



Trabalho de Conclusão de Curso de Bacharelado
em Ciências Biológicas

**EVIDÊNCIAS DE GREGARISMO E CONSTRUÇÃO DE TOCA EM
DINODONTOSAURUS TURPIOR (THERAPSIDA, ANOMODONTIA) DO
TRIÁSSICO MÉDIO DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL**

Aluno: Ana de Oliveira Bueno

Orientador: Cesar Leandro Schultz

Banca Examinadora: Dra. Marina Bento Soares
Dra. Cristina Bertoni Machado

Porto Alegre, julho de 2012

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao meu orientador, Dr. Cesar Schultz, e ao pesquisador Dr. Juan Carlos Cisneros, por todo o incentivo e ajuda na pesquisa e estudo dessa associação fóssil; a Liu Jun, por gentilmente ceder a foto do bloco contendo os juvenis de *Parakannemeyeria*; a Deise (Museu Nacional do RJ) e Rodrigo (DNPM – RJ), por permitirem a visita às respectivas coleções paleontológicas; a Marina Soares e Bruno Horn, pela ajuda nos estudos de osteo-histologia fóssil que tanto ajudaram nesse estudo; aos amigos e colegas Marco Silva, Marcel Lacerda, Tomaz Melo, David Silva, Cris Bertoni e Daniel Fortier, pelas várias discussões e ajuda na obtenção de referências; a Marina C. Oliveira, minha querida mãe, por todos os incentivos para a construção de uma carreira acadêmica; e ao meu amado Lúcio Manfredi, por todo o apoio emocional, psicológico e intelectual na minha vida.

"We are all agreed that your theory is crazy.
The question that divides us is whether it is
crazy enough to have a chance of being
correct."

Niels Bohr

SUMÁRIO

RESUMO.....	5
ABSTRACT.....	6
1 INTRODUÇÃO.....	7
2 ÁREA DE ESTUDO.....	11
3 MATERIAL E MÉTODOS.....	14
4 ANÁLISE TAFONÔMICA.....	17
4.1 A hipótese de predação / necrofagia.....	18
4.2 A hipótese das carcaças d'água.....	19
4.3 A hipótese de soterramento por deslizamento.....	21
4.4 A hipótese de mumificação.....	22
4.5 A hipótese de soterramento por colapso de abrigo subterrâneo.....	24
5 CONSIDERAÇÕES PALEOECOLÓGICAS.....	25
5.1 A possibilidade de hábitos escavatórios.....	30
5.2 Exemplos de casos semelhantes.....	33
5.3 O uso de abrigos subterrâneos.....	39
5.4 Tendência de preservação.....	45
6 CONCLUSÃO.....	46
REFERÊNCIAS.....	47

RESUMO

Dicynodontia é o maior e mais diverso grupo dentre os terápsidos anomodontes e teve uma distribuição global. Surgiram no Mesopermiano e desapareceram no Neotriássico, sendo uma das poucas linhagens a sobreviver à extinção em massa Permo-Triássica. Considerados como os consumidores primários de sua época, desenvolveram uma grande diversidade e plasticidade ecológica, atingindo diversos tamanhos. *Dinodontosaurus turpior*, uma espécie de dicinodonte de grande porte que viveu no Triássico Médio, é aqui proposto como sendo um animal de hábitos gregários e capaz de construir abrigos subterrâneos, com base no estudo de uma associação de dez ou mais indivíduos juvenis de *D. Turpior*, coletada em 1970 no município de Candelária/RS, pertencente à coleção de Paleovertebrados da UFRGS. Esta agregação é considerada uma evidência de comportamento gregário para a espécie, considerando que a mesma fosse K-estrategista (fêmeas tendo em média um filhote), além de indicar um cuidado parental por parte do bando. O fato da associação ser monotípica e monoespecífica, aliado ao modo de ocorrência dos indivíduos (totalmente completos e articulados, aglomerados muito proximamente entre si ou mesmo parcialmente sobrepostos, com alguns apresentando posições naturais e outros fortemente deformados) sugere que os indivíduos morreram soterrados, provavelmente pelo colapso de um abrigo subterrâneo, embora não existam registros referentes às características da rocha encaixante no momento da coleta. Evidências anatômicas e filogenéticas sugerem que um hábito escavador, herdado de táxons mais basais reconhecidamente fossoriais, é plausível para a espécie, apesar do grande tamanho. Comparações com espécies atuais mostram que a união de hábitos gregários e escavadores pode ser altamente vantajosa para uma espécie, especialmente para os filhotes, pela união do cuidado parental com a construção de abrigos, que servem para proteção contra predadores e para gerar microclimas mais amenos em relação ao ambiente externo.

Palavras-chave: Dicynodontia. Tafonomia. Paleoecologia. Gregarismo. Construção de toca.

ABSTRACT

Dicynodontia is the greater and most diverse group of therapsid anomodonts, having a global distribution. They lived from Middle Permian to Late Triassic, being one of the few lineages to survive to P-T mass extinction. Considered the primary consumers at their time, they developed a great diversity and ecological plasticity, attained several sizes. *Dinodontosaurus turpior*, a big sized species of dicynodont from Middle Triassic, is here proposed as an animal with gregarious behavior and capable of digging, based on the analysis of an association formed by ten or more juvenile individuals collected in 1970 at Candelária municipality/RS and housed at UFRGS's collection. This aggregation is considered an evidence of gregarious behavior considering a K-strategy for the species (one puppy per female), and also indicates parental care from the herd. The association is monospecific and monotypic, composed by specimens totally complete and articulated, closely packed (some of them partially superposed one to another) and showing both natural and distorted anatomical positions, suggesting they died buried, probably due to the collapse of an underground shelter, although does not exist sedimentological records regarding to the collection. Anatomical and phylogenetic evidence suggest that an excavator habit, inherited from more basal taxa that are recognized as fossorial is plausible for the species, despite its large size. Comparisons with current species show that the union of gregarious habits and routers can be highly advantageous to a species, especially for the young, by the union of the parental care with the construction of shelters, which serve to protect them against predators and to generate milder microclimates relative to the external environment.

Key words: Dicynodontia. Taphonomy. Paleoecology. Gregarism. Burrow making.

1 INTRODUÇÃO

Dicynodontia é o maior e mais diverso grupo dentre os anomodontes, representado por cerca de 59 gêneros (Fröbisch, 2009), uma linhagem extinta de sinápsidos terápsidos (Fig1) que se distribuiu globalmente entre o Mesopermiano (Green *et al.*, 2010) e o Neotriássico (Botha-Brink & Angielczyk, 2010; Ray *et al.*, 2010; Rubidge & Sidor, 2001). Uma polêmica ocorrência em rochas cretáceas da Austrália, descrita como um dicinodonte por Thulborn & Turner em 2003, foi mais tarde redefinida por Agnolin *et al.*, em 2010, como sendo um crocodilo baurusuquídeo.

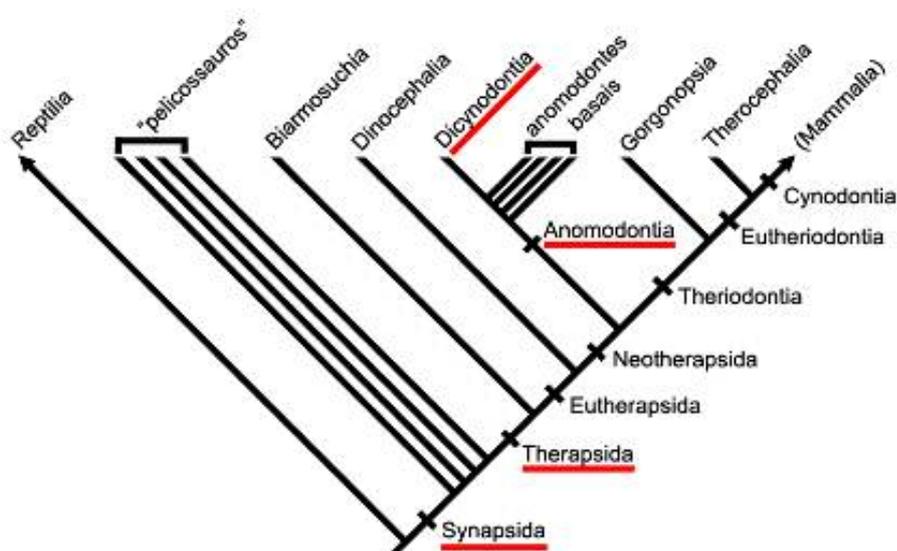


Figura 1 – Cladograma do grupo Synapsida, evidenciando a posição do clado Dicynodontia (Desenho da autora).

Sua ampla distribuição paleogeográfica estende-se em bacias sedimentares atualmente localizadas na África, América do Norte, América do Sul e Antártida (Morato, 2006), o que lhes confere uma grande significância na bioestratigrafia terrestre (Botha-Brink & Angielczyk, 2010). Adquiriram um alto nível de diversidade e abundância durante o Permiano, sofrendo uma grande redução com a extinção Permo-Triássica, recuperando-a em parte até sua extinção total (Rubidge & Sidor, 2001).

Considerados como os herbívoros dominantes dentre os vertebrados durante todo o seu período de existência (Botha-Brink & Angielczyk, 2010), caracterizavam-se basicamente pela extrema redução dentária, com a pré-maxila, a região anterior da maxila e do dentário

formando um bico, provavelmente recoberto por processos córneos em vida (Morato, 2006). Além disso, eram caracterizados, na maioria das formas, por duas proeminentes presas caniniformes - que dão nome ao grupo - e grandes fenestras temporais, que abrigavam poderosos músculos mandibulares que eram utilizados para promover um movimento propalinal da mandíbula. Esta mecânica mastigatória é uma das principais explicações para seu sucesso evolutivo (Green *et al.*, 2010; Morato, 2006). Estudos com pós-crânios sugerem que eram animais poderosos, com o membro anterior mantendo uma postura aduzida (*sprawling*) enquanto o membro posterior podia adotar ambas as posições, aduzida ou abduzida (*upright*), dependendo do táxon (Rubidge & Sidor, 2001) (Fig2).

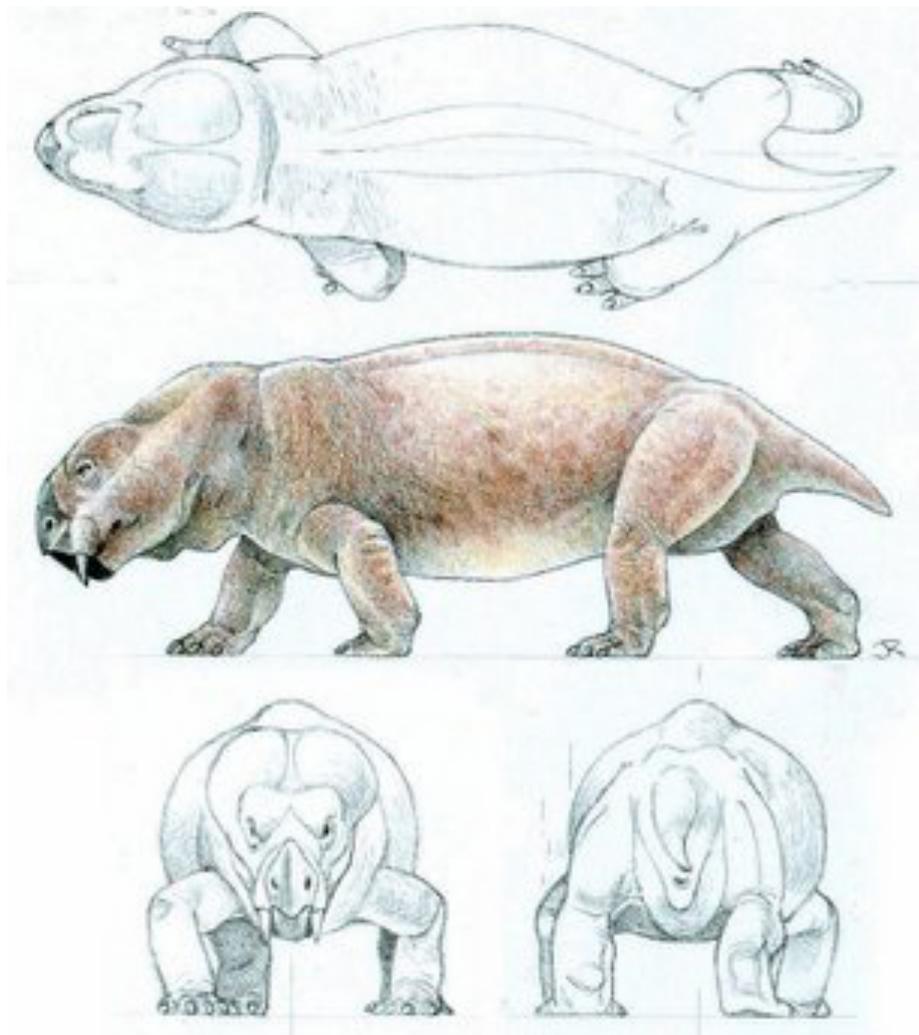


Figura 2 – Reconstrução de um dicinodonte generalizado, demonstrando a morfologia básica das espécies do grupo, por James Robins (2009).

