

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE TECNOLOGIA E GEOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS**

Leomir dos Santos Campos

**ANÁLISE PALEOHISTOLÓGICA
EM OSSOS DE SAUROPODOMORPHA
DO TRIÁSSICO SUPERIOR DO SUL DO BRASIL**

Dissertação de Mestrado
2016



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO - UFPE
CENTRO DE TECNOLOGIA E GEOCIÊNCIAS - CTG
DEPARTAMENTO DE GEOLOGIA - DGEO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS - PPGEOC

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

**ANÁLISE PALEOHISTOLÓGICA EM OSSOS DE SAUROPODOMORPHA DO
TRIÁSSICO SUPERIOR DO SUL DO BRASIL**

Leomir dos Santos Campos

Orientadora: Dra. Juliana Manso Sayão

Coorientador: Dr. Luciano Artemio Leal

Recife
2016

**ANÁLISE PALEOHISTOLÓGICA EM OSSOS DE
SAUROPODOMORPHA DO TRIÁSSICO SUPERIOR DO SUL DO
BRASIL**

Leomir dos Santos Campos

Dissertação apresentada ao Programa de
Pós-Graduação em Geociências da
Universidade Federal de Pernambuco,
como requisito parcial para obtenção do
título de Mestre em Geociências.

Recife
2016

Catálogo na fonte
Bibliotecária Valdicêa Alves, CRB-4 / 1260

C198a Campos, Leomir dos Santos.

Análise paleohistológica em ossos de sauropodomorpha do triássico superior do sul do brasil / Leomir dos Santos Campos. - 2016.

73 folhas, Il.; Abr. e Sigl.

Orientador: Prof. Dra. Juliana Manso Sayão.

Coorientador: Prof. Dr. Luciano Artemio Leal.

.
Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. CTG.
Programa de Pós-Graduação Geociências, 2016.

Inclui Referências.

1. Geociências. 2. Archosauromorpha. 3. Sauropodomorpha. 4. Triássico. 5. Osteohistologia. 6. Supersequência Santa Maria. I. Sayão. Juliana Manso. (Orientador). II. Leal, Luciano Artemio. III. Título.

UFPE

551 CDD (22. ed.)

BCTG/2016-136

**ANÁLISE PALEOHISTOLÓGICA EM OSSOS DE
SAUROPODOMORPHA DO TRIÁSSICO SUPERIOR DO SUL DO
BRASIL**

Dissertação apresentada ao Programa de
Pós-Graduação em Geociências da
Universidade Federal de Pernambuco,
como requisito parcial para obtenção do
título de Mestre em Geociências.

Aprovado em: 04/03/2016

BANCA EXAMINADORA

Prof.(a) Dra. Lúcia Maria Mafra Valença
(Coordenadora do PPGEOC – UFPE)
Universidade Federal de Pernambuco

Prof. (a) Dra. Sonia M. A. Oliveira da Silva (Examinador Interno)
Universidade Federal de Pernambuco

Prof. Dr. Gustavo Ribeiro de Oliveira (Examinador Externo)
Universidade Federal Rural de Pernambuco

DEDICATÓRIA

Para minha flor mais linda, que me ensinou a ser quem sou, que lutou tanto por mim e não pôde presenciar fisicamente o nosso sonho sendo realizado. A primeira a acreditar no meu potencial, a primeira a me inspirar com suas histórias de superação de uma vida sofrida, cheia de dificuldades, mas acima de tudo, vitoriosa.

Ainda como quem escuta o despertador diariamente, imagino broncas e vassouradas na porta doadas em função das horas a mais de sono que se estendiam manhã adentro, mas que eram logo amenizadas quando a justificativa era as horas dedicadas ao estudo nas madrugadas.

Pois é, nada mudou minha mãe...

Você continua movendo minha vida, me inspirando a ser mais, a ir o mais longe que eu puder.

O segredo é que tudo fica simples, fácil e tranquilo quando se teve a sorte de conhecer sua história.

AGRADECIMENTOS

A fé não se explica, ela é presença ou ausência. Sempre agradeço a Deus por aquele sopro de energia que me faz continuar até um pouco mais tarde, e pela alegria de estar aqui no mestrado.

Não teria chegado até aqui sem contar com apoiado de grandes pessoas que tive o privilégio de conviver, observar, trabalhar e aprender. Acho que essa é a palavra mais importante, “aprender”. A aprendizagem adquirida com a convivência de quem ser e como ser, passa também pela ideia excludente ou de aversão, do que não ser ou de não se tornar.

Por isso, levo com profundo apreço os conhecimentos partilhados em laboratório e em campo com a Professora Juliana Sayão, minha orientadora, me deu a oportunidade de desenvolver este trabalho sempre confiando no meu empenho. Agradeço muito pela sua paciência, sobretudo nos meus momentos de adaptação ao novo ambiente.

Agradeço imensamente ao Professor Luciano Artemio, meu coorientador, que desde sempre acompanhou meus passos não só profissionalmente, assim como em muitas das escolhas que me fizeram chegar a Recife. Sou muito grato a você pela oportunidade cedida de desenvolver minha iniciação científica desde o início no Laboratório de Geociências, você sabe que teria que escrever algumas páginas para agradecer por tudo, mas farei isso ao longo dos trabalhos que virão.

Não poderia esquecer o Professor Átila Da Rosa, também meu coorientador, a quem devo muito, (e um muito com inúmeras vogais) pela parceria acadêmica e pelo apoio incondicional dispensado a mim, emprestando o objeto de estudo para este trabalho e para continuação nos estudos subsequentes. Agradeço pela sua confiança e por me auxiliar sempre que foi solicitado, até nos momentos mais agitados da sua vida.

Não tenho palavras para descrever a alegria de realizar esse sonho pessoal ao completar esta fase acadêmica podendo trabalhar com estes profissionais e amigos, em diferentes etapas vocês foram importantes divisores de águas em minha vida.

Sou sempre grato a minha família (pai, irmãos, tios, tias e avó) que apesar de estarem distantes sempre me incluíram em suas orações e pensamentos positivos, me dando força e coragem pra manter o foco e a confiança para chegar onde eu tenho que chegar.

Aos colegas de laboratório Renan, Rafael e Lucia, que por diversas vezes partilharam conhecimentos, o seu tempo e o companheirismo para ajudar neste e em outros trabalhos acadêmicos.

Agradeço aos irmãos de república Larissa e Bal que sempre estiveram literalmente ao meu lado apoiando, ajudando, incentivando, em muitos momentos vocês me motivaram involuntariamente, e principalmente a Carol e Ludimila por terem me ajudado efetivamente nessa dissertação, a sabedoria mora nessa casa!

Não posso esquecer os amigos do Várzea é Nóix (Camila, Rajj, Rasta, Cícero e Thamires) que também ajudaram direta ou indiretamente neste trabalho, e aos que não ajudaram, de antemão vos digo, que na tese de doutorado ajudarão.

Agradeço a CAPES pelo auxílio financeiro para realização deste trabalho, possibilitando total concentração na elaboração desta dissertação.

Por fim tenho imensa gratidão aos professores do Programa de Pós Graduação em Geociências com quem tive a oportunidade de aprender um pouco mais. Pela atenção, competência e pelos bons conselhos agradeço também a Igor, secretário do PPGEOC, um grande cara!

RESUMO

Apresentamos uma descrição detalhada da morfologia e osteohistologia de pequenos ossos de Arcosauromorpha encontrados da Zona de Associação de *Hyperodapedon*, referente à Sequência Santa Maria II, Supersequência Santa Maria, Triássico Superior do Rio Grande do Sul, Brasil. O material é composto por ossos de tamanho reduzido, com dimensões menores do que 57mm, encontrados associados *in situ*. O espécime é composto por um úmero e um metatarsal III direitos, extremidade proximal de uma falange ungueal, um arco neural quase completo de uma vértebra pré-sacral e um centro vertebral pré-sacral. Comparações morfológicas entre UFSM11326 e outros organismos do Triássico mostraram se tratar de um dinossauriano, com possível associação ao grupo Sauropodomorpha. São elas: morfologia da crista deltopeitoral do úmero apresentando prolongamento do cume na crista deltoide; eixo de torção das porções proximal e distal do úmero; morfologia do metatarsal III, apresentando ângulo de torção entre as extremidades proximal e distal superior a 60° e presença do ombro medial; posições da diapófise, parapófise e das infracavidades diapofisiais restantes no arco neural. Este grupo de arcossauros já foi registrado anteriormente em estratos triássicos da Supersequência Santa Maria. As análises do fechamento das suturas do arco neural indicaram um indivíduo jovem, com suturas abertas em forma de zíper. As sessões finas da diáfise do úmero e do metatarsal III, corroboram este estado ontogenético, indicando se tratar de um espécime em fase inicial de desenvolvimento. Exibiu um complexo ósseo fibrolamelar (comum em espécimes dinossaurianos), composto por ósteons primários, sem ocorrência de marcas de crescimento (LAGs ou annuli), áreas extensas de reabsorção ou a presença de lamelas circunferenciais externas (*external fundamental system* = *EFS*). Este padrão evidencia uma estratégia de crescimento rápido, sustentado por elevadas taxas metabólicas, superiores a dos répteis modernos, e comparáveis com aquelas já encontradas para este grupo de arcossauros. Definimos portanto que UFSM11326 corresponde a um Sauropodomorpha jovem, sem a conclusão de seu crescimento assintótico, com elevados níveis de deposição óssea e consequente crescimento acelerado até o momento de sua morte.

Palavras –chave: Archosauromorpha. Sauropodomorpha. Triássico. Osteohistologia. Supersequência Santa Maria.

ABSTRACT

Here we present a detailed description of the morphology and osteohistology of small bones of Arcosauromorpha found at the *Hyperodapedon* Association Zone, referring to the Santa Maria II Sequence, Santa Maria Supersequence, Upper Triassic of Rio Grande do Sul States, Brazil. The material consists of small sized bone (dimensions smaller than 57mm) found associated *in situ*. The specimen consists of a right humerus and metatarsal III, proximal extremity of an ungual phalanx, an almost complete neural arch of a pre-sacral vertebra, and a pre-sacral vertebral center. Morphological comparisons between UFSM11326 and other organisms from Triassic revealed that it is a dinosaurian, possibly related to Sauropodomorpha group. The similarities include the morphology of the deltopectoral humerus crest that has an extension of the deltoid crest; twist axis from proximal and distal portions of the humerus; morphology of metatarsal III with torsion angle between the proximal and distal extremities greater than 60° and medial shoulder; positions of the infracavities of the apophysis, parapophysis and diapophysis remaining at neural arch. This archosaurs group has already been registered previously in Triassic strata of the Santa Maria Supersequence. The analyses of the closure of the sutures of the neural arch indicate it to be a young individual with open sutures zipper-shaped. The final sessions of the humeral diaphysis and metatarsal III corroborate this ontogenetic state, showing it to be a specimen at an early stage of development. A fibrolamellar bone complex that is common in dinosaurian specimens is present, composed of primary osteons, without occurrence of growth marks (LAGs or annuli), extensive reabsorption areas or external circumferential lamellas (*external fundamental system* = *EFS*). This pattern shows a rapid growth strategy, supported by high metabolic rates that are greater than in modern reptiles and comparable with those already found to this archosaurs group. We conclude that UFSM11326 corresponds to a young Sauropodomorpha without completing its asymptotic growth and with high levels of bone deposition and subsequent rapid growth until the moment of his death.

Keywords: Archosauromorph. Sauropodomorph. Triassic. Osteohistology. Santa Maria Supersequence.

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

acdI - lâmina centrodiapofisial

adf - fossa diapofisial anterior

as - apófise espinhal

cdf - fossa centrodiapofisial

cf - fossas colaterais

d - diapófise

dc - crista deltopeitoral

de - crista deltoide

dp - porção distal

dhf - fossa hiperextensora dorsal

g - gínglimoide

hd - cabeça

icg - sulco intercôndilo

lmc - constrição latero-medial

ms - ombro medial

mtu - tuberosidade medial

pa - parapófise

poz - poszigapófise

pp - porção proximal

prz - prezigapófise

rc - côndilo radial

uc - côndilo unar

AZ - Zona de Associação

EFS - sistema fundamental externo

LAGs - linhas de pausa de crescimento

CAPES - Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior

UFSM - Universidade federal de Santa Maria

RS - Rio Grande do Sul

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Porções de um osso longo e região de seção convencionalmente adotada na osteohistologia em A. Níveis de organização microestrutural do osso em B.....	24
Figura 2. Padrões vasculares encontrados no complexo ósseo fibrolamelar.....	25
Figura 3. Pontos de coleta dos dinossauros triássicos encontrados no estado do Rio Grande do Sul	31
Figura 4. Relações filogenéticas dos membros basais da linhagem Sauropodomorpha. Modificado de Langer et al. (2010).	33
Figura 5. Localização das rochas triássicas aflorantes no estado do Rio Grande do Sul e abrangência da Bacia do Paraná sobre o território brasileiro e sobre outros países da América do Sul. Modificado de Soares et al. (2011).....	34
Figura 6. Coluna estratigráfica da Bacia do Paraná. Fonte: Milani et al. (2007).	37
Figura 7. Coluna cronoestratigráfica do Triássico do sul do Brasil, apresentando a bioestratigrafia proposta por Soares et al. (2011) com as quatro Zonas de Associação Faunísticas (AZ) baseadas na fauna de tetrápodes. Modificado de Soares et al. (2011). Abreviações: Any, Anisiano; Car, Carniano; Ind, Induano; Lad, Ladiniano; Nor, Noriano; Ole, Olenekiano; Rha, Rhaetiano.	40
Figura 8. Espécimes de UFSM11326. A) Úmero em vista lateral; b) Metatarsal III em vista dorsal; c) Falange ungueal em vista lateral; d) Arco neural de uma vértebra dorsal posterior pré-sacral em vista dorsal; e) Centro vertebral em vista lateral. Escala referente à 1cm.	42
Figura 9. Úmero direito. A) Vista medial; b) Vista lateral. Abreviações: hd - cabeça; dc - crista deltoide; dc - crista deltopeitoral; rc - côndilo radial; uc - côndilo unar; icg - sulco intercôndilo; mtu - tuberosidade medial. Escala referente à 1cm.	44
Figura 10. Metatarsal III. A) Vista caudal/plantar; b) Vista cranial/dorsal. Abreviações: lmc - constrição latero-medial; ms - ombro medial; g - gínglimoide; dp - porção distal; pp - porção proximal; dhf - fossa hiperextensora dorsal; cf – fossas colaterais. Escalas referentes à 1cm.....	46
Figura 11. Arco neural da vértebra dorsal pré-sacral. A) Vista dorsal; b) Vista lateral. Abreviações: poz – poszigapófise; as – apófise espinhal; d – diapófise; pa – parapófise; prz – prezigapófise; cdf – fossa centrodiapofisial; acdl – lâmina centrodiapofisial; adf – fossa diapofisial anterior. Escalas referentes à 1cm.	48

Figura 12. A) Arco neural em vista ventral; b) Suturas serrilhadas do arco neural em destaque com visualização do hiposfeno. Abreviações: ss – suturas serrilhadas; hip – hiposfeno. Escalas referentes à 1cm.	52
Figura 13. Pontos de seção em vista transversal das amostras do úmero com ampliação a direita em (A) e metatarsal III em (B) também ampliada a direita. Ambas foram utilizadas na análise osteohistológica apresentando cavidade medular totalmente substituída. Escalas referentes a 0,5 cm.	53
Figura 14. Seção transversal do úmero demonstrando o córtex parcialmente substituído por sedimento, com complexo ósseo fibrolamelar e vascularização reticular. Escalas referentes à 400µm.	54
Figura 15. Seção transversal do metatarsal III apresentando um complexo ósseo fibrolamelar com setas indicando áreas com remodelamento secundário. Escalas referentes à 400µm.	55

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	15
2 OBJETIVOS	17
2.1 Objetivo Geral	17
2.2 Objetivos Específicos	17
3 MATERIAL E MÉTODOS	18
3.1 Material	18
3.2 Métodos	18
4 UM BREVE HISTÓRICO SOBRE PALEOHISTOLOGIA	20
5.1 Marcas de Crescimento	27
6 DINOSSAUROS TRIÁSSICOS DO SUL DO BRASIL	29
6.1 O Surgimento dos Dinossauros	29
6.3 Gigantismo e Nanismo em Dinossauros	32
7. GEOLOGIA REGIONAL	34
7.1 Evolução Estratigráfica da Bacia do Paraná	34
7.2 Estratigrafia da Supersequência Santa Maria	38
7.3 Bioestratigrafia da Supersequência Santa Maria	39
8 IMPLICAÇÕES SOBRE A MORFOLOGIA DE UFSM11326	41
8.1 Aspectos Tafonômicos	41
8.2 Descrição e Comparação Osteológica	43
8.2.1 Úmero	43
8.2.2 Metatarsal III	44
8.2.3 Arco Neural	46
8.2.4 Centro Vertebral	48
9 DIAGNOSE	49
9.1 Sistemática Paleontológica	49
10 ANÁLISE DE FECHAMENTO DAS SUTURAS VERTEBRAIS DE UFSM11326	50
11 CLASSIFICAÇÃO PALEOHISTOLÓGICA DE UFSM11326	53
11.1 Descrição Osteohistológica do Úmero	53
11.2 Descrição Osteohistológica do Metatarsal III	54
11.3 Interpretação Paleohistológica de UFSM11326	55
11.4 Comparações Paleohistológicas entre Sauropodomorpha	57
12 CONCLUSÃO	59
REFERÊNCIAS	60

1 INTRODUÇÃO

A histologia óssea tem sido utilizada como uma ferramenta que pode fornecer informações substanciais sobre a paleobiologia dos animais fósseis (CHINSAMY et al., 2009). Vários aspectos da história de vida de vertebrados extintos podem ser inferidos a partir da microestrutura do osso fossilizado. Por meio da análise histológica, é possível inferir as adaptações no estilo de vida, os gradientes e estratégias de crescimento, indicar o seu estágio ontogenético e, portanto, compreender vários aspectos de sua fisiologia, ontogenia e filogenia (ERICKSON; TUMANOVA, 2000; CHISAMY, 2005). A quantidade e o tipo de tecido ósseo encontrado nessas estruturas fósseis são importantes para entender como se deu o seu desenvolvimento e a ligação existente com o estágio ontogenético dos indivíduos.

O osso é caracterizado por apresentar uma excelente preservação histológica quando fossilizado. Sua estrutura é composta por tecido conjuntivo mineralizado (tecido ósseo), produzido pela deposição de hidroxiapatita (CHINSAMY; DODSON, 1995), fosfato de cálcio cristalino e internamente por osteócitos, numerosos canais, vasos sanguíneos e linfáticos. Após a morte do animal, os componentes orgânicos, incluindo as células e os vasos sanguíneos se decompõem, enquanto a parte inorgânica torna-se fossilizada, mantendo sua microestrutura e preservando a forma daquelas decompostas (CHINSAMY, 1997).

Os ossos podem mostrar marcas de crescimento, dentre elas as mais comuns são as linhas de pausa de crescimento (LAGs), que indicam uma parada total do crescimento observável pela deposição óssea, mesmo que por duração desconhecida (RIMBLOT-BALY et al., 1995), e os *annuli*, que podem ser formados por uma ou mais camadas de osso paralelo fibroso ou de osso lamelar indicando períodos de crescimento lento (PADIAN; LAMM, 2013).

Através de suposições bem fundamentadas de ciclicidade de crescimento anual (CASTANET et al., 1993; CHINSAMY, 1993), os registros de marcas de crescimento podem ser quantificados, técnica esta denominada de esqueletocronologia (CASTANET et al., 1993; CASTANET, 1994; RICQLÈS, 1980;).

Os registros de crescimento estão contidos em cada tipo de osso, isso porque, cada um está ligado a uma determinada taxa de deposição, uma relação conhecida como Regra de Amprino (CASTANET et al., 2000; MARGERIE et al., 2002; PADIAN et al., 2001; RICQLÈS et al., 1991; SANDER, 2000). Em linhas gerais, existem quatro grupos principais de tecido ósseo: tecido ósseo fibrolamelar sem linhas de pausa de crescimento, que indicam rápido crescimento; tecido ósseo fibrolamelar com linhas de pausa de crescimento, indicando

taxas de crescimento intermediário; e osso lamelar e osso paralelo fibroso, encontrado em indivíduos com baixas taxas de crescimento (CASTANET et al., 2000; MARGERIE et al., 2002; PADIAN; LAMM, 2013; RICQLÈS et al., 1991;).

Neste trabalho, serão estudados pequenos fósseis de Sauropodomorpha encontrados em camadas de arenitos avermelhados que caracterizam o Membro Alemoa da Formação Santa Maria, Triássico Superior, no Estado do Rio Grande do Sul. Estes fósseis são de grande importância por apresentarem características morfológicas que os inserem dentre os Sauropodomorpha, porém, a grande curiosidade refere-se ao tamanho reduzido que os ossos apresentam. Através de técnicas paleohistológicas, busca-se investigar se eles são referentes a espécies que apresentavam pequeno tamanho, indicando algum tipo de nanismo, ou se esses fósseis sugerem indivíduos em estágios ontogenéticos iniciais de seu desenvolvimento. Através da análise estudos osteohistológica desses pequenos ossos, surge a oportunidade para identificar os padrões e taxas de crescimento nesse espécime, além de sua posição taxonômica dentro dos Archosauromorpha, podendo assim, elucidar muitas questões ainda desconhecidas a respeito dos pequenos indivíduos que habitavam o Sul do Brasil durante o Triássico Superior.

2 OBJETIVOS

2.1 Objetivo Geral

O objetivo principal do presente trabalho é analisar o estágio ontogenético de pequenos ossos de Archosauromorpha encontrados na Formação Santa Maria do Triássico Superior do Sul do Brasil, através de cortes histológicos de materiais constantes na coleção paleontológica da Universidade Federal de Santa Maria, visando também, através das características morfológicas, posiciona-los taxonomicamente.

2.2 Objetivos Específicos

- Identificar em que estágio ontogenético os pequenos ossos se apresentam, perinatais, juvenis, subadultos, adultos ou senis.
- Analisar como se dava o crescimento (formas e taxas) nestes Archosauromorpha do Triássico.
- Comparar possíveis semelhanças entre os pequenos ossos de Archosauromorpha a serem analisados com ossos de Sauropodomorpha encontrados no Sul do Brasil.
- Posicionar taxonomicamente os pequenos ossos.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Material

Os exemplares utilizados nessa dissertação estão tombados na coleção paleontológica do Departamento de Geociências da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM). O espécime UFSM11326 foi coletado em meio a arenitos avermelhados no afloramento Cerro da Alemoa, característicos do Membro Alemoa da Formação Santa Maria (ANDREIS et al., 1980), litologias superiores da Supersequência Santa Maria (ZERFASS et al., 2003), referentes ao estado do Rio Grande do Sul (RS).

