASILIENSIS</i> PV0248T EM VISTA PALATAL (A) E LATERAL (B).....	76
FIGURA 15: <i>MASSETOGNATHUS PASCUALI</i> PV0968T EM VISTA DORSAL (A) E LATERAL (B).....	77
FIGURA 16: <i>EXAERETODON RIOGRANDESIS</i> PV0715T EM VISTA DORSAL (A) E LATERAL (B).....	78
FIGURA 17: EXEMPLARES DE <i>RIOGRANDIA GUAIBENSIS</i> , PV0596T, EM VISTA DORSAL (A) E LATERAL (B), E PV0601T, EM VISTA LATERAL (C).....	79
FIGURA 18: CRÂNIOS DE <i>BRASILITHERIUM RIOGRANDENSIS</i> PV0760T (À ESQUERDA) E <i>BRASILODON QUADRANGULARIS</i> PV0628T (À DIREITA).....	80
FIGURA 19: IMAGENS BIDIMENSIONAIS DE TOMOGRAFIAS COMPUTADORIZADAS EM PLANO SAGITAL (À ESQUERDA) E CORONAL (NO CENTRO), E VISTA LATERAL DA RECONSTITUIÇÃO 3D (À DIREITA) DO CRÂNIO DE <i>DIDELPHIS</i> . A LINHA LARANJA MOSTRA A POSIÇÃO EM VISTA SAGITAL DO PLANO DE CORTE MOSTRADO AO CENTRO, O QUAL CORRESPONDE À SECÇÃO TRANSVERSAL DA PORÇÃO RESPIRATÓRIA DA CAVIDADE NASAL. EM VISTA SAGITAL PODEM SER OBSERVADOS OS TURBINAIS OLFATIVOS, NA REGIÃO MAIS POSTERIOR DA CAVIDADE NASAL, E RESPIRATÓRIOS (MAXILOTURBINAIS), À FRENTE DA ABERTURA DA NASOFARINGE. A VISTA CORONAL MOSTRA OS MAXILOTURBINAIS E O SEPTO INTERNASAL. NA RECONSTITUIÇÃO 3D OBSERVA-SE PONTOS EM QUE O CRÂNIO ESTÁ QUEBRADO, ESTANDO BEM EVIDENTE INCLUSIVE A FALTA DO LACRIMAL.....	83
FIGURA 20: IMAGENS BIDIMENSIONAIS DE TOMOGRAFIAS COMPUTADORIZADAS EM PLANO SAGITAL (À ESQUERDA) E CORONAL (NO CENTRO), E VISTA LATERAL DA RECONSTITUIÇÃO 3D (À DIREITA) DO CRÂNIO DE <i>MASSETOGNATHUS</i> (PV0968T). A LINHA LARANJA MOSTRA A POSIÇÃO EM VISTA SAGITAL DO PLANO DE CORTE MOSTRADO AO CENTRO, O QUAL CORRESPONDE À SECÇÃO TRANSVERSAL DA PORÇÃO RESPIRATÓRIA DA CAVIDADE NASAL. O MATERIAL ROCHOSO QUE PREENCHE AS CAVIDADES CRANIANAS APARECE EM CINZA. ESTE EXEMPLAR ESTÁ QUEBRADO NA METADE DO FOCINHO.....	83
FIGURA 21: RECONSTITUIÇÕES TRIDIMENSIONAIS DOS CRÂNIOS DE <i>MASSETOGNATHUS</i> PV0968T (A), <i>RIOGRANDIA</i> PV0596T (B), <i>BRASILODON</i>	

PV0628T (C) E <i>DIDELPHIS</i> (D) SECCIONADOS EM PLANO SAGITAL. SEM ESCALA.....	88
FIGURA 22: REPRESENTAÇÃO DE CRÂNIOS DE <i>THRINAXODON</i> (A) E <i>DIDELPHIS</i> (B) SECCIONADOS EM PLANO SAGITAL, MOSTRANDO DIFERENTES PADRÕES DE MAXILOTURBINAIS (MODIFICADO DE KIELAN-JAWOROWOSKA <i>ET AL.</i> , 2004). SEM ESCALA.....	88
FIGURA 23: COMPARAÇÃO DA SECÇÃO TRANVERSAL DA REGIÃO RESPIRATÓRIA DA CAVIDADE NASAL DE DIFERENTES CINODONTES. A, B E C SÃO IMAGENS DE TOMOGRAFIAS DA REGIÃO RESPIRATÓRIA DE TRÊS DOS ESPÉCIES UTILIZADOS NESTE TRABALHO, RESPECTIVAMENTE: <i>MASSETOGNATHUS</i> PV0968T, <i>RIOGRANDIA</i> PV0596T E <i>DIDELPHIS</i> , SENDO QUE, NESTE ÚLTIMO OS MAXILOTURBINAIS E O SEPTO INTERNASAL ESTÃO PRESERVADOS. UMA REPRESENTAÇÃO DA CAVIDADE NASAL DE <i>MORGANUCODON</i> , COM SUGESTÃO DO ARRANJO DE MAXILOTURBINAIS, É MOSTRADA EM D (MODIFICADO DE KERMACK <i>ET AL.</i> , 1981). E E F, SÃO ILUSTRAÇÕES MOSTRANDO A POSIÇÃO DOS MAXILOTURBINAIS EM OUTROS DOIS MAMÍFEROS ATUAIS, <i>CANIS LUPUS</i> E <i>PANTHERA TIGRIS</i> (MODIFICADO DE JOECKEL <i>ET AL.</i> , 2002). SEM ESCALA.....	89
FIGURA 24: GRÁFICO (LOG/LOG) MOSTRANDO AS REGRESSÕES DA ÁREA DA SECÇÃO TRANSVERSAL DA PORÇÃO RESPIRATÓRIA DA CAVIDADE NASAL (Y) <i>VERSUS</i> A MASSA CORPÓREA (X), PARA ENDOTERMOS ($Y=0,57X^{0,68}$, LINHA VERMELHA) E ECTOTERMOS ($Y=0,11X^{0,76}$, LINHA VERDE) ATUAIS, OBTIDAS POR RUBEN <i>ET AL.</i> (1996). OS NÚMEROS EM AZUL REPRESENTAM OS VALORES PARA ESTA RAZÃO OBTIDOS DOS CINODONTES ESTUDADOS.....	90
FIGURA 25: SECÇÕES DA REGIÃO OLFATIVA DA CAVIDADE NASAL DE DIFERENTES ESPÉCIES UTILIZADOS NESTE TRABALHO EM VISTA CORONAL. OS ELEMENTOS ÓSSEOS SÃO MOSTRADOS EM BRANCO E, EM TONS DE CINZA, APARECE O MATERIAL ROCHOSO QUE PREENCHE AS CAVIDADES DOS EXEPLARES FÓSSEIS E OS ETMOTURBINAIS E DE <i>DIDELPHIS</i> . A REGIÃO É LIMITADA VENTRALMENTE PELO VÔMER E DORSAL E LATERALMENTE PELO FRONTAL E ÓRBITO-ESFENÓIDE (SOMENTE EM <i>DIDELPHIS</i>). PARTE DA MAXILA TAMBÉM PODE PARTICIPAR NA PAREDE LATERAL NOS CINDONTES NÃO-MAMALIANOS. PARTE DA MANDÍBULA DE <i>BRASILODON</i> E <i>BRASILTHERIUM</i> , BEM COMO DO PTERIGÓIDE, EM <i>BRASILODON</i> , <i>BRASILTHERIUM</i> E <i>DIDELPHIS</i> , TAMBÉM SÃO MOSTRADOS. NO EXEMPLAR DE <i>MASSETOGNATHUS</i> OBSERVA-SE UMA NÍTIDA PNEUMATIZAÇÃO NA MAXILA.....	92

FIGURA 26: IMAGENS DE SECÇÕES DO CRÂNIO DE <i>MASSETOGNATHUS</i> (PV0968T) EM PLANO CORONAL (A E C) E AXIAL (B) MOSTRANDO A CAVIDADE NASAL COM SEIOS PARANASAIS NA MAXILA. EM C, O <i>SLICE</i> CORRESPONDE A UMA PARTE MAIS ANTERIOR DO CRÂNIO, ONDE HÁ UMA COMUNICAÇÃO ENTRE A CAVIDADE NASAL PROPRIAMENTE DITA E OS SEIOS DA MAXILA.....	94
FIGURA 27: REPRESENTAÇÃO DOS SEIOS PARANASAIS EM <i>EQUUS</i> (MODIFICADO DE NOVACEK, 1993).....	94
FIGURA 28: COMPARAÇÃO DA SECÇÃO TRANSVERSAL DA REGIÃO ORBITO-TEMPORAL EM DIFERENTES CINODONTES EVIDENCIANDO DIFERENTES ESTÁGIOS EVOLUTIVOS PRINCIPALMENTE COM RESPEITO AO GRAU DE OSSIFICAÇÃO DO ORBITO-ESFENÓIDE: A, MODIFICADO DE KIELAN-JAWOROWOSKA <i>ET AL.</i> (2004); E B, IMAGENS DE TOMOGRAFIAS DE ESPÉCIMES UTILIZADOS NESTE ESTUDO. AS RELAÇÕES FILOGENÉTICAS MOSTRADAS NO CLADOGRAMA B BASEIAM-SE NA PROPOSTA DE BONAPARTE <i>ET AL.</i> (2005).....	95
FIGURA 29: RECONSTITUIÇÃO TRIDIMENSIONAL A PARTIR DAS TOMOGRAFIAS DO CRÂNIO DE <i>MASSETOGNATHUS</i> PV0968T SEM O ARCO ZIGOMÁTICO DO LADO DIREITO (A), E SEM OS ELEMENTOS ÓSSEOS (REPRESENTADOS NA COR PRATA), MOSTRANDO UM MOLDE INTERNO VIRTUAL EQUIVALENTE À DA MATRIZ ROCHOSA (EM AZUL) QUE PREENCHE AS CAVIDADES CRANIANAS (B).....	97
FIGURA 30: COMPARAÇÃO ENTRE MOLDES CEREBRAIS DE DIFERENTES CINODONTES: A, MODIFICADO DE KIELAN-JAWOROWOSKA <i>ET AL.</i> (2004) ; B, MODIFICADO DE BONAPARTE (1966); E C, RECONSTITUIÇÃO 3D A PARTIR DE IMAGENS DAS TOMOGRAFIAS REALIZADAS. SEM ESCALA. OS DIFERENTES ESTÁGIOS EVOLUTIVOS REPRESENTADOS NO CLADOGRAMA MOSTRADO EM A SÃO: I (EUCYNODONTIA), PERDA DO COMPLEXO PARIETAL-PINEAL; II (MAMMALIAFORMES), INCIPIENTE EXPANSÃO DO CÉREBRO; III (GRUPO CORONAL MAMMALIA), BULBOS OLFATÓRIOS APROXIMADAMENTE ESFÉRICOS, NÍTIDA DIVISÃO MEDIANA DO CÉREBRO POR UMA FISSURA LONGITUDINAL, E EXPANSÃO LATERAL DOS HEMISFÉRIOS CEREBRAIS.....	98
FIGURA 31: GRÁFICO (LN/LN) DA LARGURA DA CAIXA CEREBRAL (EIXO Y), MEDIDA NO PONTO EM QUE É MAIS EXTENSA, <i>VERSUS</i> A LARGURA DO CRÂNIO MEDIDA COMO A DISTÂNCIA ENTRE AS JUNTAS CRANIOMANDIBULARES (EIXO X). A LINHA VERMELHA REPRESENTA A RETA DE REGRESSÃO ($Y = 0,98X - 0,31$; $R^2 = 0,715$) PARA ESTA RAZÃO EM	

DIFERENTES ESPÉCIES DE MAMÍFEROS ATUAIS (DE MORFOLOGIA CRANIANA MAIS PRIMITIVA) E EXTINTOS SEGUNDO LUO *ET AL.* (2004)....10

1. INTRODUÇÃO

1. INTRODUÇÃO

A endotermia de aves e mamíferos está entre as mais importantes adaptações da história evolutiva dos vertebrados (Ruben e Jones, 2000) e envolve complexas modificações fisiológicas, morfológicas e comportamentais (Radolph, 1994), as quais chegaram, inclusive, a embasar a proposição de um clado “Haemothermia” separando aves e mamíferos dos demais Amniota (Gauthier *et al.*, 1988). Até o momento, ainda não são bem entendidas as possíveis causas que levaram à evolução dessa dispendiosa fisiologia, de forma independente, nessas duas linhagens (Ruben, 1995; Hayes e Garland, 1995; Farmer, 2000; Korteja, 2004; Hillenius e Ruben, 2004a). O entendimento da evolução da endotermia também depende do conhecimento do status metabólico de vertebrados extintos e, nesse sentido, diversos autores, com base em diferentes caracteres osteológicos, têm procurado inferir o padrão fisiológico de vertebrados extintos, especialmente dinossauros não-avianos e terápsidos não-mamalianos (Brink, 1956; Bakker, 1971, 1972, 1974; Ricqlès, 1975, 1976; Benton, 1978; Bennet e Ruben, 1986; Carrier, 1987; Hillenius, 1994; Ruben *et al.*, 2003; Hillenius e Ruben, 2004a; Seymour *et al.*, 2004).

Dentre as diversas proposições de evidências paleontológicas de endotermia, a presença de turbinas respiratórias, verificada pela presença de cristas na superfície medial do osso maxilar (Hillenius, 1994) (FIG. 1), ou inferida a partir da área da secção transversal da porção respiratória da cavidade nasal (Ruben *et al.*, 1996), tem sido proposta como única evidência direta de endotermia, devido à função termorregulatória

dessas estruturas (Hillenius, 1992, 1994; Ruben *et al.*, 1996; 2003; Hillenius e Ruben, 2004a, b).

A presença das cristas para maxiloturbinais em *Thrinaxodon* e *Massetognathus* foi considerada uma forte evidência para algum grau de endotermia em cinodontes triássicos (Hillenius, 1994). Por outro lado, a área transversal da cavidade nasal de diferentes dinossauros não-avianos, medida a partir de tomografias computadorizadas, foi considerada muito estreita para alojar turbinais respiratórios, servindo então como evidência da ectotermia destes animais (Ruben *et al.*, 1996).

Também com base na morfologia interna da cavidade nasal, foi sugerida a evolução da endotermia, de forma independente, na linhagem Theriocephalia (Hillenius, 1994). Para o mesmo autor, no entanto, apesar do desenvolvimento de um palato secundário também ter ocorrido em Anomodontia, a hipótese de endotermia em dicinodontes é rejeitada, devido à ausência de cristas para maxiloturbinais e pelo curto comprimento do palato desses animais, o que impossibilitaria a existência de turbinais respiratórios.

A provável ausência de turbinais respiratórios, em razão da estreita passagem de ar, relacionada à presença de grandes seios paranasais (Ruben *et al.*, 1996; Hillenius e Ruben, 2004a; Hillenius *et al.*, 2005), também tem sido o principal argumento contrário à sugestão de endotermia para crocodilomorfos extintos, que teria sido posteriormente perdida (Carrier, 1987; Seymour *et al.*, 2004; Seymour, 2004).

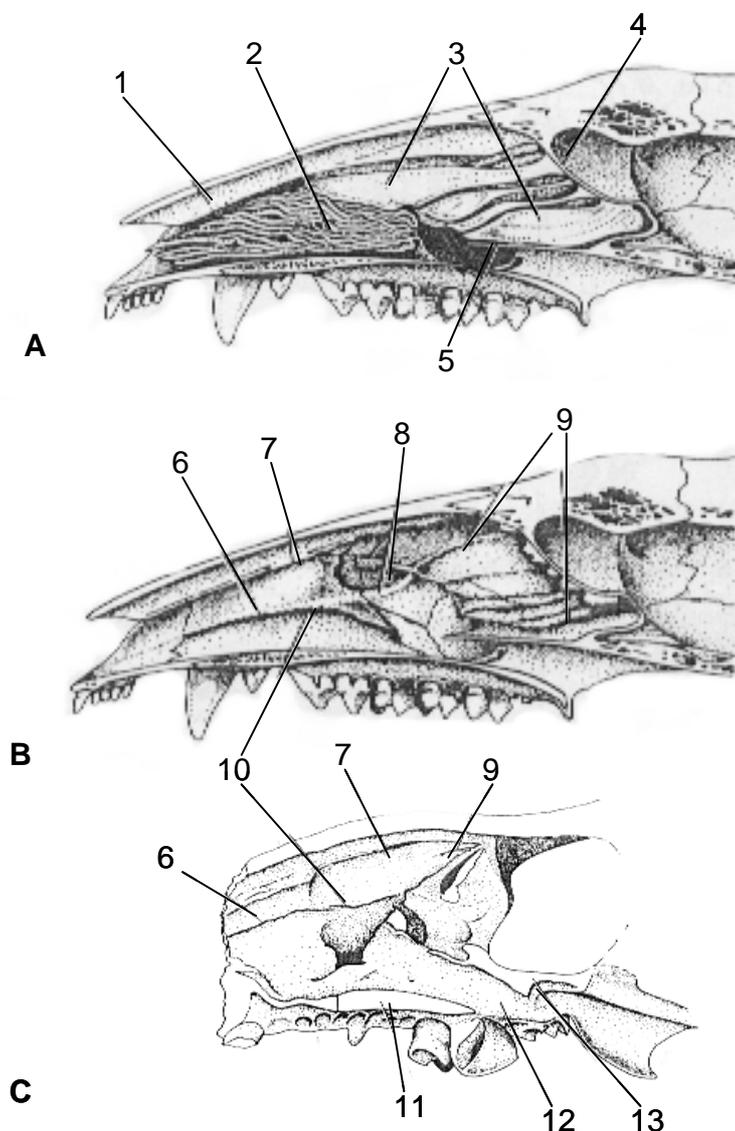


Figura 01 – Representação de crânios de *Didelphis* (A e B) e *Masetognathus* (C) seccionados em plano sagital evidenciando os maxiloturbinais, de função respiratória, e os olfativos naso e etmoturbinais (A) bem como as cristas onde os mesmos se inserem na superfície medial dos ossos da cavidade nasal (B e C). Modificado de Hillenius (1994).

Legendas: 1. nasoturninal, 2. maxiloturbinais, 3. etmoturbinais, 4. placa cribiforme, 5. lâmina transversa, 6. cristas para maxiloturbinais, 7. cristas para nasoturbinais, 8. ducto nasolacriamal, 9. cristas para etmoturbinais, 10. abertura do ducto nasolacriamal, 11. palato secundário, 12. coana, 13. palato primário.

O conhecimento do padrão termorregulatório de vertebrados extintos, além de propiciar a reconstituição dos modos de vida e da relação destes com os fatores ambientais da época em que os animais viveram, é importante para o estudo da evolução de outras características morfológicas associadas à fisiologia, e essencial para o entendimento das possíveis pressões seletivas relacionadas à evolução da endotermia. Nesse sentido, o estudo das cavidades cranianas de cinodontes não-mamalianos, de diferentes posições filogenéticas, encontrados na América do Sul, pode contribuir para o entendimento da evolução da fisiologia mamaliana, bem como de outras características da biologia dos mamíferos, como o desenvolvimento do cérebro e adaptações relativas à capacidade olfativa.

As linhagens Synapsida e Sauropsida (que inclui todos os amniotas atuais não mamíferos) divergiram já no Neocarbonífero (FIG. 2) e, desde então até o final do Triássico, os sinápsidos foram dominantes e os mais diversificados entre os vertebrados terrestres (Ruben, 1980). Ao final do Permiano, os táxons de sinápsidos agrupados de forma parafilética como “pelicossauros”, foram substituídos pelos Therapsida (FIG. 3), um grupo monofilético que se diversificou em diversos linhagens: Biarmosuchia, Dinocephalia, Anomodontia (que inclui Dicynodontia), Gorgonopsia, Therocephalia e Cynodontia (Rubidge e Sidor, 2001) (FIG. 4). O grupo Cynodontia é definido, com base estemática, como o clado mais inclusivo abrangendo os mamíferos e excluindo *Bauria* (Therocephalia) (Hopson e Kitching, 2001), e tem seus primeiros morfótipos

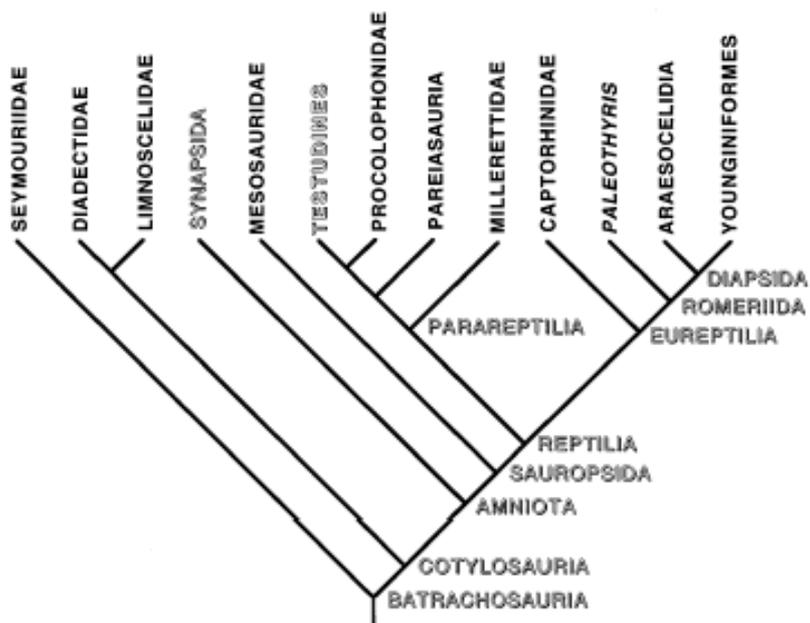


Figura 02 – Cladogramas mostrando as relações filogenéticas dentro de Amniota e táxons propostos como grupo-irmão, segundo Laurin e Reisz (1995).

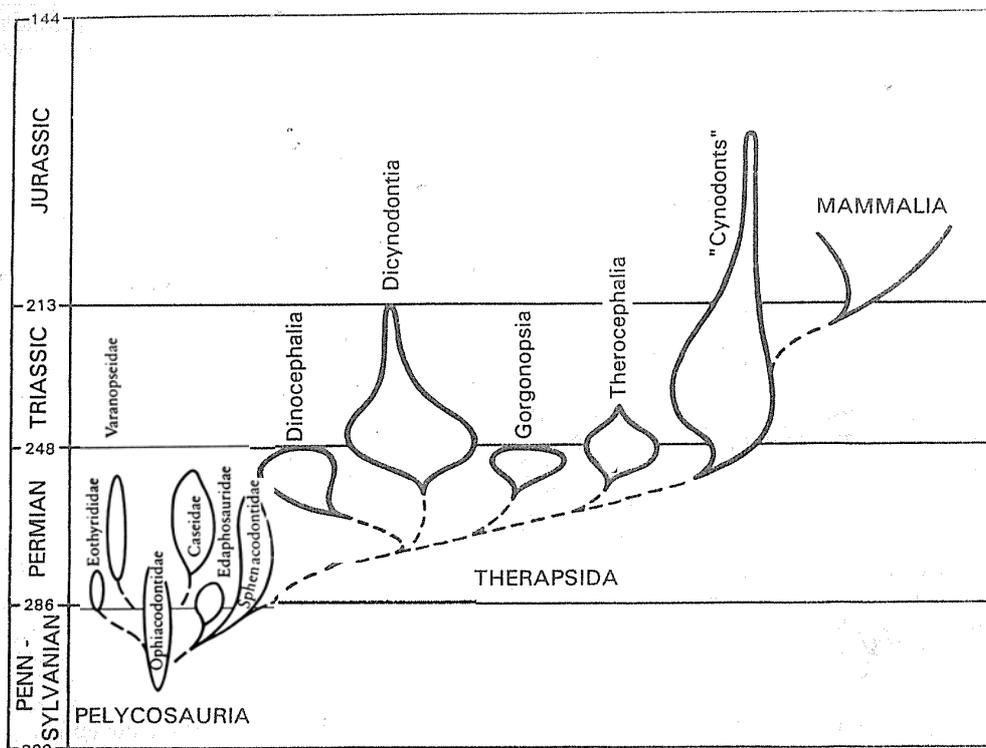


Figura 03 – Diversificação dos Principais grupos de Synapsida desde o Pensilvaniano. Modificado de Carrol (1988) e Hillenius (1994).

encontrados em rochas do Neopermiano da Rússia (*Dvinia*) e da África do Sul (*Procynosuchus e Cynosaurus*) (Rubidge e Sidor, 2001).

O registro fóssil mostra uma grande diversificação de cinodontes durante o Triássico, mas, apesar de propiciar o conhecimento detalhado de modificações osteológicas e de seus estágios transicionais ao longo história evolutiva dos mamíferos (Rubidge e Sidor, 2001), as relações filogenéticas entre cinodontes não-mamalianos, especialmente dentro do clado Eucynodontia (FIG. 4), são ainda controversas e diferentes táxons têm sido propostos como grupo-irmão de Mammaliaformes (*sensu* Rowe, 1988) - clado menos inclusivo que abrange morganucodontídeos e o grupo coronal Mammalia (Rowe, 1988, 1993; Hopson e Kitching, 2001; Bonaparte *et al.*, 2003; Soares, 2004) (FIG. 5).

De qualquer modo, o estudo comparativo da anatomia óssea de cinodontes revela uma crescente aquisição de características mamalianas, ao longo do Triássico, que abrangem modificações de pós-crânio, relacionadas à postura dos membros e locomoção (Crompton e Jenkins, 1979), complexas mudanças no padrão de oclusão dentária (Crompton, 1995), bem como várias alterações morfológicas no crânio, dentre as quais destacaremos aquelas de maior significância para os objetivos do presente trabalho.

A evolução do neocortex mamaliano foi sugerida como inicialmente relacionada ao controle do sistema muscular esquelético para mastigação e locomoção (Ulinski, 1986), bem como ao incremento da capacidade sensorial, especialmente olfação e audição, devido ao desenvolvimento do hábito noturno (Jerison, 1973).

O estudo da morfologia cerebral de cinodontes não-mamalianos pode ser realizado a partir de moldes internos da caixa cerebral, os quais também podem servir

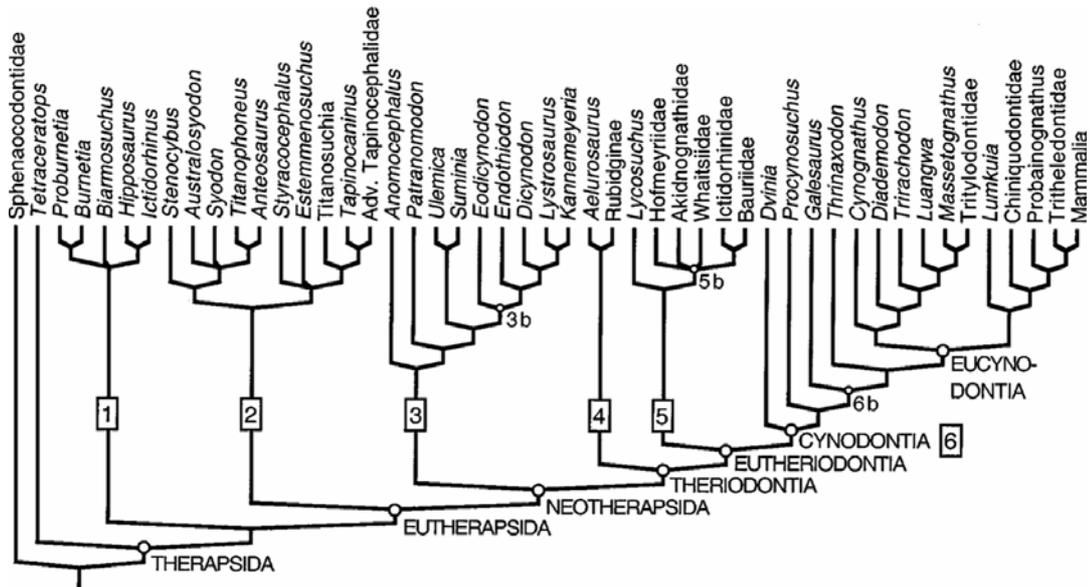


Figura 04 - Cladograma mostrando os principais grupos de Therapsida e Sphenacodontidae como grupo-irmão (retirado de Rubidge & Sidor, 2001).

Legenda: 1, Biarmosuchia; 2, Dinocephalia; 3, Anomodontia; 3b, Dicyodontia; 4, Gorgonopsia; 5, Therocephalia; 5b, Eutherocephalia; 6, Cynodontia; 6b, Epicynodontia

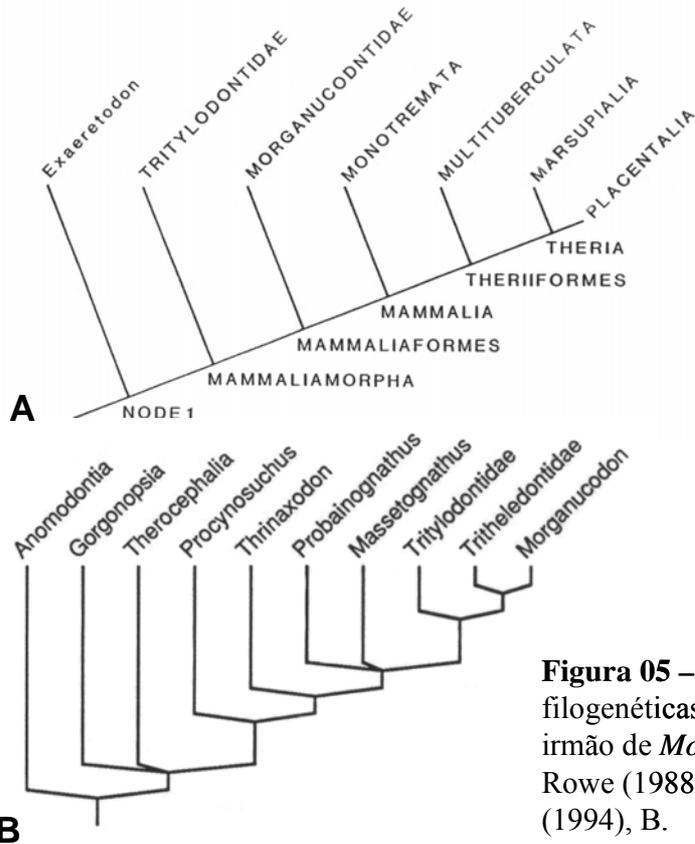


Figura 05 – Diferentes hipóteses filogenéticas propondo o grupo-irmão de *Morganucodon*, segundo Rowe (1988), A; e Luo e Crompton (1994), B.

para calcular-se Quocientes de Encefalização (EQ)¹. Em geral, os EQs de cinodontes não-mamalianos têm cerca da metade do valor medido para os primeiros mamíferos (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004). Entretanto, poucos estudos existem a respeito do cérebro de cinodontes não-mamalianos e os valores de EQs recorrentemente citados para os mesmos são sempre aqueles obtidos por Quiroga (1979, 1980a, b). O incremento do cérebro, na história evolutiva dos mamíferos, também pode ser verificado pelo aumento da largura da caixa cerebral em relação à largura do crânio. Para esta razão, cinodontes não-mamalianos têm usualmente valores maiores que lepidossauros, mas somente no grupo Mammaliaformes os valores se aproximam dos encontrados para o grupo coronal Mammalia (à exceção do *Hadrocodium*, que chega a superar mamíferos atuais na largura relativa do cérebro (Luo *et al.*, 2001)).