De maneira geral, dicinodontes permianos eram pequenos e altamente diversos (com cerca de 72 espécies), enquanto os triássicos tinham uma menor diversidade e grande tamanho (aproximadamente 48 espécies, Fröbisch, 2009)(Fig3). O mecanismo que gerou o desenvolvimento do porte ainda é pouco conhecido, devido à menor atenção que o dicinodontes triássicos recebem comparativamente aos permianos (Green *et al.*, 2010). Estudos com histologia óssea têm fornecido novas informações acerca destas características e da paleoecologia deste e de outros grupos de tetrápodes (Botha-Brink & Angielczyk, 2010), comparando dados obtidos das análises da microestrutura óssea, de diversas espécies fósseis e atuais. Estes são, principalmente, a matriz principal do osso (com enfoque no córtex), grau de vascularização, tipos de anéis lamelares (quando observados) e espessura do córtex, dentre outros. Entre as características gerais observadas no grupo Dicynodontia estão um córtex espesso, que pode indicar tanto hábitos de vida aquáticos ou semi-aquáticos (onde sua função é sobre a flutuabilidade) quanto hábitos fossoriais (com função na resistência óssea), uma alta vascularização, que pode indicar um metabolismo mais acelerado, onde a matriz óssea demanda uma grande quantidade de energia para se desenvolver e a presença de anéis lamelares, que pode indicar uma desaceleração no crescimento, causada por motivos como escassez de alimentos.

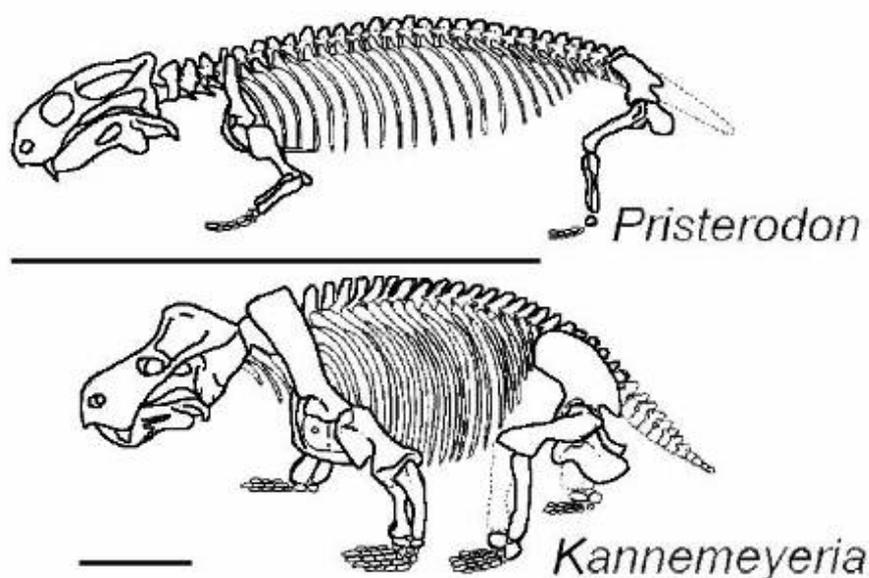


Figura 3 – Reconstruções dos esqueletos de *Pristerodon*, um dicinodonte de pequeno porte do Permiano, e de *Kannemeyeria*, dicinodonte Triássico de grande porte. Escalas de 50cm. Adaptado de Ray (2006).

O porte das espécies do grupo podia variar desde 20 centímetros a mais de 3 metros de comprimento, como no caso dos kannemeyerídeos (Ray *et al.*, 2010), um dos maiores grupos de dicinodontes triássicos, e o hábito incluía desde formas semi-aquáticas, pequenos escavadores a grandes pastadores (Fröbisch, 2009). Estes últimos, muito provavelmente, viviam em grupos, comportamento evidenciado por registros de concentrações de pegadas (Marsicano *et al.*, 2010), tafocenoses incluindo associações de indivíduos com estágios ontogenéticos distintos e abundância de coprólitos (Da Rosa *et al.*, 2004).

Dinodontosaurus turpior (Huene, 1935; Cox, 1965 *apud* Morato, 2006) é uma espécie de grande porte, medindo cerca de 2 metros de comprimento em seu máximo e pesando ao redor de 300kg (Fig4), encontrada em sedimentos do Mesotriássico da América do Sul, em depósitos da Argentina e – principalmente – do Brasil (Morato, 2006).

O objetivo do presente trabalho é apresentar uma análise tafonômica de uma associação fóssil composta por cerca de dez indivíduos juvenis de *Dinodontosaurus*, e discutir a influência dos resultados na interpretação da paleoecologia do grupo Dicynodontia, incluindo implicações acerca de comportamento gregário e utilização de abrigos subterrâneos.

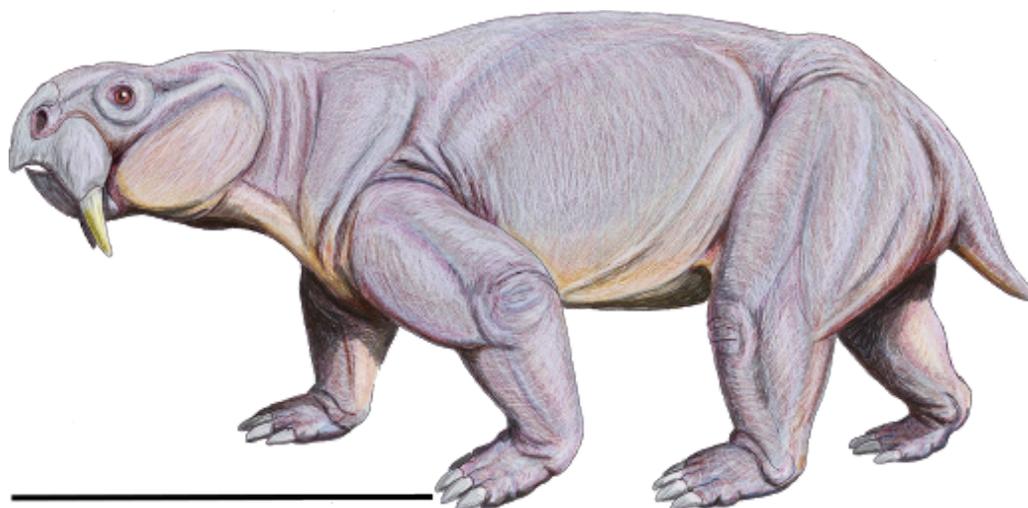


Figura 4 – Reconstrução de *Dinodontosaurus turpior*, de Dmitry Bogdanov (2009). Escala de 1m.

2 ÁREA DE ESTUDO

O intervalo associado ao Meso e Neotriássico do Rio Grande do Sul, denominado de Supersequência Santa Maria, aflora em uma estreita e alongada faixa leste-oeste, na região central do Estado (e sobre o Escudo Sul-Riograndense de forma pontual), enquanto o Eotriássico – da Supersequência Sanga do Cabral – aflora também no Uruguai (Fig5).

Estas unidades têm grande importância paleontológica. Nos depósitos eotriássicos ocorrem fósseis de répteis procolofonídeos e anfíbios temnospôndilos. Já no pacote meso e neotriássico ocorrem dinossauros, rincossauros, tecodontes, cinodontes, dicinodontes, esfenodontídeos e ainda apresenta registros da flora *Dicroidium*, troncos silicificados de *Conipherales*, insetos, conchostráceos e peixes (Zerfass, 2003).

O Triássico caracterizou-se pela profusão da sedimentação continental – devido ao soerguimento generalizado da massa continental gerado pela consolidação do Pangea. O interior deste gigantesco continente era composto por vastas planícies submetidas a um clima árido ou semi-árido, com um contexto paleogeográfico que favoreceu a irradiação de grupos bem adaptados à aridez, como répteis, os mamíferos e as coníferas (Zerfass, 2003) (Fig6).

Em termos litoestratigráficos, o pacote Meso-Neotriássico da Bacia do Paraná é composto pelas formações Santa Maria e Caturrita. A primeira, na qual ocorre *D. Turpior*, é subdividida em dois membros: Passo das Tropas, caracterizado por arenitos médios a finos, e Alemoa, predominantemente constituído por pelitos maciços a laminados, avermelhados, com localizadas intercalações areníticas finas. Estes depósitos são interpretados como um sistema fluvial – variando de anastomosado a meandrante – onde os siltitos se depositariam na planície de inundação enquanto as lentes arenosas representam depósitos de canal (Morato, 2006; Bertoni-Machado *et al.*, 2008; Bertoni-Machado, 2008). Juntamente com as Formações Sanga do Cabral (Permiano Superior – Triássico Inferior), e Caturrita (Triássico Superior), subjacente, compõem o Grupo Rosário do Sul (Da Rosa *et al.*, 2004) (Fig7).

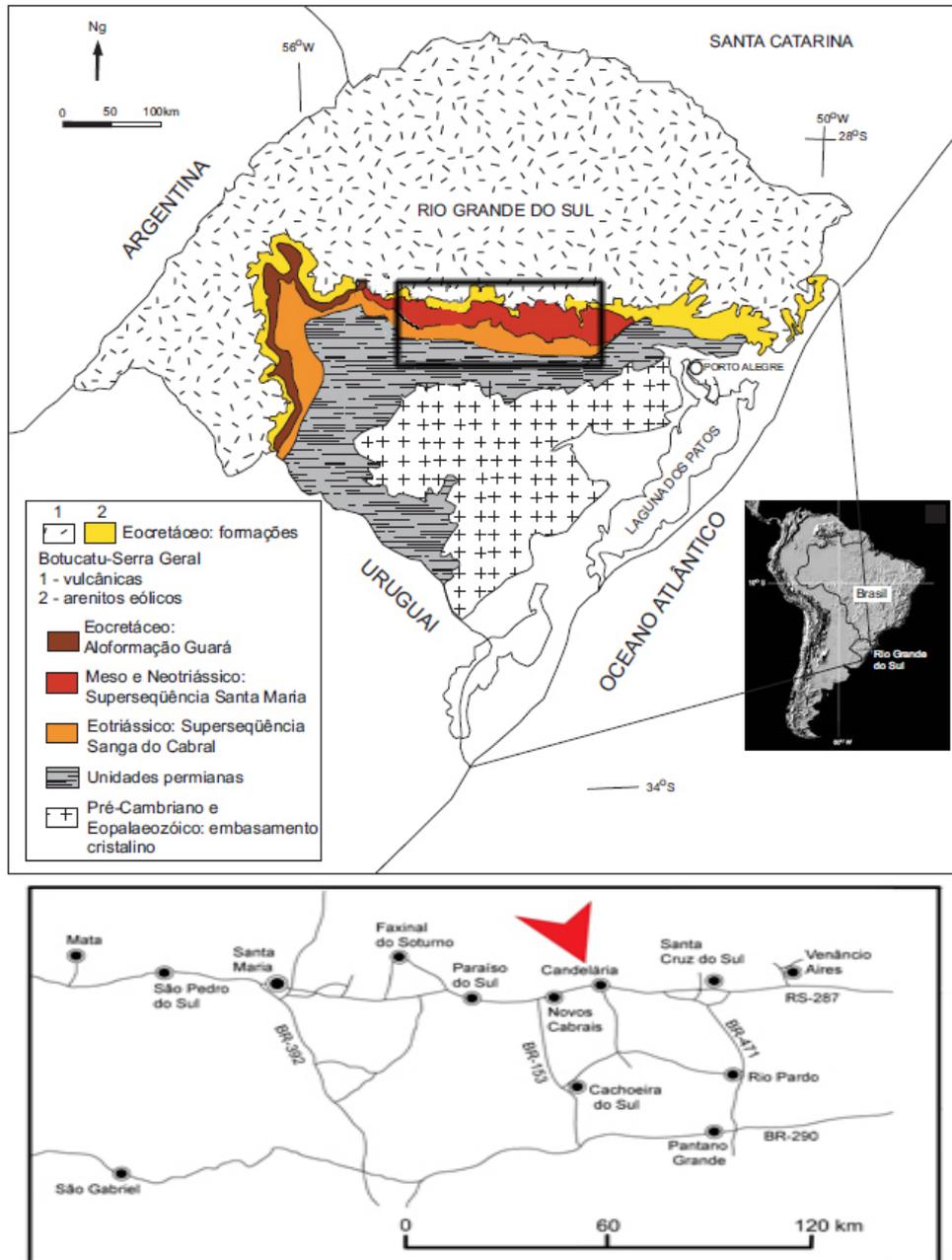


Figura 5 – Mapa geológico do Rio Grande do Sul, com as rochas Mesotriássicas em vermelho, daonde provêm os materiais associáveis a *Dinodontosaurus*. Abaixo, quadro representando o destaque em preto do mapa acima, mostrando os principais municípios com afloramentos Mesotriássicos. A seta em vermelho indica a localização do município de Candelária, local onde foram coletados os dez juvenis de *D. turpior* aqui discutidos (modificado de Zerfass, 2003).

