

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

**ESTUDO DA OSTEOLOGIA CRANIANA E DE ASPECTOS
MICROESTRUTURAIS DA DENTIÇÃO DE *STEREOSTERNUM
TUMIDUM* COPE 1886, UM MESOSSAURÍDEO DA FORMAÇÃO IRATI
(ARTINSKIANO), BACIA DO PARANÁ**

FLÁVIO AUGUSTO PRETTO

ORIENTADOR – Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz

Porto Alegre – 2012

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

**ESTUDO DA OSTEOLOGIA CRANIANA E DE ASPECTOS
MICROESTRUTURAIS DA DENTIÇÃO DE *STEREOSTERNUM*
TUMIDUM COPE 1886, UM MESOSSAURÍDEO DA FORMAÇÃO IRATI
(ARTINSKIANO), BACIA DO PARANÁ**

FLÁVIO AUGUSTO PRETTO

ORIENTADOR – Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dra. Graciela Piñeiro – Instituto de Ciencias Geológicas, Universidad de la Republica, Uruguay

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

Prof. Dr. Sérgio Dias-da-Silva – Laboratório de Paleobiologia, Universidade Federal do Pampa

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

Porto Alegre – 2012

AGRADECIMENTOS

Esta Dissertação deveria ter vários autores, pois muitos foram os colaboradores que, mesmo sem saber, contribuíram para que esse trabalho fosse concluído.

Primeiramente, agradeço aos meus pais, Narciso e Suzane, que sempre apoiaram (e seguem apoiando) cada passo da minha caminhada. É muito importante saber que vocês se orgulham da profissão que escolhi, e eu espero continuar lhes trazendo alegrias com o fruto do meu trabalho.

Agradeço também ao meu orientador e mestre, Cesar, por ter aceito essa minha “loucura” de trabalhar com mesossaurídeos, e por colaborar efetivamente em cada linha deste manuscrito com sugestões, críticas e, sobretudo, diferentes pontos de vista.

À professora Marina, agradeço pela paciência dispensada nas diversas discussões sobre o tema e principalmente pela confiança depositada em meu trabalho.

Agradeço ao Téo, por me ensinar a maioria das técnicas que conheço, desde a coleta e preparação de fósseis, até a descrição anatômica. Muitas das nossas discussões tiveram influência nesse manuscrito. Sou também muito grato à Carol, por me acolher no seu apartamento durante quase todo o período do meu Mestrado.

Aos colegas de laboratório, agradeço pela presença dentro e fora do ambiente de trabalho. Mais que colegas de trabalho, fico feliz em considera-los bons amigos. Agradeço em especial ao Voltaire, pela parceria constante ao empreender as diversas atividades que o ofício exige, seja no campo ou no laboratório, e ao Daniel, pelo auxílio na obtenção de referências bibliográficas de difícil acesso.

Ao meu irmão Marcos, por cada uma das discussões, e pelos infindáveis debates. Agora que moramos longe, vejo o quanto nossa convivência moldou quem somos hoje.

Agradeço aos amigos da graduação que ainda fazem parte da minha (ainda que esporádica) convivência. Em especial agradeço aos grandes amigos, Hélio e Rodrigo por estarem sempre presentes, e pelas longas discussões teóricas regadas a muita cerveja (afinal, o bar ainda é um dos melhores lugares para se fazer ciência).

À Dessa, agradeço pela cumplicidade e pelo carinho. Agradeço também pela paciência, em especial nos meses finais do meu Mestrado, e pela dedicação em revisar a maioria deste texto.

Enfim, agradeço a cada um dos meus amigos, que sem saber, foram de fundamental importância nesses dois anos de trabalho. Direta ou indiretamente, cada um de vocês teve seu papel na conclusão de mais essa etapa da minha vida. É por isso que, para aqueles companheiros de todas as horas, eu dedico este trabalho.