Ainda em relação à evolução do cérebro, Kielan-Jaworowska *et al.*, (2004) lista algumas modificações, de origem heterocrônica, entre marsupiais e eutérios, que se refletem na morfologia craniana e são observáveis principalmente em Tritylodontidae e Mammaliaformes, como por exemplo: deslocamento posterior da caixa cerebral em relação à junta craniomandibular; aumento na profundidade da região frontal da caixa cerebral (FIG. 6) associada ao aumento do bulbo olfativo, alargamento da região parietal, em correlação com o desenvolvimento do neocórtex nos hemisférios cerebrais e alargamento da região occipital, relacionado ao desenvolvimento do cerebelo.

¹ Quociente de Encefalização é a razão entre o tamanho real do cérebro e o tamanho de cérebro esperado para um mamífero (grupo taxonômico utilizado como referência) de mesma massa corpórea. A relação alométrica entre o tamanho do cérebro e massa corpórea é definida pela equação que melhor representa a relação, entre essas duas variáveis, observada empiricamente para diferentes espécies de mamíferos. (Jerison, 1973, Harvey e Krebs 1990).

A região orbito-esfenoidal (*sensu* Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004), que limita a caixa cerebral e a cavidade nasal, também apresenta significativas modificações ao longo da história evolutiva dos cinodontes. Em mamíferos, o complexo esfenoidal se desenvolve a partir de diferentes ossos – basi-esfenóide, orbito-esfenóide, pré-esfenóide e alisfenóide - os quais são fusionados nos indivíduos adultos. O orbitosfenóide forma a parede medial da órbita, a parte posterior da cavidade nasal e o assoalho da região frontal da caixa cerebral. Para Kielan-Jaworowska *et al.* (2004), o orbitosfenóide é ausente em *Thrinaxodon*, parcialmente ossificado em *Massetognathus*, *Probelesodon* (FIG. 6) e *Exaeretodon*. Somente os tritilodontídeos, dentre os cinodontes não-mamaliaformes, possuem um orbito-esfenóide totalmente ossificado, não havendo, assim, a vacuidade orbital que ocorre em outros cinodontes (FIG. 6). Todavia, um orbito-esfenóide ossificado já fora descrito para *Diatrogathus* (Crompton, 1958) *Prozostrodon* (Bonaparte e Barberena, 2001) e *Riograndia* (Soares, 2004).

Além do orbito-esfenóide, a parede posterior da cavidade nasal de mamíferos é formada pelo maxilar, processo orbital (ascendente) do palatino e placa cribiforme do etmóide. *Thrinaxodon* e *Probainognathus* apresentam uma condição primitiva, tendo em vista o pouco desenvolvido processo orbital do palatino (FIG. 6). A lâmina transversa do etmóide, que isola a porção olfativa da cavidade nasal e a passagem de ar para a nasofaringe (FIG. 1), é descrita para *Morganucodon* (Kermack *et al.*, 1981), mas não é confirmada em tritilodontídeos (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004). Acima da lâmina transversa, situam-se os etmoturbinais, alojados então no recesso etmoidal, cuja parede posterior é formada pela placa cribiforme do etmóide. A separação completa entre a caixa cerebral e a cavidade nasal, pela placa cribiforme, bem como a presença de

etmoturbinais ossificados, é considerada uma condição sinapomórfica para o grupo coronal Mammalia. Na porção respiratória da cavidade nasal, cristas indicativas de maxiloturbinais são descritas já para *Thrinaxodon* (Fourie, 1974), embora sejam bem menos pronunciadas em mamíferos atuais (Kielan-Jaworowoska *et al.*, 2004).

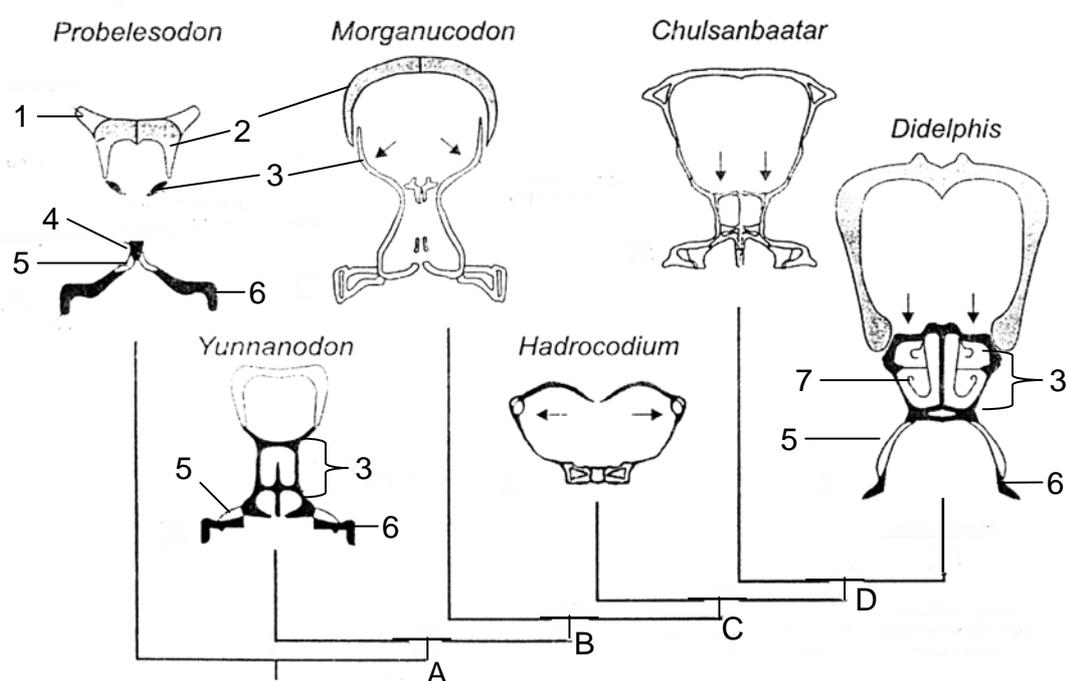


Figura 6 – Comparação da secção transversal da região orbito-temporal em diferentes cinodontes evidenciando diferentes estágios evolutivos: orbito-esfenóide completamente ossificado com a formação da parede orbital, A; expansão lateral do assoalho da caixa cerebral formado pelo orbito-esfenóide, B; alargamento da caixa cerebral, C; aprofundamento da caixa cerebral e desenvolvimento da placa cribiforme, D (modificado de Kielan-Jaworowoska *et al.*, 2004).

Legenda: 1, pós-orbital; 2, frontal; 3, orbito-esfenóide; 4, basi-esfenóide; 5, palatino; 6, pterigóide; 7, etmoturbinais.

O palato secundário ossificado, formado pelos ossos maxilares e palatinos, é uma condição basal para Cynodontia. Porém, o limite posterior do palato secundário, estendendo-se através do alongamento do palatino, até o final da fileira de dentes pós-caninos, é uma condição derivada, observada em *Prozostrodon*, *Riograndia*, *Brasilodon*, *Sinoconodon*, *Morganucodon* e *Haldanodon* (Soares, 2004; Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004). Esta modificação ocasiona um posicionamento mais posterior da coana interna, o que já poderia ocorrer de alguma forma em *Thrinaxodon*, com um palato secundário funcionalmente alongado, formado por tecidos moles em sua parte mais posterior (Maier *et al.*, 1996). O mesmo autor propôs ainda que esta região poderia abrigar um *velum* muscular, relacionado às funções de engolir e mamar, cuja presença seria indicada pela redução do processo transversal do pterigóide, observável em *Pachygenelus* e *Morganucodon* (Kielan-Jaworowska, *et al.*, 2004).

Como se pode observar, a partir das observações acima, todas estas características morfológicas tipicamente mamalianas já aparecem entre os cinodontes não-mamalianos, embora não seja possível, até o momento, estabelecer claramente a seqüência evolutiva das mesmas dentro daquele grupo. Nesse contexto, como mostraremos a seguir, a coleta de dados mediante o uso de tomografias computadorizadas mostrou-se uma ferramenta poderosa na busca por mais subsídios, tanto para a discussão acerca da origem da endotermia nos sinápsidos quanto de um eventual padrão evolutivo que possa ser evidenciado dentro dos cinodontes não-mamalianos.

2. OBJETIVOS

2. OBJETIVOS

No presente trabalho, procuramos estudar comparativamente a morfologia interna das cavidades nasais de cinodontes sul-americanos do Triássico, principalmente no que tange à possível presença e grau de desenvolvimento de turbinas respiratórias, a partir de tomografias computadorizadas. Foram utilizados, neste estudo, exemplares de *Massetognathus pascuali* Romer, 1967, *Prozostrodon brasiliensis* (Barberena, Bonaparte e Teixeira, 1987) e *Exaeretodon riograndensis* Abdala *et al.*, 2002, bem como *Riograndia guaibensis* Bonaparte, Ferigolo e Ribeiro., 2001, *Brasilodon quadrangularis* Bonaparte, Martinelli, Schultz e Rubert, 2003 e *Brasilitherium riograndensis* Bonaparte, Martinelli, Schultz e Rubert, 2003, sendo que os dois últimos são agrupados em um clado que é grupo-irmão de mamaliformes (Bonaparte *et al.*, 2005).

A partir do estudo das cavidades nasais, foi inferida a capacidade respiratória e, conseqüentemente, o possível status metabólico dos táxons estudados, abordando os resultados obtidos em um contexto evolutivo e discutindo suas implicações em relação a outros estudos que tratam da evolução da endotermia. Pretendemos avaliar, também, o potencial olfativo, bem como características morfológicas do cérebro e o grau de encefalização dos exemplares de cinodontes, uma vez que, nesses animais, o volume interno da caixa craniana pode ser considerado praticamente um molde do cérebro (Quiroga, 1979, 1980a,b). Desta forma, visamos contribuir para o conhecimento da evolução de aspectos da biologia dos mamíferos na transição entre cinodontes não-mamalianos e Mammalia, especialmente no que tange à endotermia e encefalização.

3. RELAÇÕES FILOGENÉTICAS

3. RELAÇÕES FILOGENÉTICAS

Apesar das controvérsias existentes em relação à filogenia de cinodontes não-mamalianos, as relações filogenéticas entre os táxons utilizados neste trabalho, bem como a distância dos mesmos em relação aos mamíferos atuais, são, em geral, bem estabelecidas. Todos os exemplares utilizados neste estudo são classificados dentro do clado Eucynodontia, grupo que inclui todos os cinodontes mais derivados que *Thrinaxodon* (Rubidge e Sidor, 2001), definido por Hopson e Kitching (2001) como o clado menos inclusivo abrangendo Mammalia e *Exaeretodon*.

Massetognathus e *Exaeretodon* são tradicionalmente chamados de traversodontídeos, devido à morfologia dos dentes pós-caninos, sendo os superiores alargados transversalmente e os inferiores de forma retangular, com duas cúspides alinhadas transversalmente em frente a uma depressão posterior (Hopson, 1984; Rubidge e Sidor, 2001). No entanto, a relação filogenética entre esses táxons e os mamíferos pode variar de acordo com a hipótese filogenética utilizada. Hopson e Kitching (2001), por exemplo, dividem Eucynodontia em dois sub-clados, estando *Massetognathus* e *Exaeretodon* incluídos em Cynognathia e Mammalia em Probainognathia (FIG. 7). Sendo assim, a posição mais basal de *Massetognathus*, em relação a *Exaeretodon*, faz deste último o táxon filogeneticamente mais distante dos mamíferos, entre todos os utilizados no presente estudo. Por outro lado, Rowe (1988, 1993) não faz divisão dentro de Eucynodontia e posiciona Tritylodontidae - táxon que, para Hopson e Kitching, (2001) está em Cynognathia - como grupo-irmão de mamaliaformes. Deste modo, *Exaeretodon* coloca-se mais próximo dos mamíferos do que *Massetognathus* (FIG. 7).

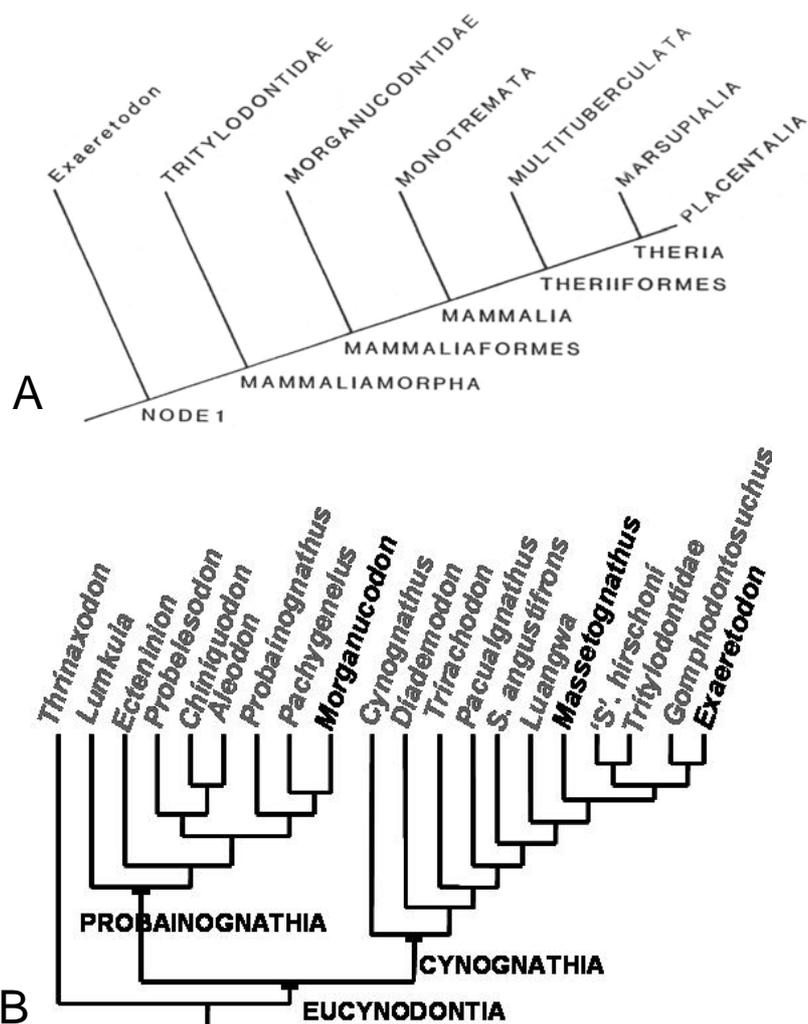


Figura 7 – Cladogramas mostrando a relação filogenética entre *Exaeretodon* e *Morganucodon*: A, segundo Rowe (1988); e B, segundo Hopson e Kitching (2001).

Prozostrodon foi inicialmente descrito como *Thrinaxodon brasiliensis*, (Barberena *et al.*, 1987) com base em características mais primitivas na dentição e morfologia do crânio. Numa revisão posterior, Bonaparte *et al.* (2001) identificaram uma série de caracteres que diferiam de *Thrinaxodon liolorhinus*, como o palato secundário com o palatino estendendo-se até o nível do último pós-canino, contato entre processo ventral do frontal e processo dorsal do palatino e presença do orbito-esfenóide

contatando o frontal e o palatino. Segundo as hipóteses filogenéticas de Bonaparte *et al.* (2001) e Soares (2004), *Prozostodon* ocuparia uma posição filogenética intermediária entre os táxons estudados, sendo mais derivado apenas que *Massetognathus* e *Exaeretodon* (FIG. 8). Entretanto, seguindo outra hipótese filogenética, recentemente proposta por Bonaparte *et al.* (2005), este táxon aparece mais próximo a *Brasilodon*, *Brasilitherium* e *Morganucodon* do que *Riograndia* (FIG. 9).

Riograndia guaibensis, por sua vez, é um cinodonte não-mamaliano com muitas características derivadas relativas à parede orbital, caixa cerebral, basicrânio, palato e articulação crânio-mandibular (Soares, 2004). *Riograndia* foi classificado como Tritheledontidae (Soares, 2004), táxon que é considerado grupo-irmão de Mammaliaformes segundo diferentes hipóteses filogenéticas (Hopson e Kitching, 2001; Luo e Crompton, 1994).

Já *Brasilodon* e *Brasilitherium* possuem muitas características derivadas na dentição e morfologia craniana. Nestes cinodontes, assim como em morganucodontídeos, observam-se ossos pós-dentários bastante reduzidos e uma expansão da caixa cerebral na região parietal Bonaparte *et al.* (2003). Pela proposta filogenética inicial daqueles autores, *Brasilodon* seria grupo-irmão de um clado formado por *Brasilitherium* e morganucodontídeos mais o grupo coronal Mammalia (Bonaparte *et al.*, 2003) (FIG. 8). Posteriormente, Bonaparte *et al.* (2005) agruparam *Brasilodon* e *Brasilitherium* no táxon monofilético Brasilodontidae, propondo então este clado como grupo-irmão de Mammaliaformes (FIG. 9).

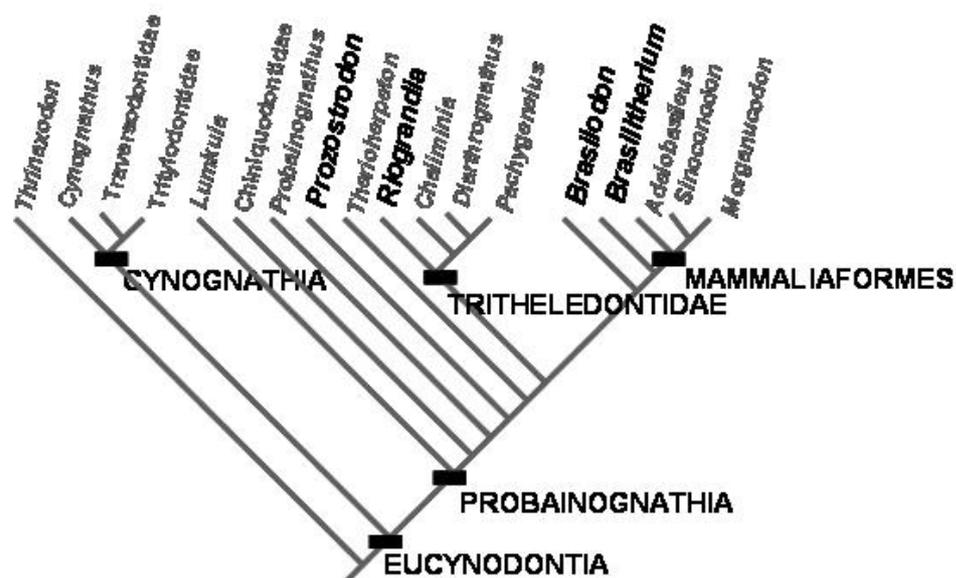


Figura 8 - Cladograma mostrando a posição filogenética de *Prozostrodon*, *Riograndia*, *Brasilodon* e *Brasilitherium* (retirado de soares, 2004).

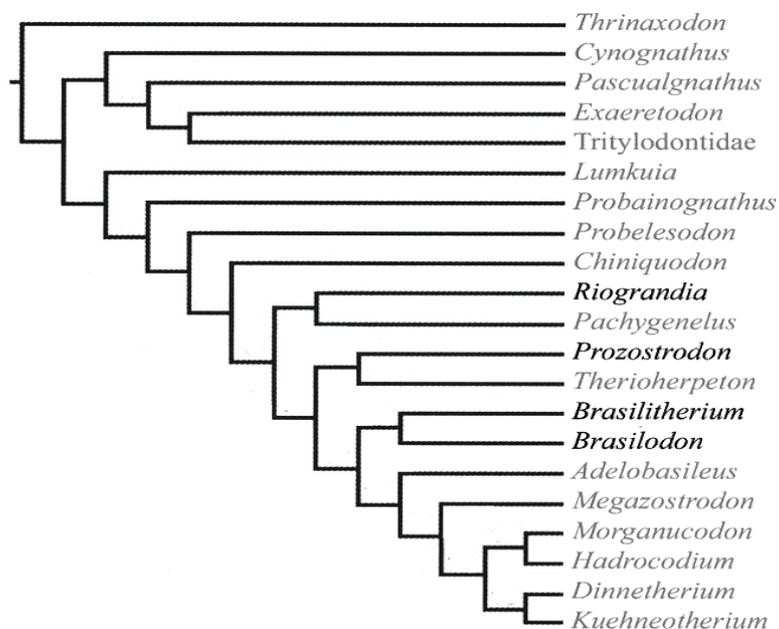


Figura 9 - Cladograma mostrando posição filogenética de *Prozostrodon*, *Riograndia*, *Brasilodon* e *Brasilitherium* (retirado de Bonaparte *et al.*, 2005).

4. CONTEXTO ESTRATIGRÁFICO

4. CONTEXTO ESTRATIGRÁFICO

A área de ocorrência dos fósseis está localizada na região central do estado do Rio Grande do Sul, conhecida como Depressão Periférica, onde afloram as rochas do Triássico da Bacia do Paraná (FIG. 10), a qual foi um local de extensiva sedimentação cratônica durante o Paleozóico e maior parte do Mesozóico (Schultz *et al.*, 2000). Em termos litoestratigráficos, os fósseis dos cinodontes estudados são oriundos de afloramentos do Membro Alemoa da Formação Santa Maria - de onde provêm *Prozoostrodon* e *Exaeretodon* - e da Formação Caturrita (*sensu* Andreis *et al.*, 1980), onde foram encontrados os exemplares de *Riograndia*, *Brasilodon* e *Brasilitherium*. (Andreis *et al.*, 1980; Scherer *et al.*, 2000). O espécime de *Massetognathus* provém da Formação Los Chañares (Argentina), e foi escolhido, ao invés de outros do mesmo gênero existentes no Brasil (também na Formação Santa Maria), em virtude da melhor qualidade de sua preservação.

A Formação Caturrita corresponde ao conjunto de camadas predominantemente arenosas que ocorrem acima dos depósitos de pelitos vermelhos de planícies de inundação do Membro Alemoa da Formação Santa Maria (FIG. 11). O contato entre o Membro Alemoa e a Formação Caturrita é gradacional, havendo um aumento na proporção de arenito em detrimento dos depósitos finos (Scherer *et al.*, 2000; Rubert, 2003; Faccini, 2000).



Figura 10 - Localização da Bacia do Paraná na América do Sul (retirado de Rubert, 2003).

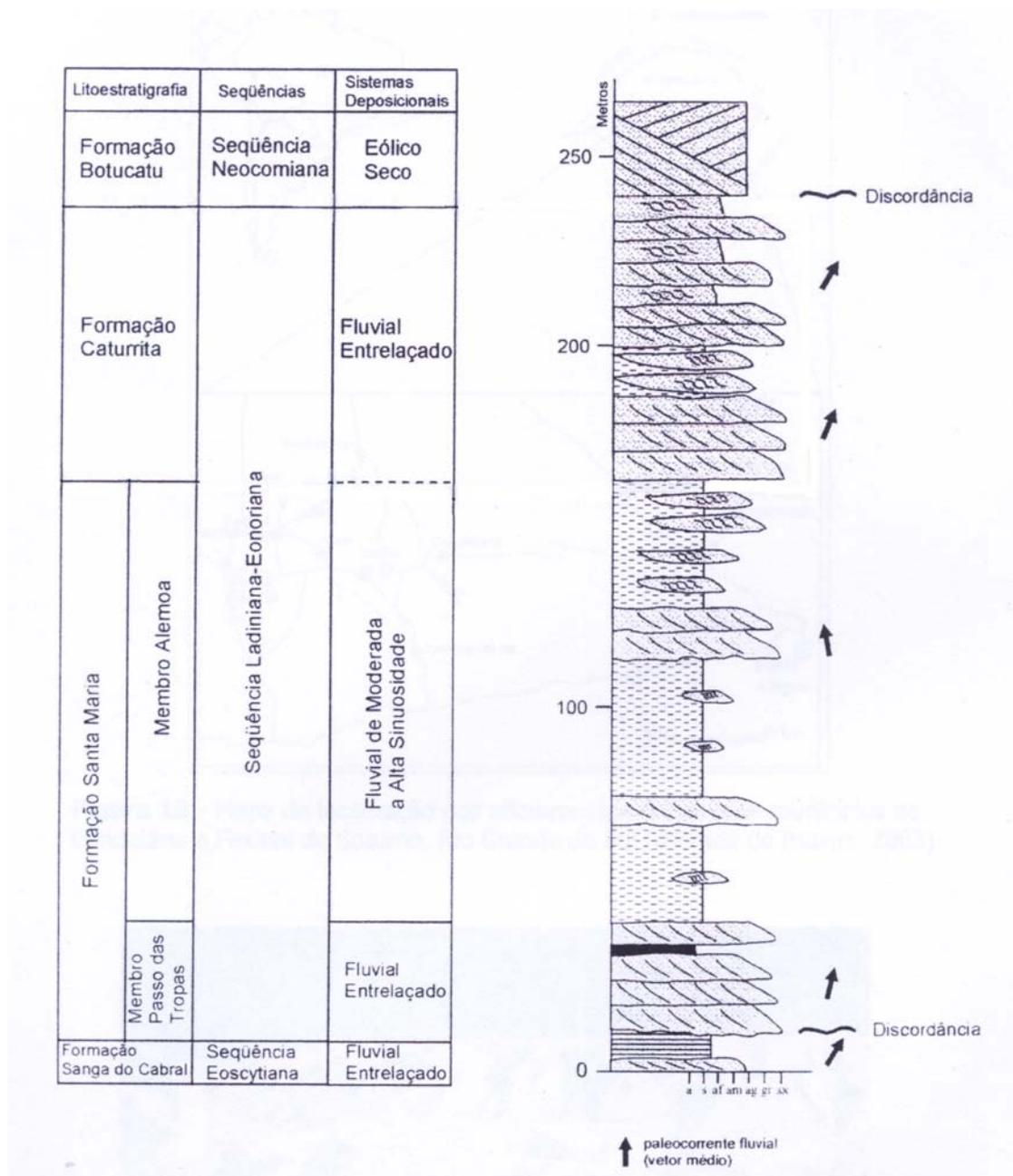


Figura 11 – Sequência estratigráfica, sistema deposicional e perfil das unidades litoestratigráficas na região de Santa Maria, Rio Grande do Sul (retirado de Soares, 2004).

Devido à ausência de hiatos deposicionais significativos entre a Formação Santa Maria e a Formação Caturrita, Faccini (1989) agrupou essas unidades litoestratigráficas em uma mesma seqüência deposicional, denominada Sequência II, sendo esta a seqüência de mais alta freqüência do Neotriássico (Faccini, 2000). Posteriormente, este mesmo pacote foi denominado Sequência Santa Maria/Caturrita (Faccini, 2000), sendo o mesmo iniciado pela incisão de canais fluviais de baixa sinuosidade e multilaterais (Membro Passo das Tropas da Formação Santa Maria), passando superiormente para depósitos de planície de inundação e canais isolados (Membro Alemoa da Formação Santa Maria e base da Formação Caturrita) e culminando com arenitos fluviais de canais meandrantos (topo da Formação Caturrita) (Faccini, 2000; Rubert, 2003). Toda a Sequência Santa Maria/Caturrita (*sensu* Faccini, 2000) foi depositada durante o intervalo Ladiniano-Eonoriano e compreende diferentes unidades bioestratigráficas, definidas com base em afinidades faunísticas com as formações Los Chañares, Los Rastros, Ischigualasto e Los Colorados da Argentina (Schultz *et al.*, 2000).

O exemplar de *Massetognathus* aqui estudado provém da formação Los Chañares, da Argentina, de idade Ladiniano, que é correlacionada, no Rio Grande do Sul, à Cenozona de Therapsida, incluída na porção inferior do Membro Alemoa da Formação Santa Maria (Schultz *et al.*, 2000 e Rubert, 2003). Já os espécimes de *Prozostrodon* e *Exaeretodon* estão incluídos na Cenozona de Rhynchosauria, que ocorre nos níveis superiores do Membro Alemoa, do Carniano. Finalmente, *Riograndia*, *Brasilodon* e *Brasilitherium* foram encontrados em afloramentos da base da Formação Caturrita, onde foi definida a Cenozona de Ictidosauria (*sensu* Rubert, 2003) de idade Neocarniano-Eonoriano. A denominação desta última unidade bioestratigráfica faz

alusão exatamente à presença desses pequenos cinodontes; Ictidosauria é um táxon, não mais utilizado, cujos membros são atualmente incluídos em Tritheledontidae (Soares, 2004). A FIG. 12 mostra as correlações geocronológicas, litoestratigráficas e bioestratigráficas entre as rochas do Triássico do Brasil e da Argentina.

PERÍODO	IDADE RÉPTIL	FAUNAS LOCAIS		CENOZONAS	LITOESTRATIGRAFIA		SEQUÊNCIA DEPOSICIONAL
	ARGENTINA	ARGENTINA	BRASIL	BRASIL	ARGENTINA	BRASIL	BRASIL
RÉTICO						MATA	III
NORIANO	COLORADENSE	LA ESQUINA			LOS COLORADOS		
CARNIANO	ISCHIGUALASTENSE	ISCHIGUALASTO	BOTUCARAI	CENOZONA DE ICTIDOSAURIA		CATURRITA	II
			ALEMOA	RHYNCHOSAURIA	ISCHIGUALASTO		
LADINIANO	CHAÑARENSE			Biozona de Traversodontídeos	LOS RASTROS	SANTA MARIA	
		LOS CHAÑARES	CHINIQUEÁ	THERAPSIDA	LOS CHAÑARES		
			PINHEIROS				

Figura 12 - Geocronologia, bioestratigrafia e litoestratigrafia comparadas entre Brasil e Argentina (retirado de Rubert, 2003).