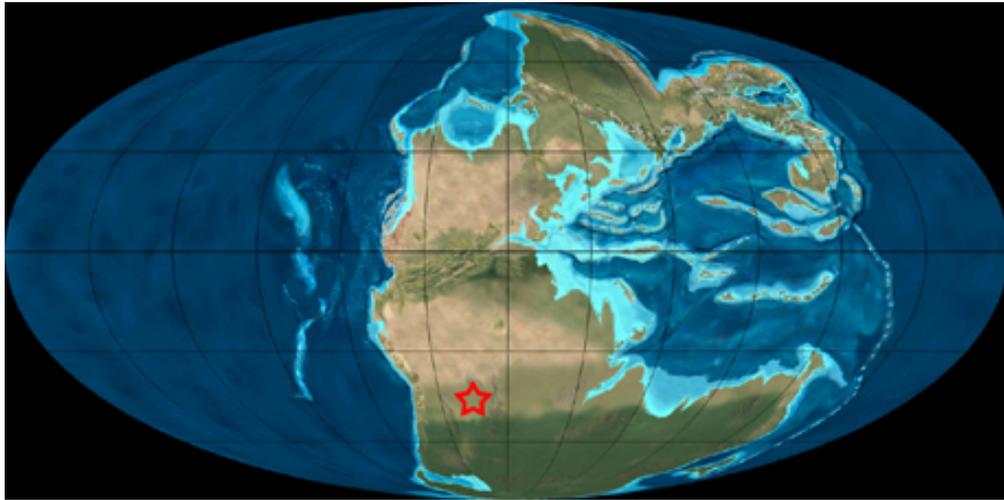


Figura 6 – Reconstrução paleogeográfica para o Triássico Inferior-Médio (~251-245 Ma). A estrela indica a região relativa ao Rio Grande do Sul. Adaptado de Ron Blakey (2011).

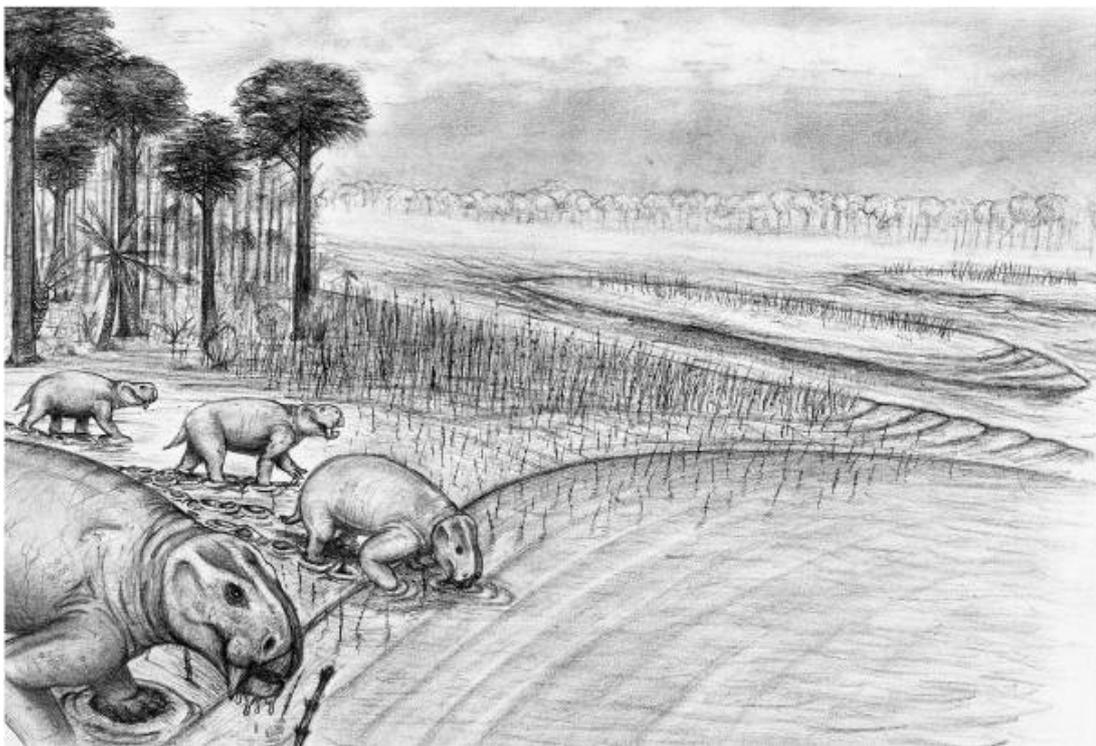


Figura 7 – Reconstrução paleoambiental de uma região lacustrina do Triássico Médio da Argentina. Ilustração de Ezequiel Vera. (Marsicano et al. 2010)

Os principais afloramentos de onde se coletam materiais associáveis a *Dinodontosaurus* ocorrem próximos ao município de Candelária (região de Pinheiros) e entre os municípios de São Pedro do Sul e Mata (região de Chiniquá). Nestes locais, afloram as camadas basais da Formação Santa Maria, de idade mesotriássica, sendo que as paleofaunas ali encontradas foram denominadas, por (Barberena *et al.*, 1985b), respectivamente, como Faunas Locais de Pinheiros e Chiniquá, com equivalência bioestratigráfica com a Fauna de Los Chañares, na Argentina. As faunas locais de Pinheiros e Chiniquá também são, em vários trabalhos, reunidas numa mesma unidade bioestratigráfica formal, denominada Cenozona de Therapsida (Barberena *et al.*, 1985b; Scherer *et al.*, 1995) ou ainda Zona-Associação de *Dinodontosaurus* (Barberena *et al.*, 1985a; Lucas, 2001). No Brasil, o registro de dicinodontes triássicos inclui, além de *Dinodontosaurus*, os gêneros *Staleckeria* Huene, 1935, também do Mesotriássico (Formação Santa Maria), e *Jachaleria* Bonaparte, 1971, do Neotriássico (Formação Caturrita) (Morato, 2006).

3 MATERIAL E MÉTODOS

Em janeiro de 1970 foram coletados dez espécimes juvenis de *Dinodontosaurus turpior*, na localidade Sanga Hintz, município de Candelária (Fig8, Tab1). Os dez indivíduos foram encontrados intimamente associados, tendo sido coletados em nove blocos. Após uma preparação parcial em laboratório, os materiais foram tombados na Coleção do Setor de Paleovertebrados da UFRGS. Uma segunda e mais detalhada etapa de preparação foi efetuada durante a década de 1990, por meio de processos mecânicos e químicos, com utilização de ácidos (Morato, 2006).

Durante a coleta, não foi efetuada nenhuma tomada de informações de caráter tafonômico, fato este que restringiu enormemente o grau de certeza das inferências paleoecológicas que foram investigadas no presente trabalho. Ao mesmo tempo, entre uma etapa de preparações e outra, ocorreu a mudança da coleção fossilífera do Setor de Paleovertebrados do Campus Central para o Campus do Vale da UFRGS, sendo que os materiais dos diversos indivíduos acabaram sendo misturados uns aos outros, gerando nova perda na qualidade das informações. Existe, inclusive, a suspeita de que nessa mistura tenham sido incluídos materiais de outros fósseis, não relacionados à associação juvenil original. Nesse contexto, dados referentes às posições relativas dos espécimes entre si e à orientação

espacial do conjunto dentro da rocha foram perdidos (Morato, 2006), gerando um problema básico para a interpretação tafonômica do material. Algumas poucas informações da época da coleta dão conta de que os juvenis foram encontrados de tal forma associados que, para os fins de coleta e preparação, os indivíduos tiveram de ser separados à força, de modo que algumas partes dos esqueletos foram retiradas das possíveis posições de articulação e outras podem ter sido perdidas (C. L. Schultz, *com. pess.*). Existe também uma discordância acerca do número de indivíduos encontrados (variando entre 9 e 12), bem como sobre o local exato no qual foi coletada a associação, havendo informações de que a real localidade seria a Sanga Menezes, próxima à Sanga Hinz, também no município de Candelária.



Figura 8 – Foto dos dez espécimes juvenis de *Dinodontosaurus* montados para exposição no Museu de Paleontologia da UFRGS (No canto superior direito há um adulto não-relacionado à tafocenose) (foto de C. Schultz).

Tabela 1. Descrição geral dos espécimes estudados, atribuídos ao gênero *Dinodontosaurus*.

Espécime	Estágio ontogenético	Descrição geral
UFRGS-PV-0111-T	Juvenil (-)	Crânio não preservado. Coluna parcial, articulada em uma única seqüência, com segmentos proximais das costelas e cintura pélvica completa. Parte proximal dos fêmures ainda associados à cintura, mas voltados dorsalmente, em articulação não natural. Fêmures partidos na metade da haste. Demais ossos dos membros, quando presentes, se encontram dissociados e fraturados.
UFRGS-PV-0112-T	Juvenil (-)	Crânio com suturas destacadas, associado à coluna, que se encontra praticamente completa (talvez faltando apenas um último centro caudal, além de alguns elementos menores), apresentando-se arqueada, com uma considerável inflexão na base da cauda. Costelas não estão preservadas, a não ser por segmentos proximais. Ossos do esqueleto apendicular dissociados e fraturados.
UFRGS-PV-0113-T	Juvenil (19,4cm)	Esqueleto quase completo e bem preservado, embora apresente alguma deformação. O crânio foi separado do resto do esqueleto e se encontra ainda associado com a mandíbula. Fora a porção proximal, ainda encerrada na matriz e danificada para a retirada do crânio, a coluna está bem preservada e completa, faltando apenas alguns elementos caudais; ela apresenta duas inflexões de praticamente 90°, próximas à quinta e à 12ª vértebra; está dividida em três segmentos articulados. Algumas costelas dorsais estão completas, mas a maioria apresenta apenas a porção proximal preservada. Algumas caudais ausentes, assim como elementos do autopódio.
UFRGS-PV-0114-T	Juvenil (15,9cm)	Esqueleto parcial, com crânio e mandíbula associados. Pós-crânio não se encontra muito bem preservado, comprimido e emaranhado. Seqüência vertebral faltando elementos cervicais e caudais. Cinturas pélvica e escapular associadas, com alguns elementos dos membros presentes.
UFRGS-PV-0115-T	Juvenil (18,6cm)	Esqueleto praticamente completo, estando o crânio separado do restante do esqueleto. Em relação a UFRGS/PV0113T, esse material apresenta as costelas mais completamente preservadas, além de todos os elementos do autopódio preservados e articulados. A coluna descreve um arco suave, mas, em vista anterior, o esqueleto como um todo sofre uma distorção dextral, resultante de uma compressão predominantemente dorso-ventral. O úmero esquerdo se encontra deslocado de sua articulação, e todos os membros parecem estar em flexões pouco naturais.
UFRGS-PV-0116-T	Juvenil (17,9cm)	Esqueleto quase completo, no qual faltam apenas elementos dos membros posteriores e vértebras caudais. Todas as peças, incluindo crânio e mandíbula, ainda se encontram associadas, mas a porção posterior está mais desarticulada, com elementos se sobrepondo aleatoriamente. O pós-crânio se encontra limitado em um plano quase contínuo.
UFRGS-PV-0117-T	Juvenil (-)	Crânio não preservado. É representado por uma seqüência bastante completa da coluna vertebral, se iniciando nas cervicais, com fragmentos das costelas associados. Se encontra intercalado ao esqueleto UFRGS/PV0119T.
UFRGS-PV-0118-T	Juvenil (17,2cm)	Crânio parcialmente preservado com mandíbula, apresentando ainda uma seqüência de vértebras bastante completa, faltando apenas as caudais terminais. Cintura pélvica, fêmur esquerdo e elementos da cintura escapular associados à coluna. Demais ossos longos dos membros presentes, desarticulados. Pós-crânio comprimido dorso-ventralmente.
UFRGS-PV-0119-T	Juvenil (-)	Esqueleto parcial com crânio apresentando uma fratura que corta a região rostral. Coluna razoavelmente completa, separada em quatro segmentos articulados, onde faltam apenas partes do atlas e algumas caudais. Costelas pouco preservadas. Elementos da cintura pélvica desarticulados, alguns associados à coluna, mas um ílio direito está isolado. Alguns elementos dos membros e da cintura escapular estão presentes, faltando o membro posterior esquerdo. Está preservado sobrejacente ao esqueleto UFRGS/PV0117T.
UFRGS-PV-0120-T	Juvenil (17,3cm)	Esqueleto parcial com crânio, elementos das cinturas e algumas costelas e ossos longos dos membros preservados. A seqüência da coluna se encontra bem completa, faltando apenas alguns elementos caudais. O esqueleto se encontra bastante comprimido dorso-ventralmente.