RESUMO

Os mesossaurídeos constituem o clado mais basal dentro de Parareptilia. São animais de porte pequeno e hábito aquático, coletados abundantemente em sedimentos do Eo-Permiano (Artinskiano) da América do Sul e da África. Atualmente, são reconhecidos três gêneros monoespecíficos para o grupo: *Mesosaurus tenuidens* Gervais, 1864; *Stereosternum tumidum* Cope, 1886; e *Brazilosaurus sanpauloensis* Shikama & Ozaki, 1966. Este trabalho tem como objetivo explorar alguns aspectos da morfologia e da paleobiologia de *Stereosternum tumidum*. Num primeiro momento, investigou-se o papel e as adaptações da dentição na alimentação. Para tanto, foi feita a observação, em microscopia óptica, de uma lâmina delgada confeccionada a partir de um dentário isolado, referido a *Stereosternum*. Entre os resultados, reconheceu-se que os dentes apresentam a parede dentinária composta por diferentes camadas de dentina com distintos arranjos microestruturais e diferentes graus de mineralização. Essa organização composta da parede dentinária teria como consequência um aumento da resistência do dente, em especial à quebra. Além disso, a inserção dos elementos dentários também foi reconhecida como tendo um padrão misto. Dentes jovens estariam inseridos em alvéolos rasos e seriam mantidos no lugar pelo ligamento periodontal e por trabéculas de tecido mineralizado, que poderiam ser remodeladas ao longo do crescimento dentário. Tanto o reforço na estrutura quanto na inserção dentária são adaptações consistentes com o hábito predatório, inferido por outros autores com base apenas na morfologia dentária externa. Em um segundo estudo de caso, a partir da observação de impressões particularmente bem preservadas do crânio de dois indivíduos conservados em calcários, destacou-se a presença de uma pequena, porém conspícua fenestra temporal lateral, margeada pelos ossos esquamosal, jugal e quadradojugal. Considerando os novos achados e aceitando a existência de espécimes de *Stereosternum* que não apresentam tal estrutura (ou seja, possuem um crânio do tipo anápsido), discutiu-se a possibilidade de um polimorfismo para essa característica entre os representantes do táxon, bem como sua representatividade para a classificação de Parareptilia.

ABSTRACT

The mesosaurids constitute the basalmost clade within Parareptilia. They are represented by animals of small size and aquatic habit, abundantly collected in Early Permian (Artinskian) sediments from South America and Africa. There are currently recognized three monospecific genera for the group: *Mesosaurus tenuidens* Gervais, 1864; *Stereosternum tumidum* Cope, 1886; e *Brazilosaurus sanpauloensis* Shikama & Ozaki, 1966. This work aims to explore some aspects of the morphology and paleobiology of *Stereosternum tumidum*. In a first moment, the role and the adaptations of the dentition in the feeding behavior were investigated. To accomplish that, an isolated dentary, attributed to *Stereosternum*, was observed in thin section under optic microscopy. Among the results, it was recognized that the dentary wall of the teeth is composed by different layers of dentin, with distinct microstructural arrangements, and different degrees of mineralization. This composed organization of the dentary wall supposedly led to an increasement to the tooth resistance, especially to breakage. Additionally, the insertion of dentary elements was also recognized as having a mixed pattern. Still-growing teeth were inserted in shallow alveoli, being kept in place by periodontal ligament and trabeculae composed of mineralized tissue, which could be remodeled during the tooth eruption. Both the reinforcement in the structure and in the insertion of the teeth are adaptations consistent with the predatory habit inferred by other authors, based only on external tooth morphology. In a second case study, by the observation of skull impressions of two individuals, preserved in limestone slabs, it was identified a small, but conspicuous lateral temporal fenestra, bordered by the squamosal, jugal and quadratojugal bones. Considering these new findings, and accepting the existence of *Stereosternum* specimens which do not present such structure (possessing an anapsid skull), the possibility of polymorphism for this characteristic among the taxon representatives was discussed, as well as its role in the classification of Parareptilia.