O material é composto por ossos de tamanho reduzido com dimensões menores que 57mm que foram encontrados por João Batista, que no ano de 1999 fazia parte do corpo técnico do Laboratório de Estratigrafia e Paleobiologia da UFSM. Todo o conjunto de ossos foi encontrado em um mesmo bloco de arenito *in situ*. Compõe este espécime um úmero direito, o metatarsal III direito, a extremidade proximal de uma falange ungueal, um arco neural quase completo de uma vértebra pré-sacral e um centro vertebral pré-sacral.

3.2 Métodos

O ponto de partida para as análises desse material se deu com a replicação das técnicas proposta por Chinsamy; Raath (1992) e Sayão (2003) para preparação de lâminas paleohistológicas. Com base nessa metodologia, todos os ossos foram medidos, fotografados, moldados, replicados e descritos antes de serem seccionados. Após as análises, os moldes e réplicas serão depositados na Coleção Paleontológica do Laboratório de Estratigrafia e Paleobiologia do Departamento de Geociências da UFSM. Com estes cuidados, as informações morfológicas, assim como as proporções originais do material utilizado não são perdidas após a retirada das seções dos ossos longos do espécime.

Os ossos longos disponíveis para análise (úmero e metatarsal III) foram colocados em uma forma e envolvidos por resina acrílica. Esta tem a função de proporcionar maior rigidez aos ossos que serão seccionados, evita que os ossos se quebrem durante o processo à medida que penetra pelos poros e envolve o material a ser analisado. Após a retirada dos ossos da forma, eles foram cortados e passaram pela primeira etapa de polimento em um dos lados da amostra que seria colado na lâmina de vidro.

Posteriormente as seções foram coladas em lâmina de vidro e desbastadas mais uma vez em uma politriz, utilizando lixas de diferentes granulações, iniciando sempre com uma lixa mais grossa de menor numeração e substituindo-a por lixas cada vez mais finas de

maiores numerações. Esta prática busca sempre a obtenção de uma superfície polida e lisa sem a presença de imperfeições como ranhuras profundas que possam dificultar a visualização das microestruturas ósseas à medida que estas puderem ser observadas ao microscópio óptico.

Duas lâminas delgadas foram confeccionadas e utilizadas para as análises e comparações osteohistológicas com outros espécimes de Sauropodomorpha encontrados em sedimentos triássicos do RS e da Europa. Posteriormente, essas lâminas serão tombadas e permanecerão na coleção paleontológica do Laboratório de Biodiversidade da Universidade Federal de Pernambuco – Centro Acadêmico de Vitória.

A segunda etapa de análises iniciou-se com o levantamento bibliográfico sobre as espécies já catalogadas de vertebrados fósseis de pequeno porte constantes na Formação Santa Maria do Estado do Rio Grande do Sul, servindo de arcabouço teórico para as comparações morfológicas realizadas neste trabalho.

O levantamento de espécimes de Sauropodomorpha que viveram durante o Triássico foi realizado com o intuito de comparar possíveis espécies coletadas em estratos de idades semelhantes à idade do afloramento onde foi encontrado UFSM11326, a fim de tentar posicioná-lo entre dinossauros basais ou derivados encontrados para o período. Atentando-se para a conjuntura das porções de terra daquele momento geológico do planeta, são citados neste trabalho espécimes também triássicos, porém, originários de outros continentes como África e Europa, espécimes referentes à América do Norte, e espécimes encontrados em formações correlatas de mesma idade na América do Sul.

As comparações morfológicas possíveis foram realizadas através da análise no úmero, no metatarsal III e no arco neural de uma vértebra dorsal pré-sacral. Assim são observadas proporções e feições referentes aos mesmos ossos nos seguintes espécimes: *Plateosaurus engelhardti* (Galton, 1990), *Saturnalia tupiniquim* (Langer, 1999), *Unaysaurus tolentinoi* (Leal et al. 2004), *Riojasaurus incertus* (Bonaparte, 1971), *Thecodontosaurus antiquus* (Benton et al., 2000), *Herrerasaurus ischigualastensis* (Nesbitt et al., 2009), *Eoraptor lunensis* (Serenio et al., 1993), *Coelophysis bauri* (Cope, 1889) e *Staurikosaurus pricei* (Colbert, 1970).

4 UM BREVE HISTÓRICO SOBRE PALEOHISTOLOGIA

Os primeiros estudos relacionados com histologia óssea foram impulsionados pela invenção do microscópio de luz, no século XVII, com os holandeses Hans e Zacarias Janssen (SCHELLNHUBER, 1999). O conhecimento sobre a microestrutura óssea se desenvolveu em paralelo com o avanço da tecnologia em microscopia, desde o microscópio de luz, microscópio com luz polarizada e, mais recentemente, ao MEV (CHINSAMY, 2005).

O primeiro trabalho onde foram reconhecidas as lacunas dos osteócitos em fósseis de *Iguanodon* (MANTELL, 1825) foi realizado por QUEKETT (1855), as quais foram referidas por ele como "células ósseas" (CHINSAMY, 2005). No início os estudos tinham apenas caráter descritivo, já que análises comparativas dos dados histológicos e suas implicações paleobiológicas ainda não eram realizadas naquela época (ERICKSON; TUMANOVA, 2000).

Só algum tempo trabalhos sistemáticos realizado por Seitz (1907) sobre a microestrutura óssea ampliaram a descrição sobre a, descrevendo a histologia óssea em *Megalosaurus* (OWEN, 1883), *Iguanodon* (MANTELL, 1825) e *Trachodon* (LEIDY, 1868). Neste trabalho, são descritas ainda diferenças entre canais vasculares primários e secundários no osso compacto, sendo também o primeiro a fornecer uma descrição de zoneamento ósseo em dinossauros, identificando-o em *Allosaurus* (MARSH, 1884) e *Stegosaurus* (MARSH, 1887).

Um grande avanço nos estudos ontogenéticos ocorreu com o trabalho realizado por NOPSCA; HEIDSIECK, (1933), no qual foi utilizada a microestrutura óssea para identificar diversas classes ontogenéticas entre juvenis e indivíduos imaturos de Hadrossauros. Já nessa época, havia ocorrido um grande avanço nos estudos relacionados com a organização fibrilar, com a utilização de ossos de *Plateosaurus* (MAYER, 1837) e *Brachiosaurus* (RIGGS, 1903) para desenvolver conceitos de osso laminar e estabelecer o real significado de ósteons primários e secundários (GROSS, 1934).

Em 1947, o pesquisador Italiano Amprino propôs que as diferenças encontradas no tipo de tecido ósseo são resultado de uma variação na taxa de deposição óssea, e esta, não é determinada apenas pela quantidade de tecido ósseo depositado, mas também influenciada pela organização fibrilar. Assim, o tecido ósseo é um tecido vivo que registra diretamente a sua taxa de formação ao longo da existência dos indivíduos. De acordo com esta hipótese, uma baixa taxa de formação óssea resultaria em um tecido lamelar. Este é caracterizado por um arranjo organizado das fibras de colágeno e dos osteócitos, os quais tendem a ser mais

achatados. Ao contrário, uma alta taxa de formação óssea resultaria em um tecido fibrolamelar, caracterizado pelo arranjo aleatório tanto das fibras do colágeno como também dos osteócitos. Esta hipótese é amplamente aceita para identificar a taxa de formação óssea a partir do tipo de tecido depositado, sendo conhecida como regra de Amprino (AMPRINO, 1947).

Já na década de 1950, os americanos Donald Brown e Sidney Enlow publicaram uma série de trabalhos onde foi documentado e fornecido um melhor entendimento sobre os padrões histológicos ocorrentes entre os maiores grupos de vertebrados. Dentre estas contribuições, destacam-se temas como a influência dos padrões evolutivos da paleohistologia, a histologia óssea comparativa e a biologia óssea. A análise comparativa entre animais recentes e fósseis, mostrou a grande variabilidade apresentada pelo tecido ósseo (histovariabilidade). Porém, os resultados obtidos com esta abordagem comparativa não possibilitaram o reconhecimento de uma relação entre o tamanho corporal e o padrão de tecidos ósseos. Os trabalhos de Enlow e Brown exerceram uma grande influência sobre os estudos subsequentes e mudaram a interpretação das causas da histovariabilidade, desde explicações filogenéticas e outras mais funcionais como a ontogenia. Além disso, seus trabalhos histológicos comparativos realizados principalmente com dinossauros, deram um grande impulso na área da osteohistologia e muitas informações paleobiológicas, a partir das análises histológicas começaram a ser inferidas (CONKLIN et al., 1965).

Em meados de 1962, Currey descreveu o tecido ósseo de Prossaurópodes, verificando que estes eram densamente vascularizados, e ainda mais vascularizados do que o encontrado em répteis modernos (com exceção de aves), equivalente aos encontrados em mamíferos recentes de tamanho similar. Currey postulou que talvez esse alto nível de vascularização encontrado nos prossaurópodes poderia estar relacionado com especializações fisiológicas que não são vistas nos répteis atuais (CURREY, 1962).

Em 1963, Enlow publicou seu livro mais famoso intitulado *Principles of Bone Remodeling*, onde há mudança de uma abordagem extensivamente comparativa, para uma análise intensiva em modelos ósseos, selecionando apenas poucas espécies. Esta nova abordagem nos estudos histológicos mostrou a influência da ontogenia na histovariabilidade. Assim, o autor relacionou em vez da estrutura e função, uma explicação mais completa de remodelamento e crescimento de uma maneira funcionalmente significativa (ENLOW, 1963).

Em 1969, Donald Enlow realizou uma detalhada revisão sobre a microestrutura óssea de répteis recentes e fósseis. Ele ilustrou a microestrutura de uma costela de *Triceratops* mostrando a ocorrência de reconstrução secundária, notando que a presença extensiva de

remodelação Harvesiana é em geral uma característica encontrada tanto nos dinossauros ornitíscuios quanto nos saurísquios (ENLOW, 1969).

Já no início dos anos 1970, Ricqlès avançou para o campo da paleohistologia, estudando uma gama de tetrápodes extintos, incluindo terápsidos não-mamalianos e dinossauros não-avianos. Como resultado de sua tese de doutorado, foram publicados 12 artigos nos *Annales de Paléontologie* de 1968 até 1981, sob o título geral *Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes* (RICQLÈS, 1968, 1969, 1972, 1974a, 1975, 1976b, 1977a, 1977b, 1978a, 1978b, 1981). Estes trabalhos foram inovadores por analisarem a geração de tecido ósseo e a forma como este cresce dentro do esqueleto apendicular, explicando como um único osso pode expressar diferentes subtipos de tecidos em diferentes regiões, bem como a presença de diferentes subtipos de tecidos durante o desenvolvimento até chegar a maturidade do indivíduo.

Em seus trabalhos, Ricqlès (1974b, 1976a, 1980) ao analisar a distribuição do tecido ósseo em diferentes grupos de tetrápodes, observou que o tecido ósseo compacto dos dinossauros é composto por tecido fibrolamelar, apresentando remodelação Harvesiana, diferente do tecido lamelar típico dos répteis, e sendo mais parecido com o tecido encontrado em mamíferos e aves, que apresentam alta taxa de crescimento e rápida deposição óssea.

Robin Reid em 1981 contestou tal afirmação, e anunciou em seu trabalho a presença de tecido lamelar em dinossauros saurópodes, fato que acabou chamando atenção, pois a ideia que começava a ser aceita na época afirmava que o tecido ósseo depositado em dinossauros seria resultado de altas taxas de deposição, semelhante ao encontrado em animais endotérmicos. Reid também publicou uma série de artigos relacionando a microestrutura óssea com a fisiologia (REID, 1984a, 1984b, 1987) e crescimento (REID, 1997a) em dinossauros.

No final dos anos 1980, John R. Horner descreve em seus trabalhos uma série ontogenética de esqueletos de um dinossauro indeterminado com presença de embriões até indivíduos adultos, o que o estimulou a estudar o crescimento e o desenvolvimento destes animais (HORNER; GORMAN, 1988; HORNER; MAKELA, 1979).

A partir dos anos 1990 Ricqlès e Horner em parceria passaram a intensificar as pesquisas sobre o crescimento e evolução do tecido ósseo de forma mais abrangente, analisando não só uma espécie, mas todo o grupo dos arcossauros. Com isso, eles identificaram quatro fatores que parecem controlar a presença de determinados tecidos ósseos numa certa região: ontogenia, filogenia, meio ambiente e fatores mecânicos (HORNER et al., 1999).

5 CLASSIFICANDO A MATRIZ ÓSSEA

Seguiremos a classificação tipológica de Francillon-Vieillot et al. (1990), que caracteriza os sistemas baseando-se na organização vascular da matriz mineralizada, resultando em uma variedade de padrões organizacionais. Assim, neste trabalho será utilizado o termo complexo ósseo fibrolamelar ou osso fibrolamelar em substituição ao termo osso plexiforme descrito anteriormente por Enlow; Brown, (1957) e por Currey, (1960). Porém, termos antigos serão usados apenas para descrição da orientação vascular.

Ossos longos podem ser divididos em duas regiões, a diáfise ou eixo, e a epífises, que são as duas extremidades (Fig. 1). A região de transição entre as epífises e diáfise é chamada metáfises. A diáfise de um osso longo consiste do córtex, a área de osso esponjoso interior, e a cavidade medular, localizado aproximadamente no centro do osso. Epífises e metáfises consistem, sobretudo, de osso esponjoso (CASTANET et al., 1993; CHINSAMY, 1994; RICQLÈS et al., 1991).

O córtex é geralmente constituído por tecido ósseo primário, o qual pode ser estruturado com vários tipos de ossos. Sob o microscópio, osso primário sempre contém osteócitos claramente visíveis ligados por uma densa rede de canalículos. Os espaços para os vasos sanguíneos são visíveis a olho nu, chamados de canais vasculares. O seu número depende do tecido ósseo, bem como da espécie, e eles podem apresentar orientações variáveis (Fig. 1). Assim, um tipo de osso específico não só é caracterizado pelo seu tecido ósseo, o sistema vascular também é muito importante para a classificação e interpretação. Quando um canal vascular é delimitado por tecido ósseo primário, ele é chamado de ósteon primário. No entanto, o tecido ósseo pode também ser avascular (PADIAN; LAMM, 2013).

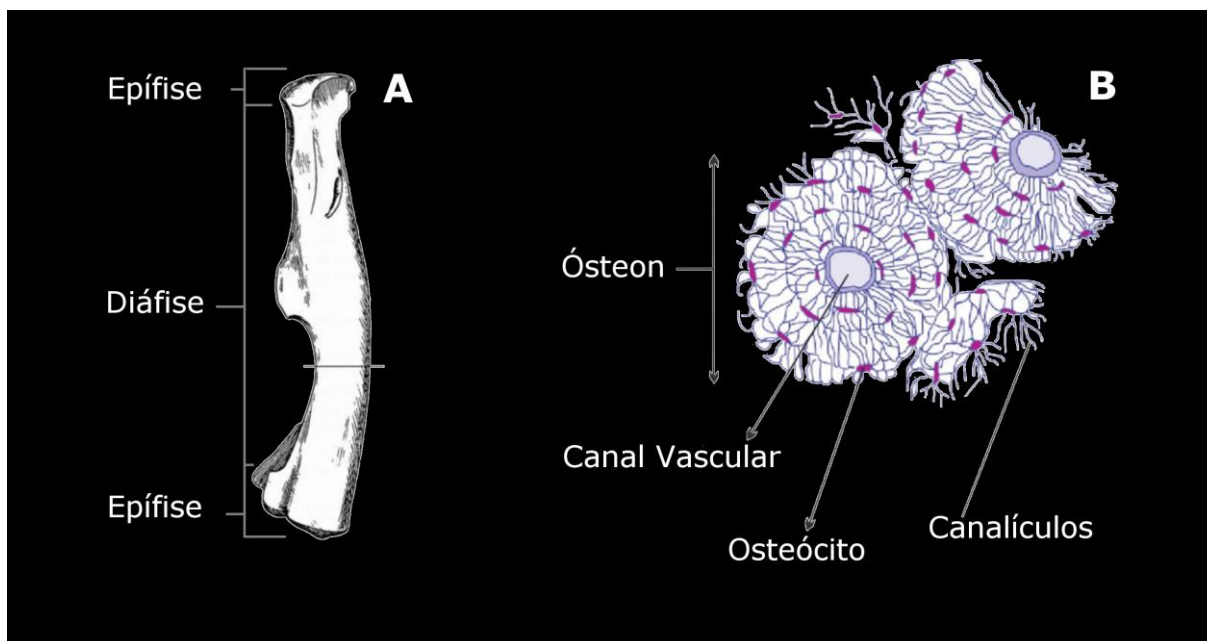


Figura 1. Porções de um osso longo e região de seção convencionalmente adotada na osteohistologia em A. Níveis de organização microestrutural do osso em B. Modificado de Stein (2010).

Estruturalmente o complexo fibrolamelar caracteriza-se por apresentar uma rede vascular incorporada, sendo normalmente definido como um complexo ósseo composto por um feixe de tecido fibroso e interceptado por ósteons primários em varias orientações. Dependendo do arranjo dos ósteons primários, o tecido fibrolamelar pode ser subdividido em: laminar, plexiforme, radial e reticular (Fig. 2). Como ocorrem com os tipos de vascularização, os tipos de tecido ósseo do complexo fibrolamelar não são inteiramente separados e diferentes. Em um único osso pode ocorrer a presença de características intermediarias entre dois tipos de tecido. Também é comum observar tecido fibrolamelar na porção mais profunda do córtex em indivíduos adultos (ou próximo ao tamanho adulto) limitado por tecido lamelar ou paralelo fibroso predominantemente próximo a superfície periosteal (CHINSAMY, 2005).

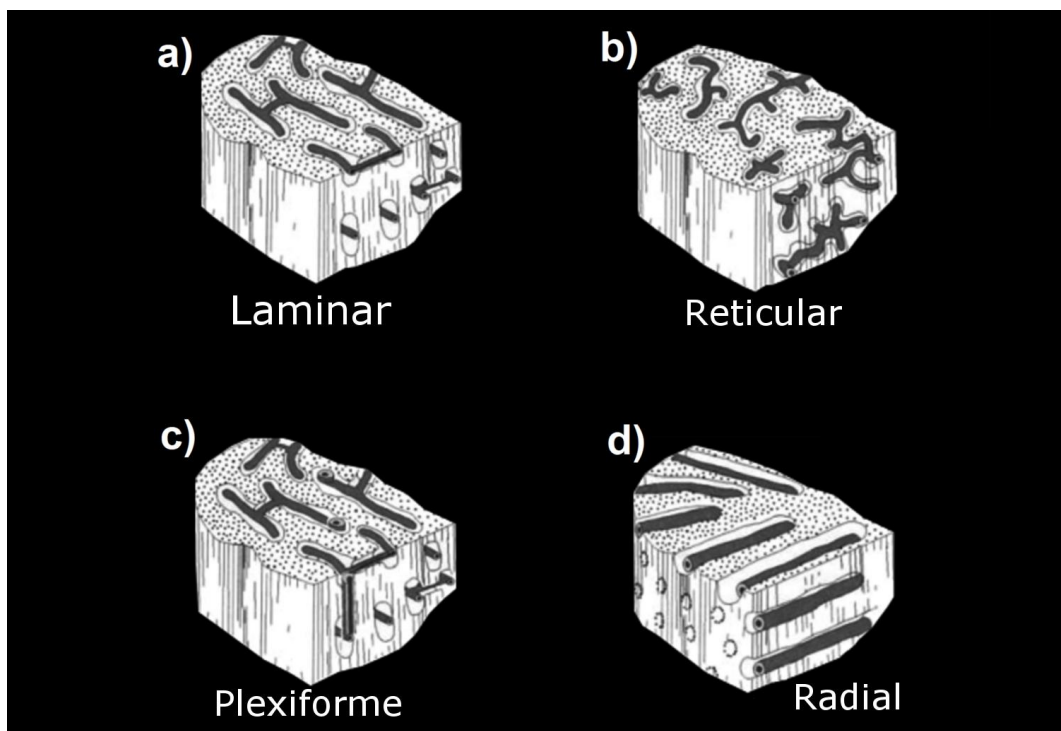


Figura 2. Padrões vasculares encontrados no complexo ósseo fibrolamelar. Modificado de Stein (2010).

No osso lamelar a matriz óssea consiste de finas camadas (lamelas) de fibras colágenas estreitamente compactadas, sendo por isso, um tecido altamente organizado espacialmente. As lamelas são depositadas em um padrão de camadas compactadas e com fibras colágenas alternando a direção de deposição em cada camada concêntrica. Marcas de crescimento são comumente observadas nesse tecido, e seu nível de aposição óssea é um dos mais baixos. O osso lamelar pode formar uma grande porção de osso primário compacto em vertebrados e mamíferos de pequeno tamanho, e pode também ser encontrado dentro de outro tipo de osso (PADIAN; LAMM, 2013).

Semelhante ao osso lamelar, a matriz do (osso paralelo fibroso), contém as fibras colágenas estreitamente compactadas arranjadas em paralelo com a mesma direção. A matriz do osso paralelo fibroso é lentamente depositada, e parece ser intermediária entre o tecido ósseo fibroso e osso lamelar (FRANCILLON-VIEILLOT et al., 1990). Tanto o osso lamelar quanto o osso paralelo fibroso são frequentemente associados a tartarugas, crocodilos, e outros répteis, mas estes ossos, também são encontrados em muitos mamíferos (PADIAN; LAMM, 2013).

Diferente do osso lamelar ou do osso paralelo fibroso, a matriz do tecido ósseo fibroso consiste de fibras colágenas altamente desorganizadas de tamanho variado, arranjadas frouxamente e de forma aleatória. Essa falta de organização é um reflexo das rápidas taxas de

deposição do tecido ósseo, por isso é o tipo de osso depositado mais rapidamente. Consiste de tecido ósseo mais frequente em animais imaturos com altas taxas de crescimento, apresenta elevada vascularização e porosidade, contendo frequentemente muitas cavidades primárias ou Harvesianas (PADIAN; LAMM, 2013).

Em uma compilação de estudos comparativos em animais modernos, observou-se que diferentes taxas de deposição óssea resultaram na formação de diferentes tipos de ossos. Na referida análise de dados sobre deposição óssea de vertebrados, Ricqlès et al. (1991) descobriram que a formação de tecido ósseo fibroso frequentemente excede a deposição de $40\mu\text{m}/\text{dia}$, mas pode também formar até $5\mu\text{m}/\text{dia}$, enquanto o osso paralelo fibroso é geralmente formado entre 0.10 a $0.5\mu\text{m}/\text{dia}$, e os resultados do osso lamelar mostraram taxas que não ultrapassaram $30\mu\text{m}/\text{dia}$, mas, podendo ocorrer também a partir de taxas de deposição óssea tão baixas quanto $0.04\mu\text{m}/\text{dia}$. Estes dados demonstram que existe uma sobreposição substancial de taxas nas quais os diferentes tecidos ósseos se formam (CHINSAMY, 2005).