Nota: Nas indicações inferidas de estágio ontogenético, o número entre parênteses representa o comprimento do crânio, medido desde a extremidade da pré-maxila até a base do côndilo occipital (dados que não puderam ser medidos são indicados por hífens) (Adaptado de Morato, 2006).

Estas incertezas sobre os dados de coleta e registro dificultaram imensamente um estudo tafonômico e paleoecológico razoavelmente confiável, considerando que as dúvidas predominam sobre as certezas relacionadas aos dados básicos para um estudo deste tipo. Contudo, se considerarmos que as informações sobre a associação estejam em sua maioria corretas, nos deparamos com um caso no mínimo peculiar e algo raro no registro fóssil, de uma associação monotípica e monoespecífica de diversos indivíduos juvenis, todos num mesmo estágio ontogenético de desenvolvimento, que morreram soterrados em conjunto.

Sendo assim, o método utilizado foi utilizar os dados disponíveis (incertos ou não) e fazer uma análise tafonômica, para assim saber mais acerca do possível evento que soterrou os esqueletos. A partir deste resultado, e com base em pesquisas bibliográficas e analogias com animais atuais e extintos, foram feitas considerações acerca do comportamento da espécie que pudesse explicar o contexto no qual a associação aqui discutida estava.

4 ANÁLISE TAFONÔMICA

Em 1969, Voorhies (*apud* Bertoni-Machado *et al.*, 2008) estudou a dinâmica do transporte de restos animais e sua implicação na tafonomia de espécimes fósseis, observando que ossos em ambientes fluviais se comportam de acordo com sua morfologia e tamanho, sendo geralmente afetados por correntes hidráulicas. Tafocenoses de restos de vertebrados desarticulados e/ou fragmentados podem ser resultantes de transporte hidráulico ou biogênico.

As rochas pelíticas maciças do Triássico do Rio Grande do Sul não apresentam evidências de paleocorrentes, o que seria indicativo de deposição do sedimento por suspensão, portanto, pode-se abandonar a hipótese de transporte hidráulico (de alta energia) para tafocenoses encontradas nessas rochas. Além disso, estas tafocenoses, em geral encontram-se extremamente tendenciadas, ocorrendo um grande predomínio de elementos cranianos em detrimento dos pós-cranianos ou fósseis densamente empacotados (isto é, intimamente associados), feições características de concentrações alteradas por ação de predadores/necrófagos.

Nos ecossistemas atuais, observa-se que predadores/necrófagos costumam desmembrar a carcaça para levar partes para longe – seja para alimentar seus filhotes ou para um local mais seguro. Geralmente crânios e mandíbulas são os elementos menos nutritivos, usualmente descartados pelos predadores. Esse mesmo tipo de estratégia poderia ser esperado

para os carnívoros nos ecossistemas antigos, onde o valor nutricional da parte da presa e também o grau de dificuldade para arrancá-la da carcaça contribuiriam para uma seletividade no desmembramento para transporte (Bertoni-Machado *et al.*, 2008).

4.1 A hipótese de predação / necrofagia

Ao se observar a tafocenose composta pelos (cerca de) 10 indivíduos juvenis de *Dinodontosaurus turpior*, pode-se excluir a hipótese de uma acumulação por predação/necrofagia pela ausência de desmembramento dos esqueletos e/ou marcas de dentes ou garras nos ossos.

De fato, vários dos espécimes apresentam seus esqueletos não totalmente completos, em maior ou menor grau. Entretanto, não se observa um padrão de “ausência”, ou seja, não há uma seletividade dos ossos que faltam – o que indicaria o citado comportamento de seleção por valor nutricional da carcaça. Temos desde indivíduos completos a espécimes que não têm parte dos membros (ou mesmo membros inteiros); juvenis sem crânio e com pós-crânio praticamente completo; outros com mandíbula, associada ou não, e outros sem; até mesmo um crânio incompleto isolado, que se resume à região occipital e teto (Fig9).

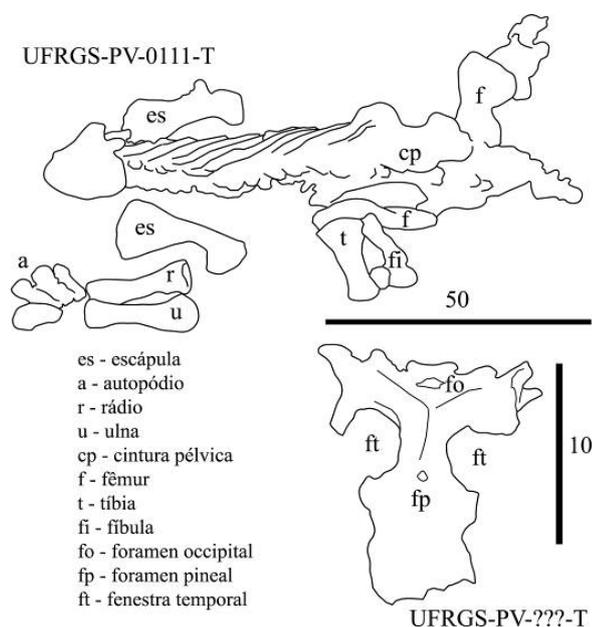


Figura 9 – Acima, esqueleto do indivíduo UFRGS-PV-0111-T, onde há a ausência (provavelmente ocorrida durante ou após a coleta) do membro anterior direito, do úmero esquerdo e do crânio. Abaixo vista dorsal do crânio de espécime de número desconhecido, relacionado à associação, onde o que se preservou basicamente é a região occipital e dorsal. As regiões de quebra neste último não parecem indicar quebras recentes (*post-mortem*). Escalas em centímetros (desenho da autora).

De acordo com estas evidências, é mais plausível considerar que todos os espécimes estavam completos no momento do soterramento e que as eventuais perdas de elementos ósseos ocorreram durante as fases de coleta, transporte e preparação, ou ainda por mistura de materiais durante a transferência da coleção de um Campus para o outro.

4.2 A hipótese das carcaças d'água

Descartada a hipótese de acumulação por predação/necrofagia, passou-se à análise da possibilidade de que a tafocenose fosse representada pelas chamadas carcaças d'água (indivíduos mortos, por afogamento ou não, cujos corpos são transportados por água até sua deposição no sedimento). Nesse caso, os filhotes teriam se afogado e sido carregados flutuando até afundarem e serem cobertos por sedimentos.

Porém, numa análise mais detalhada, encontra-se uma série de evidências que negam tal hipótese. Primeiramente, para que tais indivíduos fossem arrastados, já mortos ou não, para formar uma acumulação de carcaças em outro lugar, o fluxo de energia hidráulica necessário teria que ser razoavelmente grande, como o de correntes fluviais – cuja principal sedimentação é representada por areia. Segundo as poucas informações existentes sobre a coleta (incluindo fotos da retirada dos blocos (Fig10) e relatos de pessoas – C. L. Schultz, *com. pess.* - que já estiveram nos afloramentos em questão: Sanga Hinz e Sanga Menezes), os espécimes foram encontrados imersos num pacote maciço de pelitos avermelhados, representantes de uma planície de inundação, não se observando nenhuma evidência sedimentológica de alto fluxo de energia.

Outra característica geralmente associada às carcaças d'água refere-se às posições caóticas apresentadas pelo(s) espécime(s), com membros retorcidos, de maneira “não natural” (Holz & Simões, 2002). Porém, nenhum dos indivíduos estudados apresenta tal tipo de arranjo caótico. Pelo contrário, os espécimes que puderam ser recuperados inteiros apresentam posições relativamente naturais (Fig11).

O fato da associação ser representada apenas por indivíduos juvenis de uma mesma espécie – e todos da mesma faixa etária – também acrescenta problemas em relação a esta hipótese, visto que um evento deste tipo dificilmente geraria tal seletividade. O mais provável seria uma associação mais heterogênea, tanto do ponto de vista de tamanho quanto de composição taxonômica.



Figura 10 – Foto dos blocos contendo os filhotes, envoltos em gesso, durante a coleta, em 1970 (foto de M. C. Barberena).

Como enunciado por Bertoni-Machado (2008): “Em termos gerais, pode-se dizer que uma assembleia autóctone caracteriza-se por apresentar um número restrito de indivíduos e de espécies, uma alta diversidade de elementos anatômicos e presença de elementos articulados, enquanto que uma assembleia alóctone incluiria um grande número de indivíduos e de espécies, uma baixa diversidade de elementos anatômicos e a ausência de ossos articulados.” Assim a associação aqui discutida encaixa-se na classificação como autóctone.

Mesmo imaginando-se um contexto onde os juvenis tivessem morrido (todos ao mesmo tempo!) de sede/inanição, numa época difícil, ou mesmo afogados numa enchente, de modo que a inundação de um canal próximo arrastasse os corpos pela planície antes que predadores/necrófagos surgissem, seria mais provável que as carcaças se espalhassem ao longo da planície inundada (devido aos gases gerados pela putrefação), ou seja, não formando uma associação tão próxima, e que houvesse indivíduos de diferentes faixas etárias, representando uma mortandade não-seletiva.



Figura 11 – Foto do espécime UFRGS-PV-0115-T, totalmente articulado e em “posição de vida”. Escala de 10cm (foto de C. Schultz).

4.3 A hipótese de soterramento por deslizamento

Ao se observar vários dos espécimes onde se mantiveram as partes articuladas, percebe-se um padrão de deformação (esmagamento) predominantemente dorso-ventral. Além disso, pode-se ver que algumas das articulações pelve-fêmur apresentam orientações laterais ou até mesmo dorsais, que excedem as articulações naturais, demonstrando um efeito post-mortem (Morato, 2006)(Fig12).

Com isso, surge a hipótese de um soterramento abrupto. Considerando-se a ausência de marcas de predação e abrasões, as posições de articulações e a associação em si, a possibilidade de que o evento que os teria soterrado teria também os matado é alta, como discutido por Bertoni-Machado 2008: “(...) raros são os fósseis de organismos articulados, já que isso só ocorre quando o evento que o mata é o mesmo que o soterra, ou quando os materiais ficam expostos em ambientes onde a taxa de decomposição dos tecidos é muito baixa ou ainda quando o tempo entre a morte e o soterramento é bastante curto...”.

Contudo, não foi possível resgatar qualquer informação sobre evidências sedimentares de um possível deslizamento, pelos motivos já citados. De qualquer modo, esta possibilidade

seria muito pouco provável, devido à composição pelítica predominante da rocha encaixante e ao padrão fluvial (de rios anastomosados) inferido para o ambiente deposicional onde foram encontrados os fósseis. Estas duas feições indicam a existência de um relevo plano, sem desníveis significativos que pudessem gerar um deslizamento, especialmente com o volume de sedimento que seria necessário para recobrir os (pelo menos) 10 espécimes que foram encontrados associados.



Figura 12 – Foto de detalhe da cintura pélvica do espécime UFRGS-PV-0129-T, ilustrando a articulação pelve-fêmur excedendo a articulação estimada como natural (foto de L. Morato).

4.4 A hipótese de mumificação

Um indivíduo em especial – UFRGS-PV-0113-T – apresenta uma quebra na coluna muito peculiar: em dois pontos da região torácica há curvas de quase 90°, mas o resto do esqueleto não possui outras deformações significativas (Fig13). Durante o IV Congresso Latinoamericano de Paleontologia de Vertebrados, ocorrido em 2011 em San Juan, Argentina, na qual a autora apresentou trabalho referente ao tema desta monografia, o Dr. Roger Smith,

que estava na assistência, sugeriu que tal torção poderia ter sido gerada por dessecação, que é observada comumente em fósseis representativos de carcaças mumificadas.

Isto levantaria a hipótese dos espécimes juvenis terem morrido de inanição e/ou sede durante uma época de baixa abundância de recursos (as interpretações paleoambientais – e.g. Bertoni-Machado & Holz, 2006 - abordam uma forte sazonalidade para a região). Nesse caso, porém, teriam que ter morrido e ficado expostos por um tempo relativamente longo, sem que haja nas carcaças, porém, nenhuma evidência da ação de carniceiros e outros necrófagos (vertebrados ou invertebrados). Além disso, a morte por inanição e/ou sede, em princípio, deveria incluir uma maior variação ontogenética do grupo atingido, o que não é observado. Em carcaças mumificadas geralmente se observam posições típicas, como o pescoço puxado para trás, geradas pela contração de nervos desidratados (Weigelt, 1989), mas nenhuma posição do tipo é observada em nenhum dos demais espécimes da associação, além do indivíduo mencionado.