SUMÁRIO

RESUMO.....	1
ABSTRACT	2
Sobre a Estrutura desta Dissertação.....	4
1. INTRODUÇÃO.....	5
2. OBJETIVOS.....	12
3. CONTEXTO GEOLÓGICO	13
3.1. <i>Geologia da Formação Irati</i>	13
3.2 <i>Interpretação paleoambiental</i>	16
4. ESTADO DA ARTE	19
4.1. <i>Século XIX: primeiras descrições</i>	19
4.2. <i>Início do Século XX: cresce a controvérsia sobre o grupo</i>	25
4.3. <i>Anos 1980 – presente: revisões morfológicas e discussões filogenéticas</i>	31
5. DISCUSSÃO INTEGRADORA	36
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	38
7. PRIMEIRO ARTIGO	51
8. SEGUNDO ARTIGO	75

Sobre a Estrutura desta Dissertação

Esta dissertação de mestrado está estruturada em torno de artigos publicados em periódicos ou publicações equivalentes. Conseqüentemente, sua organização compreende as seguintes partes principais:

a) Introdução sobre o tema e descrição do objeto da pesquisa de mestrado, onde estão sumarizados os objetivos e a filosofia de pesquisa desenvolvidos, o estado da arte sobre o tema de pesquisa, seguidos de uma discussão integradora contendo os principais resultados e interpretações deles derivadas.

b) Artigos publicados em periódicos ou submetidos a periódicos com corpo editorial permanente e revisores independentes, ou publicações equivalentes (capítulo de livro de publicação nacional ou internacional com corpo de revisores independentes), escritos pelo autor durante o desenvolvimento de seu mestrado.

c) Anexos, compreendendo: artigo(s) nos quais o pós-graduando é co-autor, resumo(s) e artigo(s) publicado(s) em eventos, relacionado(s) ao tema central da dissertação, bem como documentação pertinente de natureza numérica (tabelas, cálculos), gráfica (figuras, diagramas, mapas, seções) e fotográfica que, por sua dimensão e/ou natureza não pode ser incluída no(s) artigo(s).

1. INTRODUÇÃO

Um dos mais dramáticos passos na evolução dos vertebrados foi o abandono do ambiente aquático e a conquista do ambiente terrestre. Desde o surgimento dos tetrápodes, durante o Devoniano (AHLBERG, 2000; CLACK, 2004; AHLBERG & CLACK, 2006), até a consolidação da conquista do ambiente terrestre pelos Amniota, em algum momento do Carbonífero (CARROLL, 1964; 1969; 1982), uma série de adaptações anatômicas, fisiológicas e funcionais foi acumulada pelos organismos, para adaptar-se ao novo ambiente. Ainda assim, diversos grupos de amniotas (e.g. cetáceos, algumas linhagens de tartarugas e de arcossauros) secundariamente abandonaram (parcial ou totalmente) o ambiente terrestre, retornando à água. Essa mudança de hábitat pode ser acompanhada no registro fóssilífero, tanto a partir das formas transicionais dos táxons supracitados como também por parte de linhagens completamente extintas, como os ictiossauros, plesiossauros e mosassauros, entre outros (DEBRAGA & CARROLL, 1993; MOTANI, 1999; 2000; O'KEEFE, 2002). Esse retorno ao ambiente aquático, paradoxalmente, começou precocemente na história de Amniota. Ao longo do Paleozoico, diversas linhagens passaram a desenvolver adaptações específicas à vida dentro d'água. Já no Carbonífero Superior ocorre o diápsido *Spinoaequalis schultzei* (DEBRAGA & REISZ, 1995), contemporâneo a alguns dos mais antigos registros de Amniota e de suposto hábito semi-aquático.