**5. CONTEXTUALIZAÇÃO DO CAMPO DE
ESTUDO: A EVOLUÇÃO DA
ENDOTERMIA**

5. CONTEXTUALIZAÇÃO DO TEMA DE ESTUDO: A EVOLUÇÃO DA ENDOTERMIA

Ainda que sejam conhecidos mecanismos de termogênese por processos metabólicos em outros vertebrados como pítons (*Morelia*) (Van Mierop e Barnard, 1978) e atuns (Scombridae) (Dizon e Brill, 1979; Block *et al.*, 1993; Dickson e Graham, 2004), insetos (Heinrich, 1970, 1975) e mesmo plantas (Knutson, 1974; Seymour e Schultze-Motel, 1996), a fisiologia de aves e mamíferos é única, devido ao gasto de energia, associado às altas taxas de metabolismo de repouso, usualmente de 5 a 15 vezes maior que outros vertebrados de mesma massa corpórea (Bennett, 1991; Bennett. *et al.*, 2000). Este padrão termorregulatório está relacionado a complexas adaptações anatômicas, morfológicas, fisiológicas e comportamentais, o que torna difícil o entendimento de como - e motivada por quais pressões seletivas - a endotermia evoluiu convergentemente nas duas linhagens.

Além disso, as características mais diretamente relacionadas à endotermia de aves e mamíferos atuais, como maiores taxas ventilatórias e pulmões mais especializados (Hillenius e Ruben, 2004a), separação total dos sistemas circulatórios, pulmonar e sistêmico, maior capacidade de transporte de oxigênio no sangue (Bennett, 1991; Hillenius e Ruben, 2004a), maior densidade de mitocôndrias nas células (Else e Hulbert, 1985; Hulbert e Else, 1989; Ruben, 1995; Else *et al.*, 2004), etc, não são identificáveis nos fósseis, de modo que a fisiologia de vertebrados extintos só pode ser acessada por inferências indiretas, a partir de caracteres osteológicos.

O possível status metabólico de sinápsidos não-mamalianos e dinossauros não-avianos tem sido, então, objeto de inúmeros estudos e debates, pois, além da importância

de se conhecer a fisiologia dos terápsidos não-mamalianos, que predominaram na fauna do final do Paleozóico e início do Mesozóico (Bennett & Ruben, 1986), e dos dinossauros não-avianos, dominantes entre os vertebrados terrestres ao longo do Mesozóico; a compreensão de quando, e em quais animais, a endotermia evoluiu em Therapsida e Archosauria, é fator essencial para o entendimento da evolução da endotermia de aves e mamíferos.

5.1 POSSÍVEIS CAUSAS PARA A EVOLUÇÃO DA ENDOTERMIA

Diferentes modelos procurando explicar as causas da evolução da endotermia já foram propostos por vários autores, sem que se tenha chegado a um consenso a respeito do assunto. Hayes e Garland (1995) elencaram seis diferentes modelos para a evolução da endotermia: homeotermia e aumento da eficiência metabólica (Heinrich, 1977); expansão de nicho térmico (Crompton *et. al.*, 1978); mudanças na postura e aumento na performance de exercício (Heath, 1968 *apud* Hayes e Garland, 1995) homeotermia seguida de diminuição de tamanho corpóreo (McNab, 1978); aumento do tamanho do cérebro (Martin, 1980, 1981); e aumento da capacidade aeróbica durante exercício (Bennet e Ruben, 1979). Além desses, foram propostos, mais recentemente, dois modelos relacionando a evolução da endotermia ao cuidado parental (Farmer, 2000, 2003; Korteja, 2000, 2004; Angilletta & Sears, 2003).

As teorias de evolução da endotermia relacionadas aos benefícios das altas e estáveis temperaturas corporais para o maquinário enzimático dos animais, de Heinrich (1977), ou por propiciarem a expansão de nichos ecológicos, de Crompton *et. al.* (1978) mostraram-se insatisfatórias principalmente porque, para as formas intermediárias, um

gradual aumento no metabolismo não traria vantagens termorregulatórias, mas já aumentaria sensivelmente a demanda energética dos animais (Bennett, 1991; Bennett *et al.*, 2000; Bennett e Ruben, 1979). Além disso, animais com grandes volumes corporais poderiam, simplesmente pelo seu tamanho, ter sido homeotérmicos inerciais, sem o alto custo metabólico da endotermia (Ruben, 1995; Hillenius e Ruben, 2004a). Neste caso poderiam estar incluídos os Theriocephalia do Neopermiano, tidos como os animais mais antigos cujo metabolismo foi considerado já endotérmico devido à presença de turbinas respiratórias (Hillenius, 1994). Face deste contexto, os demais modelos procuram, então, explicar a evolução da endotermia como um sub-produto de pressões seletivas para outras adaptações e não para a homeotermia endotérmica *per se*.

Partindo do princípio de que a postura ereta dos membros de terápsidos não-mamalianos requereria um maior tônus muscular e, conseqüentemente, maiores taxas metabólicas, Heath (1968 *apud* Hayes e Garland, 1995) sugeriu que a seleção para uma melhor locomoção teria levado à endotermia dos mamíferos. Entretanto, posturas eretas e semi-eretas não requerem mais energia que uma postura *sprawling* (Bennett e Dalzell, 1973; Hayes e Garland, 1995).

A evolução da endotermia como uma conseqüência da seleção para o aumento do tamanho do cérebro foi proposta por Martin (1980, 1981). A possível relação entre o metabolismo basal e a atividade cerebral teria como evidência o escalonamento alométrico do tamanho do cérebro em relação à massa corpórea em mamíferos com expoente de 0,75, similar, portanto, ao expoente para a proporção da taxa metabólica basal em relação à massa corpórea. Entretanto, Harvey e Krebs (1990) mencionam um expoente de 0,69 para a relação entre tamanho do cérebro e massa corpórea em

mamíferos e Hulbert (1980) demonstrou uma modesta contribuição do cérebro para o metabolismo basal de endotermos atuais. Portanto, na ausência de qualquer evidência de uma relação funcional entre metabolismo basal e tamanho do cérebro, esse modelo é considerado pouco plausível (Hayes e Garland, 1995).

Um modelo específico para a endotermia mamaliana foi proposto por McNab (1978) com base em evidências paleontológicas que indicam a redução de tamanho corpóreo observada entre cinodontes do Permo-Triássico, concomitantemente com o fechamento do palato secundário ossificado. O modelo propõe uma seleção para redução de tamanho e exploração de nichos noturnos devido à competição com outros predadores, de modo que a endotermia acabou evoluindo como forma de manter a homeotermia, que era inercial nos ancestrais terápsidos de grande porte. O maquinário molecular teria então evoluído para operar sob altas e constantes temperaturas antes da evolução da endotermia. Este modelo foi criticado por Korteja (2004) relatando indícios de que terápsidos com massa corpórea suficiente para a homeotermia inercial seriam endotérmicos já no Permiano (Ruben, 1995), devido à presença de turbinas respiratórias indicada por Hillenius (1994). Todavia, a distância filogenética entre os cinodontes triássicos e o *Therocephalia Glanosuchus* do Permiano e a provável ectotermia dos euteriodontes basais, sugere que a endotermia teria evoluído independentemente nas duas linhagens de Eutheriodontia (Hillenius, 1994; Hillenius e Ruben, 2004a). Deste modo, especificamente no que diz respeito a endotermia em Cynodontia, o modelo de McNab (1978) não seria falseado pela presença de turbinas respiratórias em *Therocephalia*, mas, torna-se pouco provável diante da possível endotermia de cinodontes de grande porte do Triássico, como *Exaeretodon*. Outro problema deste

modelo é o fato de estar restrito a endotermia mamaliana e, dada a quantidade de convergências associadas à endotermia de aves e mamíferos, tem-se dado mais atenção a modelos que expliquem da mesma forma a evolução da endotermia nas duas (ou em outras além destas) linhagens (Hayes e Garland, 1995; Korteja, 2004).

O modelo da capacidade aeróbica de Bennett e Ruben (1979) sugere uma seleção direcional para maiores níveis de atividade, implicando em um aumento da taxa metabólica máxima para períodos maiores de atividade aerobicamente sustentada, uma vez que a atividade muscular utilizando metabolismo anaeróbico não pode ser sustentada durante muito tempo. Animais com maior resistência aeróbica podem ser mais ativos e, conseqüentemente, podem ter vantagens na captura de presas ou fuga de predadores, defesa do território, competição por recursos, forrageio, etc. (Hayes e Garland, 1995).

A validade desse modelo depende de uma relação entre a taxa metabólica, quando o animal está em atividade, e o metabolismo basal, de repouso, já que este é o responsável pela endotermia e aquele seria o fator sobre o qual a seleção atuaria. De fato, o metabolismo para atividade aeróbica não é componente da endotermia *sensu stricto* (Hillenius e Ruben, 2004a) e ainda não há uma demonstração clara da relação fisiológica entre o metabolismo basal para termogênese, associado a órgãos internos (fígado, rins, intestinos, coração) e cérebro, e o metabolismo de atividade, propiciado principalmente pela atividade da musculatura esquelética (Konarzewski e Diamond, 1995; Ruben, 1995; Korteja, 2004).

Contudo, as taxas de metabolismo, durante o exercício, de aves e mamíferos, excedem as de outros Amniota entre 20 e 30 vezes (Hillenius e Ruben, 2004a) de modo que, entre os vertebrados atuais, os endotermos têm maior capacidade aeróbica que os

ectotermos e em qualquer vertebrado, endo ou ectotermo, a taxa metabólica máxima é de 5 a 10 vezes superior à taxa de metabolismo basal, o que sugere que o aumento da primeira pode ter levado ao aumento da segunda ao longo da evolução das linhagens de aves e mamíferos (Bennett e Ruben, 1979, Ruben, 1995, Hayes e Garland, 1995, Hillenius e Ruben, 2004a). Além disso, assim como os órgãos internos são proporcionalmente mais massivos em aves e mamíferos atuais, a massa de músculos esqueléticos e a capacidade metabólica máxima em aerobiose nesses tecidos, também é relativamente superior em endotermos (Ruben, 1995). Nos últimos anos, diversos trabalhos têm sido realizados no intuito de testar o modelo da capacidade aeróbica (Bozinovic, 1992; Dutenhoffer e Swanson, 199; Hayes e Garland, 1995) e demonstrar a necessária ligação fisiológica entre o metabolismo máximo e o basal (Else e Hulbert, 1985, 1987; Hulbert e Else, 1989, 1990, 1999; Hulbert *et al.*, 1991). Esses trabalhos têm seu foco principal no nível subcelular, no qual diferenças significativas são encontradas entre endo e ectotermos atuais.

Mitocôndrias individuais das células viscerais de ecto e endotermos têm taxas metabólicas similares, mas animais endotermos apresentam maior densidade de mitocôndrias e, conseqüentemente, uma maior área superficial das membranas mitocondriais e atividade enzimática massa-específica (Hulbert, *et al.*, 1991; Ruben, 1995). A evolução da endotermia pode ter envolvido inicialmente então o simples aumento na concentração de mitocôndrias não modificadas nas células viscerais (Bennett e Dawson, 1976; Ruben, 1995), de modo similar ao observado na ontogenia do Wallaby de Tammar (*Macropus*), na qual ocorre um aumento nas taxas metabólicas de repouso, de níveis ectotérmicos para endotérmicos, e na área superficial das membranas

mitocôndrias nas vísceras (Hulbert, *et al.*, 1991). No que tange às taxas metabólicas máximas, a massa muscular esquelética e cardíaca também é maior nos endotermos, mas, o aumento da densidade mitocondrial no tecido muscular esquelético, na comparação com ectotermos, é menos pronunciado que a diferença observada nos tecidos viscerais. Entretanto, as mitocôndrias isoladas dos músculos esqueléticos dos endotermos apresentam maior atividade enzimática em relação a ectotermos. Essa mudança qualitativa na capacidade aeróbica de mitocôndrias de células musculares esqueléticas isoladas pode ter se originado em razão de limitações ao simples aumento na densidade mitocondrial para manutenção de distâncias ótimas de difusão de gases e nutrientes e funcionamento de proteínas contráteis devido à arquitetura miofibrilar das fibras musculares (Ruben, 1995). A evolução dos mecanismos para uma maior produção de energia nas células de endotermos pode então ser sugerida pelas mudanças quantitativas e qualitativas associadas às mitocôndrias, mas a razão para esse aumento da demanda energética a partir de pressões seletivas atuando em células musculares esqueléticas baseia-se em outras evidências empíricas citadas por Ruben (1995) e Hillenius e Ruben (2004a).

Mudanças qualitativas também ocorreram nas membranas plasmáticas das células de aves e mamíferos, as quais possuem uma maior concentração de fosfolípidios e proteínas bem como uma maior proporção de ácidos graxos polinsaturados na composição dos fosfolípidios (Hulbert e Else, 1989; Ruben, 1995; Hillenius e Ruben, 2004a). Essas diferenças podem estar relacionadas a maior permeabilidade a íons de Na^+ e K^+ observadas nas membranas plasmáticas de endotermos atuais (Hulbert e Else, 1990), o que demanda uma maior quantidade de energia para manutenção dos gradientes

desses íons através das bombas $\text{Na}^+ - \text{K}^+ - \text{ATPase}$ (Else e Hulbert, 1987). Além disso, as membranas mitocondriais internas de aves e mamíferos atuais apresentam maior permeabilidade ao íon H^+ , e, de fato, há um aumento na produção de calor associada ao aumento na concentração mitocondrial do próton H^+ (Brand *et al.*, 1991). As taxas de permeabilidade para H^+ nas membranas mitocondriais internas diminuem com o aumento corporal em mamíferos assim como ocorre com o metabolismo basal massa-específico (Porter e Brand, 1993).

Entretanto, Ruben (1995) e Hillenius e Ruben (2004a) se opõem à finalidade de termogênese como explicação para a maior demanda energética associada aos gradientes iônicos, através membranas mitocondriais e plasmáticas das células de aves e mamíferos, argumentando que uma maior proporção do metabolismo celular total deveria ser dedicada a homeostase iônica em animais endotermos, o que de fato pode ser observado em células especializadas para termogênese como as do tecido adiposo marrom dos mamíferos (Himms-Hagen, 1990), mas não se comprova quando fatias de tecidos viscerais de endo e ectotermos atuais são incubadas *in vitro* (Hulbert e Else, 1990; Brand *et al.*, 1991). Em números absolutos, as taxas do metabolismo relacionadas aos gradientes iônicos são maiores em endotermos que em ectotermos atuais, mas, o mesmo ocorre em relação a todas as funções celulares (Ruben, 1995; Hillenius e Ruben, 2004a). As próprias bombas $\text{Na}^+ - \text{K}^+ - \text{ATPase}$ são importantes para diversas funções celulares como geração de potencial de ação e obtenção ativa de moléculas orgânicas (aminoácidos, açúcares, etc.) para nutrição celular e síntese proteica (Ruben, 1995; Hillenius e Ruben, 2004a). A sustentação do modelo da capacidade aeróbica é então baseada na necessidade de aumento das funções metabólicas em geral associadas à

demanda por uma maior resistência aeróbica para a manutenção de maiores níveis de exercício (Ruben, 1995).

Todavia, apesar de ser considerado plausível (Hayes e Garland, 1995; Angilleta e Sears, 2003), o modelo da capacidade aeróbica ainda precisa de uma demonstração inequívoca da ligação entre o metabolismo de atividade e de repouso, é também contrariado por alguns trabalhos experimentais que não confirmam a necessária correlação. Nesse sentido, Farmer (2003) menciona o fato de que insetos voadores, mesmo apresentando baixas taxas metabólicas basais, têm as mais altas taxas metabólicas aeróbicas para atividade entre os metazoários (Suarez *et al.*, 2000), como exemplo de que a seleção natural pode favorecer a evolução de uma maior capacidade para o exercício aeróbico sem provocar aumento do metabolismo de repouso. Farmer (2003) cita também dados empiricamente obtidos para diferentes vertebrados que não confirmam a correlação entre as taxas metabólicas de atividade e de repouso como, por exemplo: em *Gallus gallus*, machos têm maior capacidade aeróbica máxima, mas as fêmeas têm maior taxa metabólica basal (Hammond *et al.*, 2000); espécies de marsupiais, os quais possuem baixos níveis de metabolismo basal entre mamíferos Theria, podem superar muitos eutérios nos níveis aeróbicos máximos (Hinds *et al.*, 1993); e o aumento dos níveis de atividade em gansos *Branta leucopsis*, devido à atividade migratória (Butler e Woakes, 2001), ou em pardais *Zonotrichia leucophrys*, pela injeção de testosterona (Wikelski *et al.*, 1999), não é acompanhado pelo aumento da taxa metabólica basal. Portanto, é possível considerar resultados de pesquisas com diferentes espécies como evidências em contrário da correlação das taxas metabólicas, a qual, mostra-se verdadeira quando compara-se, de forma geral, endo e ectotermos atuais,

e os primeiros mostram ter maior capacidade aeróbica. Korteja (2004) ainda menciona os trabalhos de Ruben *et al.* (1999) e Ruben e Jones (2003), sobre a capacidade respiratória de *Scipionyx samniticus*, como possível evidência em contrário do modelo de Bennett e Ruben (1979); ainda que a sugestão de que terópodos não-avianos, embora ectotermos, poderiam alcançar níveis de atividade similares a endotermos atuais, tenha se baseado em um inferido padrão respiratório com musculatura diafragmática, bastante específico, diferente de qualquer Tetrapoda atual Ruben *et al.* (1999).

Alternativamente ao modelo da capacidade aeróbica, o modelo do cuidado parental para evolução da endotermia foi proposto por Farmer (2000) sugerindo a evolução das altas taxas metabólicas basais dos endotermos como consequência de uma seleção para o aumento da temperatura do embrião durante o desenvolvimento, e do aumento da capacidade aeróbica como produto da seleção para o cuidado parental e sua grande demanda energética. A autora argumenta que a o aumento da temperatura durante o desenvolvimento do embrião reduz o tempo de incubação e o risco de anormalidades no desenvolvimento, aumentando assim as chances de sobrevivência da prole. Como vertebrados ectotermos atuais tipicamente apresentam taxas de mortalidade de indivíduos juvenis bem superiores às de adultos, é plausível assumir que a seleção natural poderia favorecer o decréscimo da mortalidade de indivíduos em estágios iniciais de desenvolvimento e o cuidado parental, convergência de aves e mamíferos, é uma óbvia adaptação nesse sentido (Korteja, 2004). Para Farmer (2000), a maior permeabilidade das membranas celulares de endotermos evoluiu como mecanismo de produção de calor para incubação. O modelo unifica então explicações para diversas características comportamentais, morfológicas e moleculares comuns a aves e

mamíferos atuais (Korteja, 2004), relacionadas à endotermia, capacidade aeróbica e cuidado parental.

A explicação mecânica para a relação entre endotermia e reprodução baseia-se em funções do eixo hipotálamo-hipófise, relacionadas tanto ao metabolismo basal e termorregulação, quanto a taxas de crescimento, reprodução e cuidado parental (Farmer, 2003). O hipotálamo, além de servir como termostato, controlando a taxa metabólica basal e estimulando mecanismos adicionais de termogênese por tremor ou, em mamíferos, através do tecido adiposo marrom; também integra informações externas como fotoperíodo e temperatura ambiente, os locais mais adequados para acasalamento e construção de ninhos bem como, promove, através da hipófise o controle tanto condutância térmica (ereção dos pêlos e penas, por exemplo), quanto de aspectos da fisiologia reprodutiva (Farmer, 2003).

Dentre os hormônios ligados às atividades do eixo hipotálamo-hipófise, Farmer (2003) destaca o papel da leptina e hormônios da tireóide (eixo hipotálamo-pituitária-tireóide). Em mamíferos, a leptina é sintetizada em adipócitos, ovários, placenta e glândulas mamárias. Este hormônio tem função termogênica pela estimulação de lipólise e está relacionado ao aumento do metabolismo basal por induzir a expressão de proteínas que aumentam a permeabilidade das membranas plasmáticas (Farmer, 2003). A injeção de leptina em marsupiais inibe o torpor e pode aumentar temperatura corpórea e o consumo diário de oxigênio (Gêiser, 1998), assim como aumenta em 2,5 vezes a taxa metabólica basal das fêmeas do lagarto *Sceloporus undulatus* (Angilleta e Sears, 1999). Os hormônios da tireóide, por sua vez, também estão relacionados tanto a funções reprodutivas quanto ao metabolismo basal, e tendem a estar em maior concentração no

plasma de animais com maiores taxas metabólicas de repouso (Farmer, 2003), como é observado em musaranhos (Soricidae), os quais têm os níveis mais altos entre os mamíferos, tanto em relação ao metabolismo basal massa-específico, quanto para os hormônios da tireóide (Tomasi, 1984).

Contudo, o modelo do cuidado parental de Farmer (2000) foi criticado por Angilleta e Sears (2003), os quais enfatizaram o alto custo energético da endotermia e o maior risco de predação pelo maior tempo de forrageio, em comparação aos ganhos deste padrão fisiológico, se entendido primordialmente para a reprodução. Segundo os autores, a endotermia devido ao cuidado parental poderia ser facultativa e presente somente durante o período reprodutivo, e ainda somente em fêmeas, como é observado em pítons (*Morelia spilota*) que utilizam termogênese por tremor. Angilleta e Sears (2003), também mencionam a dificuldade de se estabelecer relações de causa e efeito entre as temperaturas de incubação e a endotermia. Ou seja, embriões de aves poderiam tolerar pouca variação térmica simplesmente porque as mães que os incubam têm pouca variação na temperatura corporal.

Além disso, os resultados empíricos citados por Farmer (2000) como evidências em prol do modelo, são questionados por Angilleta e Sears (2003) pelo fato de que, o estreito limite de tolerância térmica de embriões de répteis, foi observado em incubações em laboratório sob temperaturas constantes (Sexton e Marion, 1974), mas, temperaturas que são letais se mantidas constante, são toleradas por embriões da mesma espécie (*Sceloporus undulatus*), em experimentos em que, como ocorre muitas vezes no ambiente, há variação térmica diária na incubação. Ademais, os diferentes experimentos de campo e em laboratório realizados por diferentes autores também não indicam de

forma inequívoca, segundo Angilleta e Sears (2003), alguma vantagem adaptativa em termos de tamanho ou performance locomotora pela maior temperatura de incubação. Angilleta e Sears (2003) admitem a diminuição do tempo de incubação como vantagem do controle das temperaturas de incubação, porém apontam o modelo do cuidado parental, como mais provável explicação para a evolução da endotermia.

Contra essas críticas, Farmer (2003) argumenta que aumento da demanda diária de energia, o maior risco de predação e esforço adicional de forrageio não foram preponderantes sobre os benefícios do cuidado parental para alimentação dos filhotes na evolução de aves e mamíferos. A autora também atenua a relevância do custo energético da endotermia mencionando a relação existente entre o metabolismo e a massa corpórea, haja vista que, conforme Nagy (2001), se um endotermo de 30g precisa consumir 16 vezes mais alimento que um ectotermo de mesma massa, o requerimento energético adicional de um endotermo pode cair para até 4 vezes quando são comparados animais de 30kg. Farmer (2003) baseia-se então em diferentes dados paleontológicos (proporções predador/presa, histologia óssea e turbinas respiratórias) já sugeridos como indicativos de endotermia (ver ítem 5.2) para afirmar que a endotermia deve ter evoluído primeiramente em animais com tamanho suficiente para que o metabolismo endotérmico não ocasionasse um gasto adicional muito grande de energia.

Como evidência da plausibilidade de seu modelo, Farmer (2003) cita a evolução convergente do controle da temperatura de incubação em muitas linhagens, a exemplo de adaptações comportamentais, morfológicas ou fisiológicas em diferentes linhagens de insetos e tubarões, bem como em pítons e crocodilianos (animais cujo calor dos ninhos é produzido por uma bactéria decompositora), assim como a retenção do embrião no útero

(viviparidade e ovoviviparidade), que evoluiu em várias linhagens de amniotas. A consideração de uma estreita amplitude térmica tolerada por embriões como padrão é justificada por Farmer (2003) pela filogenia, pois, se a característica é manifestada nos ectotermos crocodilianos, esta pode ser entendida como basal para Archosauria.

Com relação aos dados de experimentos com incubação de ectotermos, Farmer (2003) cita que embora a exposição diária ao frio durante 5 dias não tenha sido letal para o lagarto *Sceloporus*, isso ocorreu sob variação diária de temperatura que tinha os picos entre 29° e 30°C, e a mortalidade aumentou em até 41% quando as temperaturas diárias máximas foram entre 4° e 5° menores (Andrews *et. al.*, 2000) e 50% quando o tempo de exposição ao frio é estendido para 9 dias (Cristian *et al*, 1986). Farmer (2003) ainda comenta que, embora não haja necessariamente mortalidade devido à exposição diária a uma baixa temperatura que seria é letal se mantida constante; também é verdade que ocorre aceleração no desenvolvimento devido à exposição a temperaturas altas, ainda que letais sob exposição crônicas.

O fato de que aves dois sexos podem se envolver no cuidado parental e a herança aleatória dos genes de cromossomos autossômicos, independente do sexo do embrião, são referidos por Farmer (2003), em contraposição a sugestão de que a endotermia poderia ser exclusiva de fêmeas se tivesse evoluído em decorrência da seleção para o controle das temperaturas de incubação. A alusão à adaptação reprodutiva das pítons, citada por Angilleta e Sears (2003) como exemplo de que a termogênese para incubação poderia ter evoluído sem incorrer em endotermia permanente, também é refutada por Farmer (2003) em razão da morfologia do corpo das serpentes (com uma grande relação área/volume), a qual torna a endotermia improvável devido ao altíssimo custo energético

em que implicaria. Mesmo assim, isso não significa que alguma forma de heterotermia não fosse mais vantajosa se a seleção estivesse atuando primordialmente para favorecer mecanismos de termogênese para incubação. Nesse sentido, Korteja (2004) cita ainda o primitivo mecanismo de tremor e o especializado tecido adiposo marrom dos mamíferos, como sugestão de que não seria necessária a evolução de algo “incontrolável” como a permeabilidade de membranas.

Um outro modelo relacionando a endotermia ao cuidado parental foi proposto por Korteja (2000). Este modelo se diferencia da proposição de Farmer (2000) por enfatizar o cuidado parental para alimentação da prole e não para o controle da temperatura de incubação. Desta forma, esse modelo se sustenta no modelo da capacidade aeróbica (Korteja, 2004), no que diz respeito ao mecanismo que originou as altas taxas metabólicas basais (ou seja, o metabolismo aeróbico de atividade), embora sugira que uma outra causa, a procura de alimento para a prole, como fator que levou a expansão da capacidade aeróbica, ao invés ser esta a própria pressão seletiva. Dado o caráter híbrido dessa hipótese, as vantagens adaptativas propostas são praticamente a soma das mencionadas pelos modelos de Bennett e Ruben (1979) e Farmer (2000) com o aumento da capacidade aeróbica dos pais e o aumento nas taxas de crescimento e redução da mortalidade da prole. Uma diferença deste modelo em relação ao proposto por Bennett e Ruben (1979) residiria no fato de que a manutenção de altos níveis de atividade durante vários dias, ou até meses, ao invés de minutos, poderia requerer não só de uma maior capacidade aeróbica, mas também uma maior provisão de energia, implicando em uma maior capacidade dos órgãos viscerais responsáveis pelo metabolismo basal (Korteja, 2004). De qualquer modo, assim como não é claramente

demonstrada a ligação entre as taxas metabólicas de repouso e de atividade, a relação entre o metabolismo basal e aspectos do desenvolvimento também não tem se confirmado empiricamente (Harvey *et al.*, 1991; Hayes *et al.* 1992; White e Seymour, 2004; Korteja, 2004).

Korteja (2004) relaciona os diferentes modelos propostos para evolução da endotermia com o desenvolvimento de paradigmas na fisiologia evolutiva, a partir da concepção do organismo isolado do ambiente, ao enfatizar-se a homeotermia para eficiência metabólica, passando pela interação com o ambiente físico (expansão de nicho) e com outras espécies (aumento da capacidade aeróbica ou a redução do tamanho corpóreo pela competição interespecífica), e, por fim, incorporando-se a biologia do desenvolvimento ao levar-se em conta a história de vida dos organismos. Todavia, até o momento nenhum dos modelos confirmou-se plenamente e as pressões seletivas e mecanismos fisiológicos que levaram a evolução da endotermia ainda constituem uma questão em aberto.

5.2 INFERÊNCIAS FISIOLÓGICAS A PARTIR DE DADOS PALEONTOLÓGICOS

Diversas características do âmbito do estudo paleontológico já foram propostas como formas indiretas de acessar a fisiologia de vertebrados extintos. Entre estas estão as inferências paleoclimatológicas, a proporção de isótopos de oxigênio nos ossos fósseis, as proporções predador/presa nas assembléias fósseis, além das correlações com caracteres de aves e mamíferos atuais, tais como postura, tamanho relativo do cérebro, histologia óssea, presença de turbinas respiratórias, etc (Brink, 1956; Benton, 1978; Bennett & Ruben, 1986; Padian, 1997; Ruben, 1995). Conforme será discutido a seguir,

poucas dessas características ainda são consideradas sugestivas de metabolismo e ainda existem várias questões em aberto a respeito do assunto.

Baseando-se no fato de que, em geral, animais ectotermos concentram-se nas menores latitudes, a dominância de terápsidos no Neopermiano da África do Sul, assim como a presença de dinossauros em rochas do Círculo Ártico do Cretáceo, foram interpretadas por Bakker (1975) como evidências da endotermia desses animais. Porém, informações paleoclimatológicas não confirmam a afirmação de que, no Neopermiano e durante o Mesozóico, havia clima frio - como atualmente - nas maiores latitudes (Charig, 1976; Benton, 1978; Parrish, Parrish e Ziegler, 1986). Além disso, nas mesmas assembléias fósseis do Neopermiano da África do Sul encontram-se exemplares de vertebrados terrestres que foram indubitavelmente ectotérmicos (Bennett e Ruben, 1986). Desta forma, a distribuição paleobiogeográfica não é um indicio consistente da endotermia para tetrápodes do Mesozóico.