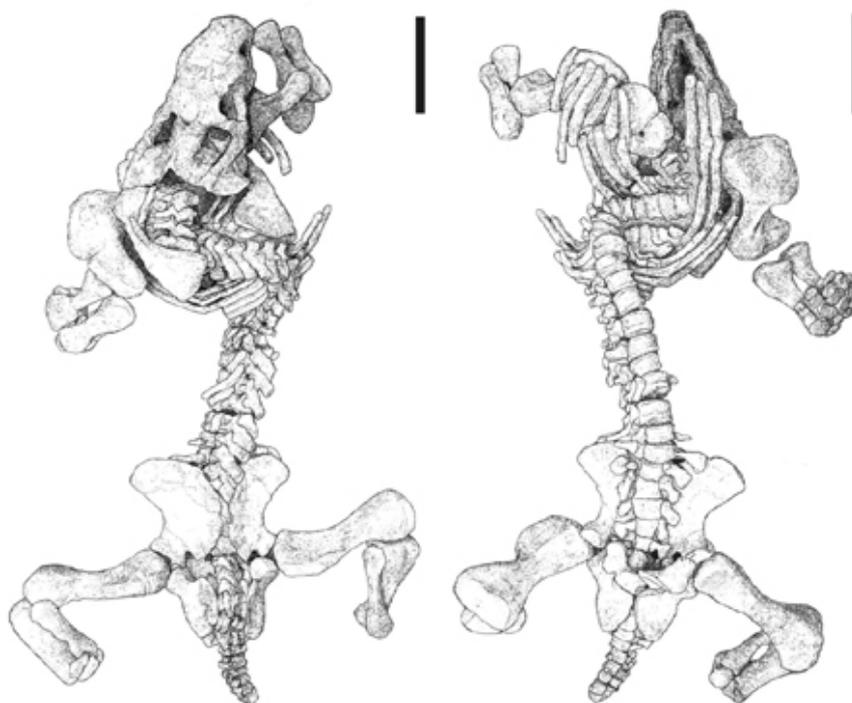


Figura 13 – Ilustrações das vistas dorsal (esquerda) e ventral (direita) do juvenil UFGRS-PV-0113-T, mostrando as peculiares torções na região torácica da coluna. Escalas de 10cm (Morato, 2006).

Em nossa opinião, as estranhas torções apresentadas pela coluna do espécime UFRGS-PV-0113-T seriam melhor explicadas como decorrência do esmagamento do espécime pelo peso do teto de um abrigo subterrâneo caindo sobre ele, considerando que ele estivesse, por exemplo, próximo à entrada da toca, que seria mais inclinada.

4.5 A hipótese de soterramento por colapso de abrigo subterrâneo

Após o descarte das hipóteses anteriores, apresentou-se como única possibilidade restante a hipótese destes espécimes juvenis terem sido soterrados dentro de algum tipo de abrigo subterrâneo que teria desabado sobre eles. A predominância da deformação dorso-ventral nos esqueletos, associada à estreita proximidade dos espécimes entre si, inclusive com sobreposição parcial (especialmente da região do crânio) de alguns esqueletos sobre os outros e da ocorrência de um espécime preservado com o ventre para cima (Fig14) sugere que os animais estavam propositalmente aglomerados e aparentemente em um momento de descanso dentro do abrigo quando foram soterrados e mortos.

À primeira vista, é complicado imaginar tal cenário, devido ao porte dos indivíduos desta espécie e o conseqüente tamanho que deveria ter o provável abrigo. Também contra esta hipótese, as interpretações paleoambientais, como já mencionado, não evidenciam um relevo acentuado onde pudesse haver locais propícios para ser escavados ou mesmo que apresentasse escavações naturais, como cavernas ou buracos grandes. Além disso, a morfologia da espécie não revela características evidentes adaptadas para a escavação – como apresentavam, por exemplo, os tatus-gigantes do Pleistoceno - *Pamphotherium*, p.ex. - (Vizcaíno *et al.*, 2001).

Apesar de todos estes aspectos em contrário, numa análise mais aprofundada constatou-se que tal hipótese não é tão improvável quanto aparenta.

Considerando que *D. turpior* não fosse capaz de escavar buracos do tamanho requerido para abrigar um grupo de indivíduos juvenis tal como o que foi encontrado, haveria ainda a opção de utilizar tocas ou abrigos subterrâneos escavados por outras espécies, comportamento observado em diversas espécies atuais. Entretanto, isto apenas desloca a questão de uma espécie para outra: o animal que teria construído a toca teria de ser pelo menos tão grande quanto *Dinodontosaurus*, o que restringiria esta opção, dentre os táxons conhecidos, aos tecodontes rauissúquios (*Prestosuchus chiniquensis*), os quais não apresentam nenhuma adaptação anatômica para a escavação em seus esqueletos.



Figura 14 – Foto e desenho esquemático dos espécimes UFRGS-PV-0116-T (acima). UFRGS-PV-0117-T e UFRGS-PV-0119-T (abaixo, sobrepostos) Escala de 10cm (foto e desenho da autora).

Porém, não é uma hipótese implausível. Um exemplo é o trabalho de Modesto e Botha-Brink (2010), onde descrevem um fóssil de *Lystrosaurus* encontrado em uma toca. Em suas análises, concluíram que tal indivíduo representava uma presa e a toca teria sido construída por seu predador, provavelmente um sinápsido teriodonte.

Entretanto, não é objetivo do presente trabalho discutir a possibilidade de outra espécie ter escavado o abrigo e sim analisar as possibilidades e motivos pelos quais os próprios *Dinodontosaurus* poderiam tê-lo feito. O capítulo a seguir discute mais amplamente as possibilidades da hipótese.

5 CONSIDERAÇÕES PALEOECOLÓGICAS

A análise do contexto ecológico provavelmente vivido por *Dinodontosaurus* pode trazer informações para a questão do uso, ou não, de um abrigo subterrâneo por esta espécie. Entretanto, não só para este táxon, mas para o grupo como um todo, é uma tarefa complexa analisar sua paleoecologia, devido à falta de análogos modernos (Morato, 2006).

Os dicinodontes possuíam uma alta flexibilidade ecológica. Botha-Brink &

Angielczyk (2010) enumeram algumas das razões hipotéticas do sucesso que o gênero *Lystrosaurus* teve, após a grande extinção do limite Permo-Triássico. Estas incluem: preferências alimentares, aumento na eficiência respiratória, redução de populações carnívoras, comportamento fossorial e/ ou estilo de vida anfíbio.

Estudos osteo-histológicos (Ray *et al.*, 2009) em diversas espécies mostraram um padrão de crescimento no grupo onde se estabelece a presença de osso fibrolamelar, alternado com tecido lamelar (com algumas exceções, como por exemplo *Diictodon* – justamente uma espécie com hábito fossorial - onde não se observou a presença de anéis de crescimento). Isto sugere que, na maioria dos dicinodontes, os ossos eram depositados rapidamente, mas com períodos intermitentes de crescimento lento. Esta característica, muito provavelmente, estaria relacionada à sazonalidade climática, onde, nos períodos de seca, devido à redução de comida e água, o crescimento é desacelerado. Nas espécies de grande porte, esse crescimento acelerado nos estágios juvenis possivelmente teve um forte papel seletivo, uma vez que o adulto teria uma menor chance de ser predado (Botha-Brink & Angielczyk, 2010).

Outra estratégia comumente adotada por animais herbívoros, para minimizar a predação, é viver em bandos. O gregarismo é um comportamento animal onde os indivíduos formam grupos, bastante comum em muitas espécies (McAlpin *et al.*, 2011), e dentre as razões de tal associação estão defesa individual (em maior número diminui-se a chance de ser predado, principalmente em planícies abertas), facilidade de reprodução ou ainda abundância de água e comida (Eshel *et al.*, 2005; Begon *et al.*, 2006). Algumas espécies exibem estruturas como hierarquias e divisão de tarefas, como vigília contra predadores e cuidado da prole.

Indícios de comportamento gregário em espécies extintas são as associações de vários indivíduos, concentrações de pegadas (Marsicano *et al.*, 2010) e coprólitos (Da Rosa *et al.*, 2004). Existem diversas associações de esqueletos de uma mesma espécie de vertebrado no registro fóssil, e alguns exemplos, no caso de dicinodontes, são *Wadisasaurus* (Bandyopadhyay, 1988), *Diictodon* (Gale, 1988), corrigido como sendo *Dicynodon* (K. Angielczyk, *com. pess.*), *Parakannemeyeria* (Sun, 1978) e *Zambiasaurus* (Cox, 1969).

Para *Dinodontosaurus*, a associação de juvenis aqui estudada constitui mais um indício de que provavelmente eram animais gregários. Outros indícios são as grandes presas caniniformes, que possivelmente possuíam uma função ornamental e de status hierárquico, o que leva à inferência de uma organização social. Além disso, a ocupação de habitats abertos e a forte sazonalidade climática, são influências associadas à formação de grandes rebanhos de

ungulados modernos (Morato, 2006).

Além do gregarismo, a associação de diversos indivíduos juvenis também indica um certo grau de dependência parental, com os filhotes se mantendo juntos até adquirirem mais da metade do comprimento do adulto (Morato, 2006). Bandyopadhyay (1988) argumentou que é difícil explicar a concentração monoespecífica de indivíduos juvenis utilizando um modelo de deposição sequencial - com considerável abrangência temporal - que justifique a razão de indivíduos da mesma idade terminarem na mesma localidade de tempos em tempos, quando aparentemente isso refletiria a existência de algum risco para eles. Sendo assim, é mais plausível considerar que espécimes juvenis encontrados associados tenham morrido ao mesmo tempo. A alusão a uma “ninhada” composta por tantos filhotes, em se tratando de animais tão grandes, parece exagerada, porém não se pode excluir a possibilidade de que esses filhotes representassem uma “creche”, ou seja, mais de uma prole, de mães diferentes (Morato, 2006).

Os animais possuem diversas estratégias reprodutivas, adaptadas às suas limitações, necessidades e estilos de vida. Existe um conceito em específico – chamado r/K - que trata das estratégias considerando fatores como estilo de vida, ambiente e tamanho corporal (Begon *et al.*, 2006). De maneira geral, o conceito de estratégias r/K refere-se a um modelo de seleção de características biológicas que promovem o sucesso em determinados ambientes. Assim, um r -estrategista é favorecido pela sua habilidade em reproduzir-se rapidamente, adaptando-se bem em ambientes instáveis. Costumam ser de pequeno porte e com uma prole numerosa, que recebe pouco cuidado parental. Já os K -estrategistas adaptam-se melhor em ambientes mais estáveis, porém onde há um alto grau de competição. Geralmente possuem maior porte e reproduzem-se de maneira mais lenta, com prole reduzida, de maior tamanho e com maior investimento no cuidado parental (Begon *et al.*, 2006). Considerando-se tais definições, é mais plausível inferir uma estratégia K para *Dinodontosaurus* – e outros táxons de dicinodontes de grande porte. Nesse contexto, a associação de juvenis encontrada em Candelária representaria filhotes de várias mães, que provavelmente comporiam um bando.

Entretanto, não existem evidências que indiquem qual seria o tamanho dos filhotes ao nascer (de modo a inferir qual seria a “idade” dos espécimes juvenis em discussão). Alguns fósseis, depositados na UFRGS, estão representados por fragmentos muito pequenos como uma pré-maxila (UFRGS-PV-0144-T), um dentário (UFRGS-PV-0041-T) e um rádio (UFRGS-PV-0076-T) (Fig15). Há também dois úmeros depositados na coleção da

Universidade Federal de Santa Maria (UFSM 11075 [1] e [2]) muito pequenos (Da Rosa *et al.*, 2004) (Fig16). Poder-se-ia considerar que sejam fragmentos de embriões, porém alguns apresentam uma estrutura muito desenvolvida para tal (embora estejam provavelmente um pouco inchados pela permineralização). Há também a possibilidade de pertencerem a outra espécie, menor. Se considerarmos que estes espécimes muito pequenos sejam filhotes de *Dinodontosaurus*, poderia ser que os filhotes nascessem pequenos o suficiente para que a associação aqui descrita seja a prole de uma única fêmea, o que poderia colocar em dúvida alguns aspectos acerca do comportamento da espécie, a começar pelo comportamento gregário, pois a prole poderia indicar a estratégia r de reprodução.



Figura 16 – Fotos dos úmeros UFSM 11075 (1) e (2). Escala de 10mm (Da Rosa et al. 2004).

Independente da prole ser de uma única mãe ou não, sua associação implica em cuidado parental, seja apenas dos pais ou do bando. O cuidado parental da prole está presente em todos os mamíferos e crocodilianos, além de muitas espécies de pássaros e esquamados. Entretanto, evidências deste comportamento são extremamente raras em fósseis de amniotas. Há numerosos exemplos de assembleias monoespecíficas de amniotas em rochas pré-Cretáceas, representando agregados sociais, porém é mais raro encontrar uma associação monoespecíficas com diferentes estágios ontogenéticos (como um adulto associado a juvenis), que pode indicar cuidado parental (Botha-Brink & Modesto, 2007).

Botha-Brink e Modesto (2007) descrevem o achado de uma pequena associação de cinco varanopídeos (“pelicosauros”) na África do Sul. Um dos espécimes é certamente um adulto, enquanto os outros são juvenis do mesmo tamanho, encontrados muito próximos,

orientados na mesma direção, completos e em posição de articulação. O alto grau de articulação dos esqueletos, com a preservação de osteodermas (que são estruturas delicadas), indica que as carcaças não foram submetidas a processos biológicos nem físicos de dispersão óssea. Além disso, não mostram evidências de abrasão, predação ou *trampling*, e as posições relativas, somadas ao alto grau de preservação, indicam que a agregação não se formou como resultado de um evento como enchente ou outro transporte pós-morte.