Durante o Permiano, a quantidade de linhagens de amniotas aquáticos e semi-aquáticos experimentou um significativo aumento. Um exemplo clássico - e de fato um dos grupos mais enigmáticos - é o dos mesossaurídeos¹ (Figura 1), do Permiano Inferior. Coletados abundantemente em sedimentos datados do Artinskiano (SANTOS

¹ O termo "mesossaurídeo" será usado ao longo deste trabalho em um sentido amplo, para se referir genericamente a todos os táxons do grupo dos Mesosauridae (*Mesosaurus*, *Stereosternum*, *Brazilosaurus*, além de táxons hoje sinonimizados). Ao longo da história da pesquisa dos mesossaurídeos, o grupo recebeu diversos nomes (Proganosauria, Mesosauria, Mesosauridae), como será apresentado e discutido no capítulo 3. Quando pertinente, esses nomes serão utilizados para se referir à nomenclatura formal.

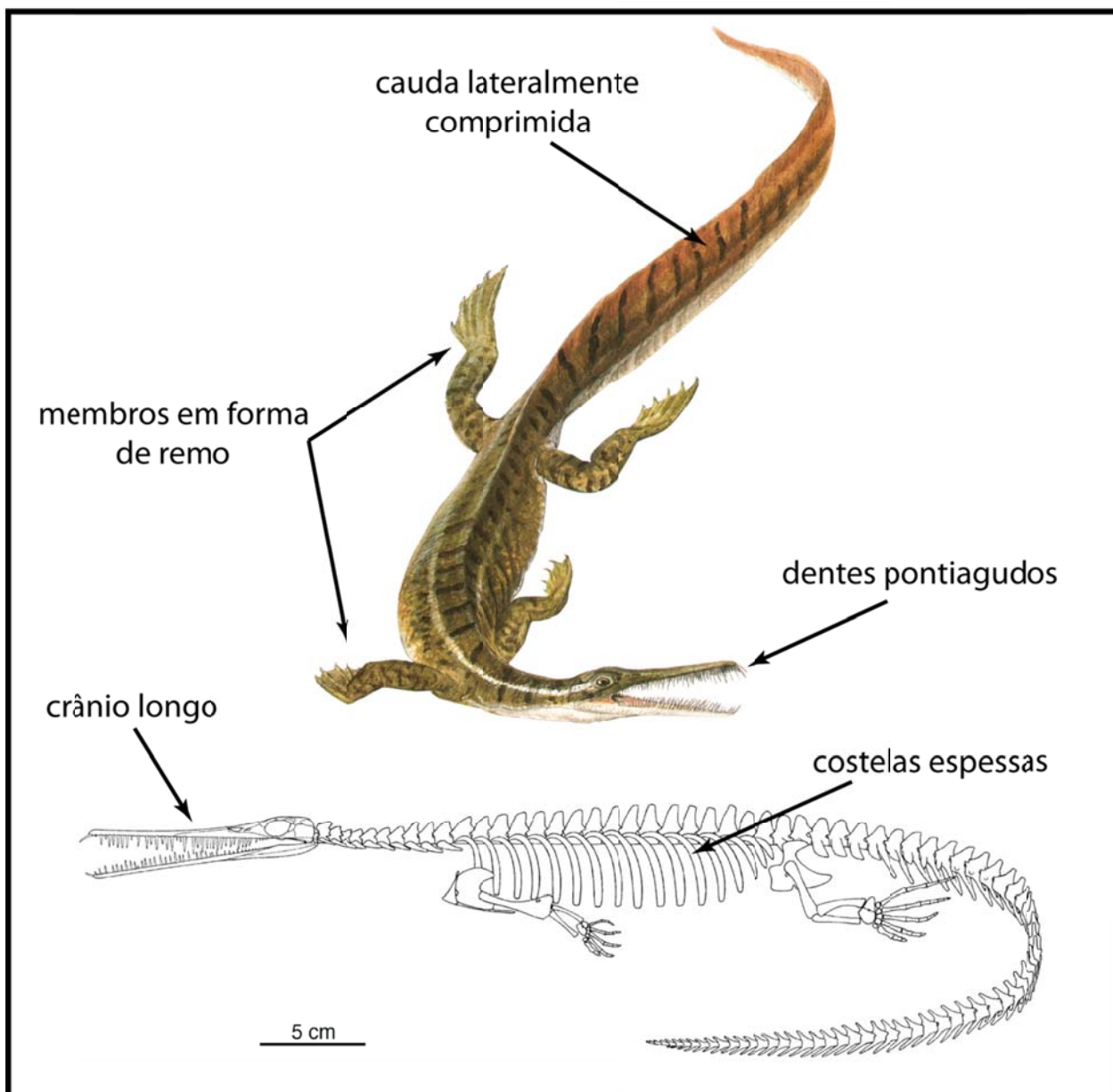


Figura 1: Acima, impressão artística de *Mesosaurus tenuidens* (autoria de Steve Kirk). Abaixo, reconstrução do esqueleto do animal, retirada de Modesto (2010). As setas indicam algumas características diagnósticas, apontadas ao longo do texto.

et al., 2006) os mesossaurídeos, além de serem um dos mais antigos registros de amniotas aquáticos, consistem também na mais antiga linhagem de Amniotas a ocorrer no Gondwana (ANDERSON & CRUICKSHANK, 1978; MODESTO, 2006). Embora as afinidades taxonômicas do grupo tenham sido motivo de uma das grandes discussões da paleontologia de vertebrados (vide o Capítulo 3), é consenso que os mesossaurídeos são uma linhagem bastante basal de amniotas e que apresentam

evidentes adaptações para o hábito aquático. Nesse sentido, podem ser mencionadas características (Figura 1) como a cauda lateralmente comprimida (provavelmente cumprindo o papel de órgão propulsor), os membros em forma de remo, as costelas espessas (para aumentar a densidade corporal e manter o corpo do animal submerso) e o crânio longo, dotado de dentes numerosos e pontiagudos (GERVAIS, 1864; COPE, 1886; OSBORN, 1903; ARAÚJO, 1974; 1976; MODESTO, 2006; 2010).