As inferências de endotermia para animais extintos baseadas em proporções predador/presa partem da premissa de que comunidades com predadores endotérmicos têm uma proporção muito pequena destes em relação à quantidade de herbívoros, devido ao alto custo energético da manutenção de suas altas taxas metabólicas, de modo que uma comunidade de tetrápodes suporta poucos macro-predadores endotérmicos.

Segundo Gooley (1968), animais endotérmicos investem somente de 1% a 3% da energia que assimilam em produção secundária, enquanto ectotermos podem utilizar até mais de 20% da energia que assimilam em crescimento e reprodução. Desta forma, comunidades em que predadores representam até 5% da biomassa total indicam que estes são endotérmicos. Bakker (1972, 1975) sugeriu que a diminuição na proporção dos

predadores entre o Eopermiano - onde os pelicossauros esfenacodontídeos compõem entre 35% e 60% da fauna - e o final do Permiano – onde os predadores (cinodontes chiniquodontídeos) diminuem para cerca de 10% - indicaria uma mudança na fisiologia dos sinápsidos em direção à endotermia mamaliana.

Todavia, as densidades populacionais em tafocenoses não necessariamente correspondem às proporções reais das biocenoses. Bennett e Ruben (1986) demonstraram que a adição de um único exemplar carnívoro bastaria para a mudar a proporção de predadores calculada por Bakker (1975) de 10% para 24%, dada a reduzida amostragem de muitas assembléias de tetrápodes fósseis. Além disso, mesmo que se assuma que uma determinada assembléia fóssil efetivamente representa as densidades populacionais da comunidade extinta, seria possível concluir apenas que os predadores eram endotérmicos, mas não serviria para inferir o status metabólico das presas (Padian, 1997). Charig (1976) e Tracy (1976) também apontaram problemas na definição de predadores e presas, já que herbívoros de grande porte podem não ter predadores, embora possam servir de alimento para necrófagos, bem como na própria estimativa da biomassa.

O comportamento gregário e migratório de alguns dinossauros não-avianos, indicado por assembléias fósseis de centenas de indivíduos e milhares de pegadas ao longo de grandes distâncias, já foi sugerido como indício de alto metabolismo, porém Padian (1997) cita a presença do mesmo fenômeno em insetos sociais e diversos teleósteos atuais como evidências de que não há uma necessária relação entre essa característica e metabolismo. Características comportamentais inferidas a partir de dimorfismos sexuais e ornamentação, como comportamento de corte e rivalidade intra-

específica, também são refutadas por Padian (1997) como indicativas de endotermia devido à observação de tais traços em ciclídeos e insetos atuais. Padian (1997) também desconsidera o cuidado parental - necessário para recém nascidos imaturos e inferido a partir da predominância de cartilagem nos ossos de certos embriões de dinossauros não-avianos - como evidência de endotermia para dinossauros, argumentando que este tipo de comportamento ocorre também em ciclídeos. Ainda assim, conforme já abordamos anteriormente, o cuidado parental é proposto por outros autores como principal causa para a evolução da endotermia entre amniotas, o que torna a característica ainda passível de ser considerada como indício de altas taxas metabólicas.

Dentre as inferências de endotermia com base em dados que não estão relacionados a características morfológicas ou histológicas dos fósseis, a mais recentemente proposta é o estudo das proporções de isótopos de oxigênio no fosfato dos ossos de animais extintos. Barrick e Showers (1994) inferiram um status metabólico endotermo para *Tyrannosaurus rex* baseando-se na pouca variação encontrada na composição isotópica de oxigênio ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) no fosfato dos ossos (δ_p) nos diferentes elementos do esqueleto de um exemplar de *T. rex* da formação Hell Creek, do Maastrichtiano dos E.U.A. Os valores de δ_p dependem da temperatura corpórea e da proporção $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ da água corporal durante a deposição do osso. Porém, a influência deste último fator, que por sua vez é dependente da proporção $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ da água que o animal ingere, foi descartada pelos autores que, baseando-se em trabalhos que indicam a ausência de variação de $\delta^{18}\text{O}$ da água de diferentes partes do corpo em mamíferos, partiram do princípio de que toda a variação de δ_p refletiria diferenças na temperatura corporal. A possibilidade de alteração por processos diagenéticos também foi descartada

pelos autores, já que encontraram forte covariância entre os valores da composição isotópica do carbonato estrutural do osso (δ_c) e dos cimentos diagenéticos de calcita (δ_{cc}), mas não entre δ_p e δ_{cc} .

Devido à pouca variação encontrada nos valores de δ_p de diferentes elementos ósseos do exemplar do *T. rex*, foi inferida a homeotermia do animal. Esta característica, por sua vez, seria produto de altas taxas metabólicas devido a modelos fisiológicos que mostraram ser improvável a homeotermia inercial para ectotermos de cerca de 5.000kg, diante da amplitude térmica e forte sazonalidade que os autores, com base em dados paleoclimatológicos, consideraram haver no ambiente que o *T. rex* viveu. Contudo, a confiabilidade do método utilizado por Barrick e Showers (1994) tem sido posta em dúvida, pela possibilidade do mesmo não retratar a composição isotópica original (Padian, 1997) e pelo fato de que, mesmo entre endotermos, podem ocorrer significativas variações entre as temperaturas das vísceras e das extremidades do corpo (Ruben e Jones, 2000). Além disso, também é questionável a afirmação peremptória de que a provável homeotermia do *Tyrannosaurus* não poderia ser meramente consequência de seu grande tamanho.

Com base no fato de que aves e mamíferos atuais têm o cérebro aproximadamente dez vezes maior que outros Tetrapoda, em relação à massa corpórea (Jerison, 1973), Feduccia (1973) sugeriu uma possível correlação do tamanho do cérebro com o metabolismo, argumentando que os maiores níveis de atividade, associados às altas taxas metabólicas típicas dos endotermos, requereriam uma maior capacidade cerebral (Bennett e Ruben, 1986) e, em contrapartida, cérebros grandes precisariam de altas taxas respiratórias para suprimento de sua demanda de oxigênio (Padian, 1997).

Chegou a ser inferida, então, a endotermia de dinossauros ornitomimídeos com base nos cérebros relativamente grandes desses animais (Benton, 1978), mas esta interpretação poderia ser contestada, uma vez que, mesmo os dinossauros com maiores cérebros, como os Coelurosauria, têm Quocientes de Encefalização mais baixos que aves e mamíferos (Padian, 1997). Seguindo-se esse mesmo critério para indicar o metabolismo de sinápsidos, a endotermia em Therapsida estaria restrita apenas a mamíferos, já que os quocientes de encefalização medidos para cinodontes não-mamalianos (Jerison, 1973; Quiroga, 1979, 1980a, b) são similares aos valores de lagartos monitores e teídeos (Bennett e Ruben, 1986). Contudo, não há indícios de uma necessária ligação entre o tamanho do cérebro e o metabolismo (McNab e Eisenberg, 1989). Além disso, a massa de tecido neural requerida para a termorregulação endotérmica pode ser, inclusive, menor do que o necessário para a termorregulação comportamental de ectotermos (Jerison, 1973; Benton, 1978).

O olho parietal é uma estrutura fotorreceptora, provida de retina e lentes transparentes (Quay, 1979; Roth *et al.*, 1986), que está ligada ao corpo pineal (glandular), formando o complexo parietal-pineal (ou epifisial). Esta estrutura atua, de forma ainda não totalmente explicada, na termorregulação e em outras funções fisiológicas controladas por ritmos circadianos (Bennett e Ruben, 1986). O complexo parietal-pineal situa-se na linha média da região dorsal do crânio e tem, como indício de sua presença em animais extintos, o forâmen parietal, localizado entre os ossos parietais. O forâmen parietal está presente em todos os tetrápodos primitivos (Bennett e Ruben, 1986) e o seu desaparecimento, ao longo da evolução das linhagens de aves e mamíferos, foi relacionado com a independência do meio externo propiciada pela

termorregulação endotérmica, em substituição ao controle termorregulatório comportamental (Benton, 1978; Bennett e Ruben, 1986).

Entretanto, observa-se a ausência desta característica em muitas outras linhagens, de modo que, entre os animais atuais, somente lampreias (Petromyzontia), *Sphenodon*, e alguns grupos de lagartos apresentam todo o complexo epifisial. Mesmo que todos os animais atuais com o complexo parietal-pineal sejam ectotermos, a maior parte dos vertebrados vivos, endo ou ectotermos, não apresenta o olho parietal (não possui o forâmen parietal), mas mantêm o corpo pineal com função secretora. Por fim, dentre os animais vivos que não apresentam nenhum elemento do complexo parietal-pineal, existem também tanto ectotermos (crocodilianos) quanto endotermos (sirênios e edentados) (Roth *et al.*, 1986).

Gundy *et al.* (1975) observaram que, entre os lagartos vivos, o olho parietal é mantido, majoritariamente, nas espécies que habitam altas latitudes, e sugeriram que essa estrutura seria de fundamental importância não só para termorregulação, mas também para a reprodução, devido à influência da sazonalidade, percebida pela monitoração de fotoperíodo e incidência de radiação. Roth *et al.* (1986) consideram, então, uma vantagem seletiva a presença do complexo parietal-pineal em ambientes sazonais. Os mesmos autores citam também, em concordância com a teoria de Gundy *et al.* (1975), os Therapsida do Permiano, encontrados em altas paleolatitudes, e os sinápsidos não-Therapsida (“pelicossauros”), os quais, embora tivessem habitado regiões de latitudes baixas, teriam vivido em ambientes de forte sazonalidade, relacionada a períodos de estiagem e umidade. Ainda segundo Roth *et al.* (1986), esta característica poderia ter sido seletivamente neutra em ambientes mais estáveis e ter

desaparecido simplesmente pela aceleração das taxas de ossificação ao longo do desenvolvimento. De qualquer forma, a perda do complexo parietal-pineal, apesar de sua função termorregulatória, não pode ser considerada como evidência de endotermia em animais extintos, já que não existe essa correlação entre os atuais.

Devido à redução da condutividade térmica proporcionada por penas e pêlos, respectivamente em aves e mamíferos atuais, a presença dessas características em dinossauros e terápsidos extintos também poderia indicar a endotermia dos mesmos. Entretanto, além da difícil preservação dessas estruturas, não há uma necessária correlação de sua ocorrência com a evolução do metabolismo endotérmico.

Entre dinossauros, foi sugerida a ocorrência de estruturas similares a penas para diferentes terópodos do Cretáceo encontrados em Liaoning, China, como o Dromaeosauridae *Sinornithosaurus* (Ji *et al.*, 1998a) – cujas “penas” foram posteriormente reinterpretadas como fibras de colágeno (Ruben e Jones, 2000) - bem como *Protarchaeopteryx* e *Caudipteryx* (Ji *et al.*, 1998b), sendo que, nestes últimos, a presença de penas é bem evidente. A presença de penas em *Sinornithosaurus*, *Caudipteryx* e *Confuciusornis*, também foi sugerida, por Jones *et al.* (2005), com base na presença, verificada através de eletromicroscopia, de glicocálices litificados, indicativos da ocorrência de bactérias associadas à decomposição das penas.

Entretanto, ainda que, conforme discutiremos posteriormente, interpretações para a capacidade respiratória de alguns dinossauros, com base na anatomia torácica, sejam controversas, a presença de penas *per se* não implica em endotermia. Ruben e Jones (2000) citam o exemplo do aquecimento ectotermo observado em *Geococcyx californianus* (o “papa-léguas”) ao amanhecer, após a redução de sua temperatura

corpórea em até 4°C durante a noite, para argumentar que a presença de penas não impediria a incidência de radiação solar necessária para animais ectotermos. Ao contrário da idéia de que as penas desempenhariam um papel termorregulatório antes de se tornarem grandes o suficiente para ter efeitos aerodinâmicos (Ostrom, 1974), Ruben e Jones (2000) sugerem que o voo, auxiliado pela presença de penas, teria aparecido antes da endotermia entre os dinossauros.

Entre sinápsidos, os primeiros registros confirmados de pêlos datam do Cenozóico (Hillenius, 2000) embora a presença dos mesmos tenha sido sugerida bem antes disso, com base em foramens encontrados na porção facial do crânio de *Gorgonopsia*, *Therocephalia* e *Cynodontia* (Bennett e Ruben, 1986). Esses foramens serviriam para passagem de vasos e nervos, associados a vibrissas, e a ocorrência destas, consideradas por Brink (1956) como pêlos especializados, indicaria a presença de pelagem de cobertura. Além disso, a inferida presença de pêlos em Therapsida poderia indicar também a presença de glândulas mamárias, como especializações de glândulas sebáceas associadas a pêlos (Brink, 1956).

Todavia, a ocorrência desses foramens não necessariamente indica a presença de vibrissas, haja vista, por exemplo, a presença de foramens similares aos encontrados em *Thrinaxodon* no lagarto *Tupinambis* (Bennett e Ruben, 1986; Ruben e Jones, 2000). Além disso, Ruben e Jones (2000), ao contrário de Brink (1956), entendem que é mais provável que pêlos sensoriais reflitam uma condição primitiva, em relação à pelagem de cobertura. Nesse sentido, o desenvolvimento de pêlos inicialmente deveria estar restrito a algumas regiões do corpo, sendo então insuficiente para o isolamento térmico, e servindo para informações sensoriais ou proteção contra abrasão (Hillenius, comunicação

pele). Essa hipótese é corroborada pela atribuição de uma pele fina e tênue aos sinápsidos do Mesozóico, sendo as “escamas” córneas, presentes em alguns mamíferos atuais, aquisições secundárias (Maier *et al.*, 1996; Maier, 1999).

Hillenius (2000) sugeriu que a presença de uma pelagem de cobertura poderia ser indicada pelas mudanças na septomaxila e ducto nasolacrimal, observadas na evolução dos mamíferos. Com base no padrão apresentado por lepidossauros e Lissamphibia atuais, Hillenius (2000) inferiu que a relação entre o ducto nasolacrimal, o canal da septomaxila e órgão vomeronasal é primitiva para tetrápodes, de modo que arcossauros, testudines e mamíferos desenvolveram modificações independentemente. O autor relaciona a perda do processo intranarial e canal da septomaxila, nos primeiros mamíferos, e a completa eliminação da septomaxila em mamíferos existentes, com a dissociação do órgão vomeronasal e ducto nasolacrimal no grupo e a mudança funcional da glândula harderiana (localizada na órbita), a qual secreta ceras e mucos nos demais grupos de Tetrapoda, mas, especificamente em mamíferos, passou a secretar produtos lipóides relacionados à redução da perda da água pela pele, bem como revestimento e alteração da refletividade da pelagem (Hillenius, 2000). Para Ruben e Jones (2000), a pelagem de cobertura pode ter surgido somente quando *taxa* da linhagem mamaliana se tornaram excessivamente pequenos (com cerca de 50mm) e noturnos.

Obviamente, o papel termorregulatório da glândula harderiana pode ter evoluído como adaptação a uma pelagem já previamente existente. Mesmo assim, o aparecimento tardio da pelagem de cobertura em relação à aquisição da endotermia não é improvável, uma vez que animais de médio e grande porte, vivendo em ambientes quentes, não precisariam de pêlos como isolante térmico. Enfim, se pelagem de cobertura é evidência

de endotermia, sua ausência não é uma evidência em contrário. Ademais, pêlos sensoriais, ou para proteção, em algumas regiões do corpo, não são indícios de pelagem de cobertura, podendo, inclusive, ter precedido a endotermia.

A Histologia óssea tem relação direta com a atividade metabólica (Padian, 1997) e foi objeto de diversos estudos da fisiologia de animais extintos (Ricqlés, 1969a, b, 1972, 1974a, b, 1975, 1976, 1980, 2000; Bakker, 1975; Chinsamy *et al.*, 1994). Basicamente, foram definidos dois tipos histológicos de osso compacto em vertebrados (Ricqlés, 1975, 1976). O tipo lamelar-zonal é formado principalmente por deposição periosteal, possui poucos osteons primários, é pobremente vascularizado, e usualmente apresenta linhas concêntricas, indicando períodos em que a deposição tornou-se mais lenta ou foi interrompida (Bennett e Ruben, 1986; Ruben e Jones, 2000). Este padrão é encontrado na maioria dos Tetrapoda ectotermos atuais.

O outro tipo é chamado fibro-lamelar, no qual a maior parte da matriz é depositada por numerosos osteons primários (Ruben e Jones, 2000). O osso fibro-lamelar é bastante vascularizado, constantemente retrabalhado por sistemas haversianos (osteons secundários) e é característico dos endotermos atuais, sendo encontrado também em terápsidos não-mamalianos e dinossauros não-avianos (Bennett e Ruben, 1986; Ruben e Jones, 2000; Padian, 1997).

Os tipos histológicos são funcionalmente ligados a maiores taxas de crescimento (Farlow, *et al.*, 1995) e sua relação com a endotermia sustenta-se na idéia de que altas taxas de crescimento dependem de altas taxas metabólicas. É geralmente aceito que as taxas de crescimento em endotermos superam as de ectotermos em cerca de uma ordem de magnitude (Ruben e Jones, 2000), entretanto, não se sabe ao certo o quão rápido um

osso deve crescer para passar a exibir o padrão fibro-lamelar, nem a melhor forma de calibração dos dados para estudos comparativos (Farlow, *et al.*, 1995). Por exemplo, se as taxas de crescimento (em g/dia) de mamíferos e crocodilianos forem analisadas até o período de maturidade sexual, um *Alligator mississippiensis*, que chega a 160kg, mas pode se reproduzir já com cerca de 30kg, pode apresentar valores superiores aos de um marsupial (Ruben e Jones, 2000).

De qualquer modo, as diferenças qualitativas no padrão histológico dos ossos também podem não confirmar a correlação com o metabolismo previamente assumida, haja vista que testudíneos, crocodilianos e lagartos podem apresentar o padrão fibro-lamelar (Ruben e Jones, 2000), enquanto que aqueles vertebrados com as maiores taxas metabólicas (aves e mamíferos com massa inferior a 1kg) exibem o padrão lamelar-zonal (Bennett e Ruben, 1986). Os dois tipos histológicos também podem ser encontrados em diferentes ossos longos de um mesmo indivíduo, como é o caso de muitos dinossauros não-avianos (Reid, 1997), ou em um mesmo osso, devido às maiores taxas de crescimento em estágios juvenis (Padian, 1997).

De fato, o tipo histológico varia com o habitat (aquático ou terrestre), idade do indivíduo, massa corpórea e área do osso examinado (Ricqlés, 1976; Bennett e Ruben, 1986). Porém, mesmo levando-se em conta todas as descontinuidades e padrões intermediários encontrados, a histologia óssea pode fornecer importantes informações sobre a biologia de animais extintos, especialmente no que tange às taxas de crescimento e influências sazonais (quando ocorrem linhas de parada de crescimento), as quais também podem propiciar estimativas de idade, quando representam ciclos anuais. Nesse sentido, a influência sazonal, indicada pelos anéis de parada de crescimento encontrados

em *Patagopteryx* e Enantiornithes do Cretáceo, foi sugerida por Chinsamy *et al.* (1994) como evidência contrária à homeotermia endotérmica destas aves. Por outro lado, o tipo fibro-lamelar não necessariamente indica endotermia. As altas e constantes taxas de crescimento podem, então, ser relacionadas à homeotermia (McNab, 1978), o que pode tanto refletir endotermia quanto algum padrão metabólico intermediário, com temperaturas corporais estáveis em razão do tamanho, ou ainda simplesmente a ausência de grandes variações sazonais nas temperaturas ambientais.

A postura ereta dos membros é uma característica exclusiva de aves e mamíferos entre os vertebrados atuais e tem sido sugerida como indício da endotermia de vertebrados extintos, principalmente dinossauros não-avianos. Além da simples correlação com o status metabólico dos endotermos atuais, a postura parassagital foi proposta como causalmente ligada à endotermia, por implicar em maior gasto energético pelo aumento do tônus muscular e assim produzir mais calor (Heath, 1968 *apud* Bennet e Ruben, 1986) Posteriormente, levando em conta que a termogênese propiciada pelas altas taxas metabólicas basais dos endotermos não depende da atividade da musculatura esquelética, Bakker (1971) propôs que a ligação entre postura dos membros e endotermia deve-se às adaptações locomotoras associadas aos maiores níveis de atividade dos endotermos. Pegadas de dinossauros não-avianos, as quais indicariam trajetórias percorridas durante longo tempo ou em alta velocidade, foram citadas como evidências em favor da relação entre postura, locomoção e altas taxas metabólicas (Bakker, 1971, 1974).

Entretanto, além de controversas quanto ao cálculo das velocidades inferidas a partir das trilhas de dinossauros não-avianos (Alexander, 1976), estas podem ter sido

deixadas por animais ectotermos durante rápidos percursos anaerobicamente sustentados (Padian, 1997). Bennett e Dalzell (1973) sugeriram também que a postura parassagital poderia estar relacionada à sustentação de grandes massas corpóreas e não com a performance locomotora. A capacidade para locomoção em alta velocidade também foi questionada por razões biomecânicas, alegando-se uma limitação da protração do úmero que, em dinossauros, é mais ortogonal em relação à escápula, em comparação com mamíferos cursoriais (Bennett e Dalzell, 1973). Por outro lado, Bakker (1974) argumenta que, em dinossauros, a glenóide é maior que a cabeça do úmero, o que possibilitaria uma maior amplitude na protração, e sustenta que a postura e o comprimento dos membros e extremidades distais possibilitam corridas em altas velocidades. De qualquer modo, mamíferos e lagartos atuais do mesmo tamanho podem apresentar velocidades máximas similares durante a corrida (Garland, 1982).

A relação entre postura e metabolismo também foi questionada pelo fato de que alguns endotermos atuais, como équidnas (*Tachyglossus*), não têm uma postura totalmente ereta (Feduccia, 1973), sendo esta similar à postura de animais tipicamente ectotermos, como camaleões (Chamaeleonidae) e crocodilianos atuais (Bennett e Dalzell, 1973). Ostrom (1974) ratificou esta ligação, argumentando que, embora existam endotermos menos eretos, a ectotermia seria incompatível com uma postura totalmente ereta. Entretanto, posturas eretas e semi-eretas não requerem mais energia que uma postura *sprawling* (Bennett e Dalzell, 1973; Carrier, 1987; Hayes e Garland, 1995). Além disso, a postura semi-ereta, em monotremos, pode não representar um padrão intermediário, haja vista que as taxas metabólicas de *Tachyglossus* se equivalem às de

eutérios quando a sua temperatura corpórea é igualada à temperatura de placentários (Bennett e Dalzell, 1973).

A idéia de que a postura ereta é uma evidência de endotermia foi retomada por Carrier (1987). O autor partiu do princípio de que a locomoção com ondulação lateral do corpo impossibilita a respiração simultaneamente à corrida, por requisitar ações do sistema músculo-esquelético que são discordantes com os movimentos para respirar, limitando a expansão dos pulmões esquerdo e direito ao mesmo tempo. Carrier (1987) faz menção a adaptações que aumentam a performance locomotora em lagartos, como a possibilidade de desvio do sangue do circuito pulmonar (possibilitado pelo coração com três câmaras) e a maior tolerância à acumulação de ácido láctico, mas enfatiza que a evolução da postura ereta está associada às pressões seletivas para maiores níveis de atividade aerobicamente sustentada sugeridas por Bennett e Ruben (1979).

Carrier (1987) considera, então, um metabolismo intermediário para os terápsidos não-mamalianos do Mesozóico, para os quais credita uma postura semi-ereta e propõe a endotermia para dinossauros, pterossauros e talvez Pseudosuchia. No que tange aos Crocodylomorpha, Carrier (1987) sugere que as formas atuais representam uma possível reversão ao metabolismo ectotérmico, relacionada à ocupação do ambiente aquático, onde a condutividade térmica é bem superior, mencionando como indícios características de crocodilianos atuais tais como musculatura diafragmática, coração com quatro câmaras, histologia óssea do tipo fibro-lamelar e a possibilidade de adotar uma postura mais ereta. Os exemplos de animais que não perderam a endotermia por se tornarem aquáticos podem enfraquecer a hipótese de Carrier (1987), embora a

possibilidade de endotermia na linhagem dos crocodilianos ainda seja controversa (Seymour *et al.*, 2004; Hillenius e Ruben, 2004b; Seymour, 2004).

A presença de um diafragma, em cinodontes, foi sugerida por Brink (1956) devido à redução em número e tamanho das costelas lombares observada em *Thrinaxodon* e outros cinodontes não-mamalianos, por analogia ao padrão dos mamíferos atuais. A presença de diafragma poderia ser indicativa de endotermia, tendo em vista o importante papel desta estrutura na ventilação pulmonar dos mamíferos e as altas taxas respiratórias dos endotermos. Entretanto, animais ectotermos, como crocodilianos e alguns lagartos teídeos, possuem estruturas diafragmáticas, as quais, embora não homólogas ao diafragma mamaliano, possuem também função respiratória (Bennett e Ruben, 1986). Além disso, Ruben (1995) argumenta que o diafragma é essencial para suprir as taxas de aerobiose requeridas durante o exercício, mas é supérfluo para manter o metabolismo basal. Para Bennett e Ruben (1986), a redução das costelas lombares parece estar mais associada com a mudança no modo de locomoção e flexão da coluna vertebral do que com a presença de um diafragma.

Em Dinosauria, as taxas respiratórias, e conseqüentemente metabólicas, também têm sido inferidas a partir de características anatômicas da caixa torácica. A ausência de juntas intercostais e esternocostais, as quais proporcionam a rotação sagital do esterno e da cintura escapular, bem como a falta da expansão transversal da extremidade distal das costelas esternais, têm sido referidas como evidência de ectotermia para dinossauros não-Ornithurine, (Ruben *et al.*, 2003; Hillenius e Ruben, 2004; Hillenius *et al.*, 2005). Nesse sentido, a despeito da presença de penas e capacidade de vôo de *Archaeopteryx*, por exemplo, a idéia de que este animal teria sido endotérmico foi questionada por

Ruben (1991) devido à ausência de características anatômicas associadas às altas taxas ventilatórias das aves. Foi proposta, então, a possibilidade de vôos batidos curtos para *Archaeopteryx*, mesmo considerando-o ectotermo, devido à maior potência muscular (em Watts/kg) presente nos ectotermos, ainda que estes possuam, em geral, uma menor resistência aeróbica (Ruben, 1991; Speakman, 1992).

A pneumatização de vértebras e costelas é descrita para diferentes dinossauros não-avianos e relacionada, por diferentes autores, à capacidade respiratória das aves atuais por (Christiansen e Bonde, 2000; Wedel, 2003; O'Connor e Claessens, 2005), nas quais os divertículos que invadem os elementos pós-cranianos são, ontogeneticamente, expansões dos sacos aéreos. Hillenius e Ruben (2004a) relacionam a existência de ossos pneumáticos a atributos estruturais relacionados à redução de peso e resistência mecânica e comparam a pneumatização de ossos do pós-crânio aos seios paranasais, também característicos de Archosauria, argumentando que a associação da pneumatização com elementos do sistema respiratório não reflete um determinado tipo de respiração. Por outro lado, O'Connor e Claessens (2005) mostram grande similaridade nas regiões do esqueleto em que ocorrem os forâmens pneumáticos em terópodos não-avianos e aves atuais, sugerindo a presença do mesmo padrão de sacos aéreos e, conseqüentemente, similares taxas ventilatórias. Mesmo assim, a referida anatomia da caixa torácica e a ausência de turbinas respiratórias (que será abordada posteriormente) mantêm duvidosa a inferência de endotermia a partir da pneumatização de vértebras e costelas.

O palato secundário ossificado, encontrado entre terápsidos, poderia ser um indicativo de endotermia, por estar funcionalmente relacionado às altas taxas

respiratórias dos endotermos (Brink, 1956; McNab, 1978) Entretanto, esta correlação foi questionada por Bennett e Ruben (1986) pelo de fato desta característica estar presente também nos ectotermos teídeos e crocodilianos e ausente em aves. A função original do palato secundário poderia ser, então, relacionada à alimentação, servindo como plataforma para manipulação do alimento pela língua (Bennett e Ruben, 1986).

Todavia, como o palato secundário evoluiu de forma independente em diferentes linhagens de Amniota, as pressões seletivas que levaram ao desenvolvimento do mesmo nos diferentes grupos podem não ter sido as mesmas. O crânio achatado dorsoventralmente, bem como o tipo de mordida dos crocodilianos atuais, pode estar relacionado ao fechamento do palato nesses animais. Dentre as três linhagens de Therapsida nas quais esta característica evoluiu, o palato em Dycinodontia tem posição mais anterior, sendo formado somente pelos premaxilares, e tem função associada ao reforço estrutural do “bico” desses animais (McNab, 1978). Já em Therocephalia e Cynodontia, a morfologia do focinho e do palato é similar, ainda que o palato, em terocefálios, tenha se fechado no sentido antero-posterior, enquanto em cinodontes a fusão, inicialmente, tenha se dado em uma zona intermediária, para posteriormente se estender rostral e caudalmente (Maier, 1999). A evolução do palato secundário nessas duas linhagens é sugerida como resposta a uma pressão seletiva para separação de uma parte mais dorsal (para passagem do ar respirado) da cavidade bucal (McNab, 1978; Maier *et al.*, 1996).

Maier (1999) propõe ainda que, em Eutheriodontia, a evolução do palato secundário, juntamente com modificações no aparato hiobranquial, musculatura facial e língua, estão relacionadas com o desenvolvimento de mecanismos de sucção e a

capacidade de mamar. Maier *et al.* (1996) também relacionam a lactação com a presença de pêlos (associados às glândulas apócrinas da pele que teriam precedido as glândulas mamárias) e altas taxas metabólicas. Ainda que mais pesquisas sejam necessárias para corroborar a hipótese que relaciona o fechamento do palato com a lactação, a consideração do palato secundário como indicador de endotermia em euteriodontes também é válida se for assumida a interpretação de que sua função original seria possibilitar a respiração contínua, simultânea à alimentação, ou mesmo se for levada em conta a presença de turbinas respiratórias (ver discussão a seguir).