Se os varanopídeos morreram em uma área desprotegida, durante uma inundação ou outro desastre natural, é altamente improvável que seus corpos fossem transportados e depois ficassem juntos em tal orientação. Além disso, esta associação não se encaixa em nenhum dos numerosos exemplos de carcaças transportadas por água que Weigelt (1989) menciona. Este descreveu apenas um único caso de uma pequena associação monoespecífica (composta por três indivíduos de procolofonídeos) como muito peculiar, pois nunca tinha visto tal agregação em carcaças de animais modernos em que ele estivesse familiarizado. Porém, tal caso faz sentido se considerarmos a possibilidade dos espécimes estarem em um abrigo, como uma toca.

O grau de desenvolvimento dos espécimes descritos no trabalho de Botha-Brink e Modesto (2007) indica que o cuidado parental era estendido até certa idade dos filhotes, visto que estes claramente não eram recém-nascidos. Este nível de cuidado parental é completamente inesperado em um amniota do Paleozóico, não apenas porque é uma característica de vertebrados avançados (isto é, pássaros, mamíferos e dinossauros), mas também porque varanopídeos existiram há cerca de 110 Ma antes do último ancestral comum entre mamíferos e monotremados. Além disso, este registro precede em cerca de 140 Ma os mais antigos registros confirmados de cuidado parental, representados pelos dinossauros *Psittacosaurus* e *Oryctodromeus* (Botha-Brink & Modesto, 2007).



Figura 15 – Fotos de elementos fósseis de juvenis muito pequenos de *Dinodontosaurus*. No alto: vista lateral da pré-maxila UFRGS-PV-0144-T. Meio: vista palatal da mesma. Abaixo: dentário UFRGS-PV-0041-T. À direita: rádio UFRGS-PV-0076-T (fotos da autora).

5.1 A possibilidade de hábitos escavatórios

Morfologicamente, *Dinodontosaurus* não possuía adaptações evidentes direcionadas à escavação, assim como praticamente todos os dicinodontes, cuja anatomia geral é muito semelhante. No entanto, como já foi mencionado, vários táxons desse grupo são associados a este tipo de hábito. Estudos biomecânicos mostram que os dicinodontes eram animais

poderosos, com os membros anteriores bem desenvolvidos, principalmente para o suporte corporal, mas que teriam uma boa capacidade para deslocar o solo lateralmente. As falanges ungueais dos dois autopódios são grandes, afiadas e em formato de pá, e a cintura pélvica é muito reforçada, com um alto número de vértebras sacrais (alguns dicinodontes possuem até seis, como o caso de *Dinodontosaurus*) (Morato, 2006). Esta última característica é observada, por exemplo, em tatus (atuais e fósseis), cuja função é melhorar a força da estrutura óssea para o impacto de um estilo de vida primariamente escavador (Alberto *et al.*, 2010) (Fig17).

Além das patas, os dicinodontes poderiam também utilizar o bico para cavar, com a provável cobertura córnea servindo de proteção aos tecidos moles. De fato, Smith (1987), mencionou marcas em tocas fósseis de *Diictodon*, interpretadas como sendo de garras e bico. Já as grandes presas caniniformes seriam inúteis para tal atividade, como demonstrado por Morato (2006). O mesmo autor chamou a atenção para o fato de que diversos gêneros de dicinodontes possuíam uma depressão, localizada ao redor da abertura da narina óssea, que poderia ter sustentado algum tipo de tecido especializado, talvez uma espécie de válvula. A função desta é bastante discutida, podendo incluir desde hábitos aquáticos – onde protegeria a narina da entrada de água – ao suporte de alguma glândula, à simples sustentação da narina carnosa ou, no caso de uma função de escavação, para proteger a narina da entrada de sedimento.

Estudos com histologia óssea também revelam características relevantes para essa questão: foi observado que diversos táxons de dicinodontes – triássicos e permianos, de pequeno e grande porte – possuíam um córtex muito espesso (30% ou mais do diâmetro), em ossos longos e costelas, por exemplo, característica em geral observada em animais de hábitos aquáticos ou semi-aquáticos, para aumentar a densidade do corpo em relação à água. Porém, a maioria das espécies de dicinodontes é comprovadamente terrestre, sendo várias delas com evidências de hábito fossorial. Essa estrutura óssea reforçada, então, passou a ser cogitada como uma possível adaptação para atividades escavatórias (Ray *et al.*, 2009; Green *et al.*, 2010).

Botha-Brink & Angielczyk (2010) mencionaram que mesmo táxons provavelmente muito grandes para serem totalmente fossoriais ainda possuem características que são típicas de animais escavadores, como as falanges ungueais espatuladas e grandes tuberosidades flexoras – além da grande espessura do córtex - sugerindo que, de alguma forma, tal hábito

continuou sendo importante em seus comportamentos. Alternativamente, citam a possibilidade de tais características refletirem uma herança filogenética (*phylogenetic constraint*) na qual o comportamento fossorial das formas menores pode ter sido substituído por outra estratégia nos táxons maiores, tendo sido mantidas as características morfológicas dos ancestrais fossoriais.

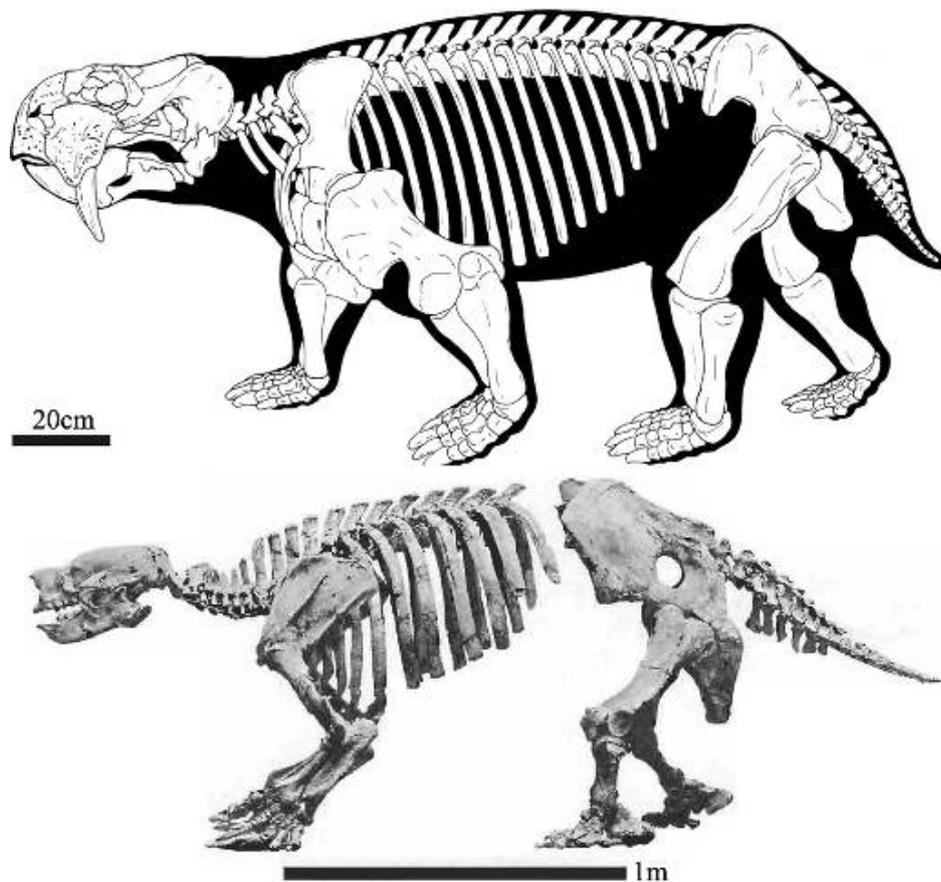


Figura 17– Reconstrução esquelética de um adulto de *Dinodontosaurus* (acima, Morato, 2006) e foto de esqueleto de *Glossotherium robustus*, uma das várias espécies conhecidas como “tatus-gigantes” (abaixo, Vizcaíno et al. 2001) para comparação da morfologia geral entre as espécies (p.ex. pelve e ossos robustos) como possível analogia para capacidade escavadora.

Maiores estudos osteo-histológicos, focados na questão paleoecológica, podem elucidar mais detalhadamente essas possibilidades, inclusive para o táxon *Dinodontosaurus*.

A observação de animais atuais também demonstra as capacidades escavatórias de diversas espécies que, morfológicamente, não são adaptadas diretamente para escavar, tais como crocodilos, que expandem buracos em barrancos (*Crocodylus johnstoni* e *C. niloticus*,

este último de grande porte) (Walsh, 1989), lagartos (*Liopholis kintorei*) (McAlpin *et al.*, 2011), javalis (Unwin, 2003) e suricates (Thornton & McAuliffe, 2006).

5.2 Exemplos de casos semelhantes

Analisando a linhagem como um todo, é sabido que várias espécies de dicinodontes de porte pequeno faziam tocas e tinham hábitos fossoriais, como, por exemplo, *Cistecephalus* (Kammerer & Angielczyk, 2009), *Kawingasaurus* (Ray & Chinsamy, 2003), *Eodicynodon* (Rubidge *et al.*, 1995), *Oudenodon* (Chinsamy-Turan, 2012) e *Diictodon*. Sobre o último, Smith (1987) descreveu três esqueletos articulados da espécie, achados em câmaras de três diferentes tocas helicoidais.

Outras referências, envolvendo diferentes táxons - de dicinodontes ou não -, mostram características na preservação semelhantes aos dez espécimes aqui discutidos: Smith & Evans (1996), descreveram uma associação fóssil de cinco juvenis de diápsidos (gênero *Youngina*), completamente articulados, agregados de forma que alguns estavam superpostos aos outros e apresentavam atitudes e orientações semelhantes, que lembram o comportamento em grupo de alguns lagartos modernos. O modo de ocorrência levou os autores a interpretar que a associação foi soterrada com os indivíduos ainda com a carne intacta e em posição de vida, sendo discutida a possibilidade de que estivessem em um abrigo subterrâneo.

No Parque de Ischigualasto, localizado em San Juan, Argentina, estão expostos três espécimes juvenis do rincossauro *Hyperodapedon sanjuanensis*, todos de mesmo tamanho, completos, em posição de articulação e próximos uns dos outros. A interpretação dada à tafocenose em questão é a de que possivelmente os indivíduos foram soterrados em um abrigo subterrâneo, o que, adicionalmente, evidenciaria um comportamento gregário para a espécie (Heredia *et al.*, 2002) (Fig18).

O caso mais interessante, pelo paralelo com o presente estudo, é o apresentado por Sun (1978) que descreveu uma associação fóssil coletada na China, na região de Xinjiang, representada por nove indivíduos juvenis de *Parakannemeyeria brevirostris*, uma espécie de dicinodonte de grande porte que viveu durante o Triássico Médio. A ênfase do trabalho é puramente descritiva, sem considerações paleoecológicas, sendo que a única menção tafonômica referente à associação em questão informa que os juvenis morreram todos juntos, em um evento catastrófico. Entretanto, a partir de uma foto do bloco que contém os juvenis – depositado no IVPP (Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese

Academy of Sciences) – gentilmente cedida por Liu Jun, foi possível observar uma série de semelhanças com a tafocenose descrita no presente trabalho.



Figura 18 – Desenho esquemático dos três indivíduos juvenis de *Hyperodapedon sanjuanensis* e painel com ilustração do possível evento que os matou (colapso de um abrigo subterrâneo) (Foto dos painéis da exposição paleontológica no Parque Ischigualasto, em San Juan, AR).



Figura 19 - Foto do bloco contendo os nove indivíduos juvenis de *Parakannemeyria*, expostos no IVPP, China (foto de Liu Jun, desenho esquemático da autora).

Os nove juvenis da associação chinesa são ainda maiores que os aqui apresentados – todos entre 1,3 e 1,4m, contra os 0,8-1m dos juvenis de *Dinodontosaurus* – e estão imersos num pacote de lama, intimamente associados, completos, em posição de articulação e muito esmagados dorso-ventralmente (Fig19). Estas são exatamente as mesmas características básicas assumidas para a associação de juvenis de *Dinodontosaurus*, fazendo com que tais casos sejam muito semelhantes, possivelmente iguais. Sendo assim, pode-se levantar as mesmas considerações acerca da paleoecologia da espécie chinesa que foram levantadas para *Dinodontosaurus*, inclusive quanto à autoria da escavação, sendo que também na paleofauna associada a *Parakannemeyeria* não existem outras formas de grande porte com adaptações evidentes para o hábito escavador. Diferentemente, porém, do que aconteceu na coleta dos materiais brasileiros, o fato da associação chinesa ter sido coletada num único bloco permite observar claramente que os espécimes de *Parakannemeyeria* estão dispostos quase de maneira linear, como se estivessem dentro de um túnel. Como não existem dados da coleta dos materiais brasileiros, não se pode excluir a possibilidade de que os indivíduos estivessem posicionados de maneira semelhante dentro da rocha.