Embora o registro fossilífero de mesossaurídeos seja extremamente abundante, a ocorrência geográfica do grupo é relativamente restrita. Fósseis de mesossaurídeos são coletados principalmente em sedimentos marinhos das Formações Irati e Whitehill, respectivamente do Brasil e do sul da África (OELOFSEN & ARAÚJO, 1987). Há também registros do grupo para a Formação Mangrullo, no Uruguai (MONES & FIGUEIRAS, 1980; MARTINEZ, 2004; PIÑEIRO *et al.*, no prelo) e para o Paraguai (BEDER, 1923; HARRINGTON, 1950).

A distribuição lateral das fácies onde são registrados mesossaurídeos condiz com a extensão de um amplo mar epicontinental (por vezes referido como mar Whitehill-Irati) que se estendeu sobre a África e a América do Sul (OELOFSEN & ARAÚJO, 1987). De fato, essa mesma distribuição, que por muito tempo intrigou os cientistas adeptos do paradigma fixista (BROOM, 1916), foi também usada como argumento em favor da Teoria da Deriva Continental (DU TOIT, 1927; ROSSMANN, 2000). O mar Whitehill-Irati (Figura 2), correspondente no Brasil à máxima transgressão marinha da Bacia do Paraná (ZALÁN *et al.*, 1990), propiciou um ambiente ideal para o desenvolvimento da fauna de mesossaurídeos, em um tempo em que a América do Sul e a África estavam unidas, fazendo parte do supercontinente Pangea.

Um dos temas mais discutidos – e controversos – envolvendo mesossaurídeos é o seu posicionamento filogenético dentro de Amniota. Apesar de a maioria dos autores reconhecer, desde as primeiras descrições, que o grupo possui afinidades reptilianas - uma das poucas exceções é o trabalho de Cope (1886), que sugeriu que *Stereosternum* pertencesse à classe Batrachia – as relações dos mesossaurídeos dentro de Reptilia sempre foram fruto de muito debate.