O tecido ósseo secundário é resultado da substituição de tecido ósseo primário por osso secundário em um processo chamado de remodelamento. Inicialmente, o remodelamento começa com a erosão dos ossos pelos osteoclastos ao longo dos canais vasculares (reabsorção). Após a diminuição da reabsorção, toda a cavidade, até mesmo o canal vascular original, é preenchido por osso depositado centripetamente, e passa a ser chamado de ósteon secundário ou canal Harvesiano. Normalmente, quanto maior a cavidade, mais jovem é o ósteon secundário. Ósteons secundários podem ser facilmente distinguidos dos ósteons primários por uma linha de reabsorção ou linha de cimentação em torno deles. Osso Haversiano se forma após várias gerações de ósteons secundário depositados, sendo também denominadas secundárias as deposições posteriores de osso secundário (CHINSAMY, 1994).

O significado funcional da reconstrução e remodelamento não é totalmente claro ainda, mas parece estar ligado às tensões mecânicas e fisiológicas que o osso, ou uma parte dele, tem que suportar durante a sua vida. Além disso, parece ser um processo gradual, relacionado com a idade do tecido num local específico. Portanto, o remodelamento não é uma característica de uma espécie, ou específica de um osso, ocorrendo principalmente em indivíduos adultos, mas encontrado também em indivíduos jovens (RICQLÈS et al., 1991; CASTANET et al., 1993; CHINSAMY et al., 1994).

5.1 Marcas de Crescimento

A estrutura geral do osso primário fornece acesso direto sobre a forma de deposição óssea, ou seja, se esta ocorreu de forma contínua ou cíclica. A deposição cíclica fica evidente na região do osso compacto, com formação de distintos anéis de crescimento conhecidos também como marcas de crescimento, ou ainda, podem resultar em bandas formadas por diferentes tipos de tecido ósseo (CHINSAMY et al., 2005).

As marcas de crescimento indicam uma variação ou pausa das taxas de crescimento ósseo, e elas são depositadas ciclicamente na matriz do osso lamelar ou osso paralelo fibroso (comumente encontradas na matriz do tecido ósseo de dinossauros e alguns outros vertebrados terrestres). Marcas de crescimento cíclicas (ou linhas de pausa) são normalmente delimitadas por zonas de crescimento. Uma zona representa um período de deposição numa taxa de crescimento relativamente elevado e pode consistir de qualquer tipo de osso ou padrão vascular (CHINSAMY et al., 2005; PADIAN; LAMM, 2013).

Um *annuli* pode ser formado por uma ou mais camadas, tanto de osso lamelar ou Osso paralelo fibroso, representando um período de lento crescimento sendo mais estreito que uma zona. As linhas de pausa de crescimento (LAGs) representam uma parada completa do crescimento, na qual, pode ocorrer alguma reabsorção óssea. Quando ocorrem períodos de taxas elevadas de crescimento alternadas por momentos de lento crescimento, ou por períodos de parada total do desenvolvimento ósseo, utiliza-se o termo bandas. Estas são formadas por zonas e por marcas de crescimento, que podem ser compostas por *annuli* e/ou LAGs (CHINSAMY et al., 2005; PADIAN; LAMM, 2013).

A deposição contínua, ocorre sem a formação de ciclos de crescimento na região do osso compacto. Neste tipo de deposição o tecido pode ser totalmente fibrolamelar ou apresentar uma proporção de osso lamelar e/ou de osso paralelo fibroso (CHINSAMY, 1997; CHINSAMY et al., 2005).

Entre os répteis existentes atualmente, encontra-se geralmente uma única zona e/ou *annuli* formada por ano. Experimentos utilizando marcadores verificaram que os padrões de deposição óssea são relatados sazonalmente, com a formação de zonas durante os meses mais quentes e *annuli* durante períodos desfavoráveis. Apesar da possibilidade de ocorrência de linhas acessórias ou linhas duplas (*double*) no tecido ósseo como resultado de ciclos bianuais em animais que vivem em elevadas altitudes (CAETANO, 1999), não há relatos da formação de uma LAG em um intervalo de dois anos, confirmando as suposições de que as LAGs em vertebrados fósseis foram provavelmente anuais (CHINSAMY et al., 2005).

Portanto, através da contagem de marcas de crescimento ciclicamente depositadas conservadas na microestrutura dos ossos representadas por zonas e *annuli*, podemos obter a idade do animal usando um método conhecido como esqueletocronologia (CHINSAMY et al., 2005). Esta técnica vem sendo aplicada em crocodilos (HUTTON, 1986) e em vários Lepdosauria atuais (CASTANET; SMIRINA, 1990), sendo hoje, um método padrão para observar o envelhecimento de vertebrados ectotérmicos (CASTANET et al., 1993; CHINSAMY et al., 1994; RICQLÈS et al., 1991), e quase a única maneira de fazê-lo em vertebrados extintos (CASTANET, 1994).

6 DINOSSAUROS TRIÁSSICOS DO SUL DO BRASIL

6.1 O Surgimento dos Dinossauros

A passagem do Permiano para o Triássico está marcada por grandes mudanças no cenário mundial e que ocasionaram a extinção de cerca de 90% da vida na Terra (RAGE, 1988; RAUP; SEPKOSKI, 1986). Os grandes blocos de terra estavam reunidos durante o Triássico proporcionando grandes áreas intercontinentais e, portanto, mudanças para um clima mais árido no interior do continente. Formas tetrápodas de climas mais úmidos como grandes procolofonídeos e répteis aquáticos, como os mesossaurídeos, foram substituídos por amniotas quadrúpedes de grande porte capazes de resistir ao novo clima (SCHULTZ, 1998).

A idade das camadas rio-grandenses, segundo seus fósseis, é considerada do Triássico Médio para Superior, nelas, estão contidas importantes unidades deposicionais relacionadas ao surgimento dos dinossauros. Estas camadas apresentam evidências de importantes mudanças climáticas e conseqüentemente faunísticas, que culminaram com o aparecimento dos dinossauros e o desaparecimento de grupos cosmopolitas como os rincossaurídeos (SCHULTZ, 1998).

Os fósseis de dinossauros mais antigos conhecidos no mundo datam do final do Triássico, andar Carniano Médio com idade de 230 milhões de anos atrás (SERENO, 1999). A distribuição destas formas dinossaurianas basais estão registradas em rochas sedimentares em uma região que se estende do sul do Brasil ao norte da Argentina. Os fósseis descobertos nas últimas décadas no sul do Brasil confirmam o início da irradiação e a rápida ascensão dos dinossauros durante este intervalo de tempo.

6.2 O Início da Irradiação dos Dinossauros

O registro Triássico da Formação Santa Maria inclui duas associações faunísticas distintas de idade Ladiniana e Carniana (BARBERENA, 1977; LANGER et al., 2007a). Na primeira associação, *Spondylosoma absconditum* (HUENE et al., 1942) é o único espécime possivelmente considerado como dinossauro. Redescrito por Langer et al. (2010), este material é escasso, e apresenta apenas algumas vértebras isoladas, fato que impossibilita um posicionamento taxonômico mais preciso. Isso abre espaço para comparações com outros grupos de arcossauros como *Pseudosuchia* (GALTON, 2000) ou *Silesauridae* (DZIK, 2003). Se comprovado, *Spondylosoma* seria o mais antigo registro osteológico de dinossauro já encontrado para o Ladiniano (BITTENCOURT; LANGER, 2012).

No Carniano, a irradiação do grupo torna-se evidente no registro fossilífero. Esta distribuição pode ser atribuída às mudanças climáticas ocorridas no final do Triássico, confirmadas pela presença de uma flora mesoxerófita (TURCKER; BENTON, 1982), resultando numa consequente substituição dos rauissúquios carnívoros por formas de menor porte como o herrerassaurídeo *Staurikosaurus pricei* (BITTENCOURT; KELLNER, 2009). Ao mesmo passo, grandes dicinodontes folívoros deram lugar a formas mais generalistas, como rincossauros, pequenos dinossauros onívoros, como *Saturnalia tupiniquim* e outras espécies de maior porte (DA-ROSA et al., 2006). *Saturnalia*, descrito para o Brasil e outro possível espécime registrado para a África do Sul (LANGER et al., 1999), parecem representar juntamente com *Pamphagia protos*, descrito para o Triássico Superior da Argentina, as formas mais basais da linhagem Sauropodomorpha (LANGER et al., 2007b; MARTINEZ; ALCOBER, 2009).

A partir do Noriano a irradiação dos dinossauros torna-se ainda mais evidente, com o registro de novos Sauropodomorpha na Argentina, Europa e África do Sul (BENTON, 1983). *Guaibasaurus candelariesis* (BONAPARTE et al., 2007) é dinossauro que teve um posicionamento bastante discutido por apresentar alguns caracteres de Sauropodomorpha basais e de prossaurópodes. Atualmente é aceito como terópode, tendo sido encontrado na Formação Caturrita, grupo também registrado no Noriano da Argentina, Europa, América do Norte e África do Sul (BITTENCOURT; LANGER, 2012).

Os Prosauropoda foram o grupo mais amplamente distribuído desse período, representados no Brasil por *Unaysaurus tolentinoi*, com registros descritos também para o sudoeste asiático (BUFFETAUT et al., 1995). Os Prosauropoda são conhecidos em todos os continentes, exceto na Antártica (GALTON, 1990), como animais que variam de pequenos (2,5 metros) a grandes (10 metros). Esses animais surgiram como pioneiros rumo ao gigantismo das formas herbívoras dinossaurianas, que tiveram seu auge com os Sauropoda no período Cretáceo. A partir do Carniano Médio para Superior, eles se tornaram comuns, e por isso são encontrados no registro fóssil da Europa (*Thecodontosaurus*, *Azendohsaurus*) e América do Sul (*Saturnalia*, *?Spondylosoma*). Do Triássico Superior a partir do Noriano, até o Jurássico Inferior são conhecidos ainda seis gêneros com representantes na América do Sul, América do Norte, Europa, África e Ásia (GALTON, 1990).

Sacisaurus agudoensis, considerado taxonomicamente um Ornithischia segundo Langer; Ferigolo (2005), foi encontrado entre estratos da porção superior da Formação Santa Maria e início da Formação Caturrita (Fig. 3) (FERIGOLO; LANGER, 2006). Este é

intimamente relacionado à *Silesaurus opolensis* de idade Carniana da Polônia, e assim incluído entre Silesauridae. Alguns autores afirmam que os silesaurídeos seriam dinossauros ornitísquios, formando um clado-irmão aos demais representantes do grupo (LANGER et al., 2007a). Apesar de não terem experimentado uma ampla irradiação durante o Triássico, estes ornitísquios alcançaram uma distribuição mais marcante somente a partir do Jurássico Inferior, sendo o registro osteológico de *Sacisaurus* de extrema importância científica por representar o primeiro registro ósseo do grupo, antes conhecido no Brasil apenas por suas pegadas (BUTLER et al., 2008).

Também coletado na Zona de Associação de *Hyperodapedon*, na porção superior da Formação Santa Maria, *Pampadromaeus barbareni* é referente ao Carniano, apesar de apresentar caracteres comuns aos terópodes, foi considerado um Sauropodomorpha basal após os resultados das análises cladísticas (CABREIRA et al., 2011).

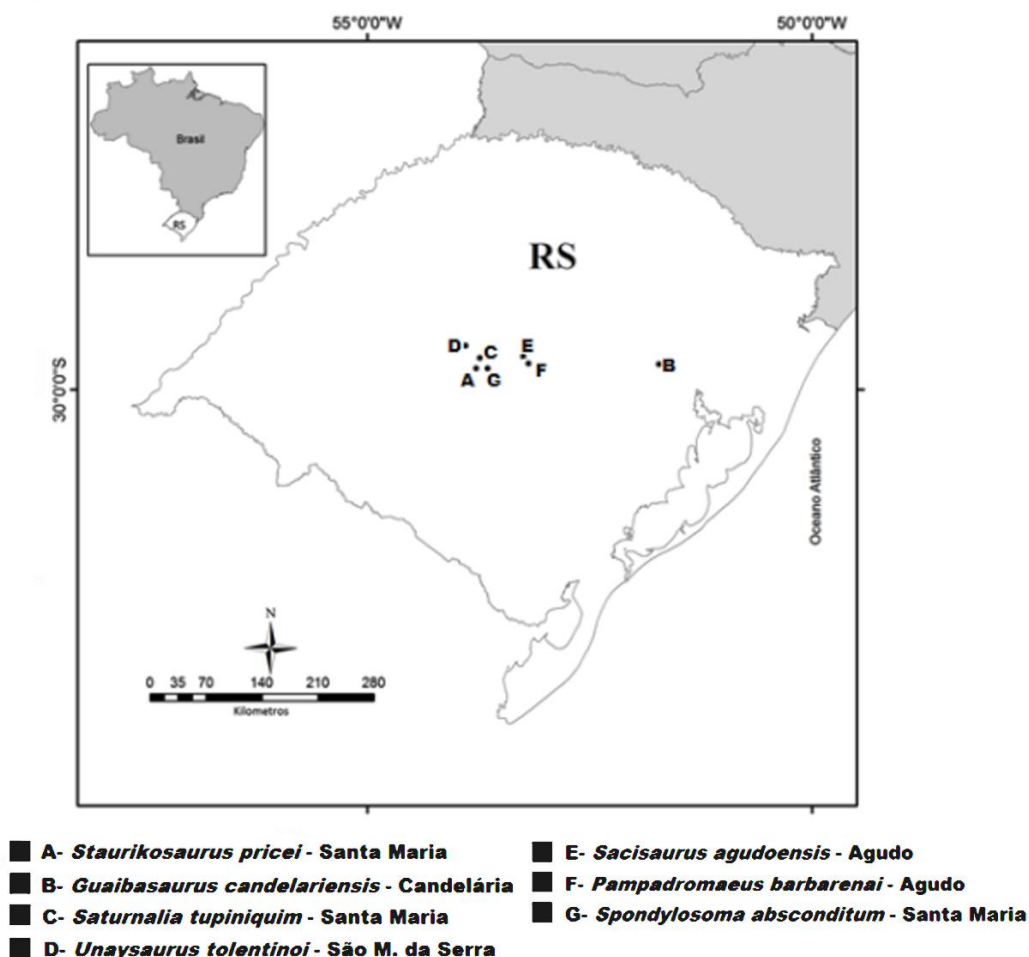


Figura 3. Pontos de coleta dos dinossauros triássicos encontrados no Estado do Rio Grande do Sul. Fonte: o autor.

6.3 Gigantismo e Nanismo em Dinossauros

Sauropodomorpha basais eram os herbívoros dominantes do final Noriano até o final do Jurássico Inferior, quando foram substituídos pelos saurópodes (BARRETT; UPCHURCH, 2005) (Fig. 4).

Muitos autores (CERDA; POL; CHINSAMY, 2013; SANDER; KLEIN, 2005; UPCHURCH; BARRETT; GALTON, 2007;), veem os Sauropodomorpha basais como uma peça fundamental para compreensão do gigantismo em saurópodes, pois, podem informar sobre a condição plesiomórfica a partir da qual eles se tornaram gigantes. Uma das condições plesiomórficas pode ser a plasticidade no desenvolvimento, presentes em *Plateosaurus*, sendo expressa pela pobre correlação do estágio ontogenético com o tamanho dos indivíduos (SANDER; KLEIN, 2005).

Assim como um caráter plesiomórfico também pode ter direcionado outras espécies a adquirirem ao longo do tempo tamanhos cada vez menores, resultando em indivíduos anões. Nos répteis os fenômenos de nanismo são muito comuns devido ao metabolismo ectotérmico e ao crescimento descontínuo em ambientes instáveis, o que possibilita parada do crescimento por longos períodos de tempo (ANDREWS, 1985).

O Nanismo é um fenômeno biológico muito frequente entre os animais, desde as esponjas aos dinossauros (HANKEN; WAKE, 1993), é definido como a evolução de morfótipos adultos em pequeno tamanho. No entanto, o termo "anão" tem duas diferentes conotações que são usadas de acordo com o contexto e o tipo de estudo. É usado para descrever ao mesmo tempo os indivíduos pequenos com problemas fisiológicos ou genéticos (nanismo patológico), ou para espécies animais e vegetais que apresentam pequeno tamanho quando comparadas com formas filogeneticamente próximas de maior tamanho (nanismo filético) (GOULD et al., 2008).

Assim como o gigantismo, o nanismo também pode ser estudado entre os Sauropoda, em *Europasaurus holgeri* (SANDER et. al., 2006), um gênero anão de Titanosauromorpha. Nesse caso específico de nanismo filético, a diferença entre as proporções de *Europasaurus*, que alcançava de 5 a 6 metros de comprimento, para *Brachiosaurus* que chegava a 20 metros, eram extremas. Esse fenômeno evolutivo inverso, conhecido como nanismo insular é sugerido pela paleogeografia para tamanhos diminutos de animais que são relacionados filogeneticamente a animais de grande porte, porém, são encontrados em ilhas, ou pelo menos onde elas existiam no passado. *Europasaurus* viveu durante o Triássico Superior onde hoje é o território da Europa, e antes existia um arquipélago. Segundo Sander et. al. (2006), as ilhas tendem a proporcionar a evolução das espécies para o nanismo por causa da insuficiência de

recursos, desse modo, dinossauros gigantes como os saurópodes, após várias gerações, sofreram uma reversão do crescimento acelerado na evolução do tamanho corpóreo, dirigida para tamanhos menores facilmente adaptáveis a insuficiência alimentar.

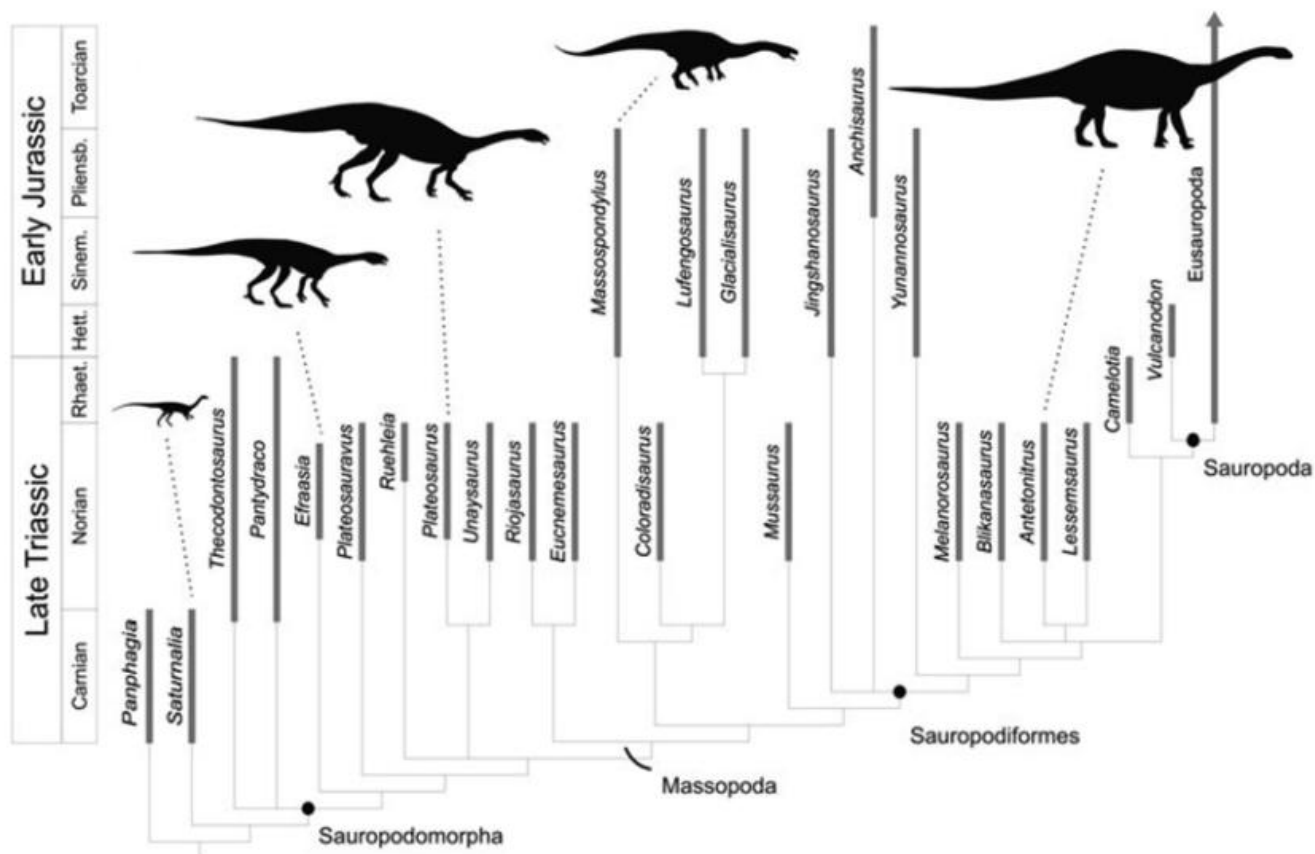


Figura 4. Relações filogenéticas dos membros basais da linhagem Sauropodomorpha. Modificado de Langer et al. (2010).

7. GEOLOGIA REGIONAL

7.1 Evolução Estratigráfica da Bacia do Paraná

A Bacia do Paraná apresenta grande extensão horizontal e vertical, sendo constituída por rochas sedimentares e ígneas formadas entre o Ordoviciano Superior e o Cretáceo Inferior, com a ocorrência local de rochas Cenozoicas (SCHNEIDER et al., 1974). Distribui-se da região Centro-Oeste do Brasil até a Argentina, Uruguai e Paraguai, cobrindo cerca de 1.600.000 km² (Fig. 5). Deposita-se sobre o embasamento cristalino, sendo uma das maiores bacias intracratônicas do mundo (MILANI et al., 1994).

As rochas do embasamento da Bacia do Paraná foram originadas como resultado de um evento tectônico conhecido como Ciclo Brasileiro, cuja fase deformacional teve início durante o Proterozoico Superior. Esse ciclo está relacionado à colisão de várias placas tectônicas, o que causou um aquecimento regional da crosta (ZALÁN et al., 1990). Posteriormente, o esfriamento dessas rochas deu origem à sinéclise interior que proporcionou o acúmulo de sedimentos durante o Fanerozoico (ALMEIDA, 1980; RAJA GABAGLIA; FIGUEIREDO, 1990).