Brink (1956) citou os etmoturbinas, cuja presença fora inferida em *Thrinaxodon* e *Diademodon*, como indicadores de altas taxas respiratórias em cinodontes não-mamalianos, levando-se em consideração qualquer uma das funções por ele sugeridas: melhora da capacidade olfativa, retenção de impurezas do ar inalado, retenção de umidade do ar exalado e aquecimento do ar inspirado. No entanto, apenas a primeira das funções elencadas é própria dos etmoturbinas (de função meramente olfativa), sendo as demais características dos maxiloturbinas, de posição mais rostral aos etmoturbinas e à coana interna. Por sua vez, os maxiloturbinas, ou turbinas respiratórias, foram considerados muito sugestivos de endotermia por Ruben (1981) e Bennett & Ruben (1986) já que, dada a sua função de evitar a perda de calor e umidade para o meio, constituem-se na única característica osteológica diretamente relacionada às altas taxas respiratórias dos endotermos. De fato, turbinas respiratórias estão presentes em quase todas as espécies atuais de endotermos - 99% segundo Ruben e Jones (2000) - e ausentes nos ectotermos (Bennett & Ruben, 1986; Hillenius, 1992 e 1994; Ruben *et al.*, 1996) e são considerados por Hillenius (1992) imprescindíveis para animais com altas taxas

metabólicas. Além disso, ligações vasculares entre turbinas respiratórias e o cérebro sugerem a presença de um mecanismo de resfriamento deste último, fator importante durante atividade intensa sob elevadas temperaturas (Ruben e Jones, 2000).

Hillenius (1994) encontrou cristas na superfície medial do maxilar, que deveriam sustentar maxiloturbinas, no *Therocephalia Glanosuchus* do Neopermiano e nos cinodontes não-mamalianos *Massetognathus*, *Trirachodon* e *Thrinaxodon* do Triássico, e sugeriu, então, uma convergência evolutiva para a evolução da endotermia em *Therocephalia* e *Cynodontia* no final do Permiano, uma vez que outros grupos de *Therapsida*, como *Gorgonopsia* e *Dicynodontia*, não apresentavam tais marcas indicativas de maxiloturbinas.

A despeito da difícil preservação dessas frágeis estruturas, as quais são inclusive cartilaginosas e geralmente não deixam impressões nas cavidades nasais de aves (Hillenius, 1994), Ruben *et al.* (1996) encontraram, para tetrápodes atuais, duas diferentes retas de regressão, representando a proporção da área da seção transversal (em cm²) da porção respiratória da cavidade nasal, em relação à massa corpórea (em Kg). A diferença entre as retas, para endotermos ($=0,57M^{0,68}$, SE=0,358) e ectotermos ($=0,11M^{0,76}$, SE=0,239) (FIG. 13), indica que a estreita área para passagem de ar existente nas cavidades nasais de animais ectotermos impossibilita a presença de turbinas respiratórias. Baseados, então, nas medidas de área transversal das cavidades nasais de alguns dinossauros não-avianos, como *Nanotyrannus*, *Hypacrosaurus* e *Ornithomimus*, obtidas com a utilização de tomografias computadorizadas, Ruben *et al.* (1996) inferiram um metabolismo ectotermo para todos os dinossauros analisados. A

mesma metodologia indicaria um possível metabolismo endotérmico para *Thrinaxodon*, (Hillenius e Ruben, 2004a).

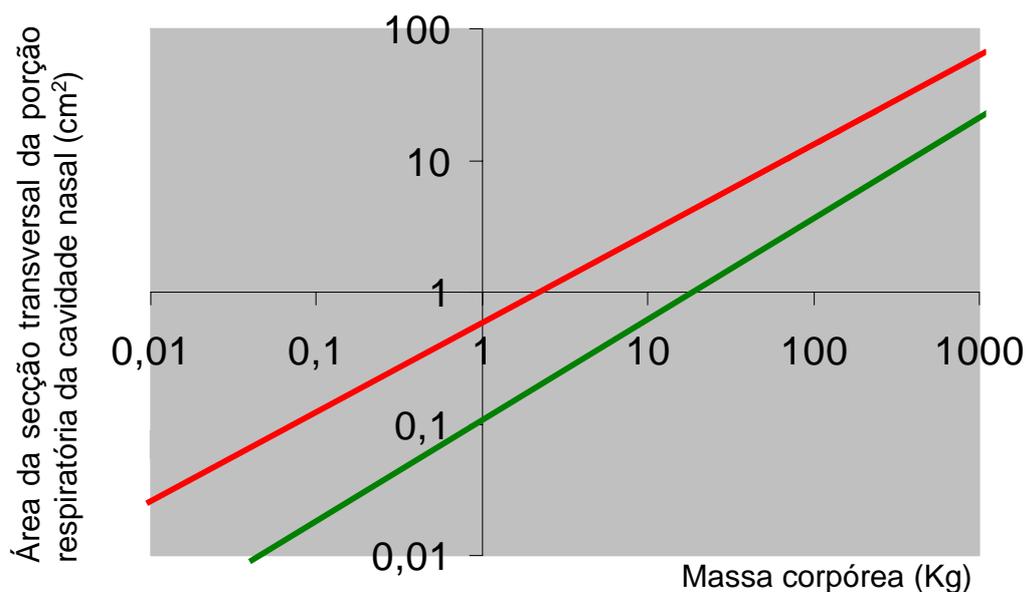


Figura 13 - Gráfico (log/log) mostrando as regressões da área da secção transversal da porção respiratória da cavidade nasal (y) versus a massa corpórea (x), para endotermos ($y=0,57x^{0,68}$, linha vermelha) e ectotermos ($y=0,11x^{0,76}$, linha verde) atuais, obtidas por Ruben *et al.* (1996).

Considerando-se os turbinais respiratórios como principal evidência de endotermia, esta característica teria se estabelecido tardiamente na história evolutiva da linhagem aviana enquanto que, dada a posição filogenética de *Thrinaxodon*, a endotermia mamaliana já poderia ser característica de todos os Eucynodontia do Triássico. Um metabolismo transicional, em Cynodontia, poderia ser inferido para *Procynosuchus*, em razão da ossificação do palato secundário não estar completa neste animal (Hillenius, comunicação pessoal). Desta forma, a partir do fechamento do palato

secundário, a morfologia da cavidade nasal de cindontes não-mamalianos passaria a ser bastante similar a dos mamíferos atuais, embora as marcas na face medial do maxilar, onde inserem-se os turbinais respiratórios, sejam bem menos pronunciadas em *Thrinaxodon* do que nos mamíferos atuais (Kielan-Jaworowoska *et al.*, 2004).

Nesse contexto, o palato secundário ossificado torna-se uma evidência para endotermia em Eutheriodontia, mas não serviria como indício da endotermia de arcossauros não-avianos, devido à presença de seios paranasais nos ossos da cavidade nasal, os quais a tornam estreita para passagem do ar. A outra linhagem de terápsidos em que espécies desenvolveram palato secundário ossificado é Anomodontia, mas, para dicinodontes, como já foi referido, Hillenius (1994) defende um metabolismo ectotermo por considerar o palato secundário destes animais estritamente relacionado ao seu peculiar mecanismo de alimentação, sendo ainda muito curto para que houvesse um mecanismo de troca de calor e absorção de umidade antes do ar passar pela narina interna. Além disso, não foram observadas marcas para turbinais respiratórios em *Lystrosaurus* (Hillenius, 1994).

Apesar da relação direta entre turbinais respiratórios e as altas taxas metabólicas dos endotermos, a consideração dos mesmos como única evidência de endotermia ainda é controversa, já que a ausência de determinadas estruturas, relacionadas a uma adaptação, não significa que a mesma não pudesse ter existido antes dessas estruturas e também porque a fisiologia endotérmica envolve várias outras adaptações Padian (1997). Além disso, os exemplos de endotermos atuais nos quais não existem turbinais respiratórios (cetáceos e pelicaniformes) mostram que é possível a endotermia sem turbinais (Seymour *et al.*, 2004). Mesmo assim, é consenso que a presença de turbinais é

uma evidência de endotermia. Por outro lado, para Hillenius e Ruben (2004b), a ausência de turbinais respiratórios é vista como evidência de ectotermia, por considerarem estas estruturas não só funcionalmente ligadas à endotermia, mas obrigatoriamente necessárias para a sustentação de altas taxas metabólicas.

Nesse sentido, os autores mencionam o fato de que a ausência de turbinais respiratórios em endotermos ocorre em animais bastante derivados, com outras especializações fisiológicas, como a adaptação para prolongados períodos de apnéia, em cetáceos (enquanto os turbinais estão relacionados a taxas contínuas de ventilação) ou para a excreção de sal através do fígado, além de hipertrofiadas glândulas de sal, observada em pelicaniformes, como forma de compensar a excessiva perda de água durante a respiração desses animais (nos quais uma cavidade nasal larga o suficiente para alojar turbinais poderia provocar a entrada excessiva de água durante o mergulho). Considerando a fisiologia dos endotermos como um padrão derivado, que envolve complexas modificações, até o nível celular, Hillenius e Ruben (2004b) atribuem o “ônus da prova” à proposição de endotermia, e assim rejeitam sugestões de endotermia para animais extintos baseadas em um somatório de características anatômicas existentes em endotermos atuais, mas que, *per se*, não estão necessariamente associadas ao metabolismo endotérmico.

6. MATERIAL E MÉTODOS

6. MATERIAL E MÉTODOS

6.1 MATERIAL DE ESTUDO

Neste trabalho, foram estudados crânios de *Massetognathus pascuali* (PV0968T), *Exaeretodon riograndensis* (PV0715T), *Prozostrodon brasiliensis* (PV0248T), *Riograndia guaibensis* (PV0596T e PV0601T), *Brasilodon quadrangularis* (PV0628T) e *Brasilitherium riograndensis* (PV0760T)); além de um crânio de *Didelphis*, utilizado para comparação com algum mamífero atual com uma morfologia da cavidade nasal não muito especializada. Os espécimes (FIG. 14-18) pertencem à Coleção de Paleovertebrados do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia do Instituto de Geociências, UFRGS.



Figura 14 – *Prozostrodon brasiliensis* PV0248T em vista palatal (A) e lateral (B).

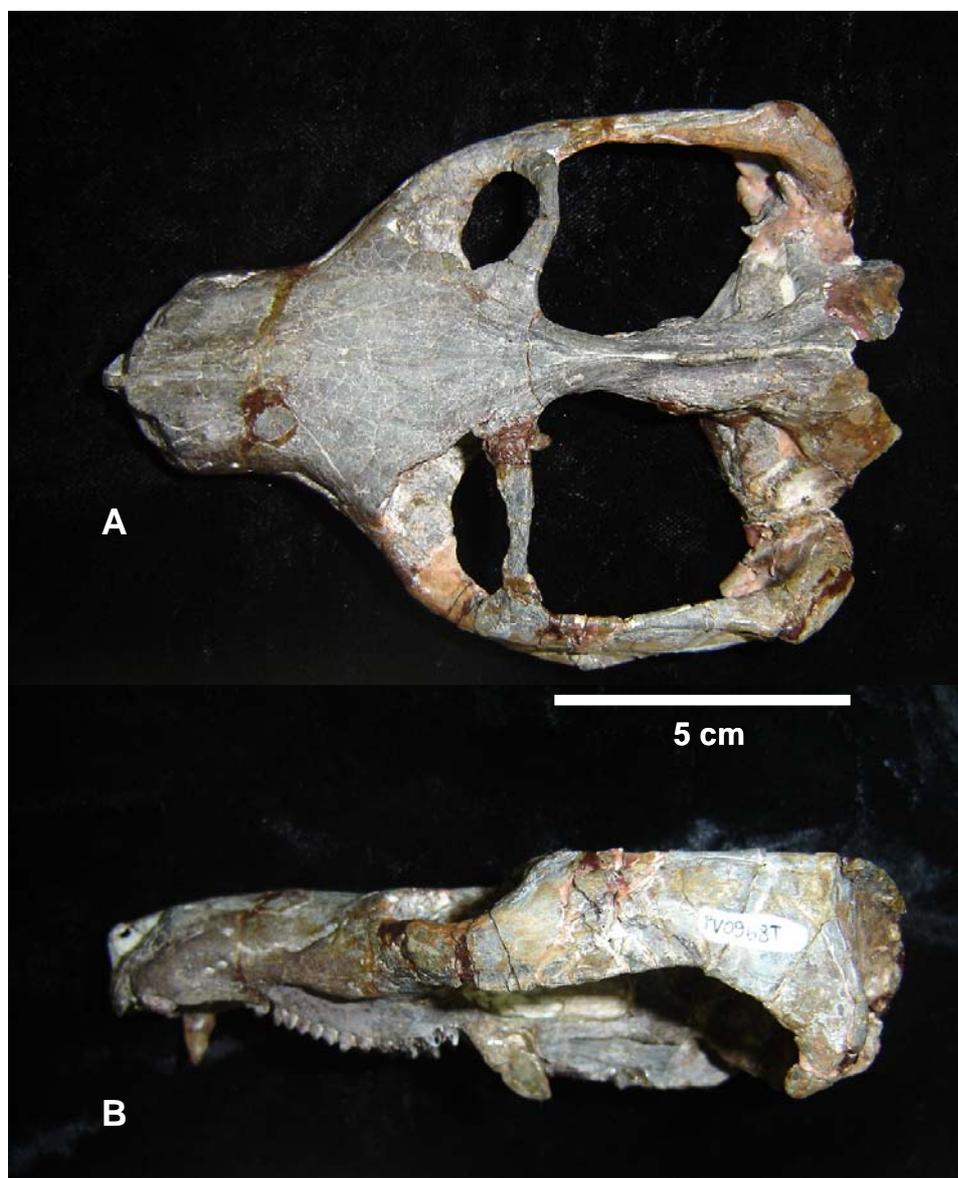


Figura 15– *Massetognathus pascuali* PV0968T em vista dorsal (A) e lateral (B).

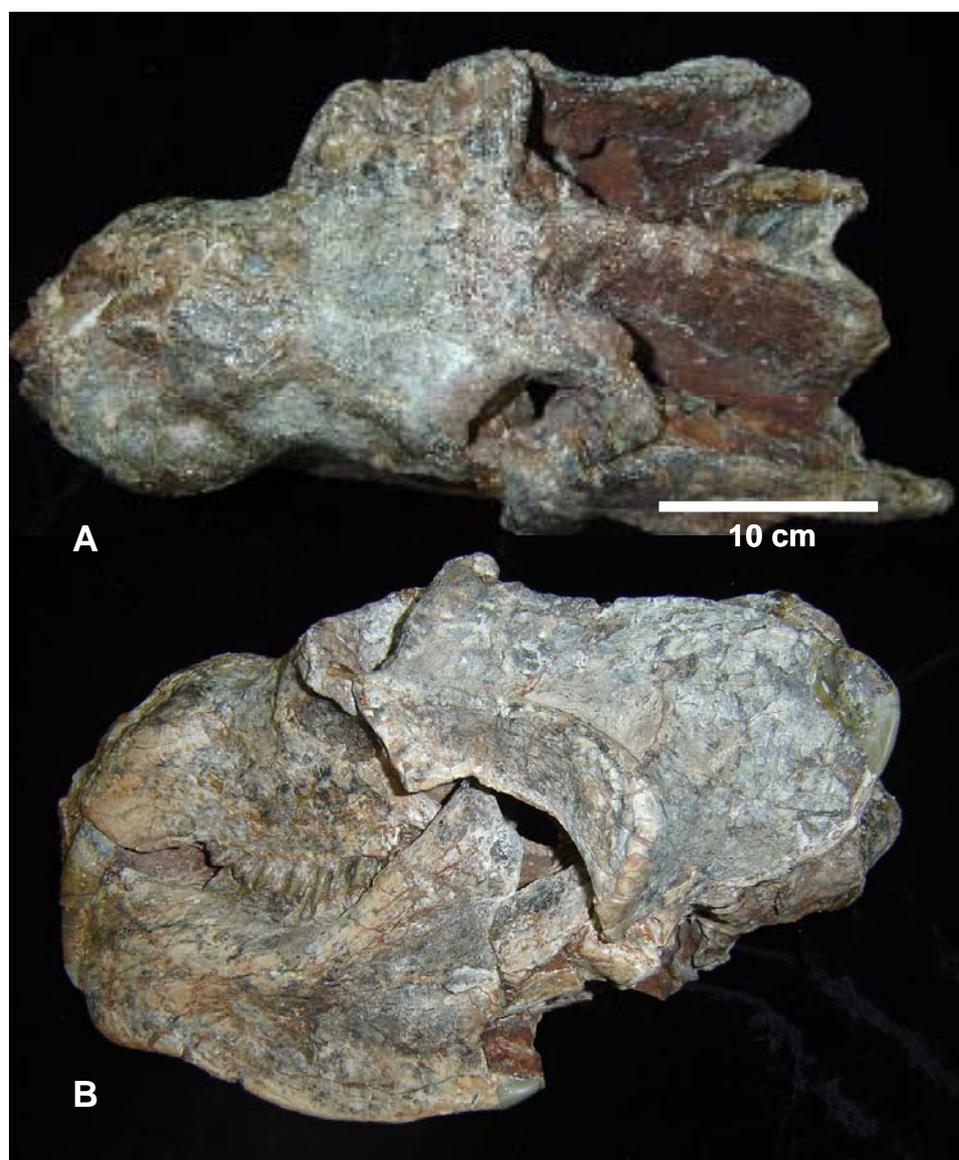


Figura 15 – *Exaeretodon riograndensis* PV0715T em vista dorsal (A) e lateral (B).

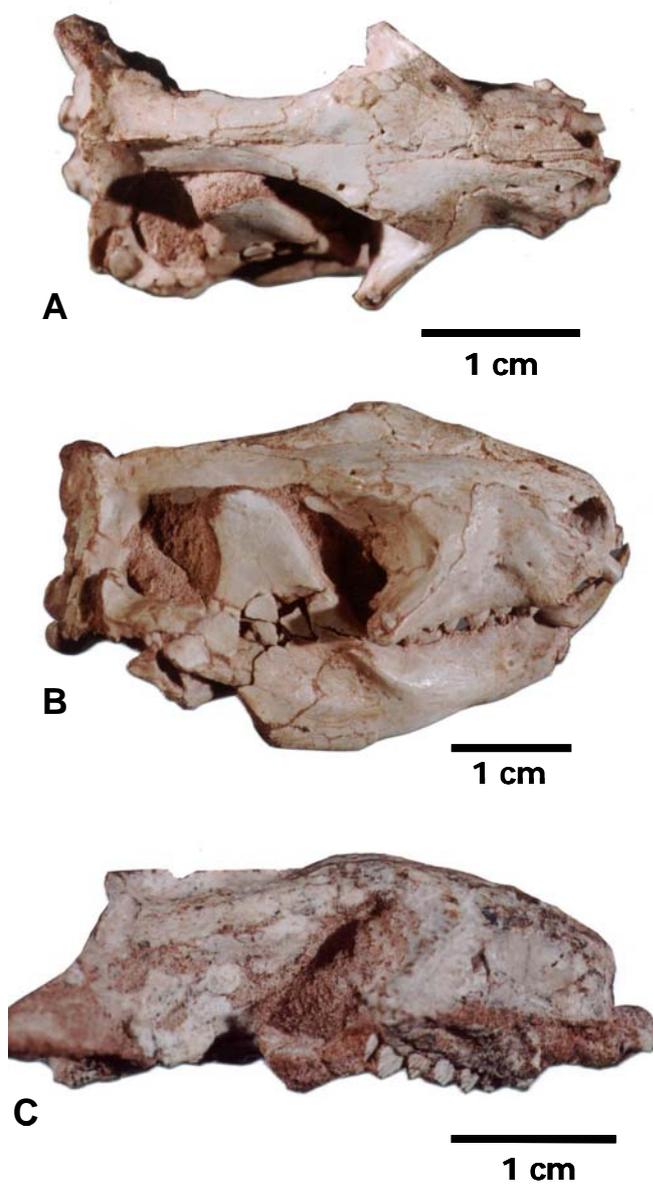


Figura 17 – Exemplos de *Riorandia guuibensis*, PV0596T, em vista dorsal (A) e lateral (B), e PV0601T, em vista lateral (C).

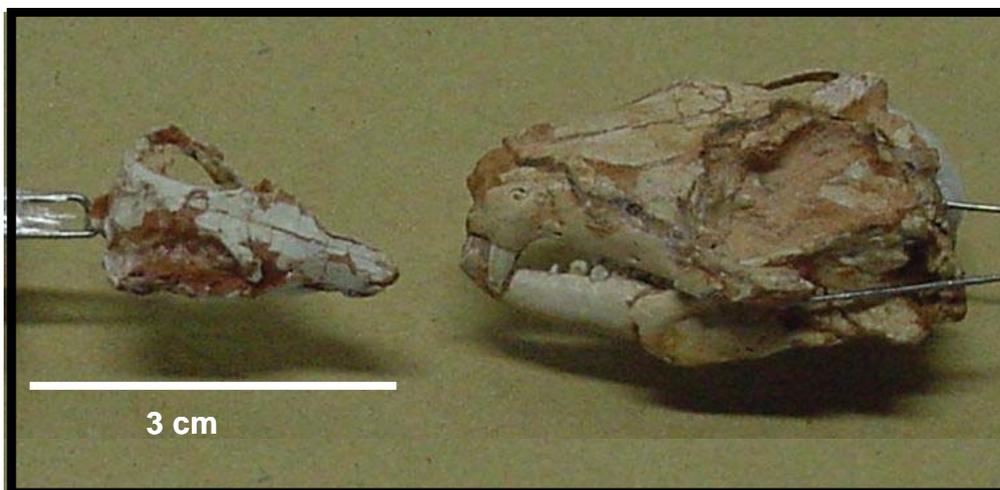


Figura 18 – Crânios de *Brasiltherium riograndensis* PV0760T (à esquerda) e *Brasilodon quadrangularis* PV0628T (à direita).

6.2 TOMOGRAFIA COMPUTADORIZADA

O uso de tomografias computadorizadas tem sido uma importante ferramenta em pesquisas paleontológicas desde a década de 1980, propiciando o estudo da morfologia interna de espécimes através de um método não destrutivo, assim como a visualização de estruturas muito pequenas com alta resolução (Ketcham e Carlson, 2001; Azevedo *et al.*, 2004). Basicamente, a aquisição da imagem dá-se através de detectores que registram as diferenças na atenuação dos raios-X, que ocorrem devido às diferentes densidades peculiares a cada material. Os raios-X atravessam o objeto de interesse em secções seqüenciais, gerando uma série de imagens bidimensionais em planos ortogonais (coronal, sagital ou horizontal) que podem ser trabalhadas em softwares específicos para segmentação da imagem do objeto conforme as diferenças de densidade, medições de

regiões de interesse e ainda para a geração de imagens tridimensionais do material estudado (Ketcham e Carlson, 2001).

Esta técnica tem sido utilizada em diferentes estudos paleontológicos, incluindo ovos fossilizados (Balanoff e Rowe, 2002; Azevedo *et al.*, 1994, 2000), tunicados (Dominguez, *et al.*, 2002), dentes (Kohn e Uno, 2002), ouvido interno (Joeckel *et al.*, 2002; Clack *et al.*, 2003) e ossos pós-cranianos (Wilhite, 2002). No estudo de cavidades cranianas de vertebrados fósseis, moldes internos virtuais podem ser gerados e utilizados em estudos paleoneurológicos (Rowe, 1996; Rogers, 1998; Larsson *et al.*, 2000; Brochu, 2000; Witmer *et al.*, 2003). Além disso, devido à importância fisiológica dos turbinais respiratórios, tomografias computadorizadas também foram utilizadas para inferência do possível status metabólico de alguns dinossauros não-avianos, em um estudo comparativo da morfologia das cavidades nasais desses animais e diversos Amniota atuais, realizado por Ruben *et al.* (1996).

No presente trabalho, o crânio de *Massetognathus* foi analisado a partir de imagens adquiridas em *slices* de 1mm, sem espaçamento *interslice*, 512x512 pixels, pixel (16bits) de 0,049mm², radiação de 140kV e corrente de 146mAs, nos planos transversal, sagital e coronal, utilizando o tomógrafo Siemens/Somatom Plus 4 do Serviço de Radiologia do Hospital de Clínicas de Porto Alegre, RS. Para os demais espécimes, foi utilizado o tomógrafo Siemens/Somatom Sensation Cardiac, do Centro de Imagem do Hospital Moinhos de Vento, Porto Alegre, RS. Com este equipamento a aquisição da imagem foi feita com *slices* de 0,75mm e a reconstituição com 1mm, sem espaçamento *interslice*, 512x512 pixels, pixel (16bits) de 0,035mm², radiação de 120kV e corrente de 50 a 113 mAs.

As imagens bidimensionais (formato Dicom) das tomografias computadorizadas foram trabalhadas inicialmente com o programa Osiris 4.19, desenvolvido pelo Service de Informatique Medicale of the Hôpitaux Universitaires de Genève, para segmentação e medições superficiais. Com este programa, foram medidas as áreas da secção transversal das regiões respiratórias e olfativas da cavidade nasal nos *slices* em plano coronal. A porção respiratória da cavidade nasal foi medida no ponto em que apresenta a maior área, em posição imediatamente anterior à coana interna e nasofaringe, correspondendo aproximadamente, à metade da maxila (FIG. 19 e 20).

As imagens bidimensionais também foram visualizadas e digitalmente processadas com a utilização do programa Mimes 8.13 (Materialise N.V.), para separar os elementos ósseos da matriz rochosa que preenche as cavidades cranianas dos exemplares e gerar reconstituições tridimensionais dos crânios e seus moldes internos (em formato STL). As reconstituições tridimensionais dos crânios também foram seccionadas em diversos planos, para observação da morfologia interna da cavidade nasal. Com o uso deste *software*, também foram realizadas medições volumétricas do molde interno da caixa cerebral, para cálculo dos Quocientes de Encefalização, e medidas lineares tanto do comprimento do crânio (medido da região occipital ao final do focinho) para cálculo de estimativas de massa, quanto da largura da caixa cerebral e da largura do crânio (medida a partir da junta craniomandibular).

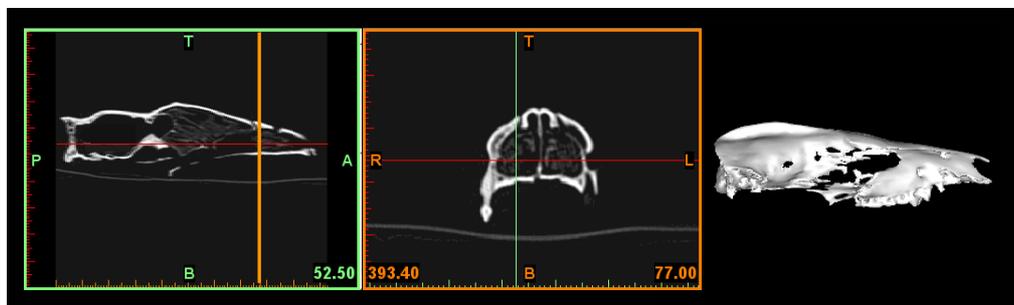


Figura 19 – Imagens bidimensionais de tomografias computadorizadas em plano sagital (à esquerda) e coronal (no centro), e vista lateral da reconstituição 3D (à direita) do crânio de *Didelphis*. A linha laranja mostra a posição em vista sagital do plano de corte mostrado ao centro, o qual corresponde à secção transversal da porção respiratória da cavidade nasal. Em vista sagital podem ser observados os turbinas olfativos, na região mais posterior da cavidade nasal, e respiratórios (maxiloturbinas), à frente da abertura da nasofaringe. A vista coronal mostra os maxiloturbinas e o septo internasal. Na reconstituição 3D observa-se pontos em que o crânio está quebrado, estando bem evidente inclusive a falta do lacrimal.

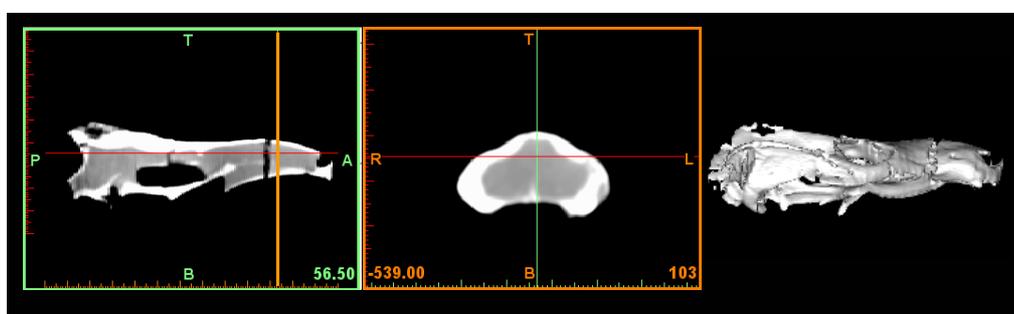


Figura 20 – Imagens bidimensionais de tomografias computadorizadas em plano sagital (à esquerda) e coronal (no centro), e vista lateral da reconstituição 3D (à direita) do crânio de *Massetognathus* (PV0968T). A linha laranja mostra a posição em vista sagital do plano de corte mostrado ao centro, o qual corresponde à secção transversal da porção respiratória da cavidade nasal. O material rochoso que preenche as cavidades cranianas aparece em cinza. Este exemplar está quebrado na metade do focinho.

6.3 ANÁLISE QUANTITATIVA

As massas corpóreas de *Riograndia*, *Brasilodon* e *Brasilitherium* foram estimadas utilizando-se a equação alométrica $Y = 3,68X - 3,83$, aplicada para mamaliformes e insetívoros por Luo *et al.* (2001), na qual Y é o log da massa corpórea em gramas (g) e X é o log do comprimento do crânio, em milímetros (mm). Para *Massetognathus* e *Exaeretodon*, foi empregada a equação $P = 2,7S^3$, já utilizada para o mesmo táxon por Quiroga (1980a, b), onde P é a massa em gramas (g) e S é o comprimento do crânio, em centímetros (cm).

A capacidade respiratória dos animais estudados foi estimada com base na área da secção transversal das cavidades nasais. Os valores da razão entre a área da secção transversal da cavidade nasal e a massa corpórea foram plotados num gráfico, com as linhas de tendência dos valores desta razão para endotermos ($=0,57M^{0,68}$, $SE=0,358$) e ectotermos ($=0,11M^{0,76}$, $SE=0,239$) obtidos por Ruben *et al.* (1996).