Outro caso interessante é o do fóssil de um espécime de *Dinodontosaurus* adulto, sem número de coleção, exposto na Exposição de Longa Duração do Museu Nacional do Rio de Janeiro. O exemplar está praticamente completo, em posição de articulação, e apresenta deformações muito semelhantes às dos juvenis aqui apresentados, incluindo uma forte deformação que fez com que o crânio ficasse associado fortemente ao início do tronco, além de possuir uma quebra no rosto. Porém, a falta de dados sobre a coleta do espécime levanta as mesmas questões referentes aos espécimes juvenis encontrados no RS, entre as quais se o mesmo estava realmente completo ou a causa da falta de algumas peças (Fig20).



Figura 20 -Foto do espécime adulto de *Dinodontosaurus*, de número desconhecido, exposto na Exposição de Longa Duração do Museu Nacional do RJ (foto da autora).

Finalmente, há dois crânios de espécimes adultos de *Dinodontosaurus*, depositados na coleção da UFRGS (sem número de identificação), nos quais, embora um deles esteja muito permineralizado (o que dificulta uma análise mais detalhada) (Fig21), pode-se observar uma forte compressão dorso-ventral, estando as mandíbulas articuladas e fortemente associadas ao crânio e havendo uma deformação peculiar nas presas caniniformes (num caso, inclinadas para trás e no outro divergindo lateralmente do crânio). Em ambos os casos observa-se que o teto craniano está muito reto, em um ângulo próximo a 90° em relação à região anterior da pré-maxila. Da mesma forma que no exemplar exposto no Museu Nacional, poder-se-ia inferir que ambos os crânios sofreram uma pressão muito grande, talvez ainda em vida ou antes de serem fossilizados, para que houvesse a quebra do rosto.



Figura 21 – Fotos dos crânios de *Dinodontosaurus* apresentando achatamento dorso-ventral, tombados na coleção de paleovertebrados da UFRGS. Escalas de 10cm (fotos da autora).

5.1 O uso de abrigos subterrâneos

O uso de tocas tem várias vantagens, sendo usado como local de proteção contra predadores, seja para adultos ou filhotes, para hibernação, estivação ou descanso, uma vez que criam microclimas distintos de condições externas mais severas (mantendo-a com umidade e temperatura mais estáveis e agradáveis). Alguns exemplos atuais são jerboas (ratos do deserto) (Burton & Burton, 1970), aadvarks (Lindsey *et al.*, 2008), tatus (Alberto *et al.*, 2010) e a tartaruga norte americana (Smith, 1987). No caso de fósseis, podemos citar os clássicos tatus-gigantes (*Pampaphoneus*) e os já citados dicinodontes *Diictodon* (Smith, 1987), *Oudenodon* (Chinsamy-Turan, 2012), *Cistecephalus* (Kammerer & Angielczyk, 2009), *Kawingasaurus* (Ray & Chinsamy, 2003).

Muitas espécies existentes ou extintas desenvolveram ou comportamentos sociais, vivendo em bandos, ou o uso de tocas, vivendo solitárias ou em casais. Entretanto, o comportamento social associado ao uso de tocas ou abrigos subterrâneos, também é observado, de diversas maneiras, em várias espécies animais atuais. Nestes casos, tanto o uso das tocas quando a convivência social têm os mesmos motivos já abordados para seus desenvolvimentos (proteção contra predadores e climas extremos, cuidado da prole, etc). Alguns exemplos são suricates (Fig22)(Thornton & McAuliffe, 2006), uma espécie de lagarto (Fig23)(*Liopholis kintorei*, McAlpin *et al.*, 2011) e javalis (Fig24)(Kingdon, 1979). Existem também algumas espécies para as quais ambos os comportamentos são facultativos. Crocodilos, como o *Alligator mississippiensis* e *Crocodylus niloticus*, são costumeiramente solitários e territoriais, embora possam se juntar em grande quantidade quando há abundância de alimentos. Além disso, em condições extremas, utilizam buracos em barrancos (Figs 25 e 26)(escavando-os para aumentá-los) e toleram a presença uns dos outros (Hutton, 1987; Walsh, 1989). Interessante citar que Walsh (1989), em seu trabalho sobre o crocodilo Australiano (*Crocodylus johnstoni*), além de afirmar que a espécie procura por abrigos subterrâneos para escapar da seca, descreve que os indivíduos escavam extensivamente os buracos nos barrancos – e que isso às vezes gera o colapso destes.

Tais buracos nos barrancos são possíveis devido à vegetação marginal, que sustenta o teto. Rios anastomosados, interpretados para a região onde vivia *Dinodontosaurus*, dependem de vegetação para a fixação em suas margens (Bertoni-Machado, 2008). Assim pode-se inferir que buracos do tipo pudessem surgir nas margens, e *Dinodontosaurus* os utilizaria de maneira semelhante aos crocodilos. Assim, é possível que *Dinodontosaurus* utilizasse ambos os comportamentos em seu hábitat. Muito provavelmente os membros do bando construíam juntos as tocas ou abrigos, considerando que tal atividade implica em um alto custo energético. McAlpin *et al* (2011), em seu artigo sobre o raro lagarto fossorial e gregário (*Liopholis kintorei*), afirma que os túneis são construídos por vários membros do grupo e compartilhados. Interessante citar que outros dois gêneros, *L. inomata* e *L. striata*, parecem ter perdido suas sociabilidades e se tornaram escavadores solitários. Assim, é possível que, considerando que várias espécies permianas de dicinodontes eram fossoriais, não é improvável imaginar que o comportamento gregário tenha sido adotado juntamente com o hábito fossorial.

Por fim, há mais um fator discutível a ser acrescentado acerca do uso de tocas: a

evolução da endotermia. Morato (2006) abordou rapidamente questões sobre o possível tegumento de *Dinodontosaurus*, afirmando que os indivíduos desta espécie possivelmente não tinham pelos e sim uma pele resistente, semelhante aos grandes mamíferos atuais. Segundo o mesmo autor, dentre as várias características associadas à endotermia, algumas estão presentes em dicinodontes (como corpo atarracado e cauda curta ou metabolismo acelerado - Chinsamy-Turan, 2012), mas estes, mais provavelmente, exibiam algum tipo de metabolismo intermediário, que resultaria numa homotermia inercial, ao menos nas formas de grande porte. Entretanto, possivelmente apenas nas formas adultas, que teriam grande porte, haveria condições para manter a homotermia inercial, de modo que os filhotes teriam de usar de outras estratégias para se manterem aquecidos em períodos frios ou durante a noite.

Nos estudos osteo-histológicos feitos com dicinodontes, observa-se que o grupo como um todo – incluindo as formas permianas de menor tamanho – têm um padrão de crescimento rápido seguido de uma desaceleração, aonde surgem os anéis lamelares. Além disso, na grande maioria o tecido ósseo principal é o fibrolamelar, que possui uma alta vascularização, sendo uma possível evidência de um metabolismo relativamente acelerado. A desaceleração no crescimento é interpretada como sendo influenciada pelo ambiente, onde o crescimento lento se dá devido a condições desfavoráveis num ambiente de forte sazonalidade. Essa influência ambiental é observada em espécies de crocodilos atuais (*Alligator mississippiensis*) (Hutton, 1987).

O metabolismo intermediário provavelmente desenvolvido pelos dicinodontes, que seria mais acelerado que o dos répteis ectotérmicos, explicaria a capacidade do corpo do animal de investir no crescimento rápido. A vantagem para as espécies de grande porte seria de atingir logo um tamanho que diminuísse as chances de ser predado, enquanto nas espécies de pequeno porte seria de atingir rapidamente a maturidade sexual. Neste contexto, porém, nas espécies de grande porte, os filhotes não teriam tamanho suficiente para manter a inércia térmica, tendo de provavelmente se valer de estratégias para manter algum calor que pudesse sustentar o crescimento acelerado. Estas poderiam ser uma cobertura de pelos (que desapareceria nos adultos), ou manter-se num abrigo que tivesse melhores condições de temperatura – como o microclima gerado por uma toca.



Figura 22 - Foto de suricates com seus filhotes na entrada da toca. (Mark Newman)



Figura 23 - Foto de *Liopholis kintorei*, saindo da entrada da toca. (Adam Stow)



Figura 24– Acima: foto de javali dentro de toca com seus filhotes (Richard Du Toit). Abaixo: foto de javali dentro de toca (Paul Allen, 2010).



Figura 25 - Foto de Crocodilos do Nilo, adultos, compartilhando um buraco em um barranco. (Anup Shah)



Figura 26 - Foto de juvenis de Crocodilo do Nilo, em frente à toca que usam como proteção. (Jonathan Blair, 1977)

4.7 Tendência de preservação

Fósseis de *Dinodontosaurus* são representados tanto por indivíduos juvenis como por adultos. Entretanto, enquanto nestes últimos os espécimes apresentam uma razoável variedade de tamanhos (com crânios variando entre 30 e 40 cm de comprimento), entre os juvenis parece existir uma classe mais frequentemente coletada, representada por crânios com comprimento médio de 17cm, da qual fazem parte todos os juvenis da associação aqui discutida (C. Schultz, *com. pess.*). São muito mais escassas no registro, ao menos no Brasil, formas menores ou intermediárias entre essa classe e a de adultos. Essa tendência pode ser resultado de questões de preservação (devido à fragilidade de ossos de animais muito jovens), de paleoecologia (influência de predadores sobre uma determinada faixa de tamanho) ou ainda paleoambientais (influência de variações sazonais ou episódicas sobre mortalidades monoespecíficas) (Morato, 2006). Além disso, considerando a hipótese do abrigo subterrâneo, estes poderiam sofrer alguma influência sazonal em sua estrutura, onde, em determinadas épocas – relativas a essa classe de juvenis – a possibilidade de colapso fosse maior. Os modelos paleoclimáticos propostos para o Triássico do RS (Holz & Scherer, 1998; Holz & Schultz, 1998) apontam para um clima semi-árido marcado por uma forte sazonalidade. Nesse caso, o início da estação chuvosa, além de trazer novo suprimento de sedimento para a bacia, poderia ocasionar o colapso dos abrigos, construídos para proteger os filhotes durante a longa estação seca. Se, como ocorre em muitas espécies de mamíferos atuais, os filhotes nascessem todos na mesma época (no caso, a estação úmida), teriam todos um mesmo tamanho aproximado por ocasião da próxima estação chuvosa e isto poderia gerar um tendenciamento a favor da preservação desta classe de tamanho, visto que vários filhotes estariam ainda vivendo nos abrigos subterrâneos e poderiam ser soterrados já ali dentro. O início da estação chuvosa poderia coincidir com o momento em que os filhotes nascidos na estação úmida anterior sairiam definitivamente dos abrigos, já sendo capazes de sobreviver por si próprios. Entretanto, a saída dos filhotes do abrigo deveria estar condicionada à presença de um ou mais adultos nas proximidades que garantisse a segurança dos mesmos. Talvez a ausência destes adultos, às voltas com a presença de algum predador, tenha coincidido com a chegada das chuvas, levando ao colapso do abrigo com os filhotes ainda lá dentro (ou ainda estes poderiam já estar mortos – por inanição ou doença – quando do desabamento). Para definir se realmente há tal tendência de fósseis de juvenis preservados, é ideal que um estudo estatístico seja feito.

6 CONCLUSÃO

Dinodontosaurus turpior, uma espécie de dicinodonte de grande porte que viveu no Triássico Médio, é aqui proposto como sendo um animal de hábitos gregários que possivelmente utilizava abrigos subterrâneos. A associação de dez ou mais indivíduos juvenis de *D. turpior* é evidência de comportamento gregário na espécie, considerando que fossem K-estrategistas, onde cada fêmea teria em média apenas um filhote, e indicam um cuidado parental proveniente do bando como um todo. A análise tafonômica desta associação mostra que muito provavelmente os indivíduos morreram soterrados, fato evidenciado principalmente pelo alto grau de articulação e elementos anatômicos. O evento de soterramento proposto é o colapso de um abrigo subterrâneo, indicado pela associação ser monotípica e monoespecífica e pelas interpretações paleoambientais (que indicam um relevo pouco acentuado). As inferências paleoecológicas e anatômicas de *D. Turpior* mostram que é possível que a espécie tivesse capacidade escavatória e motivos para utilizar tocas, como proteção contra predadores e estabelecimento de um microclima mais favorável para os filhotes, além da possibilidade de união de hábitos gregários e escavadores, indicado através de comparações com animais atuais.