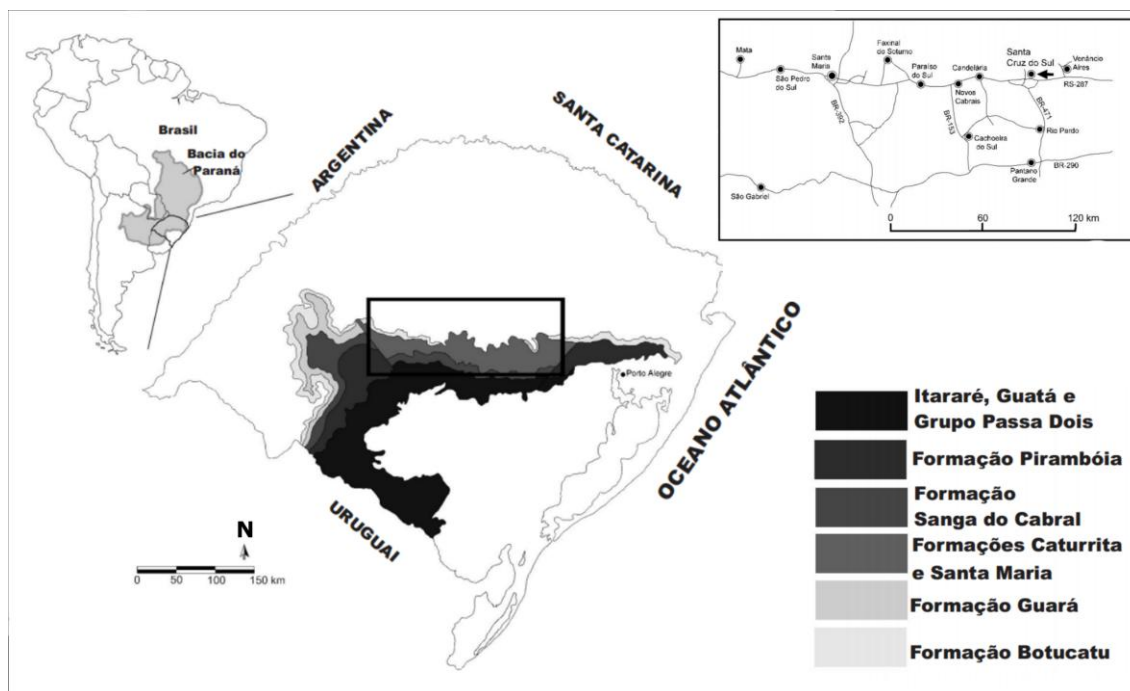


Figura 5. Localização das rochas triássicas aflorantes no estado do Rio Grande do Sul e abrangência da Bacia do Paraná sobre o território brasileiro e sobre outros países da América do Sul. Modificado de Soares et al. (2011).

Entre o Ordoviciano Superior e o Siluriano Inferior desenvolveram-se nesta bacia sedimentar sistemas continentais fluviais que foram gradativamente inundados e transformados em marinhos devido a uma transgressão. A bacia encontrava-se então conectada com o Proto-Pacífico, visto que sua porção oeste atuava como uma margem passiva. Com o posicionamento das massas continentais próximas ao polo sul, todo esse processo foi regido pelo clima glacial. O Grupo Rio Ivaí corresponde ao registro desses eventos (ASSINE et al., 1994). Como resultado desse evento, há um hiato deposicional causado por eventos tectônicos compressionais, tornando a margem oeste ativa (ALMEIDA, 1980; MILANI et al., 1994).

A ativação da margem oeste limitou a conexão com o Proto-Pacífico e ocasionou a formação de ambientes fluviais durante o Devoniano Inferior (ALMEIDA, 1980; MILANI et al., 1994). Uma nova transgressão causou a substituição dos ambientes fluviais por marinhos rasos com ação de marés no decorrer do período, culminando em um extenso mar epicontinental. Essa sequência é representada pelo Grupo Paraná (ASSINE et al., 1994). Durante parte do Carbonífero a bacia passou por um estágio de erosão relacionado à Orogenia Eoherciniana, originando um hiato entre as sequências devonianas e permo-carboníferas (MILANI et al., 1994).

Ao final do Carbonífero, a sedimentação foi retomada, apresentando um caráter transgressivo que perdurou por quase todo o Permiano. Inicialmente formaram-se sistemas fluviais e lacustres, mas esses deram lugar a sistemas marinhos gradativamente mais profundos, exceto na porção noroeste da bacia, onde os sistemas continentais continuaram a dominar (MILANI et al., 1994). Nesse estágio a bacia esteve sob forte influência glacial, com o Gondwana ocupando uma posição próxima ao pólo, e muitas de suas rochas foram depositadas pela ação de geleiras e em lagos glaciais. Esses eventos estão registrados nas rochas do Grupo Itararé (SCHNEIDER et al., 1974).

Ao longo do Permiano Inferior o supercontinente começou a migrar para o norte, provocando alterações climáticas e possibilitando o surgimento de novas condições ambientais na Bacia do Paraná. Houve predomínio de sistemas marinhos transgressivos, com desenvolvimento local de deltas, estuários e ambientes litorâneos. Em algumas regiões da bacia houve a produção de carvão através da invasão de pântanos costeiros pelo mar, correspondente ao Grupo Guatá (MILANI et al., 1994; SCHNEIDER et al., 1974).

Durante o restante do Permiano a Bacia do Paraná foi amplamente coberta por grandes corpos d'água, resultando em um sistema marinho com sedimentação carbonática. Só no limite permo-triássico, a sedimentação passou a apresentar um caráter regressivo, ganhando

forte tendência à continentalização durante esse intervalo (GAMA JR., 1979; MILANI et al., 1994). Ao final desse período houve a instalação de sistemas deposicionais lacustres e fluviais, e, no início do Triássico, de sistemas flúvio-eólicos em porções restritas da bacia. O Grupo Passa Dois representa o registro desses eventos (GAMA JR., 1979; LAVINA, 1991; MILANI et al., 1994).

O início do Triássico foi marcado por um evento tectônico (Orogenia La Ventana) ocorrido na porção sul do Gondwana, o que ocasionou movimentações positivas em vários setores da bacia, gerando um hiato deposicional. Ainda durante o Triássico, formou-se na porção sul sistemas flúvio-eólicos associados a lagos rasos e localizados, deixando como registro o Grupo Rosário do Sul (ANDREIS et al., 1980; SCHERER et al., 2000). Posteriormente, os primeiros movimentos relacionados à fragmentação do Gondwana causaram a elevação de partes da bacia, levando a um estágio erosivo que continuou até a metade do Jurássico (MILANI et al., 1994).

A Bacia do Paraná esteve sob a ação de sistemas eólicos e climas áridos entre o final do Jurássico e início do Cretáceo, ocasionando a formação de extensos campos de dunas (MILANI et al., 1994). No limite Jurássico – Cretáceo, a ruptura do Gondwana e consequente abertura do Atlântico Sul causaram movimentos tectônicos que resultaram em um volumoso derrame magmático, cobrindo grande parte da bacia com rochas basálticas interdigitadas com os arenitos eólicos. Essa sequência corresponde ao Grupo São Bento (SCHNEIDER et al., 1974). A subsidência provocada pelo grande acúmulo de rochas basálticas proporcionou a instalação da Bacia Bauru durante o Cretáceo Superior (FERNANDES; COIMBRA, 1996).

Assim, são reconhecidas para Bacia do Paraná seis sequências estratigráficas de segunda ordem: Rio Ivaí, Paraná, Gondwana I, Gondwana II, Gondwana III e Bauru (Fig. 6), porém, no estado do Rio Grande do Sul ocorre uma seção condensada, que apresenta apenas os Grupos Itararé, Guatá e Grupo Passa Dois (Gondwana I), Formações Piramboia, Sanga do Cabral e Supersequência Santa Maria (Gondwana II), e Formação Botucatu (Gondwana III) (MILANI; RAMOS, 1998).

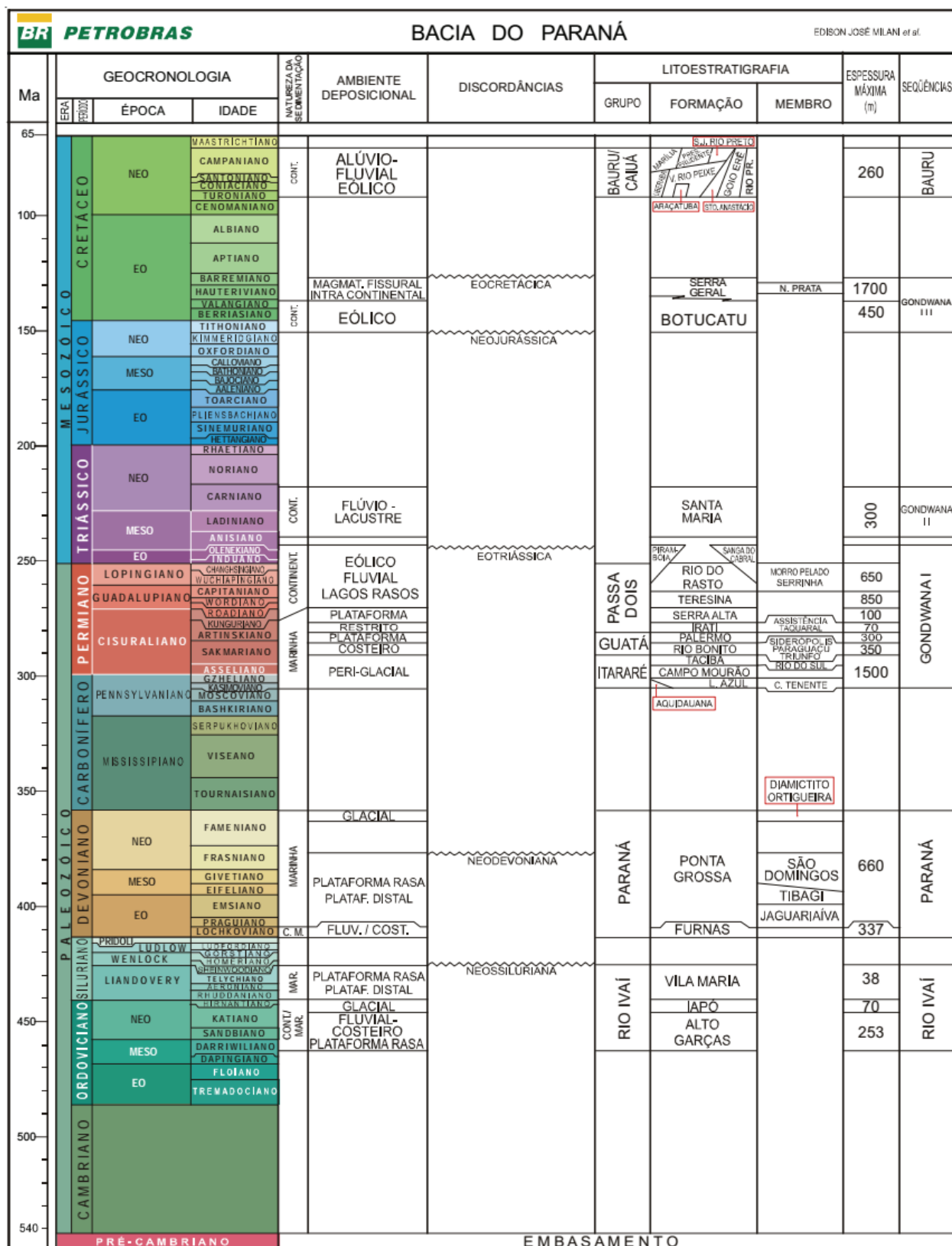


Figura 6. Coluna estratigráfica da Bacia do Paraná. Fonte: Milani et al. (2007).

7.2 Estratigrafia da Supersequência Santa Maria

O material de estudo procede do afloramento Cerro da Alemoa, pertencente ao Membro Alemoa da Formação Santa Maria (ANDREIS et al., 1980). Neste pacote estão contidas rochas siliciclásticas psamíticas e pelíticas do Triássico Médio a Superior da porção meridional da Bacia do Paraná (ZALÁN et al., 1990).

A Bacia do Paraná é uma bacia de registro Paleozoico e Mesozoico desenvolvida completamente sobre crosta continental (ZALÁN et al., 1990). A reativação de feições tectônicas do embasamento está associada à formação das principais estruturas em depósitos Eopaleozoicos (CHEMALE JR., 2003; FRANTZ et al., 2003) e Neopaleozoicos (GALLI; KERN, 1998; KÜCHLE et al., 2003).

Com base em um estudo localizado, ZERFASS et al. (2004) concluem que o preenchimento sedimentar da Supersequência Santa Maria assemelha-se a um rifte intracontinental, posicionado entre as Bacias Sul-africanas e Argentinas.

A Supersequência Santa Maria aflora ao longo de toda a porção central do estado do Rio Grande do Sul (ZERFASS et al., 2003), essa área é marcada por diversas falhas, com rejeito vertical, que modificaram a organização original dos estratos.

Segundo os modelos desenvolvidos por Zerfass et al. (2003), esta Sequência foi dividida em Sequência Santa Maria I (SSM I), Santa Maria II (SSM II) e Santa Maria III (SSM III), sendo que apenas as duas primeiras apresentam restos de vertebrados. O pacote composto pela SSM I e pela porção basal da SSM II corresponde litoestratigraficamente à Formação Santa Maria, enquanto a porção superior da SSM II corresponde a Formação Caturrita (ANDREIS et al., 1980).

A Formação Santa Maria é dividida nos Membros Passo das Tropas e Alemoa (ANDREIS et al., 1980; DA-ROSA, 2005; FACCINI, 1989; ZERFASS et al., 2003). O primeiro é formado por conglomerados e arenitos grossos, correspondendo a um sistema fluvial de sinuosidade moderada e de alta energia (FACCINI, 1989; ZERFASS et al., 2003), com arenitos lenticulares, estratificações cruzadas acanaladas de pequeno a médio porte e laminações plano paralelas. O Membro Alemoa contém pelitos avermelhados, maciços ou finamente laminados, intercalados com siltitos e arenitos finos, níveis de calcretes e paleosolos (DA ROSA, 2005; FACCINI, 1989; ZERFASS et al., 2003). Neste Membro, os pelitos são intercalados com arenitos tabulares e lenticulares finos a médios, ricos em intraclastos esbranquiçados, com laminação horizontal e *climbing ripples* (SCHULTZ et al., 2000). Esses estratos foram acumulados por sistemas deposicionais continentais flúvio-eólicos associados a lagos rasos (MILANI et al., 1994).

A porção superior da Sequência II (correspondente a Formação Caturrita) é composta por uma sucessão granocrescente formada por lentes de arenito com estratificação cruzada de pequeno porte, ritmitos e corpos de arenitos com estratificação cruzada cavalgante ou maciços, interpretados como pertencentes a um sistema fluvial/deltaico/lacustre, correspondentes a Formação Caturrita (ZERFASS et al., 2003).

Por estas características litológicas supracitadas, a Supersequência Santa Maria revela-se como importante área de estudos paleontológicos no Brasil com a presença de uma peculiar paleofauna de vertebrados, que tem sido objeto de correlação com sequências análogas na Argentina e na África (MILANI et al., 2007).

7.3 Bioestratigrafia da Supersequência Santa Maria

A principal divisão bioestratigráfica referente à região central do Rio Grande do Sul baseia-se no trabalho pioneiro de Barberena (1977), com a identificação de Biozonas. Trabalhos posteriores de Scherer et al. (1995); Rubert; Schultz (2004) e Soares et al. (2011) introduzem o conceito de Cenozonas e Zonas de Associação Faunísticas e modificam um pouco o esquema inicial.

Uma proposta sugeriu a separação do conteúdo faunístico das Formações Santa Maria e Caturrita em três intervalos distintos do Triássico Médio a Superior (SCHERER et al., 1995). A Cenozona *Therapsida* correspondia à associação de cinodontes, dicinodontes e tecodontes, desenvolvida no início do Carniano. A Cenozona *Rhynchosauria* abrangia a associação de rincossauros, dinossauros e cinodontes do final do Carniano. O nível de *Jachaleria*, uma unidade informal, estaria associada ao início do Noriano (SCHERER et al., 1995). Estas faunas são correlacionáveis às Formações Ischigualasto e Los Colorados, na Argentina. Abdala et al. (2001) propuseram a separação da Cenozona de *Therapsida* em duas biozonas: *Dinodontosaurus* (na basal), e *Traversodontidae* (no topo).

No entanto, estudos taxonômicos mais recentes sobre essa fauna de vertebrados resultaram em uma nova caracterização. Nesta, são agrupadas pelo menos quatro Zonas de Associação Faunísticas, são elas: *Dinodontosaurus*, *Santacruzodon*, *Hyperodapedon* e *Riograndia* (SOARES et al., 2011) (Fig. 7). Portanto, em uma visão bioestratigráfica mais recente, as associações faunísticas de *Dinodontosaurus* e *Santacruzodon*, ambas do Ladiniano, estão incluídas na Sequência Santa Maria I, e as Zona de *Hyperodapedon* e *Riograndia* estão contidas na Sequência Santa Maria II (SOARES et al., 2011).

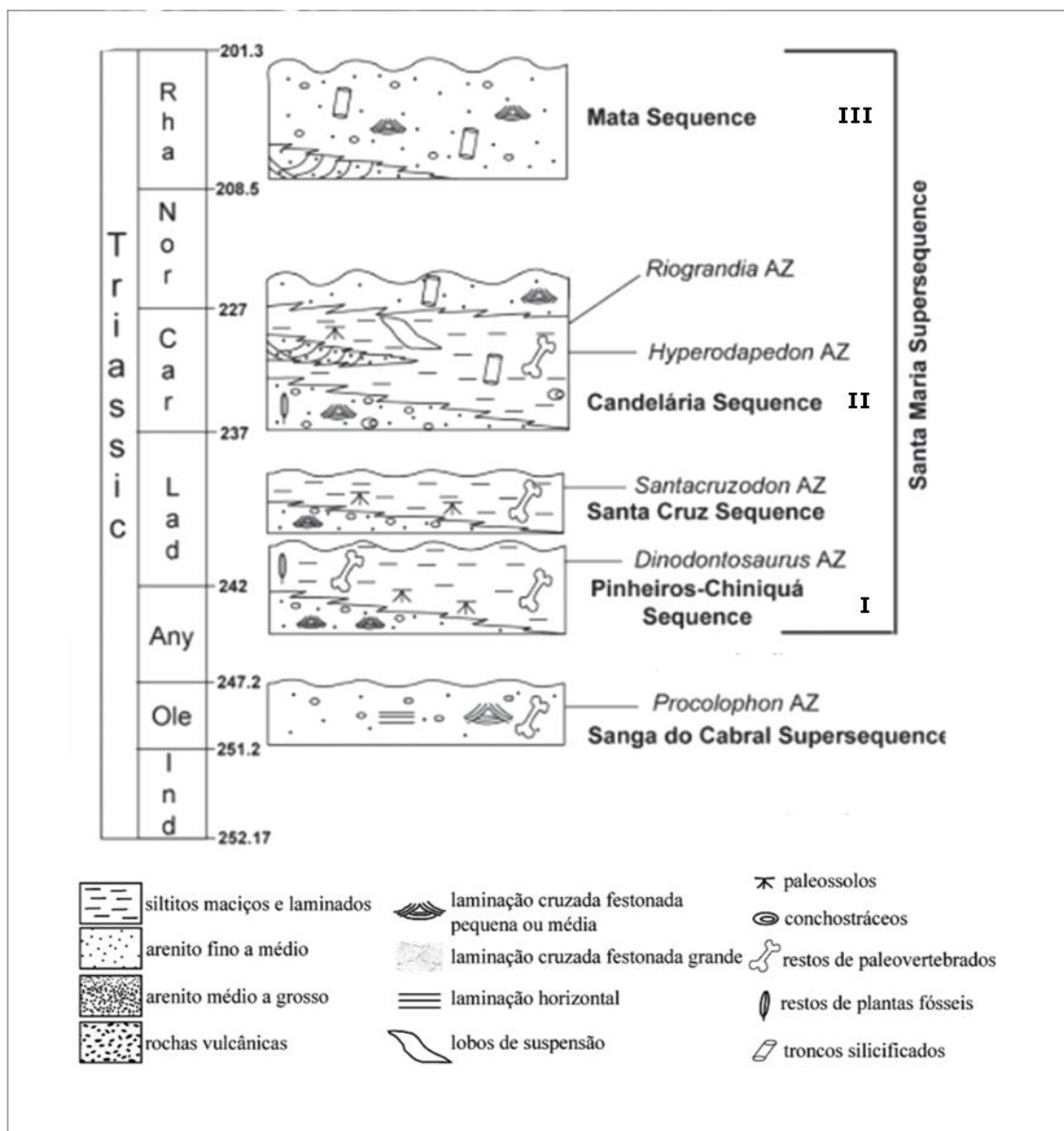


Figura 7. Coluna cronoestratigráfica do Triássico do Sul do Brasil, apresentando a bioestratigrafia proposta por Soares et al. (2011) com as quatro Zonas de Associação Faunísticas (AZ) baseadas na fauna de tetrápodes. Modificado de Soares et al. (2011). Abreviações: Any, Anisiano; Car, Carniano; Ind, Induano; Lad, Ladiniano; Nor, Noriano; Ole, Olenekiano; Rha, Rhaentiano.

8 IMPLICAÇÕES SOBRE A MORFOLOGIA DE UFSM11326

8.1 Aspectos Tafonômicos

O espécime UFSM11326 está representado por um úmero direito (57,0 milímetros de comprimento), o metatarsal III direito (46,9 mm de comprimento), a extremidade proximal de uma falange ungueal (altura 4,6 mm, 3,9 milímetros de largura), um arco neural quase completo de uma vértebra pré-sacral (12,45 milímetros de altura, 17,8 mm de comprimento) e um centro vertebral pré-sacral fragmentário (Fig. 8). Todas as medições foram feitas com um paquímetro digital com precisão de 0,01 milímetro.

Todos os elementos do UFSM11326 foram encontrados associados *in situ*, embora desarticulados, são considerados como pertencentes a um indivíduo. Os ossos recuperados desse espécime são relativamente bem conservados, apesar de apresentar deformações *post-mortem*. Essas feições são muito comuns nos fósseis provenientes desses afloramentos triássicos, como exemplo disso, o úmero apresenta porções colapsadas e achatadas, e o arco neural e a falange ungueal contém evidências de desgaste e quebras. Alterações diagenéticas como estas, já documentadas por Goldberg; Garcia (1996); Holz; Schultz, (1998) e Da-Rosa (2004) em análises macro e microscópicas relatam as duas formas preferenciais de preservação dos vertebrados nessas áreas. Esses autores descrevem fósseis bem preservados, com identificação das paredes e estruturas ósseas internas, além das suturas entre ossos; e fósseis mal preservados, com identificação apenas do formato externo, geralmente expandidos pela cristalização deslocante do carbonato de cálcio durante o processo de recristalização, um tipo de alteração que em níveis extremos culmina na destruição interna e externa dos ossos, restando apenas uma cópia grosseira do formato original.

Levando em consideração as análises supra referidas, UFSM11326 apresenta características de nível intermediário de preservação: macroscopicamente os ossos não apresentam alteração significativa do formato externo, apesar do aspecto fragmentado/rachado conhecido como “craquelado” da porção periosteal dos fósseis, característica recorrente dos fósseis deste afloramento, perceptível após a preparação mecânica. Microscopicamente, é possível a identificação das estruturas internas com preenchimento carbonático e substituição parcial da porção vascularizada dos ossos, que será descrita mais adiante neste trabalho.



Figura 8. Espécimes de UFMSM11326. A) Úmero em vista lateral; B) Metatarsal III em vista dorsal; C) Falange ungueal em vista lateral; D) Arco Neural de uma vértebra dorsal posterior pré-sacral em vista dorsal; E) Centro vertebral em vista lateral. Escala referente à 1cm.