As estimativas de massa corpórea (m) também foram usadas no cálculo dos Quocientes de Encefalização (EQ), juntamente com as medidas de volume cerebral (C), considerado como equivalente ao volume do molde interno da caixa cerebral (Jerison, 1973). Os EQs foram calculados com a fórmula $EQ = C/0,55.m^{3/4}$, utilizada para mamíferos atuais e jurássicos (Eisenberg e Wilson, 1981; Kielan-Jaworowoska, 1983; Kielan-Jaworowoska e Lancaster, 2004), e também com a equação $EQ = C/0,12m^{2/3}$ para comparação com os valores que haviam sido obtidos por Quiroga (1980b) para cinodontes não-mamalianos.

7. RESULTADOS

7. RESULTADOS

7.1 ESTIMATIVAS DE MASSA

A tabela 1 mostra os valores de comprimentos de crânio e as respectivas massas, estimadas com base nesta medida. Dentre os exemplares utilizados nesse estudo, somente a massa de *Prozostrodon* não pôde ser estimada, devido ao fato do crânio estar muito incompleto, estando preservada apenas a região rostral.

Tabela 1 – Massa estimada, em kg, para diferentes espécimes, a partir do comprimento do crânio, em cm.

Espécimes	Comprimento do crânio (cm)	Massa estimada (kg)
<i>Massetognathus</i> PV0968T	11,90	4,5499
<i>Exaeretodon</i> PV0715T	28,80	64,5308
<i>Riograndia</i> PV0596T	2,95	0,0378
<i>Riograndia</i> PV0601T	2,60	0,0239
<i>Brasilodon</i> PV0628T	4,10	0,1273
<i>Brasilitherium</i> PV0760T	22,94	0,0150

7.2 REGIÃO RESPIRATÓRIA DA CAVIDADE NASAL

Em todos os espécimes estudados observou-se uma morfologia interna da região da cavidade nasal bastante similar à de mamíferos atuais (FIG. 23), não havendo seios paranasais ou espessamentos ósseos que tornassem a passagem de ar mais estreita.

Além disso, todos os cinodontes estudados apresentam, para a razão entre a área da secção transversal da região respiratória da cavidade nasal e a massa corpórea estimada, valores similares ou mesmo superiores aos esperados para endotermos atuais de mesmo tamanho (FIG. 24).

Cristas para maxiloturbinais puderam ser claramente observadas somente em *Massetognathus* e *Riograndia* PV0596T (FIG. 21 e 23), entre os quais não foi observada nenhuma diferença significativa com relação a esta característica. Ambos apresentam padrão semelhante a *Thrinaxodon*, de modo que não foram observados os possíveis estágios transicionais entre as pouco pronunciadas cristas deste último (Fourie, 1974; Kielan-Jaworowoska *et al.*, 2004) e o padrão observado em mamíferos atuais (FIG. 22).

No espécime de *Exaeretodon*, esperava-se uma melhor preservação das cristas na superfície medial da maxila, devido ao grande tamanho do crânio. Porém, a presença de concreções carbonáticas no interior da cavidade nasal, com densidade similar à dos elementos ósseos fossilizados, impossibilitou a observação de qualquer estrutura deste tipo.

As medidas da área da cavidade nasal foram de 2,115 cm² para *Massetognathus* PV0968T; 16,89 para *Exaeretodon* PV0715T; 0,188 cm² para *Riograndia* PV0596T; 0,115 cm² para *Riograndia* PV0601T; 0,215 cm² para *Brasilodon* PV0628T e 0,0727 cm² para *Brasilitherium* PV0760T.

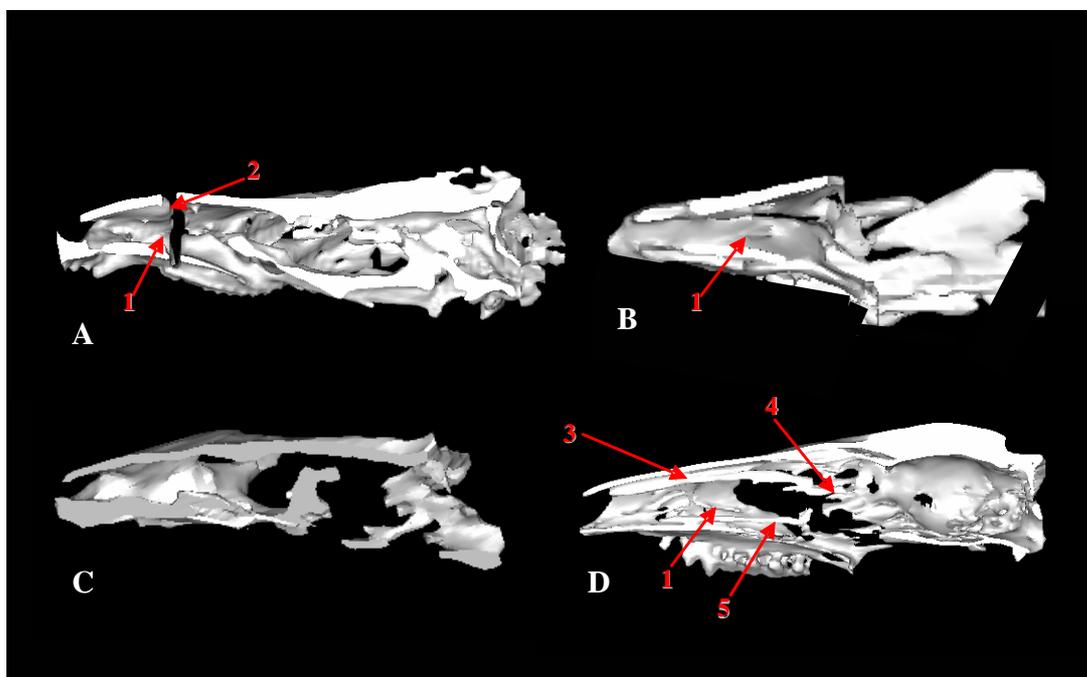


Figura 21 – Reconstituições tridimensionais dos crânios de *Massetognathus* PV0968T (A), *Riograndia* PV0596T (B), *Brasilodon* PV0628T (C) e *Didelphis* (D) seccionados em plano sagital. Sem escala.

Legenda: 1, cristas para maxiloturbinas; 2 -, cristas para nasoturbinas; 3, nasoturbinal; 4, parte dos etmoturbinas; 5, placa transversa.

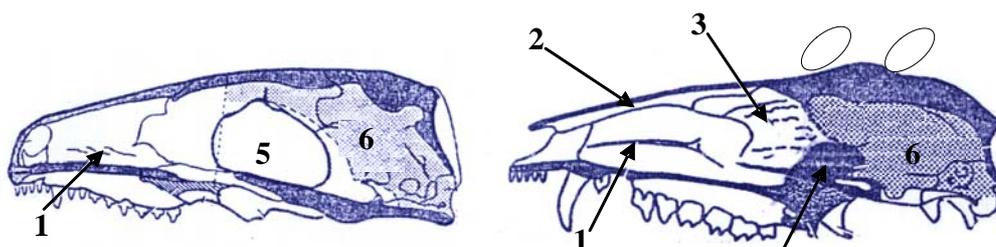


Figura 22 – Representação de crânios de *Thrinaxodon* (A) e *Didelphis* (B) seccionados em plano sagital, mostrando diferentes padrões de cristas para maxiloturbinas (modificado de Kielan-Jaworowska, *et al.*, 2004). Sem escala.

Legenda: 1, cristas para maxiloturbinas; 2 -, nasoturbinal; 3, etmoturbinas; 4, órbito-esfenóide; 5, vacuidade orbital; 6, cavidade cerebral.

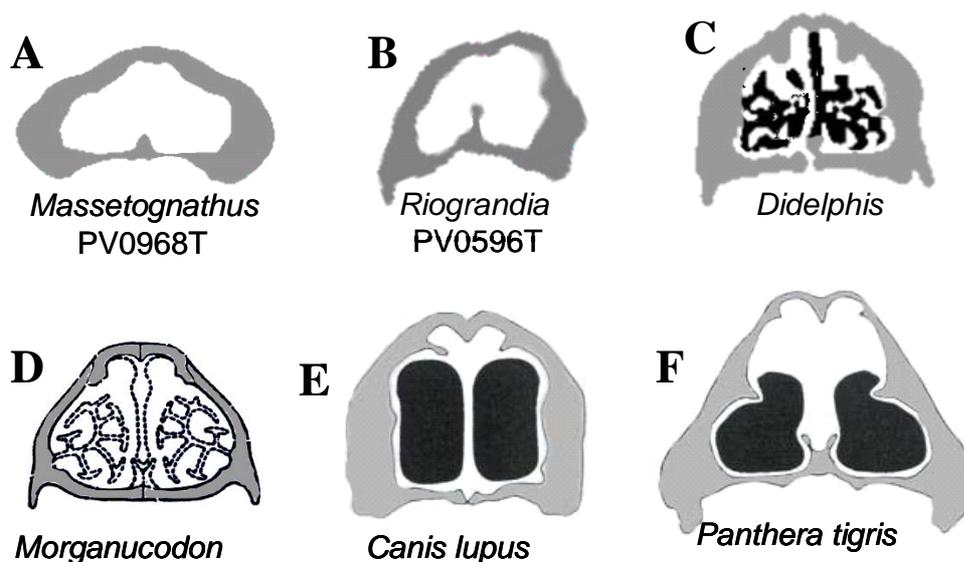


Figura 23 – Comparação da secção transversal da região respiratória da cavidade nasal de diferentes cinodontes. A, B e C são imagens de tomografias da região respiratória de três dos espécimes utilizados neste trabalho, respectivamente: *Massetognathus* PV0968T, *Riograndia* PV0596T e *Didelphis*, sendo que, neste último, os maxiloturbinais e o septo internasal estão preservados. Uma representação da cavidade nasal de *Morganucodon* com sugestão do arranjo de maxiloturbinais é mostrada em D (modificado de Kermack *et al.*, 1981). E e F, são ilustrações mostrando a posição dos maxiloturbinais em outros dois mamíferos atuais, *Canis lupus* e *Panthera tigris* (modificado de Joeckel *et al.*, 2002). Sem escala.

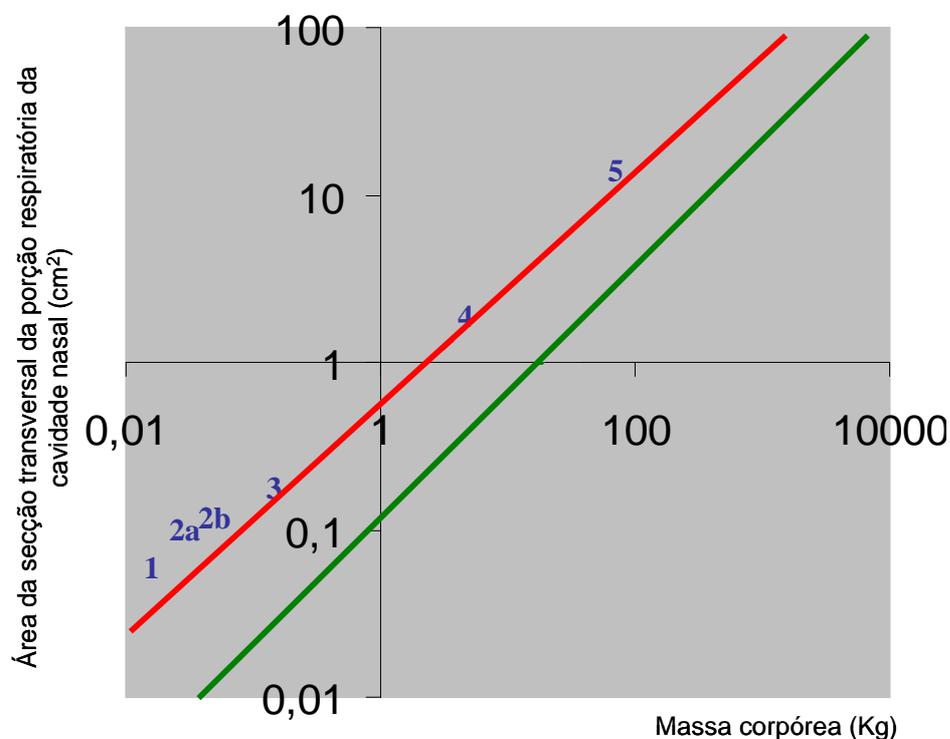


Figura 24 - Gráfico (log/log) mostrando as regressões da área da secção transversal da porção respiratória da cavidade nasal (y) versus a massa corpórea (x), para endotermos ($y=0,57x^{0,68}$, linha vermelha) e ectotermos ($y=0,11x^{0,76}$, linha verde) atuais, obtidas por Ruben *et al.* (1996). Os números em azul representam os valores para esta razão obtidos dos cinodontes estudados:

1, *Brasilitherium* PV0760T; 2a, *Riograndia* PV0601T; 2b, *Riograndia* PV0596T; 3, *Brasilodon* PV0628T; 4, *Massetognathus* PV0968T; 5, *Exaeretodon* PV0715T.

7.3. REGIÃO OLFATIVA DA CAVIDADE NASAL

Ainda que cinodontes não-mamalianos não apresentem a lâmina transversa do etmóide separando a parte olfativa (recesso etmoidal) do fluxo de ar para a nasofaringe, é possível distinguir claramente as regiões respiratória e olfativa pela posição da coana e

da placa transversal do vômer. Como mamíferos atuais apresentam padrões diferentes no número de etmoturbinais e extensão do recesso etmoidal, conforme a importância da olfação (Moore, 1981; Novacek, 1993), o tamanho relativo da região olfativa, vista em plano coronal, pode indicar possíveis diferenças na capacidade olfativa dos cinodontes estudados. Nesse sentido, só não foi possível avaliar o espécime de *Exaeretodon*, devido às concreções que preenchem a cavidade nasal. A FIG. 25 mostra, para os demais táxons estudados, a área transversal da região olfativa da cavidade nasal, vista a partir do *slice*, em plano coronal, em que a área desta região é mais ampla em cada exemplar.

A região olfativa parece ser mais ampla, em *Prozostrodon*, em relação aos dois exemplares de *Riograndia*. Já entre *Prozostrodon* e *Brasilodon* é difícil perceber uma significativa diferença na área relativa, até porque o crânio de *Brasilodon* está quebrado e deformado, de modo que a morfologia interna pode ser, inclusive, bem similar, se as deformações fossem corrigidas. De qualquer forma, tanto em *Riograndia* quanto em *Prozostrodon*, o ponto de maior área da secção transversal da região olfativa da cavidade nasal é mais anterior que em *Brasilodon*, já que, nos primeiros, o palato secundário ainda aparece abaixo da região olfativa. Em *Brasilitherium*, o ponto de maior área da secção transversal da região olfativa também é mais posterior, de modo que, nos dois brasilodontídeos, a região olfativa é mais extensa longitudinalmente. Além disso, a área desta região, em plano coronal, também parece ser mais ampla em *Brasilitherium*, se a largura da cavidade nasal for padronizada em relação aos demais cinodontes estudados. Mesmo assim, a área olfativa de *Didelphis* parece ser sensivelmente mais ampla em relação aos cinodontes não-mamalianos estudados.

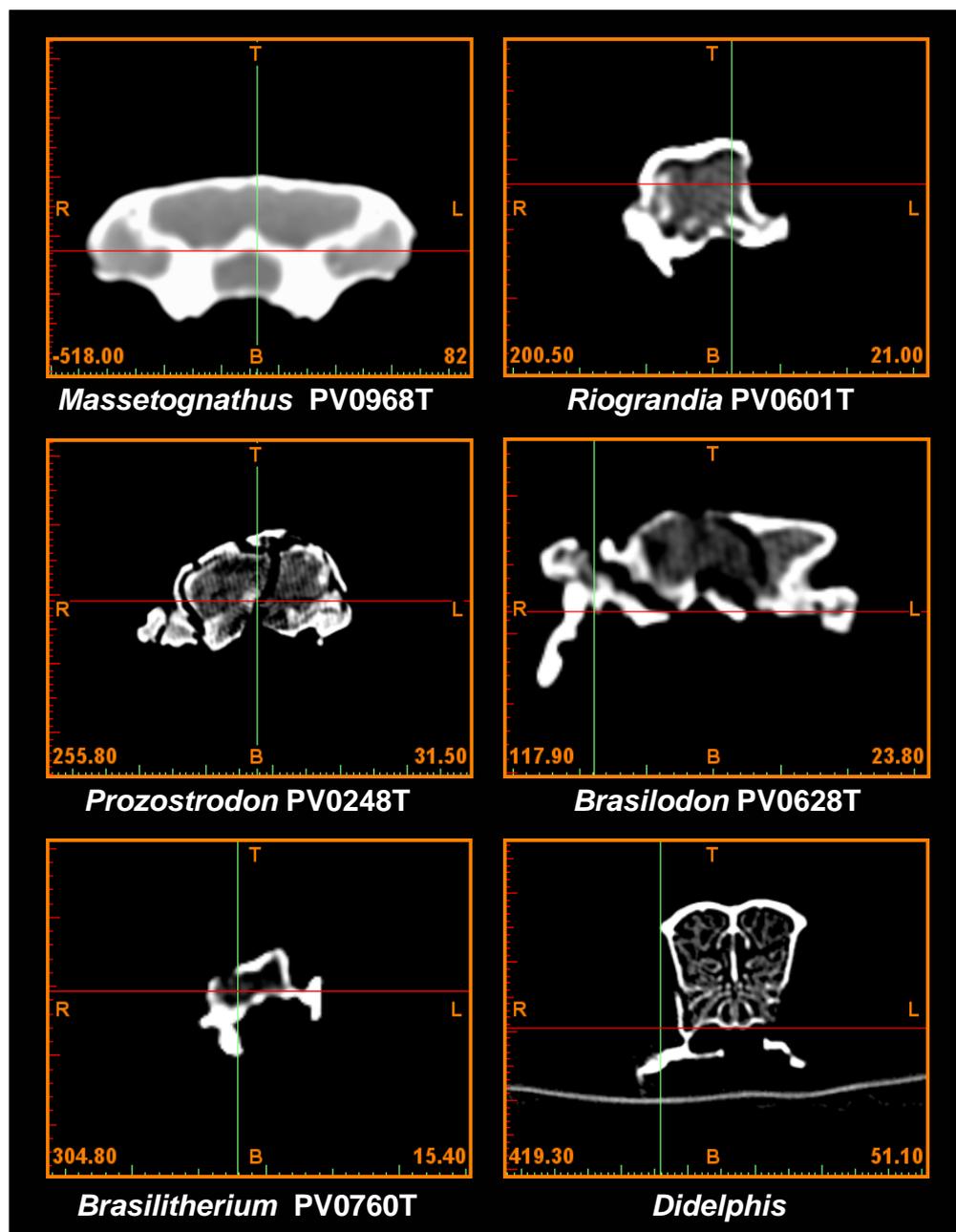


Figura 25 – Secções da região olfativa da cavidade nasal de diferentes espécimes utilizados neste trabalho em vista coronal. Os elementos ósseos são mostrados em branco e, em tons de cinza, aparecem o material rochoso que preenche as cavidades dos exoplares fósseis e os etmoturbinais e de *Didelphis*. A região é limitada ventralmente pelo vômer e dorsal e lateralmente pelo frontal e órbito-esfenóide (somente em *Didelphis*). Parte da maxila também pode participar na parede lateral nos cindontes não-mamalianos. Parte da mandíbula de *Brasilodon* e *Brasilitherium*, bem como do pterigóide em *Brasilodon*, *Brasilitherium* e *Didelphis*, também são mostrados. No exemplar de *Massetognathus* observa-se uma nítida pneumatização na maxila.

Dentre os cinodontes analisados, *Massetoganathus* apresenta a menor área olfativa, a qual tem altura similar à passagem de ar para a nasofaringe. Considerando a morfologia da superfície interna dos nasais, os nasoturbinais poderiam ocupar boa parte desse espaço. Outra característica que chama atenção, na porção mais posterior da cavidade nasal do exemplar de *Massetognathus*, é a pneumatização da maxila (FIG. 25 e 26), em um padrão similar ao encontrado em alguns eutérios atuais (FIG. 27).

A presença de um *sinus maxillaris* em alguns cinodontes não-mamalianos já fora sugerida por Kemp (1979), mas, de modo geral, esta estrutura, de função ainda não bem entendida (Novacek, 1993), é usualmente presente em Eutheria. Por outro lado, não há nenhuma pneumatização nos ossos faciais de monotremados e marsupiais didelfídeos e macropodídeos (Moore, 1981), bem como não são descritos seios paranasais para a maioria dos cinodontes não-mamalianos.

7.4 REGIÃO ORBITO-TEMPORAL

O grau de ossificação na região órbito-temporal dos espécimes estudados aumenta de acordo com a proximidade evolutiva com o grupo coronal Mammalia, concordando com a proposta filogenética de Bonaparte *et al.* (2005) (FIG. 28). Entretanto, em nenhum dos exemplares estudados observa-se uma condição semelhante à dos mamíferos atuais ou tritilodontídeos, com o órbito-esfenóide ossificado sendo o assoalho da porção anterior da caixa cerebral (Kielan-Jaworowoska *et al.*, 2004) (FIG. 28).

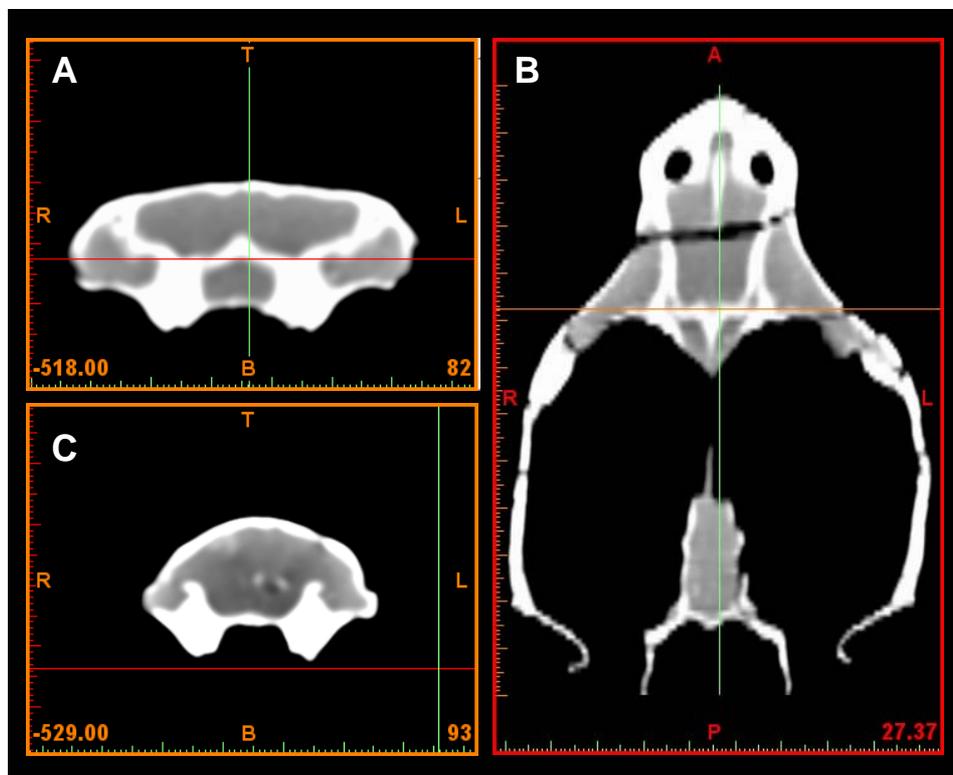


Figura 26 - Imagens de secções do crânio de *Massetognathus* (PV0968T) em plano coronal (A e C) e axial (B) mostrando a cavidade nasal com seios paranasais na maxila. Em C, o *slice* corresponde a uma parte mais anterior do crânio, onde há uma comunicação entre a cavidade nasal propriamente dita e os seios da maxila.

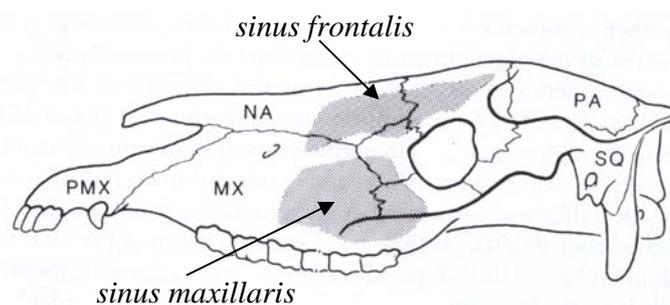


Figura 27 - Representação dos seios paranasais em *Equus* (modificado de Novacek, 1993)

Legenda: PMX, pré-maxila; MX, maxila; NA, nasal, PA, parietal, SQ, squamosal

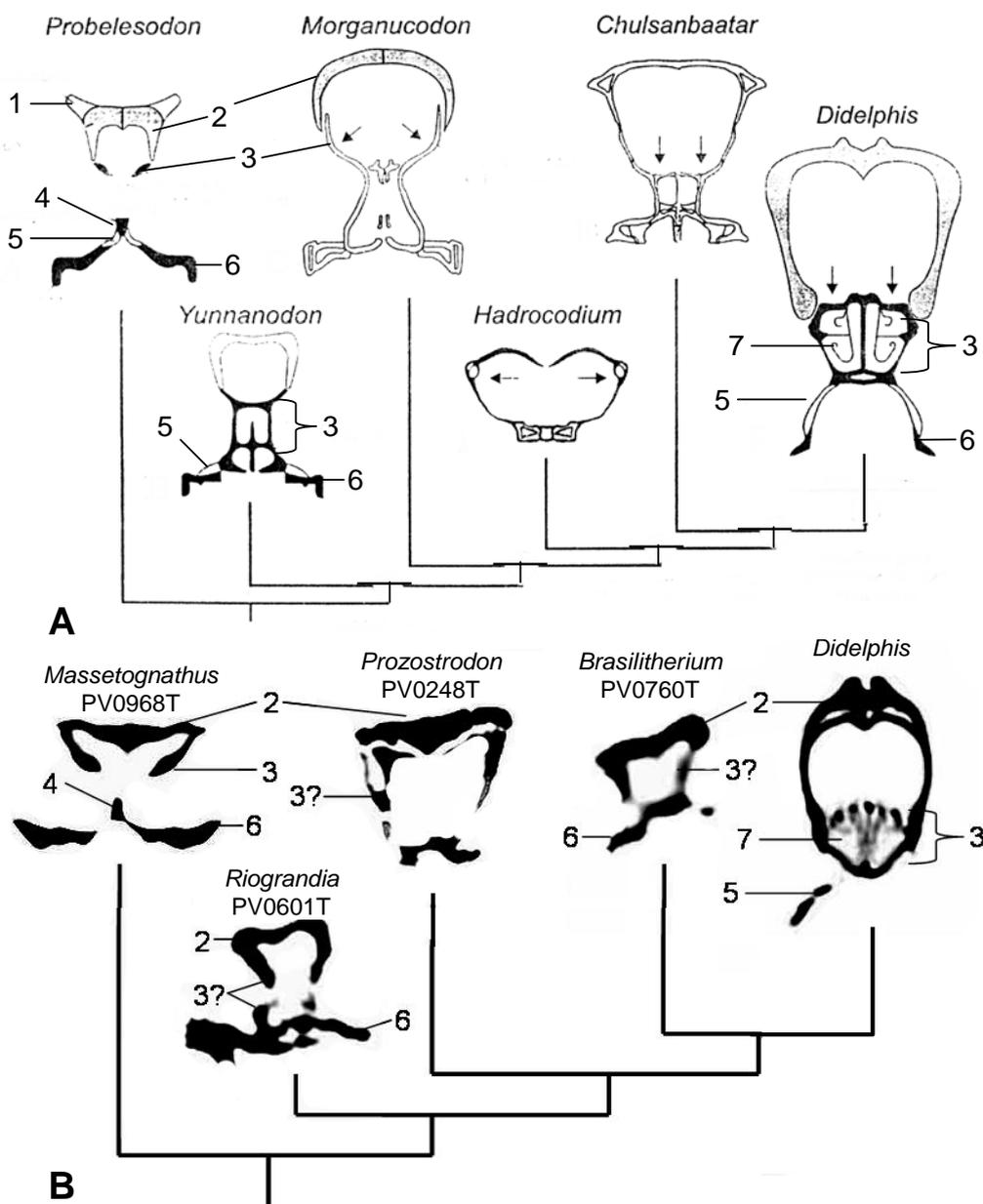


Figura 28 – Comparação da secção transversal da região orbito-temporal em diferentes cinodontes evidenciando diferentes estágios evolutivos principalmente com respeito ao grau de ossificação do orbito-esfenóide: A, modificado de Kielan-Jaworowska *et al.* (2004); e B, imagens de tomografias de espécimes utilizados neste estudo. As relações filogenéticas mostradas no cladograma B baseiam-se na proposta de Bonaparte *et al.* (2005).

Legenda: 1, pós-orbital; 2, frontal; 3, órbito-esfenóide; 4, basi-esfenóide; 5, palatino; 6, pterigóide; 7, etmoturbinais.

7.5 CAIXA CEREBRAL

Devido à presença de concreções no crânio de *Exaeretodon*, ao pequeno tamanho de *Riograndia*, *Brasdilodon* e *Brasilitherium* e ao fato do crânio de *Prozostrodon* estar incompleto, somente o exemplar de *Massetognathus* possibilitou uma reconstituição 3D com resolução suficiente para identificação de aspectos neuro-morfológicos (FIGs. 29 e 30). Nos exemplares de *Riograndia* e *Brasilitherium* (FIG. 30) foi possível somente identificar os hemisférios cerebrais e os bulbos olfativos. Em nenhum exemplar observou-se, com nitidez, impressões de vasos e nervos intracranianos.

Os bulbos olfativos de *Massetognathus* são pequenos, se comparados aos descritos para *Probelesodon* (Quiroga, 1979, 1980a,b), tritilodontídeos (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004), e aos observados em *Riograndia* e *Brasilitherium*. Assim como descrito para outro espécime do mesmo táxon por Quiroga (1980c), os dois bulbos olfativos de *Massetognathus* são separados por uma depressão medial que não é descrita para nenhum outro cinodonte. Tal como descrito para *Exaeretodon* (Bonaparte, 1966), os bulbos olfativos de *Massetognathus* estão separados dos hemisférios cerebrais por um pedúnculo olfativo. Este, no exemplar PV0968T, parece ainda mais longo do que no exemplar descrito por Quiroga (1980c) e também em *Exaeretodon* (Bonaparte, 1966).