O presente trabalho procurou abordar hipóteses que explicassem a tafonomia da associação fóssil apresentada e suas implicações na paleoecologia da espécie – quiçá de outras espécies triássicas de grande porte do grupo Dicynodontia. Devido aos problemas expostos, a hipótese principal não pôde ser melhor embasada, deixando ainda muitas perguntas sem resposta. Para respondê-las, é necessário um maior refino na pesquisa tafonômica de materiais da espécie, procurando-se mais fósseis que possam ajudar a embasá-la – ou negá-la - o que implica num maior cuidado durante as coletas e preparações de fósseis do tipo, além de um olhar mais atento ao registro sedimentar. Investimentos em estudos osteo-histológicos e paleoecológicos em espécies triássicas de grande porte também podem gerar mais dados que ajudem a explicar melhor as questões abordadas neste trabalho.

REFERÊNCIAS

- AGNOLIN, F. L., EZCURRA, M. D., PAIS, D. F. & SALISBURY, S. W. 2010. A reappraisal of the Cretaceous non-avian dinosaur faunas from Australia and New Zealand: evidence for their Gondwanan affinities. *Journal of Systematic Palaeontology*, vol. 8, Issue 2, 257-300
- ALBERTO, M. L. V., OLIVEIRA, C. M., RODRIGUES, M. N., OLIVEIRA, A. B., MIGLINO, M. A. & AMBRÓSIO, C. E. 2010. Funções ósseas do esqueleto de tatu (*Euphractus sexcinctus*). *Acta Veterinaria Brasilica*, v.4, n.2, p 86-91
- ALLEN, P. 2010. Litscape Art. Disponível em:
<http://litscapeart.com/Artist/113/Paul_Allen/Close_Up_of_the_Head_of_a_Warthog_in_a_Burrow_Okavango_Delta_Botswana.html>
- BANDYOPADHYAY, S. 1988. A kannemeyeriid dicynodont from the Middle Triassic Yerrapalli Formation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, Vol. 320, No. 1198, pp. 185-233
- BARBERENA, M. C., ARAÚJO, D. F. & LAVINA, E. L. 1985a. Late Permian and Triassic tetrapods of Southern Brazil. *National Geographic Research*, 1: 5-20.
- BARBERENA, M. C., ARAÚJO, D. F., LAVINA, E. L. & AZEVEDO, S. K. 1985b. O estado atual do conhecimento sobre os tetrápodes permianos e triássicos do Brasil meridional. *In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA*, 8, Rio de Janeiro, 1983. *Coletânea de Trabalhos Paleontológicos*, Brasília: DNPM, Série Geologia, 27, Seção de Paleontologia e Estratigrafia, v. 2, p. 21-28.
- BEGON, M., TOWNSEND, C. R. & HARPER, J. L. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystem*. Blackwell Publishing, 4th ed.
- BERTONI-MACHADO, C. & HOLZ, M. 2006. Biogenic fossil concentration in fluvial settings: an example of a cynodont taphocoenosis from the Middle Triassic of Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 9(3): 273-282
- BERTONI-MACHADO, C. 2008. *Tafonomia de Paleovertebrados em Sistemas Continentais do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil e do Departamento de San José, Uruguai*. Tese de Doutorado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências, Programa de Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre, RS.
- BERTONI-MACHADO, C., SOARES, M. B., KISLOWSKI, F. F., DENTZIEN-DIAS, P. C. (2008) Uma Peculiar Tafocenose Controlada por Ação Biogênica no Triássico Médio do Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Pesquisas em Geociências*, 35 (1): 57-69. Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil.
- BLAIR, J. 1977. Young crocodiles at the mouth of their burrow. Disponível em:
<<http://www.corbisimages.com/stock-photo/rights-managed/JB006936/young-crocodiles-at>>

the-mouth-of-their?popup=1>

BLAKEY, R. 2001. Mollewide Plate Tectonics Maps. Disponível em:
<<http://www2.nau.edu/rcb7/>>

BOGDANOV, D. 2009. Dinodontosaurus. Disponível em:
<<http://dibgd.deviantart.com/art/Dinodontosaurus-117140396?q=boost%3Apopular%20dinodontosaurus&qo=0>>

BOTHA-BRINK, J. & MODESTO, S. P. 2007. A mixed-age classed ‘pelycosaur’ aggregation from South Africa: earliest evidence of parental care in amniotes? *Proc. R. Soc. B* 274, 2829-2834

BOTHA-BRINK, J. & ANGIELCZYK, K. D. 2010. Do extraordinarily high growth rates in Permo-Triassic dicynodonts (Therapsida, Anomodontia) explain their success before and after the end-Permian extinction? *Zoological Journal of the Linnean Society*, 160, 341-365

BURTON, M. & BURTON, R. 1970. *The international wildlife encyclopedia*. Marshall Cavendish, pp. 1323

CHINSAMY-TURAN, A.(ed) 2012. *Forerunners of Mammals: Radiation, Histology, Biology*. Indiana University Press.

COX, C. B. 1969. Two new dicynodonts from the Triassic Ntawere Formation, Zambia. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology*, London, vol 17, n°6, pp. 255-294

DA ROSA, A. A. S., SCHWANKE, C., CISNEROS, J. C., NETO, L. W., AURÉLIO, P. L. P. & POITEVIN, M. 2004. Sitio Cortado – Uma Nova Assembléia Fossilífera do Triássico Médio do Sul do Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 7(2):289-300

DU TOIT, R. Common Warthog. Disponível em: <<http://www.arkive.org/common-warthog/phacochoerus-africanus/image-G62946.html>>

ESHEL, I., SANSONE, E. & SHAKED, A. 2005. Gregarious Behaviour of Evasive Prey. *Bonn. Econ. Discussion Papers*

FRÖBISCH, J. 2009. Composition and similarity of global anomodont-bearing tetrapod faunas. *Earth-Sciences Reviews* 95: 119-157

GALE, T. M. 1988. Comments on a “nest” of juvenile dicynodont reptiles. *Modern Geology*, vol. 13, pp. 1190124

GREEN, J. L., SCHWEITZER, M. H. & LAMM, E. 2010. Limb Bone Histology and Growth in *Placerias hesternus* (Therapsida: Anomodontia) from the Upper Triassic of North America. *Palaeontology*, vol. 53, part 2, pp. 347-364

HEREDIA, G. J. ; ALCOBER, O. A.; MARTÍNEZ, R. N. y COLOMBI, C. E. 2002. Evidencias de Gregarismo en Rincosaurios. XVIII Jornadas Argentinas de Paleontología de

Vertebrados. Bahía Blanca, Argentina.

HOLZ, M. & SCHERER, C. M. S. 1998. Caracterização paleoclimática do Triássico no Sul do Brasil. *Ciência e Ambiente* n.16, p.:95-103

HOLZ, M. & SCHULTZ, C. L. 1998. Taphonomy of the south Brazilian Triassic herpetofauna: fossilization mode and implications for morphological studies. *Lethaia*, 31: 335-345.

HOLZ, M. & SIMÕES, M.G. 2002. Elementos fundamentais de Tafonomia. 1ª ed., Porto Alegre, EDUEFRGS, 231 p.

HUTTON, J. M. 1987. Growth and Feeding Ecology of the Nile Crocodile *Crocodylus niloticus* at Ngezi, Zimbabwe. *Journal of Animal Ecology*, vol. 56, nº 1, pp 25-38

KAMMERER, C. F. & ANGIELCZYK, K. D. 2009. A proposed higher taxonomy of anomodont therapsids. *Zootaxa* 2018: 1-24

KINGDON, J. 1979. East African Mammals: An Atlas of Evolution in Africa, vol. 3, part B. University of Chicago Press, pp.231-249
LINDSEY, P.; CILLIERS, S.; GRIFFIN, M.; TAYLOR, A.; LEHMANN, T.; & RATHBUN, G. 2008. *Orycteropus afer*". Red List of Threatened Species. International Union for Conservation of Nature

LINDSEY, P., CILLIERS, S., GRIFFIN, M., TAYLOR, A., LEHMANN, T., & RATHBUN, G. 2008. Red List of Threatened Species. International Union for Conservation of Nature.

LUCAS, S. G. 2001. Age and correlation of Triassic tetrapod assemblages from Brazil. *Albertiana*, 26: 13-20.

MARSICANO, C. A. , MANCUSO, A. C., PALMA, R. M. & KRAPOVICKAS, V. 2010. Tetrapod tracks in a marginal lacustrine setting (Middle Triassic, Argentina): Thaponomy and significance. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 291, 388-399

McALPIN, S., DUCKETT, P. & STOW, A. 2011. Lizards cooperatively tunnel to construct a long-term home for family members. *PloS ONE* 6(5)

MODESTO, S. P. & BOTHA-BRINK, J. 2010. A burrow cast with *Lystrosaurus* skeletal remains from the Lower Triassic of South Africa. *Palaios*, v. 25. p. 274-281

MORATO, L. 2006. *Dinodontosaurus* (Synapsida, Dicynodontia): reconstituições morfológicas e aspectos biomecânicos. Dissertação (Mestrado). Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências. Programa de Pós-Graduação em Geociências. Porto Alegre, RS.

NEWMAN, M. Meerkat. Disponível em: <<http://www.arkive.org/meerkat/suricata-suricata/image-G58540.html>>

RAY, S. 2006. Functional and Evolutionary Aspects of the Postcranial Anatomy of

- Dicynodonts (Synapsida, Therapsida). *Palaeontology*, vol. 49, part 6, pp.1263-1286
- RAY, S. & CHINSAMY, A. 2003. Functional aspects of the postcranial anatomy of the Permian dicynodont *Diictodon* and their ecological implications. *Palaeontology*, vol. 46(1): 151-183
- RAY, S., MUKHERJEE, D. & BANDYOPADHYAY, S. 2009. Growth patterns of fossil vertebrates as deduced from bone microstructure: case studies from India. *J. Biosci.* 34: 661-672
- RAY, S., BANDYOPADHYAY, S. & APPANA, R. 2010. Bone Histology of a Kannemeyeriid Dicynodont *Wadiasaurus*: Paleobiological Implications. Chapter 5: New Aspects of Mesozoic Biodiversity, 73, S. Bandyopadhyay (ed.). Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- ROBINS, J. 2009. The Synapsid Gallery. Disponível em: <<http://blogevolved.blogspot.com.br/2009/05/synapsid-gallery.html>>
- RUBIDGE, B. S., KING, G. M. & HANCOX, P. J. 1994. The Postcranial skeleton of the earliest dicynodont synapsid *Eodicynodon* from the Upper Permian of South Africa. *Palaeontology*, vol. 37, part 2, pp. 397-408
- RUBIDGE, B. & SIDOR, C. A. 2001. Evolutionary Patterns Among Permo-Triassic Therapsids. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 32:449-80
- SCHERER, C. M. S., FACCINI, U. F., BARBERENA, M. C., SCHULTZ, C. L., LAVINA, E. L., 1995. Bioestratigrafia da Formação Santa Maria: utilização das cenozoneas como horizontes de correlação. *Com. Mus. Ciên. Tec. UBEA/PUCRS, S. Ciên. Ter.*, 1:33-42.
- SHAH, A. Nile Crocodile. Disponível em: <<http://www.arkive.org/nile-crocodile/crocodylus-niloticus/image-G35001.html>>
- SMITH, R. 1987. Helical burrows casts of the therapsid origin from the Beaufort Group (Permian) of South Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 60: 155-170
- SMITH, R. & EVANS, S. E. 1996. New Material of *Youngina*: Evidence of Juvenile Aggregation in Permian Diapsid Reptiles. *Palaeontology*, Vol. 9, Part 2, pp. 289-303
- STOW, A. Why evolution is true. Disponível em: <<http://whyevolutionistrue.wordpress.com/2011/05/19/burrowin-lizards-batman/liopholis-kinorei-nyt/>>
- SUN, A. I. 1978. On occurrence of *Parakannemeyeria* in Sinkiang. *Mem. L. V. P. P.* 13, 47-54
- THORNTON, A. & McAULIFFE, K. 2006. Teaching in Wild Meerkats. *Science* 313: 227-229
- THULBORN, T. & TURNER, S. 2003. The last dicynodont: an Australian Cretaceous relict.

Proc. R. Soc. Lond. B. 270, 985-993

UNWIN, M. 2003. Southern African wildlife: a visitor's guide. Bradt Travel Guides, pp.68

VIZCAÍNO, S. F., ZÁRATE, M., BARGO, M. S. & DONDAS, A. 2001. Pleistocene burrows in the Mar del Plata area (Argentina) and their probable builders. *Acta Palaeontologica Polonica* 46,2, 289-301

WALSH, B. 1989. Aestivation in the Australian Freshwater Crocodile? *Australian Zoologist*, vol. 25(3).

WEIGELT, J. 1989. Recent Vertebrates Carcasses and Their Paleobiological Implications. University of Chicago Press.

ZERFASS, H. 2003. História Tectônica e Sedimentar do Triássico da Bacia do Paraná (Rio Grande do Sul, Brasil) e Comparação Geológica com as Bacias de Ichigualasto e de Cuyo (Argentina). Tese de Doutorado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências, Programa de Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre, RS.