8.2 Descrição e Comparação Osteológica

8.2.1 Úmero

Este úmero preservado mostra uma extremidade proximal alargada, onde é possível observar o tubérculo medial proeminente, o *humeri caput*, e região do processo deltoíde, embora quebrado. A forma da cabeça do úmero é alongada e ocupa mais do que 70% da largura total da extremidade proximal. A crista deltopeitoral é distalmente projetada. A morfologia do úmero se assemelha àqueles encontradas em Sauropodomorpha não juvenis, com uma crista deltopeitoral com comprimento e projeção cranial, como visto em *Unaysaurus* (LEAL et al., 2004) e *Plateosaurus* (GALTON, 1990) (Fig. 9). A crista deltopeitoral em vista cranial mostra um aspecto sinuoso, que é semelhante à *Riojasaurus* (Sauropodomorpha mais derivado não-saurópode), que difere da condição reta vista em *Saturnalia*. Assim como observado em *Saturnalia*, *Unaysaurus* e *Plateosaurus*, a crista deltopeitoral alonga-se para 50% do comprimento do osso, aspecto comum em Sauropodomorpha basais (GALTON, 1990). Esta estrutura reduzida em dinossauros precursores como *Marasuchus* (BONAPARTE, 1978), terópodes basais, e ornitíscios, alcançando nestes, de 25% a 45% do comprimento do úmero no máximo (HUENE, 1934; THULBORN, 1972).

Próximo à crista deltoíde, encontra-se um cume contínuo que se prolonga longitudinalmente pela superfície lateral da crista deltopeitoral e termina em um sulco raso. Esta estrutura ocorre em Sauropodomorpha tais como *Thecodontosaurus* (YATES, 2003), *Massospondylus* (COOPER, 1981) e *Riojasaurus* (BONAPARTE; PUMARES, 1995), mas, assemelha-se ainda mais ao cume visto em *Unaysaurus* (LEAL et al., 2004), por se prolongar por mais da metade do comprimento da crista deltopeitoral.

A extremidade distal é transversalmente ampliada mostrando côndilo ulnar e radial bem definido, intermediado por um intercôndilo, há um aspecto de ampulheta em vista distal. Estes aspectos são semelhantes aos dinossauros como *Herrerasaurus* e *Unaysaurus*, mas diferem de *Eoraptor* e *Saturnalia*. Os côndilos ulnar são marcadamente mais amplos, uma condição que se assemelha ao *Coelophysis* um pouco maior (COLBERT, 1989), ou aos côndilos ulnar mais pronunciados, como visto em *Eotyrannus* (RAUHUT, 2003). Em vista lateral o úmero é ligeira sigmoide, com a cabeça direcionada para trás e para o côndilo distal de transmissão. Em visualização da seção transversal do úmero percebe-se um osso mais oco e de paredes mais finas que a parede do úmero em *Unaysaurus* que são mais espessas, mas, assemelham-se às condições encontradas em *Syntarsus* e *Coelophysis* (ROWE; GAUTHIER, 1990). O úmero apresenta uma morfologia não grácil, diferindo dos dinossauros basais

(*Saturnalia* e *Eoraptor*) ou espécimes de dinossauros juvenis (*Thecodontosaurus* e *Mussauro*), mas, assemelha-se morfologicamente ao úmero de *Unaysaurus* e *Plateosaurus*.

O úmero de UFSM11326 é claramente dinossauriano, com um eixo de torção e crista deltopeitoral subretangular, (BENTON, 1990).

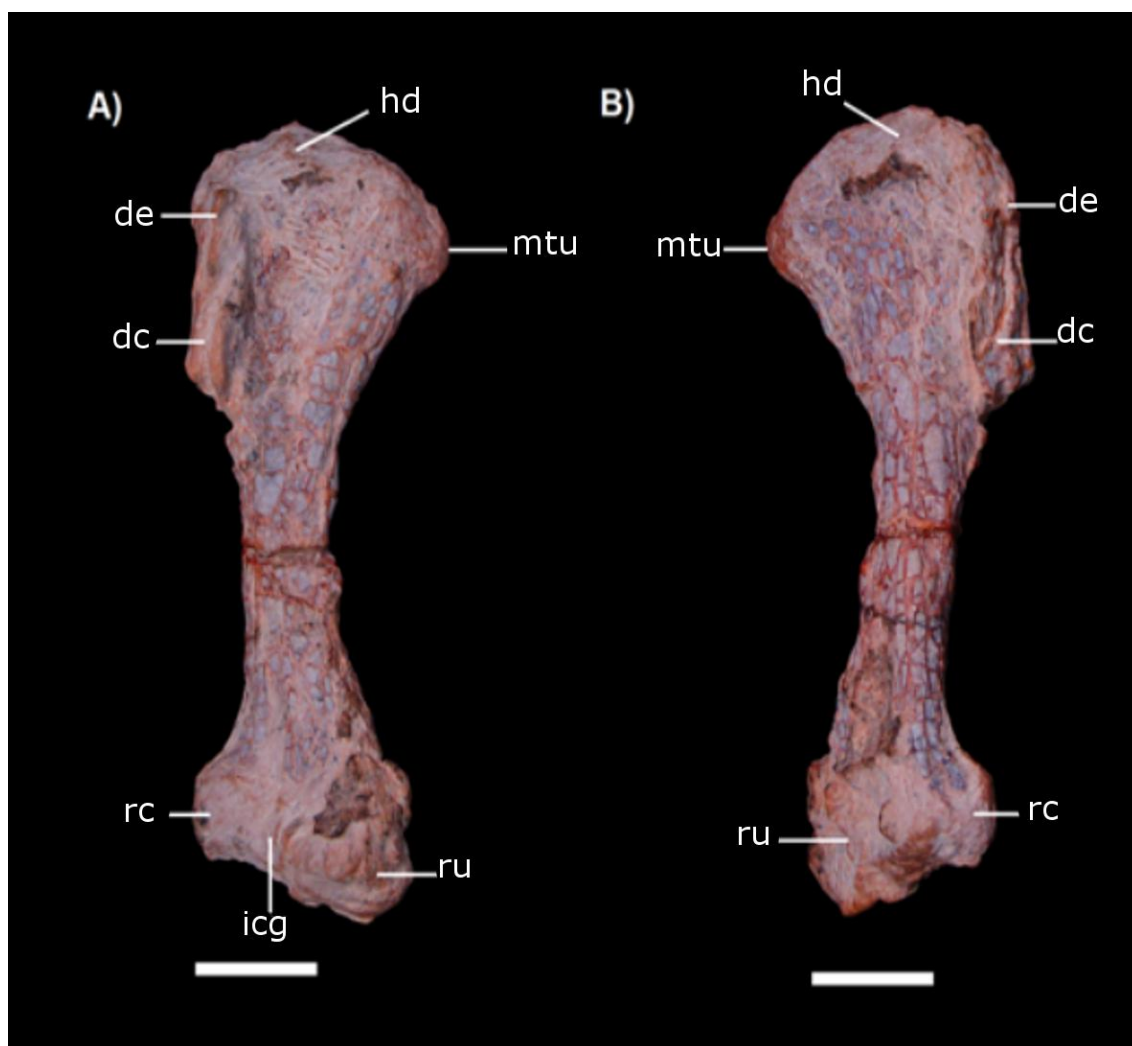


Figura 9. Úmero direito. A) Vista medial; B) Vista lateral. Abreviações: hd - cabeça; de - crista deltoide; dc - crista deltopeitoral; rc - côndilo radial; uc - côndilo unar; icg - sulco intercôndilo; mtu - tuberosidade medial. Escala referente à 1cm.

8.2.2 Metatarsal III

O único metatarsal preservado é longo, com aproximadamente 82% do comprimento total do úmero. É um típico metatarso III com um eixo em linha reta, extremidade proximal latero-medial constrita, e extremidade distal com contorno semirretangular (Fig. 10). O ângulo entre as extremidades proximal e distal é mais do que 60 graus, uma torção partilhada com terópodes como *Herrerasaurus*, *Eoraptor* e *Coelophysis*. A extremidade proximal é

elíptica e em contorno retangular, inclinada lateralmente, tendo a altura duas vezes maior que a largura, aspectos semelhantes aos descritos em *Herrerasaurus* (NOVAS, 1993), e não apresenta a invaginação ao longo das bordas laterais e mediais observadas em sauropodomorfas basais como *Saturnalia* e *Unaysaurus*. Esta parte medial possui uma área expandida que articula-se com metatarso II e lateralmente com metatarso IV. O eixo apresenta um ombro medial, que é semelhante ao encontrado em terópodes como no Ceratosauria *Syntarsus* (ROWE; GAUTHIER, 1990) e no Carnosauria *Allosaurus* (MOLNAR; KURZANOV; ZHIMING, 1990). Na extremidade distal, o gínglimoide, não é de modo assimétrico como no *Herrerasaurus* (NOVAS, 1993), preserva uma fossa hiperextensora bem marcada, bem como fossas colaterais rasas de ligamento. Lateralmente, quase no limite do eixo gínglimoide, existe um tubérculo que fornece uma cicatriz para inserção muscular das falanges distais. Na área da fossa do ligamento colateral uma expansão ventral é observada formando a flange lateral e medial.

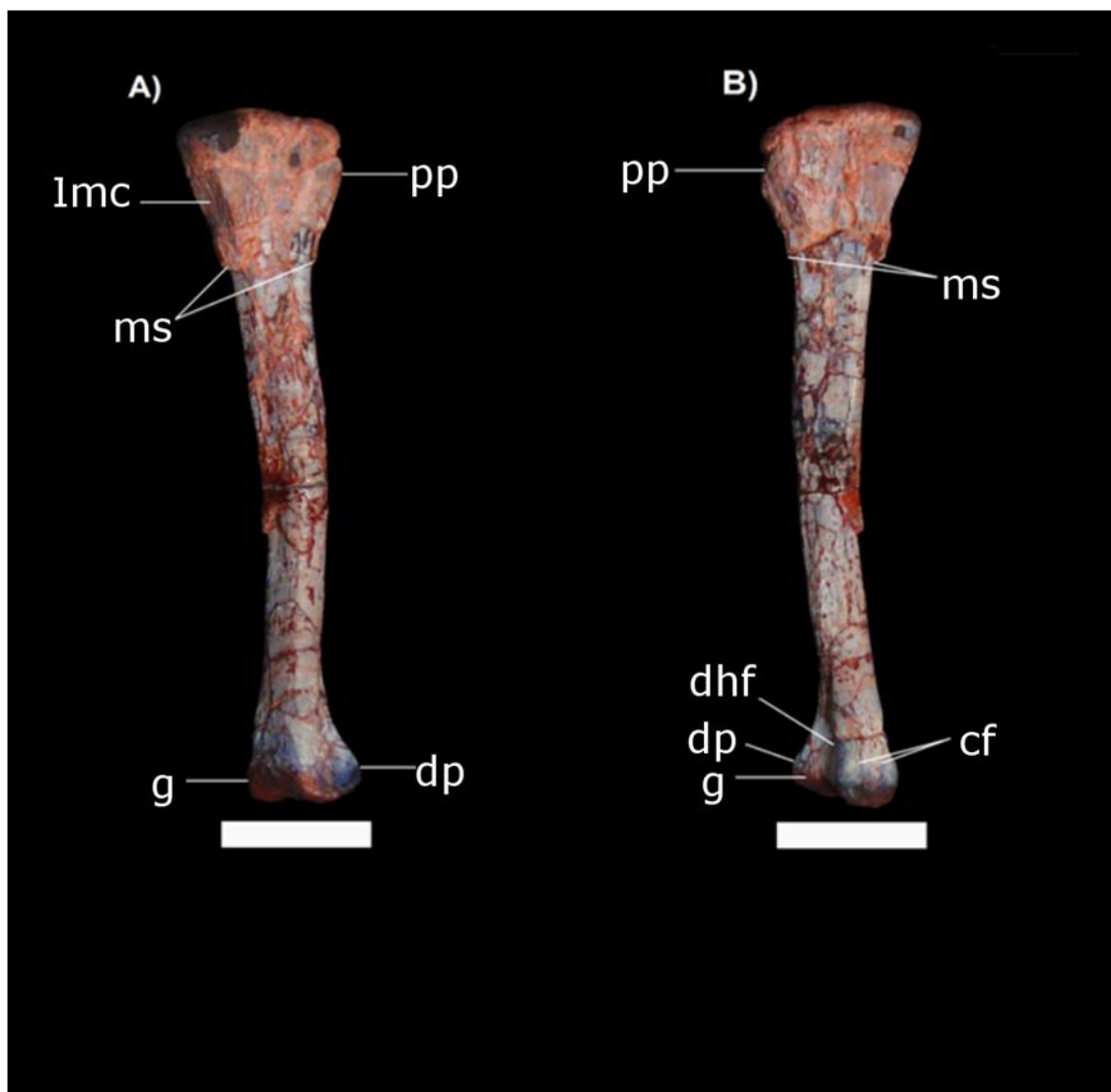


Figura 10. Metatarsal III. A) Vista caudal/plantar; B) Vista cranial/dorsal. Abreviações: lmc - constrição latero-medial; ms - ombro medial; g - gínglimoide; dp - porção distal; pp - porção proximal; dhf - fossa hiperextensora dorsal; cf - fossas colaterais. Escalas referentes à 1cm.

8.2.3 Arco Neural

A descrição morfológica do arco neural adotada neste trabalho, segue a nomenclatura desenvolvida por Wilson (1999) e Wilson et al. (2011) para as lâminas e para a fossa de dinossauros Sauropoda e também são aplicáveis a Sauropodomorpha basais. Este método de nomenclatura para as lâminas baseia-se em pontos de referência sobre a vértebra, ou seja, nas ligações entre as lâminas, enquanto os nomes das fossas são definidos pelas lâminas circundantes.

Devido à morfologia complexa dos caracteres morfológicos do esqueleto axial, os arcos neurais em Sauropodomorpha podem ser atribuídos a posições específicas na coluna

vertebral (CARBALLIDO; SANDER, 2013), diferente do que ocorre em Sauropoda, onde não só caracteres vertebrais podem mudar em um animal, como também, durante a ontogenia do mesmo animal (CARBALLIDO et al., 2012).

A identificação da posição dos arcos neurais é realizada com a ajuda de características de diapófise, prezigapófise, poszigapófise, parapófise, e as espinhas neurais, como descritos por Huene (1926) e Bonaparte (1999). As características diagnósticas em UFSM11326 residem na forma e posição da diapófise, além das infracavidades associadas a esta estrutura. Em vista anteroposterior a diapófise é ligeiramente dirigida dorsalmente (Fig. 11), diferindo neste aspecto dos dinossauros ornitíscuas, nos quais a diapófise é direcionada horizontalmente (BONAPARTE, 1999). Em vista dorsal a diapófise é retangular, ligeiramente oblíqua, ligada por uma lâmina óssea com a parapófise. Este posicionamento quase alinhado com a diapófise evidencia uma posição pré-sacral para esta vértebra, semelhante ao visto em Sauropodomorpha (LEAL et al., 2004). Abaixo da diapófise dois suportes laminares são perceptíveis, a presença de apenas duas fossas infradiapofisiais anterior e posterior, semelhantes às encontradas no gênero *Plateosaurus* (GALTON, 1990), ou em vértebras dorsais posteriores de *Unaysaurus* (no qual também ocorrem as infracavidades) (LEAL et al., 2004), também contribuem para o efetivo posicionamento desta vértebra.

A partir do quinto arco neural dorsal, a fossa centrodiafiseal prezigapofiseal começa a diminuir em tamanho e extensão devido ao deslocamento da faceta articular parapófise para o arco neural ao longo da série dorsal, ocorrendo progressivo fechamento da lâmina centrodiafiseal anterior, separando-a em lâmina centroparapofiseal anterior e lâmina paradiafiseal na porção dorsal anterior do arco neural. Esse processo ocorre por etapas ao longo da sequência vertebral, começando visivelmente na quinta dorsal e concluindo-se na oitava dorsal, onde há apenas duas fossas abaixo da diapófise (CARBALLIDO; SANDER, 2013).

O arco neural apresenta apenas os pontos de inserção do centro vertebral. Apenas a base da espinha neural está presente e demonstra uma leve sinuosidade anteroposterior. Transversalmente a base da espinha neural é fina sugerindo um progressivo estreitamento em direção ao topo. A prezigapófise está presente na extremidade proximal, não excede o limite anterior do arco neural, pouco projeta em direção à vértebra que a precedia, uma característica partilhada por outros Sauropodomorpha (YATES, 2003), além disso, ainda preserva o hipantro. As poszigapófises estão presentes, surgem abaixo e posterior à espinha neural (Fig. 11) e conserva o hiposfeno. Ventralmente o arco neural preserva a área que se conecta com centro vertebral e as facetas articulares (Fig. 13).

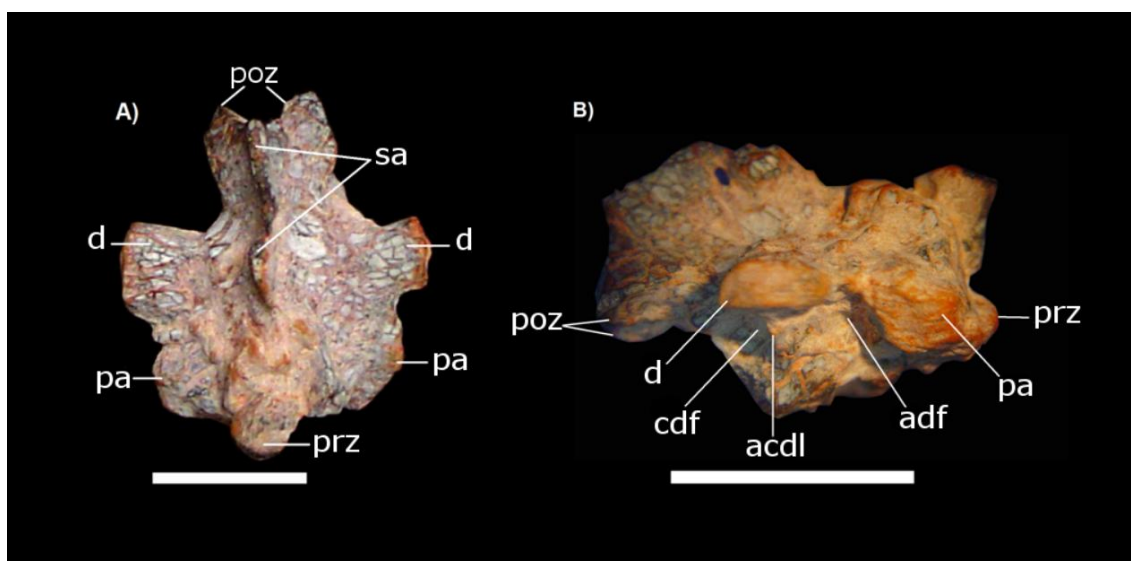


Figura 11. Arco neural da vértebra dorsal pré-sacral. A) Vista dorsal; B) Vista lateral. Abreviações: poz – poszigapófise; sa – apófise espinhal; d – diapófise; pa – parapófise; prz – prezigapófise; cdf – fossa centrodiapofisial; acdl – lâmina centrodiapofisial; adf – fossa diapofisial anterior. Escalas referentes à 1cm.

8.2.4 Centro Vertebral

O centro preservado é alongado anteroposteriormente, apenas com a face posterior preservada. Em linhas gerais, tem formato circular e comprimido na região média (Fig. 8).

9 DIAGNOSE

As amostras de UFSM11326 apresentam os seguintes caracteres: o úmero direito apresenta uma torção de cerca de 40° a partir da extremidade proximal em direção a extremidade distal; a crista deltopeitoral do úmero corresponde a um terço do comprimento total, com côndilos assimétricos, sendo o côndilo de articulação com a ulna o menor. A extremidade proximal do metatarsal III direito exibe uma rotação lateral de mais de 60°, em relação à porção distal; a parte medial da extremidade distal é menor e voltada lateralmente, enquanto a parte lateral está apontada medialmente de forma subvertical. A falange ungueal apresenta um tamanho subigual dos receptáculos. A pré e pós zigapófises do arco neural estão preservados, assim como os processos transversos e a parapófise; apenas a porção basal da crista do arco neural está preservada; duas infracavidades (fossas) também estão preservadas e são separadas por uma lâmina.

As características morfológicas observadas no úmero, como forma e extensão da crista deltopeitoral, prolongamento do cume na crista deltoide, além do eixo de torção das porções proximal e distal, assim como morfologia do metatarsal III, com ângulo de torção entre as extremidades proximal e distal superior a 60° e presença do ombro medial, semelhantes às observadas em outros Sauropodomorpha, e das posições da diapófise, parapófise e das infracavidades diapofisiais restantes no arco neural discutidas acima, indicam que o espécime UFSM11326 apresenta a morfologia óssea claramente atribuída a um indivíduo dinosauriano, com caracteres observáveis no material fóssil que o relaciona aos Sauropodomorpha, um dos gêneros basais descritos para o período Triássico.

9.1 Sistemática Paleontológica

Archosauria Cope, 1869

Dinosauriformes Novas, 1992

Dinosauria Owen, 1842

Saurischia Seeley, 1888

Sauropodomorpha Huene, 1932

Espécime UFSM11326?

10 ANÁLISE DE FECHAMENTO DAS SUTURAS VERTEBRAIS DE UFSM11326

Em geral, utiliza-se a textura da superfície óssea, as superfícies articulares, e as suturas abertas ou fechadas no esqueleto dos animais para indicar seu estado ontogenético. No entanto, algumas vezes, isso é confrontado com espécimes cujo estado ontogenético não é facilmente identificável simplesmente por caracteres morfológicos. Em dinossauros, os dois métodos geralmente empregados para averiguar o estágio ontogenético pós-natal nos indivíduos são os fechamentos de suturas e os padrões de histologia óssea, especialmente no crânio, coluna vertebral e em ossos longos (BROCHU, 1996).

As alterações morfológicas ao longo de toda vida em Sauropodomorpha são pouco conhecidas, visto que juvenis são raramente encontrados sendo então representados principalmente por espécimes jovens e subadultos (IKEJIRI; TIDWELL; TREXLER, 2005; TIDWELL; WILHITE, 2005).

Até o presente momento, foram descritos cinco espécimes de Sauropodomorpha basais com perfil ontogenéticos que variam entre juvenil inicial a final: *Massospondylus carinatus* (REISZ et al., 2005; REISZ et al., 2012) *Mussaurus patagonicus* (BONAPARTE; VINCE, 1979; OTERO; POL, 2013), *Lufengosaurus* (REISZ et al., 2013), o Sauropodomorpha basal *Yunnanosaurus robustus* (SEKIYA et al., 2013), e os restos recentemente descritos de um *Plateosaurus engelhardti* (HOFMANN; SANDER, 2014).