O limite entre o final posterior do pedúnculo olfativo e os hemisférios cerebrais é evidenciado por um alargamento do molde. Mesmo assim, os hemisférios cerebrais, em *Massetognathus*, são lateralmente estreitos, se comparados a *Riograndia*, *Brasilitherium* e mamíferos atuais (FIG. 31). O preenchimento com material rochoso da proeminente crista parietal de *Massetognathus* impossibilita a observação da divisão dos dois hemisférios, mas, a julgar pela condição primitiva para cinodontes e as descrições já

realizadas para *Massetognathus* (1980c) e *Exaeretodon* (Bonaparte, 1966), esta morfologia deve estar presente.

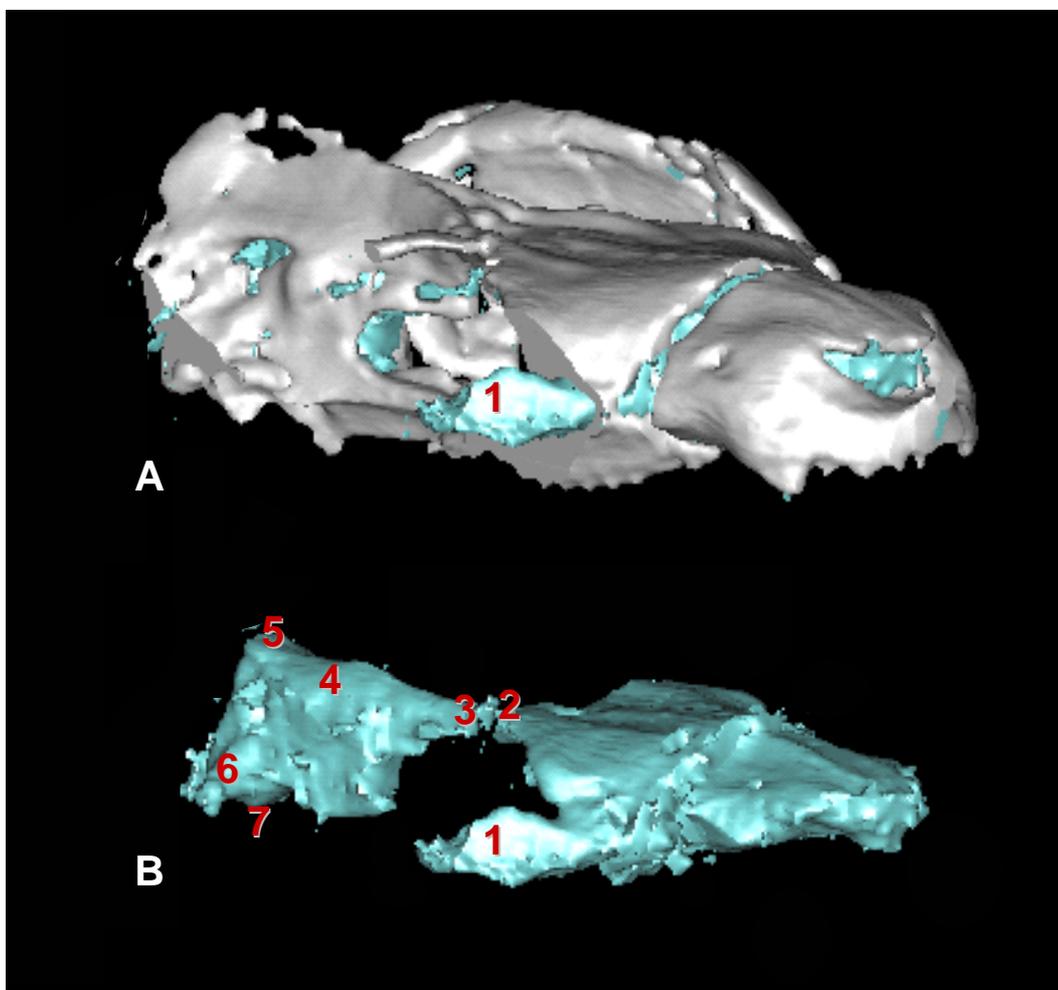


Figura 29 – Reconstituição tridimensional a partir das tomografias do crânio de *Massetognathus* PV0968T sem o arco zigomático do lado direito (A), e sem os elementos ósseos (representados na cor prata), mostrando um molde interno virtual equivalente à da matriz rochosa (em azul) que preenche as cavidades cranianas (B).

Legenda: 1, preenchimento do *sinus maxillaris*; 2, bulbo olfatório; 3, pedúnculo olfatório; 4, hemisférios cerebrais; 5, região mesencefálica (*colliculi*); 6, preenchimento da *fossa subarcuata* (*flocculus* cerebelar); 7, parte ventral da *medulla oblongata*.

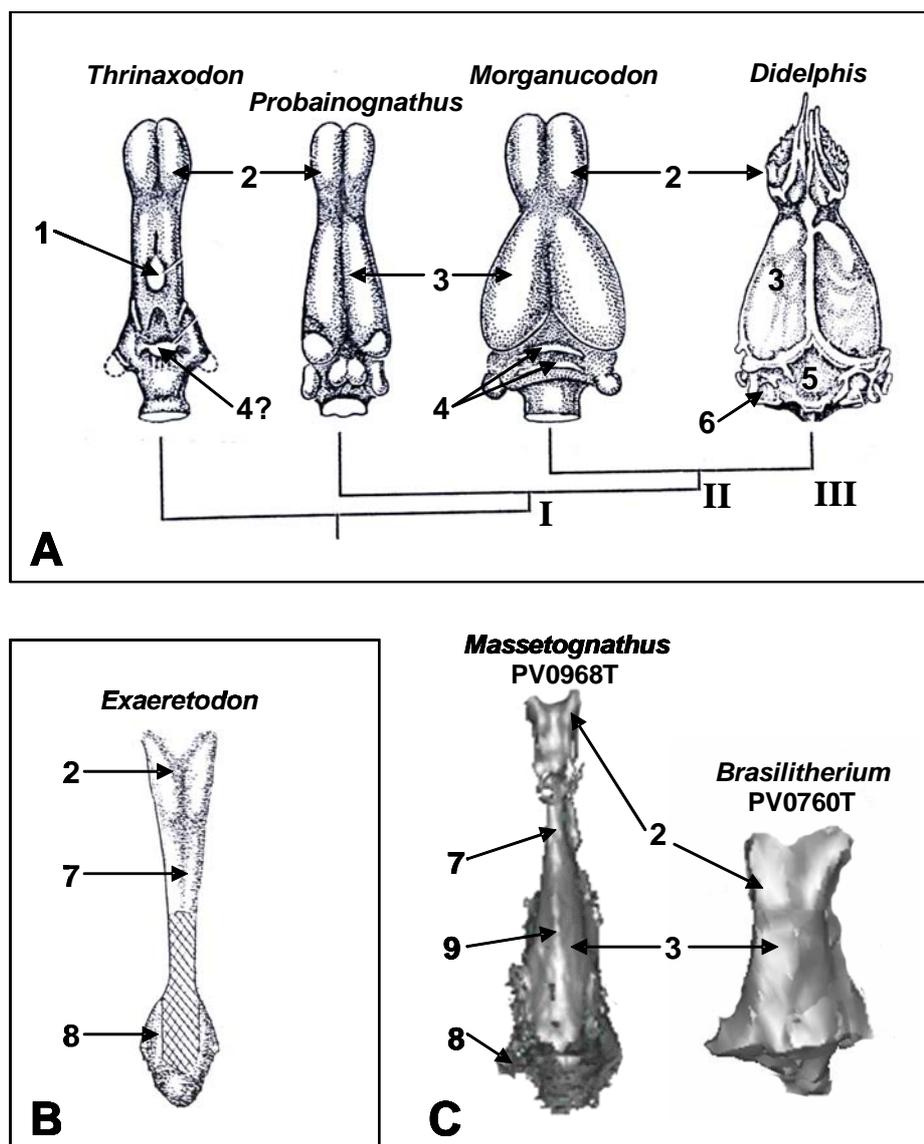


Figura 30 – Comparação entre moldes cerebrais de diferentes cinodontes: A, modificado de Kielan-Jaworowska *et al.* (2004) ; B, modificado de Bonaparte (1966); e C, reconstituição 3D a partir de imagens das tomografias realizadas. Sem escala. Os diferentes estágios evolutivos representados no cladograma mostrado em A são: I (Eucynodontia), perda do complexo parietal-pineal; II (Mammaliaformes), incipiente expansão do cérebro; III (grupo coronal Mammalia), bulbos olfatórios aproximadamente esféricos, nítida divisão mediana do cérebro por uma fissura longitudinal, e expansão lateral dos hemisférios cerebrais.

Legenda: 1, corpo pineal; 2, bulbo olfatório; 3, hemisférios cerebrais; 4, *vermis*; 5, exposição do mesencéfalo; 6, hemisfério cerebelar; 7, pedúnculo olfatório; 8, floculus cerebelar; 9, preenchimento da crista parietal.

No espécime de *Brasilitherium* não aparece o sulco dividindo medialmente os dois hemisférios cerebrais e também não foi possível delimitar as estruturas cerebelares. Todavia, a forma geral do molde, em vista dorsal (FIG. 30) indica que os hemisférios do telencéfalo eram bem divididos. A forma e tamanho dos bulbos olfativos de *Brasilitherium* são bastante semelhantes aos observados em *Morganucodon* (FIG. 30).

Além do desenvolvimento dos bulbos olfativos, *Brasilitherium* mostra uma significativa expansão lateral da caixa cerebral na região parietal, fazendo com que o valor da razão entre a largura da caixa cerebral e largura do crânio (distância entre as juntas craniomandibulares) se aproxime da reta de regressão para insetívoros atuais (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004). O valor da razão entre largura da caixa cerebral e largura do crânio, para *Riograndia*, também está mais próximo dos mamíferos atuais do que de *Massetognathus* e *Exaeretodon* (FIG. 31).

Embora a resolução superficial das reconstituições tridimensionais dos moldes intracranianos não tenha possibilitado a observação precisa de certas características morfológicas, foram realizadas medições do volume dos moldes de *Massetognathus*, *Riograndia* e *Brasilitherium* para o cálculo dos respectivos Quocientes de Encefalização (EQ), já que praticamente todo o volume interno da caixa cerebral de mamíferos e cinodontes não-mamalianos é ocupado pelo cérebro (Jerison, 1973; Quiroga, 1980a,b). Essa premissa, de que não há quase espaço para as meninges em cinodontes, foi corroborada pelo aspecto geral dos moldes digitalmente obtidos, os quais, com nítidos limites entre bulbos olfativos e hemisférios cerebrais, assumem uma forma similar à esperada para o cérebro desses animais. A tabela 2 mostra os valores de EQs obtidos neste trabalho em comparação com outros já publicados para cinodontes não-

mamalianos e mamíferos. Devido ao achatamento lateral no espécime de *Riograndia* PV0596T, foi utilizado, para cálculo do EQ, somente o exemplar PV0601T deste táxon.

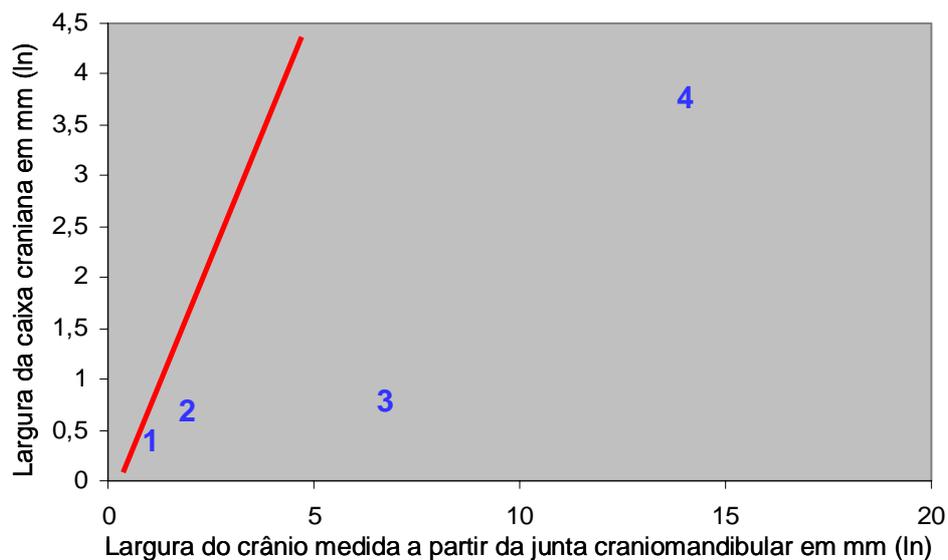


Figura 31 - Gráfico (ln/ln) da largura da caixa cerebral (eixo Y), medida no ponto em que é mais extensa, *versus* a largura do crânio medida como a distância entre as juntas craniomandibulares (eixo X). A linha vermelha representa a reta de regressão ($y = 0,98x - 0,31$; $r^2 = 0,715$) para esta razão em diferentes espécies de mamíferos atuais (de morfologia craniana mais primitiva) e extintos segundo Luo *et al.* (2004).

Legenda: 1, *Brasilitherium*; 2, *Riograndia*; 3, *Massetognathus*; 4, *Exaeretodon*

Tabela 2 – Quocientes de Encefalização (EQ) para alguns mamíferos e cinodontes não-mamalianos, incluindo três espécimes do presente estudo (em destaque), calculados com as equações $EQ = C/0,12.m^{2/3}$ (a) e $EQ = C./0,055.m^{3/4}$ (b).

Táxon	EQ	Fonte
<i>Exaeretodon</i>	0,125 (a)	Quiroga (1980b)
<i>Probainognathus</i>	0,16 (a)	Quiroga (1980b)
<i>Massetognathus</i>	0,15 (a)	Quiroga (1980b)
<i>Massetognathus</i> Volume do cérebro = 4,603 ml	0,139 (a) 0,151 (b)	
<i>Riograndia</i> Volume do cérebro = 0,274 ml	0,275 (a) 0,460 (b)	
<i>Brasilitherium</i> Volume do cérebro = 0,166 ml	0,226 (a) 0,394 (b)	
<i>Triconodon</i>	0,49 (b)	Kielan-Jaworowska (1983)
<i>Kryptobaatar</i>	0,71 (b)	Kielan-Jaworowska e Lancaster (2004)
Didelphidae	0,5 -1,09 (b)	Eisenberg e Wilson (1981)

8. DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

8. DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

Apesar das equações utilizadas para estimativas de massa terem sido utilizadas em diferentes trabalhos (Quiroga, 1980a, b; Luo *et al.*, 2001) e os resultados de Quocientes de Encefalização, obtidos a partir das mesmas, serem citados em estudos comparativos (Kielan-Jaworowska, *et al.*, 2004), a possibilidade de erro nas estimativas deve ser levada em conta. De fato, existe uma grande variação entre estimativas de massa realizadas a partir do crânio, dentes ou de elementos pós-cranianos para mamíferos. Para cinodontes não-mamalianos, esse problema ainda pode ser agravado pela distância filogenética em relação aos mamíferos atuais, de modo que é provável haver diferenças nas proporções entre a massa corpórea e os caracteres utilizados para as estimativas, em comparação com a relação alométrica observada nos táxons de referência, o que torna menos confiáveis as equações baseadas em proporções mamalianas.

Devido à falta de elementos de pós-crânio dos espécimes analisados, foi necessário estimar a massa a partir de algum parâmetro craniano. A equação utilizada para estimar a massa de *Riograndia*, *Brasilodon* e *Brasilitherium* foi proposta por Luo *et al.* (2001) e aplicada pelos autores para estimar a massa de *Hadrocodium*. A precisão dessa equação depende, entretanto, da similaridade - arbitrariamente assumida - entre insetívoros atuais e os pequenos tritelodontídeos e brasilodontídeos, na relação entre o comprimento do crânio e o tamanho corpóreo. Entre os resultados obtidos para estes táxons, talvez haja um erro maior na estimativa de *Riograndia*, uma vez que os valores

da relação área nasal/massa estão acima da reta de regressão de endotermos atuais, e os valores de EQs são superiores aos de *Brasilitherium*, embora a observação dos moldes intracranianos sugira que o último teria um cérebro mais desenvolvido. Como a equação baseia-se no comprimento crânio, o possível erro talvez se deva ao fato de *Riograndia* ter um focinho ligeiramente mais curto e alto em relação aos brasilodontídeos, de modo que sua massa pode ter sido, então, subestimada.

Para animais de maior tamanho, como *Massetoganathus* e *Exaeretodon*, um eventual erro na estimativa de massa só iria alterar significativamente os resultados obtidos se fosse muito grande. Entretanto, a distância filogenética desses cinodontes em relação a qualquer animal atual impede que a relação alométrica prevista na equação possa ser testada ou que a própria equação seja obtida a partir de uma relação empiricamente observada em animais viventes. Quiroga (1980b) deduziu a equação da relação entre comprimento do crânio e massa corpórea a partir de equações utilizadas por Jerison (1973) para estimar a massa de terápsidos com base no comprimento do corpo. Quiroga (1980b) observou uma relação aproximada entre os comprimentos do crânio e do corpo em cinodontes e então obteve a relação entre comprimento do crânio e massa corpórea. O mesmo autor calculou uma massa semelhante à obtida aqui para *Exaeretodon*, sem tecer, porém, quaisquer comentários sobre algum possível erro, mas é provável que esses animais tenham sido mais massivos que o sugerido pela equação de Quiroga (1980b). Sob esta ótica, o exemplar de *Exaeretodon* analisado deveria ter tido uma massa significativamente superior aos 64Kg calculados. Como existe abundante material pós-craniano de cinodontes não-mamalianos, a equação de Quiroga (1980b) poderia ser comparada com resultados obtidos a partir de parâmetros de pós-crânio para

testar sua confiabilidade. O valor obtido para *Exaeretodon*, na relação área nasal *versus* massa corpórea, quando plotado no gráfico de Ruben *et al.* (1996), também aparece acima da reta para endotermos, o que também pode se dever a uma subestimação da massa do animal.

Outro possível fator de erro, incidente sobre a parte metodológica, deve-se à deformação apresentada pela maioria dos fósseis. Por isso mesmo, devido a apresentarem distorções significativas, foram descartadas as análises da parte cerebral de *Exaeretodon* e do exemplar de *Riograndia* PV0596T. Entretanto, mesmo em exemplares menos alterados, alguma deformação do fóssil pode modificar medidas de superfícies transversais de segmentos do crânio e também medidas volumétricas. Obviamente, este problema é intrínseco à pesquisa paleontológica e pode levar inclusive a erros taxonômicos. Uma forma de corrigir o problema, em trabalhos futuros, seria a utilização de metodologias de cálculos de retrodeformação, para que os crânios pudessem ser digitalmente reconstruídos sem deformação ou, pelo menos, para que as medidas realizadas pudessem ser ajustadas conforme as alterações superficiais e volumétricas constadas.

Ainda com relação à metodologia, cabe ressaltar a diferença de resolução obtida para cada exemplar, devido às diferenças no tamanho dos respectivos crânios. Para crânios muito pequenos, *slices* de 1mm podem ocasionar uma sensível perda de informação. Para *Riograndia* e *Brasilitherium*, por exemplo, os moldes internos da caixa cerebral foram úteis para o cálculo dos EQs a partir dos volumes medidos, porém, nestes espécimes, não foi possível uma visualização mais detalhada da morfologia cerebral, ao contrário do que ocorreu em *Massetognathus*. O equipamento utilizado para este

trabalho é o melhor disponível no Rio Grande do Sul, mas o uso de tomógrafos que possam realizar secções mais finas, ocasionando uma resolução melhor, poderia propiciar também uma descrição osteológica detalhada do interior das cavidades cranianas, identificando-se as suturas entre os ossos, bem como forames vasculares e nervosos, pelo menos nos exemplares maiores.

Entretanto, mesmo levando-se em conta a hipótese de que tenham sido, no presente trabalho, obtidas algumas estimativas equivocadas, devido às possibilidades de erros mencionadas, os resultados confirmam, com uma boa margem de segurança, a provável endotermia de todos os cinodontes utilizados neste estudo. Utilizando a equação de Ruben *et al.* (1996) para ectotermos de modo inverso, ou seja, para estimar a massa que um animal ectotermo deveria ter, a partir da medida da área transversal da porção respiratória da cavidade nasal observada para os cinodontes aqui analisados, conclui-se que as estimativas de massa precisariam ter valores menores do que 50% da massa aqui calculada para que um status metabólico ectotermo pudesse ser inferido para os animais estudados.

Os resultados obtidos demonstram também não haver diferenças quanto à espessura ou à pneumatização dos ossos, na porção respiratória da cavidade nasal dos cinodontes estudados. A morfologia da cavidade nasal, semelhante ao padrão mamaliano, e a presença de cristas para turbinas respiratórias, em traversodontídeos, indicam que, independentemente da hipótese filogenética seguida, as altas taxas respiratórias e a endotermia são características basais para o grupo Eucynodontia, estando presente nos dois sub-clados, Probainognathia e Cynognathia, propostos por Hopson e Kitching (2001).

Entretanto, se a morfologia geral da porção respiratória da cavidade nasal é tipicamente mamaliana em todos os Eucynodontia, as cristas para inserção de maxiloturbinais não parecem ser muito desenvolvidas em nenhum dos cinodontes estudados. A ausência de um padrão transitório para esta característica entre cinodontes não-mamaliaformes pode indicar que, embora presentes, os turbinais respiratórios tenham permanecido cartilagosos e ossificado posteriormente, talvez juntamente com a ossificação de outros elementos do condrocânio e a formação da placa cribiforme, as quais são tidas como sinapomorfias para o grupo coronal Mammalia (Kielan-Jaworowska, *et al.*, 2004).

O espaço para turbinais respiratórios na cavidade nasal só pode ser definido na presença do palato secundário ossificado e pode estar causalmente relacionado ao desenvolvimento do mesmo. Correntemente, são citadas diferentes funções para o palato secundário dos mamíferos, relacionadas à olfação, alimentação, lactação e respiração, sendo que as três últimas também são vinculadas à endotermia. Todavia, para a compreensão da evolução da endotermia e suas pressões seletivas, esses fatores, direta ou indiretamente associados ao metabolismo endotérmico, precisam ser discriminados.

Se o palato secundário, em sinápsidos, inicialmente evoluiu como plataforma para manipulação de alimentos, mesmo que o melhor processamento do alimento possa ser importante para um animal com altas taxas metabólicas, a endotermia poderia ter se estabelecido *depois* do palato secundário já estar formado. Neste caso, assim como no caso da evolução do palato relacionada à olfação, as cavidades nasais tenderiam a manter um espaço estreito para a passagem de ar, tal como é observado em arcossauros não-avianos que possuem palato secundário.

Por outro lado, se a formação do palato, em cinodontes e terocefálios, está associada à capacidade de mamar (sucção), como proposto por Maier (1999), então a evolução da endotermia poderia ter *antecedido* o desenvolvimento do palato secundário, já que a lactação é geralmente assumida como dependente das altas taxas metabólicas basais dos endotermos. Neste caso, um status metabólico intermediário deveria ser esperado para teriodontes mais primitivos que Cynodontia e, seguindo a idéia de Hillenius e Ruben (2004b) de que não há como ter evoluído a endotermia sem turbinas respiratórias, o problema seria entender como funcionariam essas estruturas sem o palato formado.

Por outro lado, assumindo-se que a formação do palato secundário, em sinápsidos, está causalmente relacionada ao aumento nas taxas ventilatórias, a lactação teria evoluído em um momento posterior. A transição entre um metabolismo tipicamente ectotermo e a endotermia mamaliana poderia, então, estar retratada no grau de desenvolvimento do palato secundário ossificado. Nesse sentido, qualquer aumento no caminho percorrido pelo ar durante a respiração já seria importante para diminuir a perda de água e calor, com o gradual aumento das taxas ventilatórias. Este cenário também favorece o modelo da capacidade aeróbica para a evolução da endotermia, pois a demanda respiratória seria aumentada durante o exercício e demandaria o desenvolvimento inicial das adaptações para altas taxas respiratórias durante a atividade aeróbica.

Estudos mais aprofundados a respeito do palato secundário, conforme proposto por Maier (1999), poderiam contribuir para o entendimento das causas para o seu desenvolvimento. Como o alongamento posterior do palato secundário, com o

crescimento do palatino, não deve ter provocado alteração significativa nas já estabelecidas altas taxas respiratórias, a relação causal entre o desenvolvimento do palato e a adaptação para mamar pode ser verdadeira para a parte *posterior* do mesmo, atrás da coana, enquanto que a prévia evolução da endotermia teria ocasionado o fechamento da porção *anterior* do palato.

Na porção olfativa da cavidade nasal, as diferenças encontradas entre os diferentes cinodontes estudados podem indicar uma tendência ao aumento da acuidade olfativa, uma vez que há uma correlação entre o tamanho relativo da região e a proximidade filogenética com mamíferos. No entanto, uma maior área na secção transversal da cavidade nasal não necessariamente significa uma maior superfície olfativa, pois esta pode ser aumentada com um aumento na complexidade estrutural dos turbinais olfativos. Isso poderia ocorrer com um incremento no padrão de ramificações de etmoturbinais, sem ocasionar um aumento no volume da cavidade nasal. Mesmo assim, ainda que os moldes intracranianos não tenham sido analisados em todos os cinodontes utilizados neste trabalho, parece haver uma correlação positiva entre o tamanho da região olfatória da cavidade nasal e o tamanho dos bulbos olfativos na caixa cerebral. De qualquer modo, deve ser considerada a possibilidade de que a provável capacidade olfatória superior em *Riograndia* e *Brasilitherium*, em relação a *Massetognathus* e *Exaeretodon*, não reflita alguma tendência evolutiva, estando relacionada apenas a diferenças de hábito ecológico, uma vez que os traversodontídeos foram herbívoros e *Riograndia* e *Brasilitherium* são referidos como insetívoros de hábito noturno.

Ainda com respeito à porção respiratória da cavidade nasal, cabe ressaltar a possível pneumatização do maxilar de *Massetognathus*, que parece bastante evidente no exemplar estudado, mas que deve ainda ser confirmada com a análise de outros espécimes. Em geral, seios paranasais não são descritos para cinodontes não-mamalianos e, entre mamíferos atuais, o *sinus maxillaris* parece ser um caráter sinapomórfico para placentários, já que é ausente em monotremos e marsupiais (Novacek, 1993). O significado funcional ou adaptativo desta estrutura ainda é incerto, sendo relacionado à redução de peso, à expansão de etmoturbinais para incremento da olfação (o que poderia ocorrer em *Massetognathus*, em razão da existência de uma comunicação entre esta região e a cavidade nasal propriamente dita), ou simplesmente à arquitetura do crânio incidentalmente formada.

Na região órbito-temporal, também parece haver uma correlação positiva entre o grau de ossificação e a proximidade filogenética com mamíferos. Provavelmente acompanhando a expansão do cérebro, a parte orbital do frontal estendeu-se ventralmente, enquanto o órbito-esfenóide também se torna mais desenvolvido, ao longo da história evolutiva dos mamíferos. A ossificação do órbito-esfenóide, formando o assoalho da parte mais anterior da caixa cerebral, está presente apenas em tritilodontídeos e mamíferos (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004). De fato, este padrão não foi encontrado entre os cinodontes estudados. Entretanto, as imagens de cortes transversais nessa porção do crânio sugerem um órbito-esfenóide ossificado em *Riograndia*, *Prozostrodon* e *Brasilitherium*, fechando a parede medial da órbita, de modo que não aparece, ali, uma vacuidade orbital, como ocorre em *Massetognathus*. A identificação do órbito-esfenóide tem importância filogética, pois a presença desta

característica somente em tritilodontídeos e mamíferos contraria as hipóteses de triteledontídeos ou brasilodontídeos como grupo-irmão de morganucodontídeos.

Na região da cavidade cerebral, a maior encefalização de *Riograndia* e *Brasilitherium* também é concordante com a posição filogenética destes táxons em relação a Mammalia. Além do cérebro mais estreito e dos bulbos olfativos menores, o exemplar de *Massetognathus* apresenta um pedúnculo olfativo ainda mais longo que o descrito por Quiroga (1980b) para outro espécime do mesmo táxon ou por Bonaparte (1966) para um exemplar de *Exaeretodon*. Esta característica é conhecida em Sauropsida e, entre cinodontes, tem sido descrita somente para traversodontídeos.

Em relação às pressões seletivas relacionadas à encefalização, em cinodontes, têm sido propostas tanto a demanda por uma maior acuidade motora (Ulinski, 1986), quanto a necessidade de melhora na capacidade sensorial, em virtude do hábito noturno inferido para os pequenos cinodontes do Neotriássico e primeiros mamíferos (Jerison, 1973). Qualquer uma das hipóteses tem uma relação indireta com a evolução da endotermia, embora esteja comprovado que o metabolismo endotérmico evoluiu antes de ocorrer um significativo incremento cerebral. A endotermia pode estar relacionada às adaptações locomotoras pelo fato de que estas devem estar associadas a maiores níveis de atividade aeróbica, e também pode ser relacionada à capacidade de atividade noturna.

Ao longo do triássico, parece haver uma correlação positiva entre a expansão do cérebro e a redução de tamanho, de modo que a proposição de evolução do neocórtex mamaliano relacionado ao aperfeiçoamento sensorial é bem plausível. Por outro lado, Ulinski (1986) baseia-se em dados neurofisiológicos para sua teoria de desenvolvimento cerebral associado à acuidade motora e cita, como evidência paleontológica, as

adaptações locomotoras dos cinodontes. Todavia, a evolução da postura ereta dos membros em cinodontes não é bem entendida e estudos biomecânicos poderiam contribuir para a verificação de uma conexão entre a encefalização e as adaptações locomotoras. Feições anatômicas do esqueleto axial e apendicular de cinodontes não-mamalianos também podem ter importância fisiológica, tendo em vista a integração entre a locomoção com flexão dorso-ventral da coluna vertebral e o padrão respiratório (fluxo tidal) dos mamíferos.