Apesar da morfologia complexa dos caracteres morfológicos dos arcos neurais encontrados em Sauropodomorpha, foi possível atribuir o posicionamento específico ao qual pertencia o arco neural do espécime UFSM11326. Com base nas análises das fossetas e lâminas infradiapofisiais, o arco neural referido foi classificado como pertencente à oitava vértebra dorsal, pré-sacral, evidenciando o estágio final de modificação da fossa centrodiapofiseal prezigapofiseal que se inicia visivelmente na quinta vértebra dorsal e concluindo-se na oitava vértebra dorsal, onde há apenas duas fossas abaixo da diapófise. Muito provavelmente as lâminas acessórias poderiam ter sua funcionalidade atribuída a fatores referentes à estrutura de sustentação corpórea. Nos Sauropodomorpha, por exemplo, a função das lâminas parecia estar relacionada ao suporte estrutural da região do pescoço e do tronco (MCINTOSH, 1989; OSBORN, 1899), porém, também pode ter evoluído com função correlata de pneumaticidade axial (SEELEY, 1870; WILSON, 1999; TAYLOR; WEDEL, 2013).

A análise da porção ventral do arco neural elucida outra característica importante relacionada ao padrão de fechamento das suturas vertebrais de UFSM11326, é possível notar

que a separação do arco neural e do centro vertebral ocorreu sob um plano de desligamento pré-estabelecido na zona de sutura entre esses elementos ósseos. Em muitos casos, a separação entre os elementos não ocorre por completo ao longo da jornada tafonômica do fóssil, muitos elementos vertebrais podem permanecer soldados por inteiro ou apenas de forma vestigial, indicando que aquelas estruturas estiveram unidas sob um plano de sutura.

O estado de fechamento da sutura observado em UFSM11326 possibilita identificar características ontogenéticas deste indivíduo de forma análoga às interpretações ontogenéticas realizadas sobre o esqueleto axial pós-cranial de *Europasaurus* (BROCHU, 1996). Neste trabalho Brochu (1996), descreve uma fase composta por vértebras com suturas neurocentrais abertas (indivíduos imaturos), e uma segunda fase, composta por vértebras com suturas completamente fechadas (indivíduos maduros). A partir de comparações sobre as análises realizadas em *Europasaurus*, foi possível observar que o material ósseo de UFSM11326 apresenta as suturas neurocentrais abertas como indicativo de imaturidade. Não há fragmentos pertencentes ao centro vertebral aderido a base do arco neural, na porção ventral desse arco estão preservadas suturas serrilhas tipo zíper em bom estado de preservação (Fig.13).

As análises das suturas serrilhadas observadas no espécime explica o modo desarticulado em que foram encontrados o centro vertebral e o arco neural que o compõe. Suturas abertas como observadas neste caso, são o ponto de partida inevitável para uma completa desarticulação do arco neural e do centro vertebral (BROCHU, 1996). As fraturas e a ausência de parte da apófise espinhal do arco neural são outras evidências que parecem indicar um período de exposição subaérea sofrido por este elemento, culminando na total separação ao longo da linha de sutura.

Analizando a morfologia do arco neural e do centro vertebral segundo Carballido; Sander (2013), foi possível classificar UFSM11326 em um dos cinco estágios de ontogenia morfológica reconhecidos. As fases vão de imaturo precoce (I), imaturo médio (II) e imaturo tardio (III) até os dois estágios de maturidade final (IV, V). No estágio de imaturidade inicial e média as lâminas e fossas dos arcos neurais não estão totalmente desenvolvidas. No estágio imaturo tardio todos os caracteres de adulto já estão presentes, mas a sutura neurocentral permanece aberta. Os estágios de maturidades subsequentes seguem com o fechamento das suturas e variação de fossas e lâminas acessórias.

O arco neural de UFSM11326 apresenta claramente as fossas centrodiapofisial e diapofisial anterior e a lâmina centrodiapofisial, indicando caracteres morfológicos que também ocorrem na maturidade ontogenética do indivíduo, e que servem para incluí-lo no estágio III, como um indivíduo imaturo tardio, já que apresenta estas estruturas de sustentação

e conexão que permanecem até a fase adulta no arco neural, e ainda, por preservar sutura neurocentral aberta. Características semelhantes a essas foram encontradas na morfologia dos arcos neurais do Sauropoda juvenil *Europasaurus*, e em um Sauropodomorpha juvenil de *Plateosaurus*, neste caso, sem amostras completas de toda a série de alterações morfologia do arco neural.

A classificação de Carballido; Sander (2013) é fundamentada a partir de características ontogenéticas que se baseiam na morfologia das vértebras, ressaltando caracteres que podem ser comuns tanto aos espécimes Sauropodomorpha quanto aos Sauropoda. Podem ser observadas as lâminas infradiapofisiais as fossas acessórias, que neste caso, ocorrem no espécime de UFSM11326 desde a imaturidade (já que as suturas estão abertas), e possivelmente perdurariam ao longo de toda a vida do indivíduo.

Atualmente é aceito que os Sauropodomorpha basais parecem demonstrar um padrão predeterminado de fechamento das suturas no sentido póstero-anterior, como é visto em *Thecodontosaurus caducus* (YATES, 2003) e *Unaysaurus tolentinoi* (LEAL et al., 2004). Os Sauropodomorpha basais juvenis *Yunnanosaurus robustus* (SEKIYA et al., 2013) e *Plateosaurus engelhardti* (HOFMANN; SANDER, 2014) também indicam um padrão aproximadamente póstero-anterior de encerramento das suturas, contudo, também é aceito para *Plateosaurus* um padrão de fechamento de suturas a partir de espalhamento, com modificações morfológica em diferentes posições vertebrais ao longo da ontogenia (HOFMANN; SANDER, 2014).

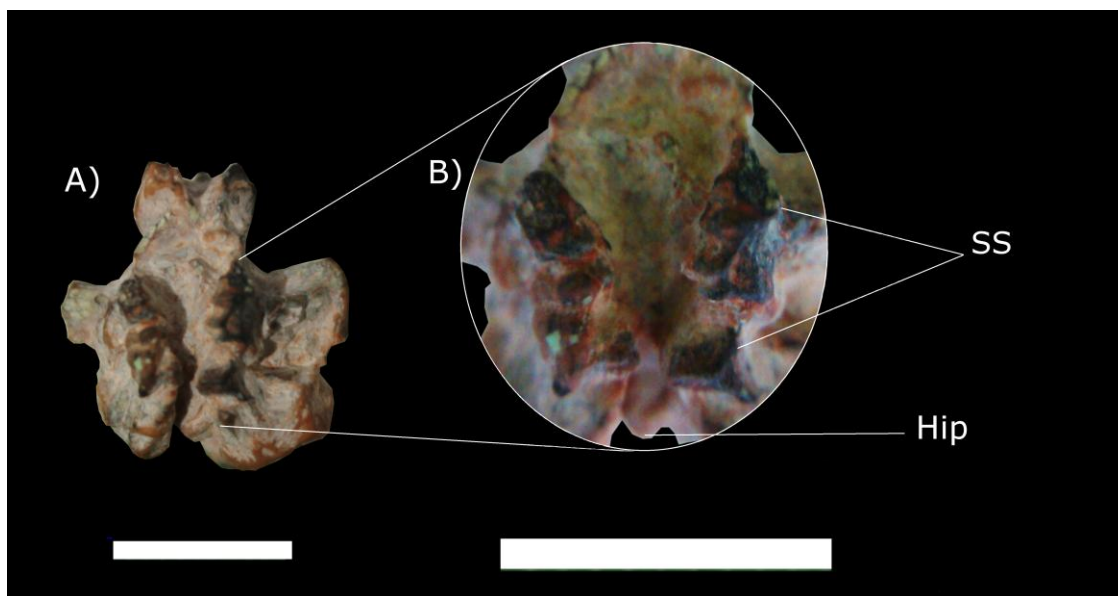


Figura 12. A) Arco neural em vista ventral; B) Suturas serrilhadas do arco neural em destaque com visualização do hiposfeno. Abreviações: SS – suturas serrilhadas; Hip – hiposfeno. Escalas referentes à 1cm.

11 CLASSIFICAÇÃO PALEOHISTOLÓGICA DE UFSM11326

As amostras de UFSM11326 utilizadas na análise osteohistológica foram produzidas a partir de seções da região da diáfise do úmero e do metatarsal III (Fig. 14).

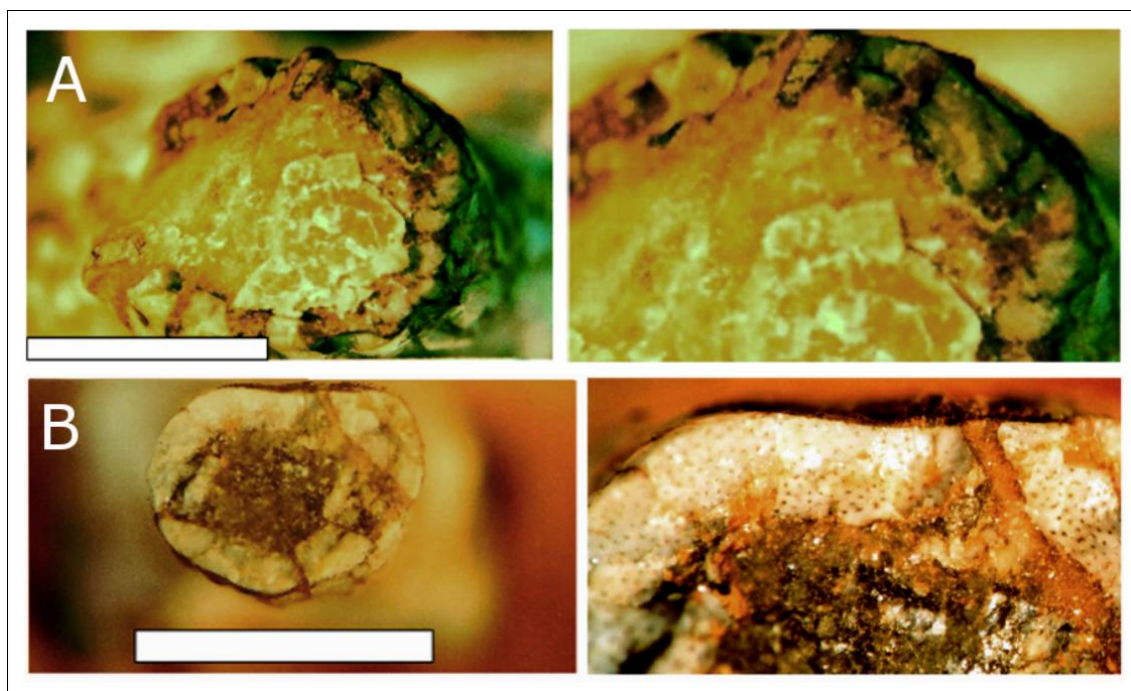


Figura 13. Pontos de seção em vista transversal das amostras do úmero com ampliação a direita em (A) e metatarsal III em (B) também ampliada a direita. Ambas foram utilizadas na análise osteohistológica apresentando cavidade medular totalmente substituída. Escalas referentes a 0,5 cm.

11.1 Descrição Osteohistológica do Úmero

A lâmina feita a partir das seções do úmero apresentaram um tecido ósseo fibrolamelar com uma matriz composta predominantemente por tecido ósseo fibroso. A região medular desta amostra apresenta forte alteração da microestrutura óssea devido aos processos de substituição e recristalização da calcita (comumente envolvida na diagênese dos fósseis deste afloramento), modificando as estruturas da porção interna dos ossos (Fig. 15). No entanto, no córtex é possível observar osso fibrolamelar contendo apenas osteons primários, com canais vasculares amplamente distribuídos por todo o córtex, ilustrando um típico modelo reticular. Esta disposição dos canais vasculares na região do córtex, apresenta um elevado grau de vascularização distribuído de forma homogênea da porção endo até a periosteal. Estes canais estão orientados longitudinalmente por toda a área cortical. Assim, na referida amostra não

ocorrem marcas de crescimento (LAGs, *annuli*), muito menos áreas de reabsorção (EFS) ou remodelamento.

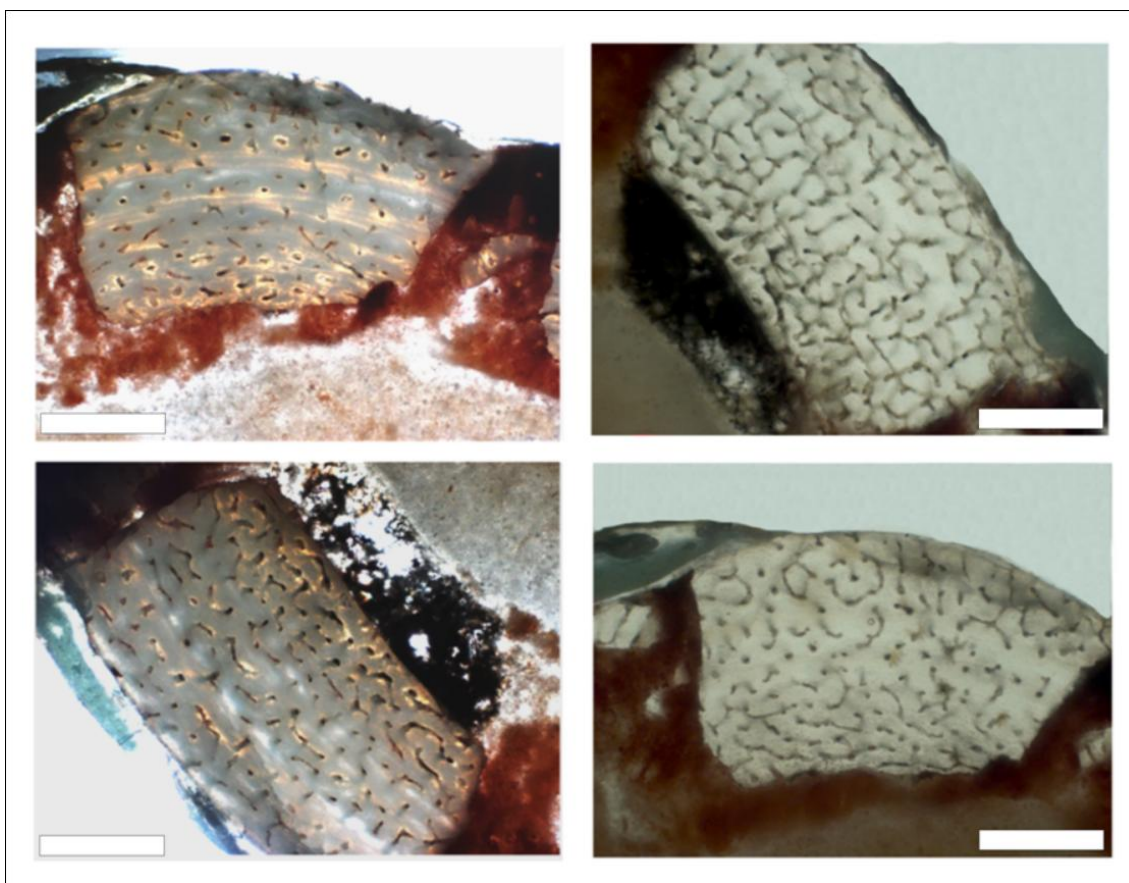


Figura 14. Seção transversal do úmero demonstrando o córtex parcialmente substituído por sedimento, com complexo ósseo fibrolamelar e vascularização reticular. Escalas referentes à 400µm.

11.2 Descrição Osteohistológica do Metatarsal III

Nas amostras examinadas do metatarsal III, observou-se a presença de um padrão microestrutural semelhante ao encontrado no úmero, composto por osso fibrolamelar e matriz com predomínio de tecido ósseo fibroso, e cavidade medular totalmente substituída por sedimento. Nestas seções é possível observar uma grande quantidade de ósteons primários, assim como no úmero, porém, também estão presentes alguns ósteons secundários e uma zona reduzida com pouco remodelamento (Fig. 16). Os canais vasculares longitudinais dominam o sistema vascular, aparecem distribuídos por todo o córtex de forma aleatória, mas a sua densidade é consideravelmente menor do que a quantidade observada nas seções do úmero. Além disso, não ocorrem os canais reticulares na amostra analisada do metatarsal III, e assim

como no úmero, não são vistas marcas de crescimento (LAGs, *annuli*), ou áreas de reabsorção (EFS).

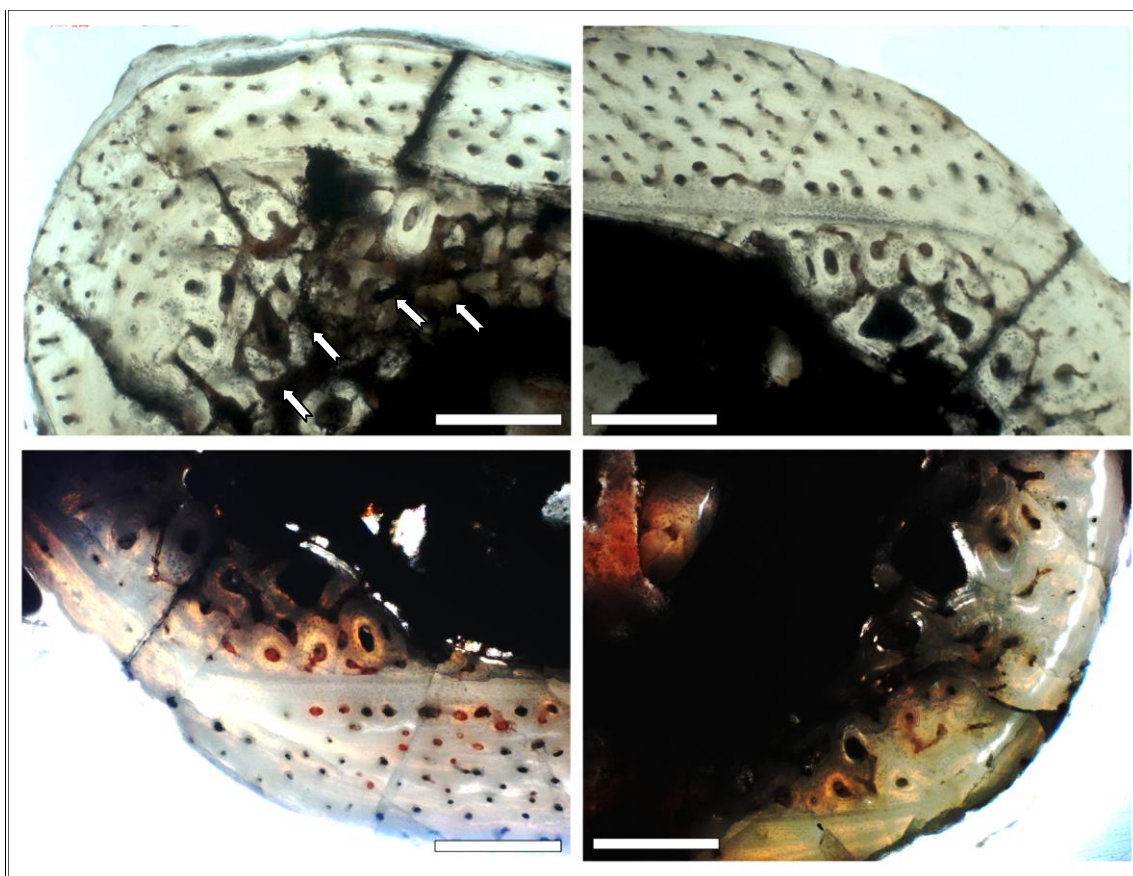


Figura 15. Seção transversal do metatarsal III apresentando um complexo ósseo fibrolamelar com setas indicando áreas com remodelamento secundário. Escalas referentes à 400µm.

11.3 Interpretação Paleohistologica de UFSM11326

As análises realizadas a partir das seções do úmero e do metatarsal III de UFSM11326 evidenciaram a presença do complexo fibrolamelar contendo em sua maioria ósteons primários, e uma quantidade reduzida de ósteons secundários. As amostras apresentam canais vasculares amplamente distribuídos por todo o córtex, porém com uma proporção bem maior nas seções do úmero. Estes canais estão orientados longitudinalmente de forma totalmente aleatória na área cortical de ambas amostras, no entanto, canais reticulares estão presentes apenas no úmero. Tanto as seções do úmero quanto do metatarsal III não evidenciaram marcas de crescimento (LAGs, *annuli*), ou zonas de reabsorção (EFS). Apenas nas amostras do metatarsal III foram observadas pequenas porções do córtex com remodelamento.

O processo de remodelamento é resultante da substituição do tecido ósseo primário por osso secundário. Assim como visto nas amostras do metatarsal III de UFSM11326, o

remodelamento secundário pode ocorrer na porção mais interior do osso cortical próximo à cavidade medular também em indivíduos jovens (CHINSAMY et al., 2004).

Apesar de não estar totalmente esclarecido o significado do remodelamento, ele parece relacionar-se às tensões mecânicas e fisiológicas que o osso, ou uma parte dele, tem que suportar durante a sua vida. A arquitetura interna das amostras de metatarsal III com remodelamento pode ser o reflexo disso, a localização deste osso no esqueleto do indivíduo, diferentemente do úmero, estaria em uma parte do corpo do animal que passa constantemente por estresses mecânicos referentes às atividades biológicas básicas como caminhar ou correr. Para Chinsamy et al. (2004), a carga mecânica causada por contrações musculares que começam na embriogênese, é um dos fatores epigenéticos mais importantes que afetam o esqueleto em desenvolvimento. A absorção destas tensões resultantes daquelas atividades age sobre o esqueleto através do funcionamento dos músculos, articulações, ligamentos e tendões, transferindo o estresse da tensão aos ossos. A resposta mecânica do osso a estas forças é a deposição de diferentes tecidos ósseos com arquiteturas ósseas adequadas a cada atividade mecânica, fornecendo resistência e rigidez variáveis em cada ponto.

Nos dois ossos analisados o córtex apresentou apenas osso primário fibrolamelar sem presença de ciclos ou marcas de pausa de crescimento evidenciando que o espécime UFSM11326 crescia em um ritmo contínuo e acelerado, um modelo condizente com uma fase inicial de desenvolvimento ontogenético, semelhante às análises já realizadas em outros espécimes prossaurópodes, nas quais a deposição óssea fibrolamelar foi atribuída a elevadas taxas de crescimento, e a um estágio ontogenético no qual ocorria um rápido crescimento (SANDER; KLEIN, 2005).

Praticamente todos os dinossauros estudados até agora mostram o tipo ósseo primário fibrolamelar na estrutura de seus ossos longos (CHINSAMY, 1993; KLEIN; SANDER, 2007; SANDER; KLEIN, 2005; STEIN, 2010). Como este tipo de complexo ósseo indica um rápido crescimento, acredita-se que tal fato seja acompanhado de uma taxa metabólica muito superior a encontrada em répteis modernos, talvez, tão elevada quanto à dos mamíferos (SANDER; KLEIN, 2005).

Amostras osteohistológicas contendo um complexo fibrolamelar com um arranjo laminar ou com arranjo vascular reticular semelhantes às encontradas no úmero de UFSM11326, parecem se sobrepor quando se trata das taxas de crescimento. Castanet et al. (2000) ao analisarem esses arranjos vasculares, descobriram que este complexo de tecidos pode alcançar taxas de crescimento radial de aproximadamente 80µm/dia ou mais, sendo o tecido ósseo primário mais rapidamente depositado.

O complexo ósseo fibrolamelar encontrado nas amostras do referido espécime não apresenta tecido ósseo compacto com osso lamelar ou osso paralelo fibroso, em vez disso, a matriz consiste de tecido ósseo fibroso que é caracterizado principalmente pela desorganização das fibras colágenas com tamanhos variados e dispostas livremente de forma irregular. A disposição aleatória destas fibras reflete as elevadas taxas de deposição com que o tecido ósseo foi formado, tendo como resultado um tecido ósseo arranjado ao acaso, amplo e com osteócitos globulares (PADIAN; LAMM, 2013).

O complexo ósseo fibrolamelar composto por uma matriz formada por tecido fibroso encontrado em UFSM11326 é tipicamente encontrado em indivíduos juvenis. Padian; Lamm (2013) e Chinsamy et al. (2005), explicam que este tecido fornece duas a três vezes mais área superficial para deposição da matriz óssea que participa da formação do osso e possibilita maior deposição óssea ao longo do tempo. Segundo eles, o tecido fibroso com ósteons primários aumenta a resistência do osso em desenvolvimento em comparação aos tecidos sem os ósteons primários, já que com a maturidade, o animal geralmente interrompe a formação do tecido ósseo fibroso que é formado mais rapidamente, e começa a produzir tecido ósseo de forma mais lenta. Assim, o padrão do complexo ósseo fibrolamelar visto nas amostras do juvenil UFSM11326 mudaria para um complexo fibrolamelar cada vez mais composto por osso lamelar ou osso paralelo fibroso com a chegada da vida adulta.

A redução da taxa de crescimento que é comum no tecido ósseo depositado em outros espécimes dinossaurianos adultos não foi observada em UFSM11326, pois estão ausentes os ciclos de crescimento ao longo do córtex. Além disso, a vascularização era contínua por toda área cortical, altamente irrigada por vasos sanguíneos sem qualquer delimitação ou zonação de LAGs ou *annulis* formadas pela deposição de outro tecido que não seja o tecido fibroso.

O padrão de deposição óssea apresentado nas amostras do úmero e do metatarsal III do espécime estudado evidencia uma estratégia de crescimento contínuo e acelerado de um juvenil, fato que também pode ser comprovado pela ausência de deposição do sistema fundamental externo (EFS). Este tecido, ausente em UFSM11326, documentaria um platô de crescimento normalmente encontrado em espécimes que teriam atingido o tamanho corpóreo final, e por isso seriam considerados totalmente crescidos.

11.4 Comparações Paleohistológicas entre Sauropodomorpha

As primeiras informações sobre histologia de Sauropodomorpha basais foram obtidas a partir dos trabalhos de Chinsamy (1993) com amostras de *Massospondylus*, um

prossaurópode do Jurássico inferior do Sul da África. Posteriormente Sander; Klein (2005); Klein; Sander (2007) apresentaram um relato detalhado sobre a histologia óssea de *Plateosaurus*, outro prossaurópode do Triássico Superior da Alemanha e Suíça. Mais recentemente, outras duas análises em Sauropodomorpha basais foram realizadas, uma em amostras de *Saturnalia* (STEIN, 2010), e outra análise preliminar a partir de amostras de *Unaysaurus* (CAMPOS et al., 2015), ambos espécimes encontrados em estratos referentes ao Triássico da região Sul do Brasil.

Os padrões histológicos encontrados em *Massospondylus* e *Plateosaurus* são similares (CHINSAMY, 1993; SANDER; KLEIN, 2005), apresentam zonas compostas por osso fibrolamelar alternadas por *annulis* ou LAGs. No entanto, apesar das semelhanças histológicas nestes espécimes, *Plateosaurus* exibe uma elevada variação do tamanho corpóreo dos adultos quando comparado a *Massospondylus*, sugerindo grande plasticidade em seu desenvolvimento (SANDER; KLEIN, 2005). *Massospondylus* ao contrário, indica uma forte correlação entre o tamanho corpóreo e a idade.

A microestrutura óssea de *Saturnalia* e *Unaysaurus* também é composta por tecido fibrolamelar com canais circunferencialmente orientados, porém, com modelos vasculares distintos, reticular em *Saturnalia* (STEIN, 2010), e plexiforme em *Unaysaurus* (CAMPOS et al., 2015). Dois *annulis* com pelo menos três LAGs e uma região com EFS incompleto (por não circundar toda borda periosteal) indicam o crescimento ainda ativo em *Saturnalia* (STEIN, 2010). O tecido fibrolamelar encontrado em *Unaysaurus* tem um padrão azonal, ou seja, LAGs e/ou *annulis* são ausentes, contudo, a borda periosteal do córtex apresenta uma área com reduzida vascularização que demarca uma mudança nas taxas de aposição óssea (CAMPOS et al., 2015).

Os modelos histológicos exibidos em UFSM11326 são compatíveis com os padrões encontrados nos Sauropodomorpha, prossaurópodes mencionados, o espécime possui tecido ósseo fibrolamelar com ampla rede vascular distribuída pelo córtex em um modelo reticular. Porém ao contrário dos demais, este espécime juvenil não apresenta LAGs ou *annulis*. Esta característica é um indício que o indivíduo não atravessou mudanças nas taxas de aposição óssea, muito menos períodos de parada ou redução do ritmo de crescimento.

12 CONCLUSÃO

As comparações morfológicas realizados no espécime UFSM11326, revelaram se tratar de um indivíduo dinossauriano Saurischia, com características morfológicas relacionadas aos Sauropodomorpha, um dos grupos basais descritos para o período Triássico. A morfologia do arco neural indica que este fazia parte da oitava vértebra dorsal, pré-sacral. As suturas na base deste elemento vertebral apresentam-se abertas em um formato serrilhado do tipo zíper, sem qualquer indício de fragmentos do centro vertebral unido ao arco neural. Com base nas suturas o espécime UFSM11326 foi classificado em estágio ontogenético imaturo ou imaturo tardio.

Em adição, as análises osteohistológicas a partir de seções do úmero e metatarsal III corroboram com a caracterização ontogenética realizada com base nas suturas vertebrais. A histologia destes ossos longos aponta para um espécime que teria morrido em fase inicial de desenvolvimento, exibindo um complexo ósseo fibrolamelar (comum em espécimes Sauropodomorpha já estudados), composto predominantemente por tecido fibroso com ósteons primários, sem ocorrência de marcas de crescimento (LAGs, *annuli*) ou áreas de reabsorção (EFS). A vascularização era contínua por toda área cortical, altamente irrigada por vasos sanguíneos, e com poucos pontos de remodelamento da região cortical do metatarsal III. Este padrão histológico evidencia uma estratégia de crescimento rápido, sustentado por elevadas taxas metabólicas, superior a dos répteis modernos, e comparáveis apenas a dos mamíferos.

Em suma, as análises realizadas sobre UFSM11326 revelaram um espécime dinossauriano, Sauropodomorpha jovem, que apesar de uma curta sobrevivência, demonstrava elevados níveis de deposição óssea com o crescimento contínuo e acelerado no momento de sua morte.

REFERÊNCIAS

- ABDALA, F.; RIBEIRO, A. M.; SCHULTZ, C. L. A rich cynodont fauna of Santa Cruz do Sul, Santa Maria Formation (middle-late Triassic), southern Brazil. **Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie-Monatshefte**, n. 11, p. 669-687, 2001.
- ALMEIDA, F. F. M. Tectônica da Bacia do Paraná no Brasil. São Paulo. **Inst. Pesq. Tecnol. Est. S. Paulo** (IPT), 1980.
- AMPRINO, R. La structure du tissue osseux envisage comme expression de differences dans la vitesse de l'accroissement. **Archives de Biologie**, v. 58, p. 315-330, 1947.
- ANDREIS, R. R.; BOSSI, G. E. E; MONTARDO, D. K. O Grupo Rosário do Sul (Triássico) no Rio Grande do Sul - Brasil. **31º Congresso Brasileiro de Geologia** (Camboriú), Anais v. 2, p. 659-673, 1980.
- ANDREWS, R. M. Pattern of growth in Reptiles, In: Gans C. & Parsons T.S. (Eds.), **Biology of the Reptilia**, Academic Press, London & New York, v.13, p. 273-320, 1985.
- ASSINE, M. L.; SOARES, Paulo C.; MILANI, Édison J. Sequências tectono-sedimentares mesopaleozóicas da Bacia do Paraná, sul do Brasil. **Brazilian Journal of Geology**, v. 24, n. 2, p. 77-89, 1994.
- BARBARENA, M. C. Bioestratigrafia Preliminar da Formação Santa Maria. **Pesquisas**, v.7, p. 111-119, 1977.
- BARRETT, P. M.; UPCHURCH, P. Sauropodomorph diversity through time. **The sauropods: evolution and paleobiology**, p. 125-156, 2005.
- BENTON, M. J. Dinosaur success in the Triassic: a noncompetitive ecological model. **Quarterly Review of Biology**, v.58, p. 29-55, 1983.
- BENTON, M. J. Origin and interrelationships of dinosaurs. In: Weishampel, D. B.; Dodson, P.; Osmólska H. (Eds.). **The dinosauria**, University of California Press, Berkeley, California, p. 11-30, 1990.
- BITTENCOURT, J. S.; KELLNER, A. W. A. The anatomy and philogenetic position of the Triassic dinosaur *Staurikosaurus pricei* Colbert, 1970. **Zootaxa**, v. 2029, p. 1-56, 2009.
- BITTENCOURT, J. S.; LANGER, M. C. Os dinossauros do Mesozoico brasileiro e as relações biogeográficas entre África e América do Sul. Paleontologia de Vertebrados: Relações entre América do Sul e Africa. **Interciência**, Rio de Janeiro, p. 299-321, 2012.
- BONAPARTE, J. F. *Coloradia brevis* n. g. et n. sp. (Saurischia Prosauropoda), Dinosaurio Plateosauridae de la Formacion Los Colorados, Triasico Superior de La Rioja, Argentina. **Ameghiniana**, v. 15 (3-4), p. 327-332, 1978.
- BONAPARTE, J. F.; VINCE, M. El hallazgo del primer nido de dinosaurios triásicos (Saurischia, Prosauropoda). Triásico Superior de Patagonia. Argentina. **Ameghiniana**, v.16, p.173-182, 1979.

BONAPARTE, J. F.; PUMARES, J. A. Notas sobre el primer craneo de *Riojasaurus incertus* (Dinosauria, Prosauropoda, Melanosauridae) del Triasico Superior da La Rioja, Argentina. *Ameghiniana*, v. 32(4), p. 341–349, 1995.

BONAPARTE, J. F. Evolución de las vértebras presacras en Sauropodomorpha. *Ameghiniana* v. 36, p. 115-187, 1999.

BONAPARTE, J. F.; BREA G.; SCHULTZ C. L.; MARTINELLI A. G. A new specimen of *Guaibasaurus candelariensis* (basal Saurischia) from the Late Triassic Caturrita Formation of southern Brazil. *Historical Biology*, v. 19, p. 73–82, 2007.

BROCHU, C. A. Closure of neurocentral sutures during crocodilian ontogeny: implications for maturity assessment in fossil archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 16, p. 49-62, 1996.

BUFFETAUT, E.; MARTIN, V.; SATTAYARAK, N.; SUTEETHORN, V. The oldest dinosaur from Southeast Asia: a prosauropod from the Nam Phong Formation (Late Triassic) of northeastern Thailand. *Geological Magazine*, v. 132, p.739-742, 1995.

BUTLER, R.; UPCHURCH, P.; NORMAN, D. B. The phylogeny of the ornithischian dinosaur. *Journal of Systematic Paleontology*, v. 6 (1), p. 1-40, 2008.

CABREIRA, S. F.; SCHULTZ, C. L.; BITTENCOURT, J. S.; SOARES, M. B.; FORTIER, D. C.; SILVA, L. R.; LANGER, M. C. New stem-sauropodomorph (Dinosauria, Saurischia) from the triassic of Brazil, *Naturwissenschaften*, v. 98, p. 1035–1040, 2011.

CAETANO, M. H. Use and results of skeletochronology in some urodeles (*Triturus marmoratus*, Latreille 1800 and *Triturus boscai*, Lataste 1879). *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie*, v. 11, p. 197-199, 1990.

CAMPOS, L. S.; SAYAO, J. M.; LEAL, L. A.; ANDRADE, R. C. L. P.; ELEUTERIO, L. H. S.; DA ROSA, A. A. S. Análise Paleohistológica Preliminar em ossos de *Unaysaurus tolentinoi* (Dinosauria, Sauropodomorpha). *Anais do Congresso Brasileiro de Paleontologia*, Crato - Ceará, 2015.

CARBALLIDO, J.; MARPMANN, J.; SCHWARZWINGS, D.; PABST, B. New information on a juvenile sauropod specimen from the Morrison Formation and the reassessment of its systematic position. *Palaeontology*. v. 55, p. 567-582, 2012.

CARBALLIDO, J. L.; SANDER P. M. Postcranial axial skeleton of *Europasaurus holgeri* (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Jurassic of Germany: implications for sauropod ontogeny and phylogenetic relationships of basal Macronaria. *Journal of Systematic Paleontology*, v. 12, p. 335-38, 2013.

CASTANET, J.; SMIRINA, E. Introduction to the skeletochronological method in amphibians and reptiles. In: Annales des sciences naturelles. *Zoologie et Biologie Animale. Elsevier*, p. 191-196, 1990.

CASTANET, J.; FRANCILLON-VIEILLOT, H.; MEUNIER, F.J.; RICQLÈS, A. DE. Bone and individual aging. In: Hall, B.K. (Ed.), Bone. Volume 7: **Bone Growth — B.** CRC Press, Boca Raton, p. 245–283, 1993.

CASTANET, J. Age estimation and longevity in reptiles. **Gerontology** v. 40, p. 174 –192, 1994.

CASTANET, J.; ROGERS, K.C.; CUBO, J.; BOISARD, J. J. Periosteal bone growth rates in extant ratites (ostrich and emu). Implications for assessing growth in dinosaurs. **Acad. Sci. Paris Sci. Terre**, v. 323, p. 543–550, 2000.

CERDA, I. A.; POL, D.; CHINSAMY, A. Osteohistological insight into the early stages of growth in *Mussaurus patagonicus* (Dinosauria, Sauropodomorpha). **Historical Biology**, v. 26, n. 1, p. 110-121, 2014.

COOPER, M. R. The prosauropod dinosaur *Massospondylus carinatus* Owen from Zimbabwe: its biology, mode of life and phylogenetic significance. Occasional Papers of the National Museums and Monuments of Rhodesia B, **Natural Sciences**, v. 6(10), p. 689–840, 1981.

COLBERT, E. H.; PRICE, L. I.; WHITE, T. E. A saurischian dinosaur from the Triassic of Brazil. **American Museum of Natural History**, 1970.

COLBERT, E. H. The Triassic dinosaur *Coelophysis*. Flagstaff: Museum of Northern Arizona Press. **Bulletin of the Museum of Northern Arizona**, v. 57, p. 1–160, 1989.

COPE, E. D. On the origin of genera. Merrihew & Son, **Printers**, 1869.

COPE, E. D. "On a new genus of Triassic Dinosauria". **The American Naturalist** 23: 626, 1889.

CONKLIN, J. L.; ENLOW, D. H.; BANG, S. Methods for the demonstration of lipid applied to compact bone. **Stain technology**, v. 40, n. 4, p. 183-191, 1965.

CORIA, R. A.; SALGADO, L. A basal Abelisauria Novas, 1992 (Theropoda-Ceratosauria) from the Cretaceous of Patagonia, Argentina. **Gaia**, v. 15, p. 89-102, 2000.

CURREY, J. D. Differences in the blood-supply of bone of different histological types. **Quarterly Journal of Microscopical Science**, v. 3, n. 55, p. 351-370, 1960.

CURREY, J. D. The histology of the bone of a prosauropod dinosaur. **Paleontology**, v. 5, p. 238-246, 1962.

CHEMALE JR, F.; MALLMANN, G.; BITENCOURT, M. F.; KAWASHITA, K. Isotope geology of syntectonic magmatism along the Major Gercino Shear Zone, southern Brazil: implications for the timing of deformation events. In: Short Papers - **IV South American Symposium on Isotope Geology**, Salvador, Brazil. p. 516-519, 2003.

CHINSAMY, A; RAATH, M. A. Preparation of fossil bone for histological examination. 1992.

CHINSAMY, A. Bone histology and growth trajectory of the prosauropod dinosaur *Massospondylus carinatus* (Owen). **Mod. Geol.** v. 18, p. 319–329, 1993.

CHINSAMY, A.; CHIAPPE, L. M.; DODSON, P. Growth rings in Mesozoic birds. **Nature**, v. 368, p. 196-197, 1994.

CHINSAMY, A.; CHIAPPE, L. M.; DODSON, P. Mesozoic avian bone microstructure: physiological implications. *Paleobiology*, v. 21, n. 04, p. 561-574, 1995.

CHINSAMY, A. Assessing the biology of fossil vertebrates through bone histology. 1997.

CHINSAMY, A. The microestruturure of dinosaur bone. Baltimore, Maryland: Johns Hopkins University Press, p 195, 2005.

CHINSAMY, A.; CODORNIÚ, L.; CHIAPPE, L. Palaeobiological implications of the bone histology of *Pterodaustro guinazui*. **The Anatomical Record**, v. 292, n. 9, p. 1462-1477, 2009.

DA-ROSA, A. A. S.; PIMENTEL, N. L. V.; FACCINI, U. F. Paleoalterações e carbonatos em depósitos aluviais na região de Santa Maria, Triássico Médio a Superior do Sul do Brasil. **Pesquisas em Geociências**, v. 31(1), p. 3-16, 2004.

DA-ROSA, A. A. S. Paleoalterações em depósitos sedimentares de planícies aluviais do Triássico Médio a Superior do sul do Brasil: caracterização, análise estratigráfica e preservação fossilífera. **Tese de Doutorado**, Universidade do Vale do Rio dos Sinos, São Leopoldo, Brasil, p. 211, 2005.

DA-ROSA, A. A. S.; LEAL, L. A.; BOELTER, R. A.; DAMBROS, C. S. Um novo Sauropodomorpha para o Triássico Superior do Sul do Brasil. **Revista Ciência e Natura**, v. 31. Resumos do V Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados, Santa Maria, 2006.

DZIK, J. A beaked herbivorous archosaur with dinosaur affinities from the Early Late Triassic of Poland. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 23(3), p. 556-574, 2003.

ENLOW, D. H.; BROWN, S. O. A comparative histological study of fossil and recent bone tissues. Part I. **Texas Journal of Science**, v. 8, p.403-443, 1956.

_____; BROWN, Sidney O. A comparative histological study of fossil and recent bone tissues. Part II. **Texas Journal of Science**, v. 9, n. 2, p. 186-204, 1957.

_____; BROWN, S. O. A comparative histological study of fossil and recent bone tissues. Part II. **Texas Journal of Science**, v. 10, p. 187-230, 1958.

ENLOW, D. H. Principles of bone remodeling. Thomas, C. C. (Ed). Springfield, Illinois. 1963.

ENLOW, D. H. The bone of Reptiles. In: Gans, C. (Ed.) **Biology of the Reptilia**, Academic Press, London, p. 45-80, 1969.

ERICKSON, G. M.; TUMANOVA, T. A. Growth curve of *Psittacosaurus mongoliensis* Osborn (Ceratopsia: Psittacosauridae) inferred from long bone histology. ***Zoological Journal of the Linnean Society***, v. 130, p. 551-566, 2000.

FACCINI, U. F. O Permo-Triássico do Rio Grande do Sul. Uma análise sob o ponto de vista das sequências deposicionais. ***Dissertação de Mestrado***, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Curso de Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre, Brasil, p. 121, 1989.

FERIGOLO, J.; LANGER, M. C. A later Triassic dinosauriform from south Brazil and the origin of the ornithischian premaxillary bone. ***Historical Biology***, v. 19, p. 23-33, 2006.

FERNANDES, L. A; COIMBRA, A. M. A Bacia Bauru (Cretáceo Superior, Brasil). ***Anais da Academia Brasileira de Ciências***, v. 68, n. 2, p. 195-206, 1996.

FRANCILLON-VIEILLOT, H. et al. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. ***Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends***, p. 175-234, 1990.

FRANTZ, J. C.; MARQUES, J. C.; HARTMANN, L. A. Assessment of the Dom Feliciano Belt: some implications for the tectonic modeling of the Brasiliano Cycle in southern Brazil. In: ENCONTRO SOBRE A ESTRATIGRAFIA DO RIO GRANDE DO SUL – ESCUDOS & BACIAS, I, Porto Alegre, ***Boletim de Resumos***, p. 58-62, 2003.

GALLI, C. P.; KERN, H. P. Evidências estratigráficas de movimentos transcurrentes no leste do Escudo Sul-Riograndense durante o Mesozóico. In: SEMINÁRIO-FEIRA DE ENSINO, PESQUISA E EXTENSÃO – EXPONHA-SE, UNISINOS IV, São Leopoldo, ***Resumos das Comunicações***, p. 297, 1998.

GALTON, P. M. Prosauropod dinosaurs (Reptilia: Saurischia) of North America. ***Postilla***, v. 169, p. 2-98, 1976.

GALTON, P. M. Basal sauropodomorpha – prosauropoda. In Weishampel, D. B. Dodson, P.; Osmólska, H. (Eds.). ***The Dinosauria***. University of California Press, Berkeley, California, p. 320–344, 1990.

GALTON, P. M. Are Spondylosoma and Staurikosaurus (Santa Maria Formation, Middle-Upper Triassic, Brazil) the oldest saurischian dinosaurs?. ***Paläontologische Zeitschrift***, v. 74, n. 3, p. 393-423, 2000.

GALTON, P. M. *Plateosaurus engelhardti* Meyer, 1837 (Dinosauria, Sauropodomorpha): Proposed replacement of unidentifiable namebearing type by a neotype (Case 3560). ***Bulletin of Zoological Nomenclature***, v. 69, n. 3, p. 203, 2012.

GAMA JR, Ercílio G. Contribuição ao estudo da ressedimentação no Subgrupo Itararé: tratos de fácies e hidrodinâmica deposicional. ***Brazilian Journal of Geology***, v. 22, n. 2, p. 228-236, 1992.

GAUTHIER, J. Saurischian monophyly and the origin of birds. In Padian, K. (ed.) *The Origin of Birds and the Evolution of Flight*. San Francisco: California Academy of Sciences, ***Memoirs of the California Academy of Sciences*** v. 8, p. 1–55, 1986.

GOLDBERG, K.; GARCIA, A. J. V. Stratigraphic correlation and paleoclimatic inferences from diagenetic and taphonomic analysis of Neocretaceous dinosaur bones in Bauru Group (Parana Basin), Brazil. In: **II International Meeting on Taphonomy and Fossilization - Taphos 96**, Zaragoza, Spain. Extended Abstracts, p. 135-140, 1996.

GOULD, S. B.; WALLER, R. F.; MCFADDEN, G. I. Plastid evolution. **Plant Biology**, v. 59, n. 1, p. 491, 2008.

GROSS, W. Die typen des mikroskopischen Knochenbaues bei fossilen Stegocephalen und reptilien. **Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte**, v. 203, p. 731-764, 1934.