9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABDALA, F.; BARBERENA, M. C.; DORNELLES, J. 2002. A new species of the traversodontid cynodont *Exaeretodon* from Santa Maria Formation (Middle/Late Triassic) of southern Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 22(2): 313-325.
- ALEXANDER, R. McN. 1976. Estimates of speeds of dinosaurs. **Nature**, 261:129-130.
- ANDREIS, R. R.; BOSSI, G. E.; MONTARDO, D. K. 1980. O Grupo Rosário do Sul (Triássico) no Rio Grande do Sul. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 31, Camburiú: SBG, **Anais...** v.2, p. 659-673.
- ANDREWS, R. M.; MATHIES, T.; WARMER, D. A. 2000. Effect of incubation temperature on morphology, growth, and survival of juvenile *Sceloporus undulatus*. **Herpetological Monographs**, 14: 420-430.
- ANGILLETTA, M. J.; SEARS, M. W. 2003. Is parental care the key to understanding endothermy in birds and mammals? **American Naturalist**, 162(6): 821-825.
- AZEVEDO, S. A.; SILVA, V. G.; FERIGOLO, J. 1994. Um ovo de quelônio do Neocretáceo do Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 66(2): 255.
- AZEVEDO, S. A.; SILVA, V. G.; FERIGOLO, J.. 2000. A possible chelonian egg from the Brazilian Late Cretaceous. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 72(2): 187-193.

- AZEVEDO, S. A.; CRAVALHO, L. B. ; SANTOS, D. D. 2004. Metodologias digitais aplicadas ao estudo de vertebrados In: CARVALHO, I. S. (ed). **Paleontologia**. Rio de Janeiro: Interciência. p. 51-56.
- BAKKER, R. T. 1971. Dinosaur physiology and the origin of mammals. **Evolution**, 25: 636-658.
- BAKKER, R. T. 1972. Anatomical and ecological evidence of endothermy in dinosaurs. **Nature**, 238: 81-85.
- BAKKER, R.T. 1974. Dinosaur bioenergetics – a reply to Bennett and Dalzell, and Feduccia. **Evolution**, 28: 497-502.
- BAKKER, R.T. 1975. Dinosaur renaissance. **Scientific America**, 238: 58-78
- BANANOFF, A.; ROWE, T. 2002. Osteological description of elephant bird embryo using computed tomography and rapid prototyping, with a discussion of growth rates in *Aepyornis*. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 22(3):34A.
- BARRICK, R. E.; SHOWERS, W. J. 1994. Thermophysiology of *Tyrannosaurus rex*: evidence from oxygen isotopes. **Science**, 265: 222-224.
- BENNETT, A. F. 1991. The evolution of activity capacity. **Journal of Experimental Biology**, 160: 1-23.
- BENNETT, A. F.; DALZELL, B 1973. Dinosaur physiology: a critique. **Evolution**, 27: 170-174.

- BENNETT, A. F.; DAWSON, W. R. 1976. Metabolism. In: GANS, C; DAWSON, W. R. (eds) **Biology of the Reptilia**, v. 5. New York: Academic Press. p 127-223.
- BENNETT, A. F.; HICKS, J. W.; CULLUM, A. J. 2000. An experimental test of the thermoregulatory hypothesis for the evolution of endothermy. **Evolution**, 54(5): 1768-1773.
- BENNETT, A. F.; RUBEN, J. A. 1979. Endothermy and activity vertebrates. **Science**, 206: 649-654.
- BENNETT, A. F.; RUBEN, J. A. 1986. The metabolic thermoregulatory status of Therapsids. In: HOTTON, N.; MACLEAN, P. B.; ROTH, J. J.; ROTH, E. C. (eds). **The ecology and biology of mammal-like reptiles**. Washington D.C.: Smithsonian Institute Press. p. 207-218.
- BENTON, M. J. 1978. Ectothermy and the success of dinosaurs. **Evolution**, 33(3): 983-997.
- BLOCK, B. A., FINNERTY, J.; STEWART, A. F. R.; KIDD, J. A. 1993. Evolution of endothermy in fish: Mapping physiological traits on a molecular phylogeny. **Science**, 260:210-214.
- BONAPARTE, J. F. 1966. Sobre las cavidades cerebral, nasal y otras estructuras del craneo de *Exaeretodon* sp. (Cynodontia-Traversodontidae). **Acta Geologica Lilloana**, 8: 5-11.

- BONAPARTE, J. F.; BARBERENA, M. C. 2001. On two advanced carnivorous cynodonts from the Late Triassic of southern Brazil. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, 156(1): 59-80.
- BONPARTE, J. F.; FERIGOLO, J. 2001; RIBEIRO, A. M. 2001. A primitive Late Triassic "ictidosaur" from Rio Grande do Sul, Brazil. **Palaeontology**, 44(4): 623-635.
- BONAPARTE, J.F.; MARTINELLI, A.G.; SCHULTZ, C.L.; RUPERT, R. 2003. The sister group of mammals: small cynodonts from the late Triassic of southern Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, 5: 5-27.
- BONAPARTE, J.F.; MARTINELLI, A.G.; SCHULTZ, C.L. 2005. New information on Brasilodon and Brasilitherium (Cynodontia, Probainognathia) from the Late Triassic of Southern Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, 8(1):25-46.
- BOZINOVIC, F. 1992. Scaling basal and maximum metabolic rate in rodents and the aerobic capacity model for the evolution of endothermy. **Physiological Zoology**, 65: 921-932.
- BRAND, D. B.; COUTURE, P.; ELSE, P. L.; WITHERS, K. W.; HULBERT, A. J. 1991. Evolution of energy metabolism. **Biochemical Journal**, 275: 81-86.
- BRINK, A.S. 1956. Speculations on some advanced mammalian characteristics in the higher mammal-like reptiles. **Palaeontologia Africana**, 4: 77-95.
- BROCHI, C. A. 2000. A digitally-rendered endocast for *Tyrannosaurus rex*. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 20(1): 1-6.

- BUTLER, P. J.; WOAKES, A. J. 2001. Seasonal hypothermia in a large migrating bird: saving energy for fat deposition? **Journal of Experimental Biology**, 204: 1361-1367.
- CARRIER, D. R. 1987. The evolution of locomotor stamina in tetrapods: circumventing a mechanical constraint. **Paleobiology**, 13(3): 326-341.
- CHARIG, A. J. 1976. Dinosaur monophyly and new class of vertebrates: a critical review. In: BELLAIRS, A. d'A.; COX, C. B. (eds) **Morphology and biology of reptiles**. London: Academic Press. p. 65-104.
- CHINSAMY, A.; CHIAPPE, L. M.; DODSON, P. 1994. Growth rings in Mesozoic birds. **Nature**, 368: 196-197.
- CLACK, J. A.; AHLBERG, P. E.; FINNEY, S. M.; DOMINGUEZ, P.; ROBINSON, J.; KETCHAM, R. A. 2003. A uniquely specialized ear in a very early tetrapod. **Nature**, 425: 65-69.
- CRISTIAN, K. A.; TRACY, C. R.; PORTER, W. P. 1986. The effect of cold exposure during incubation of *Sceloporus undulates* eggs. **Copeia**, 4: 1012-1014.
- CROMPTON, A. W. 1958. The cranial morphology of a new genus and species of ictidosaurian. **Proceedings of the Zoological Society of London**, 130(2): 183-216.
- CROMPTON, A. W. 1995. Mastigatory function on non-mammalian cynodonts and early mammals. In: THOMASON, J. J. (ed). **Functional morphology in vertebrate**

- paleontology**. Cambridge: New York: Melbourne: Cambridge University Press. p. 55-75.
- CROMPTON, A. W.; JENKINS, F. A. 1979. Origin of mammals. In: LILLEGRAVEN, J. A.; KIELAN-JAWAROWSKA, Z; CLEMENS, W. A. (eds). **Mesozoic mammals: the first two-thirds of mammalian history**. Berkeley: University of California Press. P. 59-72.
- CROMPTON, A. W.; TAYLOR, C. R.; JAGGER, J. A. 1978. Evolution of homeothermy in mammals. **Nature**, 272: 333-336.
- DICKSON, K. A.; GRAHAM, J. B. 2004. Evolution and consequences of endothermy in fishes. **Physiological and Biochemical Zoology**, 77: 998-1018.
- DIZON, A. E.; BRILL, R. W. 1979. Thermoregulation in tunas. **American Zoologist**, 19: 249-265.
- DOMINGUEZ, P.; JACOBSON, A. G.; JEFFERIES, R. P. S. 2002. Paired gill slits in a fossil with a calcite skeleton. **Nature**, 417: 841-844.
- DUTENHOFFER, M. S.; SWANSON, D. L. 1996. Relationship of basal to summit metabolic rate in passerine birds and the Aerobic Capacity Model for the evolution of endothermy. **Physiological Zoology**, 69(5): 1232-1254.
- EISENBERG, J.F. and WILSON, D.E. 1981. Relative brain size and demographic strategies in *Didelphis marsupialis*. **American Naturalist**, 118: 1-15.

- ELSE, P. L.; HULBERT, A. J. 1985. An allometric comparison of the mitochondria of mammalian and reptilian tissues: the implications to evolution of endothermy. **Journal of Comparative Physiology**, 69: 1232-1254.
- ELSE, P. L.; HULBERT, A. J. 1987. Evolution of mammalian endothermic metabolism: “leaky” membranes as a source of heat. **American Journal of Physiology**, 253: R1-R7.
- ELSE, P. L.; TURNER, N.; HULBERT, A. J. 2004. The evolution of endothermy: role for membranes and molecular activity. **Physiological and Biochemical Zoology**, 77: 950-958.
- FACCINI, U.F. 1989. **O Permo-Triássico do Rio Grande do Sul. Uma análise sob o ponto de vista das sequências deposicionais.** 121p. Curso de Pós-Graduação em Geociências, Dissertação (Mestrado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre.
- FACCINI, U.F. 2000. **Estratigrafia do Permo-Triássico do Rio Grande do Sul: estratos deposicionais versus espaços de acomodação.** 130p. Curso de Pós-Graduação em Geociências, Dissertação (Doutorado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- FARLOW, J. O.; DODSON, P.; CHYNSAMY, A. 1995. Dinosaur biology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 26: 445-471.
- FARMER, C. G. 2000. Parental care: the key to understanding endothermy and other convergent features in birds and mammals. **American Naturalist**, 155: 326-334.
- FARMER, C. G. 2003. Reproduction: The adaptive significance of endothermy. **American Naturalist**, 162: 826-840.

- FEDUCCIA, A. 1973. Dinosaurs as reptiles. **Evolution**, 27: 166-169.
- FOURIE, S. 1974. The cranial morphology of *Thrinaxodon liorhinus* Seeley. **Annals of the South African Museum**, 65: 337-400.
- GARLAND, T. Jr. 1982. Scaling maximal running speed and maximal aerobic speed to body mass in mammals and lizards. **Physiologist**, 25: 338.
- GAUTHIER, J.; KLUGE, A. G.; ROWE, T. 1988. Amniote phylogeny and the importance of fossils. **Cladistics**, 4: 105-209.
- GEISER, F. 1998. Evolution of daily torpor and hibernation in birds and mammals: importance of body size. **Clinical and Experimental Pharmacology and Physiology**, 25: 736-739.
- GOOLEY, F. B. 1968. Secondary productivity in terrestrial communities. **American Zoologist**, 8: 53-59.
- GUNDY, G. C.; RALPH, C. L.; WURST, G. Z. 1975. Parietal eyes in lizards: zoogeographical correlates. **Science**, 190: 671-673.
- HAMMOND, K. A.; CHAPPELL, M. A.; CARDULLO, R. A.; LIN, R.; JOHNSEN, T. S. 2000. The mechanistic basis of aerobic performance variation in red junglefowl. **Journal of Experimental Biology**, 203: 2053-2064.
- HARVEY, P. H.; KREBS J. R. 1990. Comparing brains. **Science**, 249: 140-149.
- HARVEY, P. H; PAGEL, M. D.; REES, J. A. 1991. Mammalian metabolism and life history. **American Naturalist**, 137: 556-566.

- HAYES, J. P.; GARLAND, T. Jr. 1995. The evolution of endothermy: testing the aerobic capacity model. **Evolution**, 49(5): 836-847.
- HAYES, J. P.; GARLAND, T. Jr; DOHM, M. R. 1992. Individual variation in metabolism and reproduction of *Mus*: are energetics and life history linked? **Functional Ecology**, 6: 5-14.
- HEINRICH, B. 1970. Thoracic temperature stabilization by blood circulation in a free-flying moth. **Science**, 168: 580-582.,
- HEINRICH, B. 1975. Thermoregulation in bumblebees. II. Energetics of warm-up and free flight. **Journal of Comparative Physiology**, 96: 155-166.
- HEINRICH, B. 1975. Why have some species evolved to regulate a high body temperature? **American Naturalist**, 11: 623-640.
- HIMMS-HAGEN, J. 1990. Brown adipose tissue thermogenesis: interdisciplinary studies. **FASEB Journal**, 4: 2890-2898.
- HILLENIOUS, W. J. 1992. The evolution of nasal turbinates and mammalian endothermy. **Paleobiology** 18: 17-29
- HILLENIOUS, W. J. 1994. Turbinates in therapsids: evidence for Late Permian origins of mammalian endothermy. *Evolution*, 48: 207-229.
- HILLENIOUS, W. J. 2000. Septomaxilla of nonmammalian synapsids: soft tissue correlates and new functional interpretation. **Journal of Morphology**, 245: 29-50.
- HILLENIOUS, W. J.; GEIST, N. R.; JONES, T. D.; RUBEN, J. A. 2005. Evidence for a late evolution of avian endothermy. In: II CONGRESSO LATINO-AMERICANO

DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS. **Boletim de Resumos...** Rio de Janeiro: Museu Nacional/UFRJ. p. 135

HILLENIOUS, W. J.; RUBEN, J. A. 2004a. The evolution of endothermy in terrestrial vertebrates: Who? When? Why? **Physiological and Biochemical Zoology**, 77(6): 1019-1042.

HILLENIOUS, W. J.; RUBEN, J. A. 2004b. Getting warmer, getting colder: reconstructing crocodylomorph physiology. **Physiological and Biochemical Zoology**, 77(6): 1068-1072.

HINDS, D. S.; BAUDINETTE, R. V.; MACMILLEN, R. E.; HALPERN, E. A. 1993. Maximum metabolism and the aerobic factorial scope of endotherms. **Journal of Experimental Biology**, 182: 41-56.

HOPSON, J; KITCHING, J. W. 2001. A probainognathian cynodont from South Africa and the phylogeny of non-mammalian cynodonts. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, 156: 5-35.

HULBERT, A. J. 1980. The evolution of energy metabolism in mammals. In: SCHIMIDT-NIELSEN, K; BOLIS, L; TAYLOR, C. R. (eds) **Comparative physiology: primitive mammals**. Cambridge: Cambridge University Press. p. 129-139.

HULBERT, A. J.; ELSE, P. L. 1989. Evolution of mammalian endothermic metabolism: mitochondrial activity and cell composition. **American Journal of Physiology**, 256: R63-R69.

HULBERT, A. J.; ELSE, P. L. 1990. The cellular basis of endothermic metabolism: A role for "leaky" membranes? **News in Physiological Sciences**, 5: 25-28.

- HULBERT, A. J.; ELSE, P. L. 1999. Membranes as a possible pacemakers of metabolism. **Journal of Theoretical Biology**, 199: 257-274.
- HULBERT, A. J.; MANTAJ, W.; JANSSENS, H. 1991. Development of mammalian endothermic metabolism: quantitative changes in tissue mitochondria. **American Journal of Physiology**, 261: R561-R568.
- JERISON, H. J. 1973. **Evolution of the brain and intelligence**. New York: Academic Press. 482p.
- JI, C.; DONG, Z.; ZHEN, S. 1998a. An exceptionally well-preserved theropod dinosaur from Yixian Formation of China. **Nature**, 391: 147-152.
- JI, Q; CURRIE, P. J.; NORRELL, M. A.; JI, S. 1998b. Two feathered dinosaurs from northeastern China. **Nature**, 393: 753-761.
- JOECKEL, R. M.; PEIGNÈ, S.; HUNT, R. M. Jr.; SKOLNICK, R. I. 2002. The auditory region and nasal cavity of Oligocene Nimravidae (Mammalia: Carnivora). **Journal of Vertebrate Paleontology**, 22(4) 830-847.
- JONES, T. D.; RUBEN, J. A.; GEIST, N. R.; HILLENUS, W. J. 2005. Analysis of alleged of dinosaur feathers. In: II CONGRESSO LATINO-AMERICANO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS. **Boletim de Resumos....** Rio de Janeiro: Museu Nacional/UFRJ. P. 140.
- KEMP, T. S. 1979. The primitive cynodont *Procynosuchus*: Functional anatomy of the skull and relationships. **Philosophical Transactions of the Royal Society**, B285: 73-122.
- KERMACK, K. A.; MUSSET, F.; RIGNEY, H. W. 1981. The skull of *Morganucodon*. **Zoological Journal of the Linnean Society** , 71: 1-158.

- KETCHAM, A. R.; CARLSON, W. D. 2001. Acquisition, optimization and interpretation of X-ray computed tomographic imagery: applications to the geosciences. **Computers and Geosciences**, 27: 381-400.
- KIELAN-JAWOROWOSKA, Z. 1983. Multituberculate endocranial casts. **Paleovertebrata**, 13: 1-12.
- KIELAN-JAWOROWSKA, Z., CIFELLI, R. L.; LUO, Z.-X., 2004: **Mammals from the Age of Dinosaurs – origins, evolution, and structure**. New York: Columbia University Press. 630p
- KIELAN-JAWOROWOSKA, Z.; LANCASTER, T. 2004. A new interpretation of multituberculate endocranial casts and encephalization quotient of Kriptobaatar. **Acta Palaeontologica Polonica**, 37: 1-17
- KNUTSON, R. M. 1974. Heat production and temperature regulation in eastern skunk cabbage. **Science**, 186: 746-747.
- KOHNO, N.; UNO, H. 2002. Dental formula and tooth replacement pattern in *Desmostylus* as revealed by high-resolution X-ray CT. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 22(3): 75A.
- KONARZEWSKI, M; DIAMOND, J. 1995. Evolution of basal metabolic rate and organ masses in laboratory mice. **Evolution**, 49: 1239-1248.
- KORTEJA, P. 2000. Energy assimilation, parental care and the evolution of endothermy. **Proceedings of the Royal Society of London B. Biological Sciences**, 267: 479-484.

- KORTEJA, P. 2004. The evolution of concepts on the evolution of endothermy in birds and mammals. **Physiological and Biochemical Zoology**, 77(6): 1043-1050.
- LARSSON, H. C. E.; SERENO, P. C.; WILSON, J. A. 2000. Forebrain enlargement among non-avian theropod dinosaurs. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 20: 615-618.
- LUO, Z-X.; CROMPTON, A. W.; SUN, A-L. 2001. A new mammaliaform from the Early Jurassic and evolution of mammalian characteristics. **Science**, 292: 1535-1540.
- MAIER, W. 1999. On the evolutionary biology of early mammals – with methodological remarks on the interaction between ontogenetic adaptation and phylogenetic transformation. **Zoologischer Anzeiger**, 328: 55-74.
- MAIER, W.; HEEVER, J. V. D.; DURANT, F. 1996. New therapsid specimens and the origin of the secondary hard and soft palate. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, 34: 9-19.
- MARTIN, R. D. 1980. Body temperature, activity and energy costs. **Nature**, 283: 335-336.
- MARTIN, R. D. 1981. Relative brain size and basal metabolic rate in terrestrial vertebrates. **Nature**, 293: 57-60.
- MCNAB, B. K., 1978. The evolution of endothermy in the phylogeny of mammals. **American Naturalist**, 112: 1-21.
- MCNAB, B. K. 1980. Energetics, body size and the limits to endothermy. **Journal of Zoology**, 199: 1-29.

- MCNAB, B. K.; EISENBERG, J. F. 1989. Brain size and its relation to the rate of metabolism in mammals. **American Naturalist**, 133(2), 157-167.
- MOORE, W. J. 1981. **The Mammalian Skull**. Cambridge: Cambridge University Press.
- NAGY, K. A. 2001. Food requirements of wild animals predictive equations for free-living mammals, reptiles, and birds. **Nutrition Abstracts and Reviews**, Series B71: 21R-31R.
- NOVACEK, M. J. 1993. Patterns of diversity in the mammalian skull. In: HANKEN, J.; HALL, B. K. (eds). **The Skull. Vol. 2**. Chicago/London: The University of Chicago Press. p. 438-566.
- OSTROM, J. H. 1974. Reply to "dinosaurs as reptiles". **Evolution**, 28: 491-493.
- PADIAN, K. 1997. Physiology In: J. CURRIE; K. PADIAN (eds). **Encyclopedia of Dinosaurs**. San Diego: Academic Press. p. 552-557.
- PARRISH, J. M.; PARRISH, J. T.; ZIEGLER, A. M. 1986. Permian-Triassic paleogeography and paleoclimatology and implications for therapsid distribution. In: HOTTON, N; MACLEAN, P. B.; ROTH, J. J.; ROTH, E. C. (eds). **The Ecology and Biology of Mammal-like Reptiles**. Washington D.C.: Smithsonian Institution Press. p. 109-131.
- PORTER, R. K.; BRAND, D. B. 1993. Body mass dependence of H⁺ leak in mitochondria and its relevance to metabolic rate. **Nature**, 362: 628-629.
- QUAY, W. B. 1979. The parietal eye-pineal complex. In: Gans, C.; NORTH CUTT, R. G.; ULINSKI, P. S. (eds). **Biology of the Reptilia, vol 9, Neurology A**. New York: Academic Press.

- QUIROGA, J. 1979. The brain of two mammal-like reptiles (Cynodontia – Therapsida). **Journal für Hirnforsch** 20: 341-350.
- QUIROGA, J. 1980a. Sobre un molde endocraniano del cinodonte *Probainognathus jenseni* Romer, 1970 (Reptilia – Therapsida) de la formación Ischichuca (Triasico Medio), La Rioja, Argentina. **Ameghiniana** 2: 181-190.
- QUIROGA, J. 1980b. The brain of the mammal-like reptile *Probainognathus jenseni* (Cynodontia – Therapsida). A correlative paleo-neoneurological approach to the neocortex at the reptile-mammal transition. **Journal für Hirnforsch** 21: 299-336.
- QUIROGA, J. 1980c. Descripción de los moldes endocraneanos de dos Cinodontes (Reptilia – Therapsida) de Los Chañares – Triasico medio – de la Provincia de La Rioja (Argentina). Notas sobre al sistema vascular intracraneano y relaciones con los moldes dde otros Cinodontes en función de la morfología de los más antiguos moldes mamalianos conocidos . . In: II CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGÍA Y BIOESTRATIGRAFÍA Y I CONGRESO LATINOAMERICANO DE PALEONTOLOGÍA. **Actas...** Buenos Aires. p. 103-122.
- RADOLPH, S. E. 1994. The relative timing of the origin of flight and endothermy: evidence from the comparative biology of birds and mammals. **Zoological Journal of Linnean Society**, 112: 389-97.
- REID, R.E.H. 1997. Histology of bones and teeth. In: J. CURRIE; K. PADIAN (eds). **Encyclopedia of Dinosaurs**. San Diego: Academic Press. p. 552-557.
- RICQLÉS, A. de. 1969a. L’Histologie osseuse envisagée comme indicateur de la physiologie thermique chez les tetrápodes fósiles. **C. R. Hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris (Ser. D)** 275: 1745-49.

- RICQLÉS, A. De. 1969b. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrápodes. II. Quelques observations sur la structure des os longs des thériodontes. **Annls. Paléont. (Vértebres)** 55: 1-52.
- RICQLÉS, A. de. 1972. Vers une histoire de la physiologie thermique. Les dones histoloogiques et leur interprétation. fonctionnelle **C. R. Hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris (Ser. D)** 268: 782-85.
- RICQLÉS, A. de. 1974a. Evolution of endothermy: histological evidence. **Evol. Theory** 1: 51-80.
- RICQLÉS, A. De. 1974b. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrápodes. IV. Eothériodontes et pélycosaures. **Annls. Paléont. (Vértebres)** 60: 1-39.
- RICQLÉS, A. De. 1975. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrápodes. VII. Sur la classificasson, la significatioon fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tétrápodes. Première part: structures **Annls. Paléont. (Vértebres)** 61: 51-129.
- RICQLÉS, A. De. 1976. On the bone histology of fossil and living reptiles, with coments on its functional and evolutionary significance. In: BELLAIRS, A. d'A.; COX, C. B. (eds) **Morphology and biology of reptiles**. London: Academic Press. p. 123-150.
- ROGERS, S. W. 1998. Exploring dinosaur neuropaleobiology: Computed tomography scanning and analysis of an *Allosaurus fragilis* endocast. **Neuron**, 21: 673-679.
- ROMER, A. S. 1967. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna: III. Two new gomphodonts, *Massetognathus pascuali* and *M. teruggii*. **Breviora**, 264: 1-25.

- ROTH, J. J.; ROTH, E. C.; HOTTON III, N. 1986. The parietal foramen eye: their function and fate in therapsids. In: HOTTON, N; MACLEAN, P. B.; ROTH, J. J.; ROTH, E. C. (eds). **The Ecology and Biology of Mammal-like Reptiles**. Washington D.C.: Smithsonian Institute Press. p. 173-184.
- ROWE, T. 1988. Definition, diagnosis and the origin of Mammalia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 8: 241-264.
- ROWE, T. 1996. Coevolution of the mammalian middle ear and neocortex. **Science**, 273: 651-654.
- RUBEN, J. A. 1991. Mammal-like reptiles: spreading the word. **Paleobiology**, 7(4): 413-417.
- RUBEN, J. A. 1991. Reptilian physiology and the flight capacity of *Archaeopteryx*. **Evolution**, 45(1): 1-17.
- RUBEN, J. A. 1995. The evolution of endothermy in mammals and birds: from physiology to fossils. **Annual Review of Physiology**, 57: 69-95.
- RUBEN, J. A.; JONES, T. D. 2000. Origin of fur and feathers. **American Zoologist**, 40: 585-596.
- RUBEN, J. A.; HILLENUS, W. J.; GEIST, N.R.; LEITCH, A.; JONES, T. D.; CURRIE, P. J.; HORNER, J. R.; and ESPE III, G. 1996. The metabolic status of some Late Cretaceous dinosaurs. **Science**, 273: 1204-1207
- RUBEN, J. A.; JONES, T. D.; GEIST, N. R. 2003. Respiratory and reproductive paleophysiology of dinosaurs and early birds. **Physiological and Biochemical Zoology**, 76(2): 141-164.

- RUBERT, R. 2003. **Possibilidade de estabelecimento de um novo horizonte de correlação para o Triássico sul-rio-grandense.** Curso de Pós-Graduação em Geociências, Dissertação (Mestrado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre.
- RUBIDGE, B. S.; SIDOR, C. A. 2001. Evolutionary patterns among permo-triassic therapsids. **Annual. Review of Ecology and Systematics**, 32: 449–480.
- SCHERER, C. M. S.; FACCINI, U. F.; LAVINA, E. L.. 2000. Arcabouço estratigráfico do Mesozóico da Bacia do Paraná. In: M. Holz; DE ROS, L. F. (eds), Geologia do Rio Grande do Sul. Porto Alegre: Editora da Universidade/UFRGS. p 335-354.
- SCHULTZ, C.L.; SCHERER, C.M.S.; BARBERENA, M.C.. 2000. Biostratigraphy of Southern Brazilian Middle Upper Triassic. **Revista Brasileira de Geociências**, 30(3): 491-494.
- SEYMOUR, R. S. 2004. Reply to Hillenius and Ruben. *Physiological and Biochemical Zoology*, 77(6): 1073-1075.
- SEYMOUR, R. S.; BENNETT-STAMPER, C. L.; JOHNSTON, S. D.; CARRIER, D. R.; GRIGG, G. C. 2004. Evidence for endothermic ancestors of crocodiles at the stem archosaur evolution. *Physiological and Biochemical Zoology*, 77(6): 1051-1067.
- SEYMOUR, R. S.; SCHULTZE-MOTEL, P. 1996. Thermoregulating lotus flowers. **Nature**, 383: 305.
- SEXTON, O. J.; MARION, K. R. 1974. Duration of incubation of *Sceloporus undulatus* eggs at Constant temperature. **Physiological Zoology**, 47: 91-98.

- SOARES, M.B. 2004. **Novos materiais de Riograndia guibensis (Cynodontia, Trithelodontidae) do Triássico Superior do Rio Grande do Sul , Brasil: análise osteológica e implicações filogenéticas.** Curso de Pós-Graduação em Geociências, Tese (Doutorado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- SPEAKMAN, J. R. 1992. Flight capabilities in *Archaeopteryx*. **Evolution**, 47(1): 336-340.
- SUAREZ, R. K.; STAPLES, J. F.; LIGHTON, J. R. B. 2000. Mitochondrial function in flying honeybees (*Apis mellifera*): respiratory chain enzymes and electron flow from complex III to oxygen. **Journal of Experimental Biology**, 203: 905-911.
- TOMASI, T. 1984. Shrew metabolic rates and thyroxine utilization. **Comparative Biochemistry and Physiology**, A78: 431-435.
- TRACY, C. R. 1976. *Tyrannosaurus*: evidence for endothermy? **American Naturalist**, 110: 1105-1106.
- ULINSKI, P. S. 1986. Neurobiology of the therapsid-mammal transition. In **The Ecology and Biology of Mammal-like Reptiles**. In: HOTTON, N; MACLEAN, P. B.; ROTH, J. J.; ROTH, E. C. (eds). **The Ecology and Biology of Mammal-like Reptiles**. Washington D.C.: Smithsonian Institute Press. p. 149-171.
- VAN MIEROP, L. H. S.; BARNARD, S. M. 1978. Further observations on thermoregulation in the brooding female *Python Molurus bivittatus* (Serpentes: Boidae). **Copeia**, 178: 615-621.

- WHITE, C. R.; SEYMOUR, R. S. 2004. Does basal metabolic rate contain a useful signal? Mammalian BMR allometry and correlations with a selection of physiological, ecological, and life-history variables. **Physiological and Biochemical Zoology**, 77: 929-941.
- WILHITE, R. 2002. The use of three-dimensional digitalized elements to examine forelimb morphology and articulation in North American Jurassic sauropods. **Journal of Vertebrates Paleontology**, 22(3): 119A.
- WITMER, L. M.; CHATTERJEE, S.; FRANZOSA, J.; ROWE, T. 2003. Neuroanatomy of flying reptiles and implications for flight, posture and behavior. **Nature**, 425: 950–953.