HANKEN, J.; WAKE, D. B. Miniaturization of body size: organismal consequences and evolutionary significance. **Annual Review of Ecology and Systematics**, p. 501-519, 1993.

HOFMANN, R.; SANDER, P. M. The first juvenile specimens of *Plateosaurus engelhardti* from Frick, Switzerland: isolated neural arches and their implications for developmental plasticity in a basal sauropodomorph. **PeerJ**, v. 2, p. 458, 2014.

HORNER, J.; MAKELA, R. Nest of juveniles provides evidence of family structure among dinosaur. **Nature**, v. 282, p. 296-298, 1979.

_____; GORMAN, J. Digging Dinosaur. New York: Workman. p. 210, 1988.

_____; RICQLÈS, A. J. DE; PADIAN, K. Variation in dinosaur skeletochronology indicators: implications for age assessment and physiology. **Paleobiology**, v. 25, n. 03, p. 295-304, 1999.

_____; RICQLÈS, A. J. DE; PADIAN, K. The bone histology of the hadrosaurid dinosaur *Maiasaura peeblesorum*: growth dynamics and physiology based on an ontogenetic series of skeletal elements. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 20, p. 15-129, 2000.

HUENE, F. V. Terrestrische Oberkreide in Uruguay. Zentralblatt für Mineralogie, **Geologie und Paläontologie Abteilung B**, v. 1929, p. 107-112, 1929.

HUENE, F. V. Die fossile Reptil-Ordnung Saurischia, ihre Entwicklung und Geschichte. **Monographien zur Geologie und Palaeontologie**, 4, 1-361, 1932.

HUENE, F. V. Ein neuer Coelurosaurier aus der thüringischen Trias. **Palaeontol. Z.**, v. 16, n. 3/4, p. 145-170, 1934.

HUENE, F. V. Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes: Ergebnisse der Sauriergrabungen in Südbrasilien 1928/29. **Mit 64 Abbildungen im Text und 38 Tafeln**. CH Beck, 1942.

HUTTON, J. M. Age determination of living Nile crocodiles from the cortical stratification of bone. **Copeia**, p. 332-341, 1986.

IKEJIRI, T.; TIDWELL, V.; TREXLER, D. L. New adult specimen of *Camarasaurus lentus* highlight ontogenetic variation within the species. In: Tidwell V, Carpenter K,

eds. Thunder-lizards: the Sauropodomorph dinosaurs. Bloomington: Indiana University Press. p. 154-179, 2005.

KELLNER, A. W. A. Remarks on Brazilian dinosaur. *Memoirs of the Queensland Museum*, v. 39(3), p. 611-626, 1996.

KLEIN, N; SANDER, P. M. Bone histology and growth of the prosauropod dinosaur *Plateosaurus engelhardti* von Meyer, 1837 from the Norian bonebeds of Trossingen (Germany) and Frick (Switzerland). *Special Papers in Palaeontology*, v. 77, p. 169, 2007.

KÜCHLE, J.; HOLZ, M.; PHILIPP, R.P.; FISCHER, C.M. Tectonic control on the stratigraphic signature of an Early Permian sequence boundary in the Paraná Basin, southernmost Brazil. In: *Latinamerican Congress Of Sedimentology*, 3, Belém, Abstracts, p. 27-28, 2003.

LANGER, M. C.; ABDALA, N. F.; RICHTER, M.; BENTON, M. J. A sauropodomorph dinosaur from the Upper Triassic (Carnian) of southern Brazil. *Comptes Rendus de l'Academie de Sciences, Sciences de la Terre et des Planetes*, v. 329(7), p. 511-517, 1999.

LANGER, M. C. The pelvic and hind limb anatomy of the stem sauropodomorph *Saturnalia tupiniquim* (Late Triassic, Brazil). *PaleoBios*, v. 23, p. 1-30, 2003.

LANGER, M.; FERIGOLO, J. The first ornithischian body-fossils in Brazil: Late Triassic (Caturrita Formation) of Rio Grande do Sul. *Congresso Latino-americano de Paleontologia de Vertebrados*. Museu Nacional, *Boletim de Resumos*, p. 146-147, 2005.

LANGER, M. C. Studies on continental Late Triassic tetrapod biochronology. I. The type locality of *Saturnalia tupiniquim* and the faunal succession in south Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*. v. 19, p. 205-218, 2005b.

LANGER, M. C.; RIBEIRO, A. M.; SCHULTZ, C. L.; FERIGOLO, J. The continental tetrapod-bearing Triassic of south Brazil. *Bulletin of the New Mexico Museum History and Science*. v. 41, p. 201-218, 2007a.

LANGER, M. C.; FRANÇA, M. A. G.; GABRIEL, S. The pectoral girdle and forelimb anatomy of the stem-sauropodomorph *Saturnalia tupiniquim* (Late Triassic, Brazil). *Special papers in Paleontology*, v. 77, p. 113-137, 2007b.

LANGER, M. C.; EZCURRA M. D.; BITTENCOURT J. S.; NOVAS, F. E. The origin and early evolution of dinosaur. *Biological Reviews*. v. 85, p. 55-110, 2010.

LAVINA, E. L. Geologia sedimentar e paleogeografia do Neopermiano e Eotriássico (intervalo Kazaniano-Scythiano) da Bacia do Paraná. *Unpublished Ph. D. thesis*. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1991.

LEAL, L. A.; AZEVEDO, S. A. K.; KELLNER, A. W. A.; DA-ROSA, A. A. S. A new early dinosaur (Sauropodomorpha) from the Caturrita Formation (Late Triassic), Paraná Basin, Brazil. *Zootaxa*. v. 690, p. 1-24, 2004.

LEIDY, J. Remarks on a jaw fragment of Megalosaurus. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, p. 197-200, 1868.

MACHADO, J. L. F. A redescoberta do Aquífero Guaraní. In: **Scientific American Brasil**. Disponível em: http://www2.uol.com.br/sciam/reportagens/a_redescoberta_do_aquifero_guarani.html. Acessado em: 12 de jan. 2016.

MANTELL, G. Notice on the Iguanodon, a newly discovered fossil reptile, from the sandstone of Tilgate Forest, in Sussex. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**, v. 115, p. 179-186, 1825

MARGERIE, E. DE.; CUBO, J.; CASTANET, J. Bone typology and growth rate: testing and quantifying Amprino's rule in the mallard (*Anas platyrhynchos*). **Acad. Sci. Paris Biol.** v. 325, p. 221-230, 2002.

MARTINEZ, R. N.; ALCOBER, O. A. A basal sauropodomorph (Dinosauria: Saurischia) from the Ischigualasto Formation (Triassic, Carnian) and the early evolution of sauropodomorph. **Plos One**. v. 4(2), p. 1-12, 2009.

MARSH, O. C. Principal characters of American Jurassic dinosaurs; Part VIII, the order Theropoda. **American Journal of Science**, n. 160, p. 329-340, 1884.

MARSH, O. C. Principal characters of American Jurassic dinosaurs; Part IX, The skull and dermal armor of Stegosaurus. **American Journal of Science**, n. 203, p. 413-417, 1887.

MCINTOSH, J. S. The sauropod dinosaurs: a brief survey. In: Padian K, Chure DJ, eds. **The age of dinosaurs**, Short courses in Paleontology number 2. Knoxville:University of Tennessee. p.85-99, 1989.

MILANI, E. J.; FRANÇA, A. B.; SCHNEIDER, R. L. Bacia do Paraná. **Boletim de Geociências da Petrobrás**. v. 8, p. 69-82, 1994.

MILANI, E. J.; RAMOS, V. A. Orogenias paleozóicas no domínio sul-ocidental do Gondwana e os ciclos de subsidência da Bacia do Paraná. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 28, n. 4, p. 473-484, 1998.

MILANI, E. J. Geodinâmica fanerozóica do Gondwana sul-ocidental e a evolução geológica da Bacia do Paraná. Em: M. Holz e L. F. De Ros (eds.), **Geologia do Rio Grande do Sul**, CIGO/UFRGS. Porto Alegre, p. 275-302. 2000.

MILANI, E. J.; FRANÇA, A. B.; MEDEIROS, R. A. Roteiros geológicos. Rochas geradoras e rochas reservatório da Bacia do Paraná, faixa oriental de afloramentos, Estado do Paraná. **Boletim de Geociências da Petrobrás**, Rio de Janeiro, v. 15, n. 1, p. 135-62. 2007.

MOLNAR, R. E.; KURZANOV, S. M.; DONG, Z. Carnosauria. The Dinosauria. University of California Press, Berkeley, p. 169-209, 1990.

NOPCSA, F. V.; HEIDSIECK, E. On the bone histology of the ribs in immature and half-grown tracodont dinosaur. In: **Proceedings of the Zoological Society of London**, v. 12, p. 221-226, 1993.

NOVAS, F. E. New information on the systematics and post-cranial skeleton of *Herrerasaurus ischigualastensis* (Theropoda: Herrerasauridae) from the Ischigualasto Formation (Upper Triassic) of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 13, p. 400–23, 1993.

NOVAS, F. E. Dinosaur monophyly. *Journal of vertebrate Paleontology*, v. 16, n. 4, p. 723–741, 1996.

OSBORN, H. F. A skeleton of Diplodocus. *Memoirs of the American Museum of Natural History* v. 3, p. 247–387, 1899.

OTERO, A.; POL, D. Postcranial anatomy and phylogenetic relationships of *Mussaurus patagonicus* (Dinosauria, Sauropodomorpha). *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 33, p. 1138–1168, 2013.

OWEN, R. Report on British fossil reptiles. Part II. *Reports of the British Association for the Advancement of Science*, v. 11, p. 60–204, 1842.

OWEN, R. On the skull of Megalosaurus. *Quarterly Journal of the Geological Society*, v. 39, n. 1–4, p. 334–347, 1883.

PADIAN, K.; RICQLES, A. D.; HORNER, J. R., Dinosaurian growth rates and bird origins. *Nature*. v. 412, p. 405–408, 2001.

PADIAN, k.; LAMM, E., Bone Histology of Fossil Tetrapods: advancing methods, analysis, and Interpretation. University of California Press, pp. 185, 2013.

QUEKETT, J. T. Descriptive and illustrated catalogue of the histological series contained in the Museum of the Royal College of Surgeons of England. London. v. 2, p. 320, 1855.

RAGE, J. C. Gondwana, Tethys, and terrestrial vertebrates during the Mesozoic and Cainozoic. Geological Society, London, Special Publications, v. 37, n. 1, p. 255–273, 1988.

RAJA GABAGLIA, G. P.; FIGUEIREDO, A. M. F. Evolução dos conceitos acerca das classificações de bacias sedimentares. Origem e evolução das bacias sedimentares, Rio de Janeiro. *Petrobrás*, p. 31–45, 1990.

RAUHUT, O. W. M. A tyrannosauroid dinosaur from the Upper Jurassic of Portugal. *Palaeontology*, v. 46, n. 5, p. 903–910, 2003.

RAUP, D. M.; SEPKOSKI, J. J. Periodic extinction of families and genera. *Science*, v. 231, n. 4740, p. 833–836, 1986.

REID, R. E. H. The histology of dinosaur bone, and its possible bearing on Dinosaurian physiology. In: FERGUSON, M. W. J. (Ed.). *Structure, Development and Evolution of Reptiles*. Academic Press, London. p. 629–663, 1984a.

_____. Primary bone and dinosaurian physiology. *Geological Magazine*. v. 121, p. 585–598, 1984b.

_____. Bone and dinosaurian "endothermy". *Modern Geology*. v. 11, p. 133-154, 1987.

_____. Dinosaurian physiology: the case for "intermediate" dinosaurs. In: FARLOW J. O.; BRETT-SUR-MAN, M. (Ed.). *The complete dinosaur*, Indiana University Press, Bloomington. p. 449-473, 1997a.

REISZ, R. R.; SCOTT, D.; SUES, H. D.; EVANS, D. C.; RAATH, M. A. Embryos of an early Jurassic prosauropod dinosaur and their evolutionary significance. *Science* v. 309, p. 761-764, 2005.

REISZ, R. R.; EVANS, D. C.; ROBERTS, E. M.; SUES, H. D.; YATES, A. M. Oldest known dinosaurian nesting site and reproductive biology of the Early Jurassic sauropodomorph *Massospondylus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* v. 109, p. 2428-2433, 2012.

REISZ, R.R.; HUANG, T.D.; ROBERTS, E.M.; PENG, S.R.; SULLIVAN, C.; STEIN, K. LEBLANC, A.R.H.; SHIEH, D.B.; CHANG, R.S.; CHIANG, C.C. Embryology of Early Jurassic dinosaur from China with evidence of preserved organic remains. *Nature*, v. 496, p. 210-214, 2013.

RICQLÈS, A. J. DE. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes I. - Origine du tissu osseux plexiforme des dinosauries sauropodes. *Annales de Paléontologie*, v. 54, p. 133-145, 1968.

_____. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes II. - Quelques observations sur la structure des os longs des thériodontes. *Annales de Paléontologie*, v. 55, p. 3-52, 1969.

_____. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes III. - Titanosuchiens dinocéphales et dicynodontes. *Annales de Paléontologie*, v. 58, p. 17-60, 1972.

_____. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes V. Cotylosaures et mésosaures. *Annales de Paléontologie*. v. 60, p. 171-216, 1974a.

_____. Evolution of endothermy: histological evidences. *Evolucionary Theory*. v. 1, p. 51-80, 1974b.

_____. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes. Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tétrapodes. Première partie, structure. *Annales de Paléontologie*. v. 61, p. 51-129, 1975.

_____. On bone histology of fossil and living reptiles, with comments on its functional and evolutionary significance. in: BELLAIRS, A. D'A.; COX, C. B. (Ed.) *Morphology and Biology of Reptiles*. Academic Press: London, p. 123-150, 1976a.

_____. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes VII. - Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tétrapodes. Deuxième partie, fonctions. *Annales de Paléontologie*. v. 62, p. 71-126, 1976b.

_____. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes VII. - Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tétrapodes. Deuxième partie, fonctions, suite. **Annales de Paléontologie**. v. 63, p. 33-56, 1977a.

_____. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes VII. - Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tétrapodes. Deuxième partie, fonctions, fin. **Annales de Paléontologie**. v. 63, p. 133-160, 1977b.

_____. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes VII. - Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tétrapodes. Troisième partie, évolution. **Annales de Paléontologie**. v. 64, p. 85-111, 1978a.

_____. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes VII. - Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tétrapodes. Troisième partie, évolution fin. **Annales de Paléontologie**. v. 64, p. 153-184, 1978b.

_____. Tissue Structure of Dinosaur Bone-Functional Significance and Possible Relation to Dinosaur Physiology. In: Thomas, R. D. K., Olson, E. C. (Ed.), A Cold Look at **The Warm Blooded Dinosaurs**, New York. p. 103-139, 1980.

_____. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes VI. Stégocephales. **Annales de Paléontologie**, v. 67, p. 141-160, 1981.

_____. Cyclical Growth in the long limb bones of a sauropod dinosaur. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 28, n. 225-232, 1983.

RICQLÈS, A. DE, MEUNIER, F. J., CASTANET, J., FRANCILLON-VIEILLOT, H. Comparative microstructure of bone. In: Hall, B.K. (Ed.), Bone. **Bone Matrix and Bone Specific Products**. CRC Press, Boca Raton, FL, v. 3, p. 1-78, 1991.

RIGGS, E. S. Brachiosaurus altithorax, the largest known dinosaur. **American Journal of Science**, n. 88, p. 299-306, 1903.

RIMBLOT-BALY, F.; RICQLÈS, A. DE.; ZYLBERBERG, L. Analyse paleohistologique d'une serie de croissance partielle chez Lapparentosaurus madagascariensis (Jurassique moyen): Essai sur la dynamique de croissance d'un dinosaure sauropode. **Ann. Paleontol. (Invertebr.-Vertebr.)** v. 81, p. 49-86, 1995.

ROWE, T.; GAUTHIER, J. Ceratosauria. **The Dinosauria**, v. 151, p. 168, 1990.

RUBERT, R. R.; SCHULTZ, C. L. Um novo horizonte de correlação para o Triássico Superior do Rio Grande do Sul. **Pesquisas em Geociências**. Porto Alegre, RS. Vol. 31, n. 1 (2004), p. 71-88, 2004.

SANDER, P. M. Long bone histology of the Tendaguru sauropods: implications for growth and biology. **Paleobiology**, v. 26, p. 466-488. 2000.

SANDER, P. M.; KLEIN, N. Developmental plasticity in the life history of a prosauropod dinosaur. **Science**, v. 310, n. 5755, p. 1800-1802, 2005

SANDER, P. M.; OCTÁVIO M.; LAVEN, T.; KNOTSCHKE, N. Bone histology indicates insular dwarfism in a new late Jurassic sauropod dinosaur. **Nature**, v. 441, p. 739-741, 2006.

SAYÃO, J. M. Histovariability in bones of two pterodactylid pterosaur from the Santana Formation, Araripe Basin, Brasil: preliminary results. In: BUFFETAUT, E.; MAZIN, J. M (eds) **Evolution e Paleontology of Pterosaurs**, Geological Society, London, Special Publications 217, p. 335-342, 2003.

SCHELLNHUBER, H. J. Earth system analysis and the second copernican revolution. **Nature**, v. 402, p. 19-23, 1999.

SCHERER, C. M. S.; Faccini, U. F.; Barberena, M. C.; Schultz, C. L.; Lavina, E. L. Bioestratigrafia da Formação Santa Maria: utilização das cenozonas como horizontes de correlação. Comunicações do Museum de Ciências e Tecnologia UBEA/PUCRS. **Série Ciências da Terra**, v. 1, p. 43-50, 1995.

SCHERER, C. M. S.; FACCINI, U. F.; LAVINA, E. L. Arcabouço estratigráfico do Mesozóico da Bacia do Paraná. Em: M. Holz e L.F. De Ros (eds.), **Geologia do Rio Grande do Sul**, CIGO/UFRGS. Porto Alegre, p. 335-354, 2000.

SCHULTZ, C. L., Répteis versus mamíferos: uma batalha de 250 milhões de anos. **Ciência & Ambiente**, Santa Maria, v. 16, p. 51-82, 1998.

SCHULTZ, C. L.; SCHERER, C. M. S.; BARBERENA, M. C. Biostratigraphy of Southern Brazilian Middle-Upper Triassic. **Revista Brasileira de Geociência**, v. 30, p. 495-498, 2000.

SCHNEIDER, R. L. Revisão estratigráfica da Bacia do Paraná. In: **Anais do Congresso brasileiro de Geologia**, p. 41-65, 1974.

SEELEY, H. G. On *Ornithopsis*, a gigantic animal of the pterodactyle kind from the Wealden. *Annals and Magazine of Natural History*, v.4, p.279-283, 1870.

SEELEY, H. G. On the classification of the fossil animals commonly named Dinosauria. *Proceedings of the Royal Society* 43, 165–71, 1888.

SEITZ, A. L. Vergleichenden Studien über den mikroskopischen Knochenaufbau fossiler und rezenter Reptilien. *Nova Acta Abhandlungen der Kaiserlichen Leopold-Carolignischen Deutschen Akademie der Naturforscher*. v. 37, p. 230-370, 1907.

SEKIYA, T.; JIN, X.; ZHENG, W.; SHIBATA, M.; AZUMA, Y. A new juvenile specimen of *Yunnanosaurus robustus* (Dinosauria: Sauropodomorpha) from Early to Middle Jurassic of Chuxiong Autonomous Prefecture, Yunnan Province, China. **Historical Biology**, v. 26, p. 252-277, 2013.

SERENO, P.C.; FORSTER, C.A.; ROGERS, R.R.; MONETA, A.M. Primitive dinosaur skeleton from Argentina and the early evolution of the Dinosauria. **Nature**, 361, 64-66, 1993.

SERENO, P. C. The origin and evolution of dinosaur. **Annual Review of Earth and Planetary Sciences**, Palo Alto, v. 25, p. 435-489, 1999.

SOARES, M. B., SCHULTZ, C. L., HORN, B. L. D. New Information on Riograndia guaibensis Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 2001 (Eucynodontia, Trithelodontidae) from the Late Triassic of Southern Brazil: Anatomical and Biostratigraphic Implications. *An. Acad. Bras. Ciências*, v. 83 (1), p. 329-354, 2011.

STEIN, K. H. W. Long bone histology of basalmost and derived Sauropodomorpha: the convergence of fibrolamellar bone and the evolution of giantism and nanism. *Tese de Doutorado*, Universidade de Bonn, Antuérpia - Bélgica, pp. 213, 2010.

TAYLOR, M. P.; WEDEL, M. J. Why sauropods had long necks; and why giraffes have short necks. *PeerJ*, v.1 p. 36, 2013.

THULBORN, R. A. The post-cranial skeleton of the Triassic ornithischian dinosaur *Fabrosaurus australis*. *Palaeontology*, v. 15, n. 1, p. 29-60, 1972.

TIDWELL, V.; WILHITE, R. D. Ontogenetic variation and isometric growth in the forelimb of the Early Cretaceous sauropod *Venenosaurus*. In: Tidwell V, Carpenter K, eds. *Thunderlizards: the sauropodomorph dinosaurs*. Bloomington: Indiana University Press. p. 187-196, 2005.

TURCKER, M. E.; BENTON, M. J. Triassic environments, climates and reptile evolution. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 40, n. 4, p. 361-379, 1982.

UPCHURCH, P.; BARRETT, P. M.; GALTON, P. M. A phylogenetic analysis of basal sauropodomorph relationships: Implications for the origin of sauropod dinosaurs 2. *Evolution and palaeobiology of early sauropodomorph dinosaurs*, n. 77, p. 57-90, 2007.

WILSON J. A. Vertebral laminae in sauropods and other saurischian dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 19, p. 639-653, 1999.

WILSON J. A.; D'EMIC M. D.; IKEJIRI, T.; MOACDIEH E. M.; WHITLOCK J. A. A nomenclature for vertebral fossae in sauropods and other saurischian dinosaurs. *PLoS ONE* v. 6, p. 17-25, 2011.

YATES, A. M. The species taxonomy of the Sauropodomorph dinosaurs from the Löwenstein Formation (Norian, Late Triassic) of Germany. *Palaeontology*, v. 46(2), p. 317–337. 2003.

ZALÁN, P.V., WOLFF, S., CONCEIÇÃO, J.C.J., MARQUES, A., ASTOLFI, M.A.M., VIEIRA, I.S., APPI, V.T., ZANOTTO, G.A. Bacia do Paraná. In: Raja Gabaglia, G.P. & Milani, E.J. (coords.) 1991. Origem e evolução das Bacias Sedimentares. Cenpes-Petrobrás, 2ª edição, p. 135-168, 1990.

ZERFASS, H.; LAVINA, E. L.; SCHULTZ, C. L.; GARCIA, A. G. V.; FACCINI, U. F.; CHEMALE JR. F. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. *Sedimentary Geology*. v. 161: p. 85-105, 2003.

ZERFASS, H., CHEMALE, F., SCHULTZ, C.L., LAVINA, E. Tectonics and Sedimentation in Southern South America During Triassic. *Sedimentary Geology*, v. 166(3), p. 265-292, 2004.