Atualmente, a partir de estudos filogenéticos (GAUTHIER *et al.*, 1988; MODESTO, 2006; TSUJI & MÜLLER, 2009), aceita-se que os mesossaurídeos ocupem uma posição basal dentro do clado Parareptilia Olson (1947), embora alguns autores (e.g. LAURIN & REISZ, 1995) tenham proposto diferentes topologias, com os mesossaurídeos ocupando posições externas ao grupo (Figura 3).

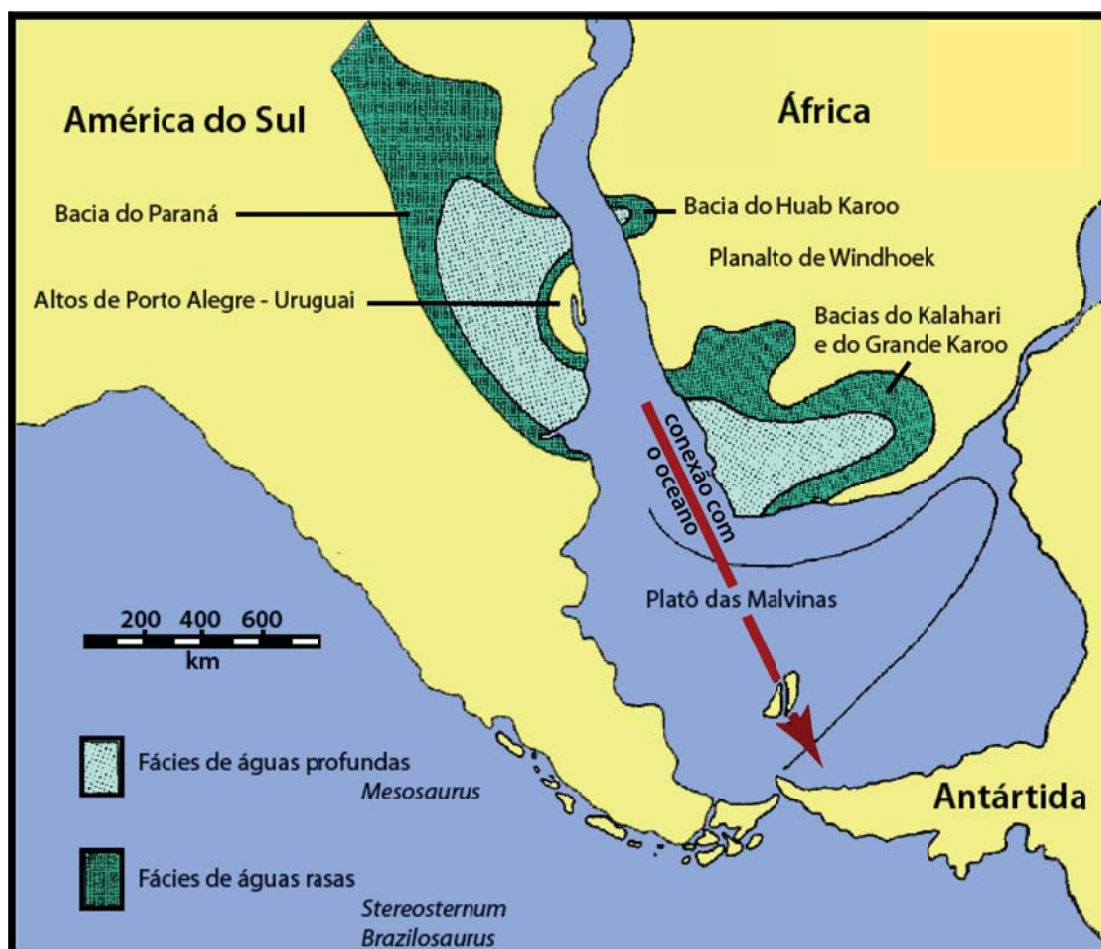


Figura 2: Diagrama esquemático da conformação da América do Sul e da África, durante o Permiano Inferior, mostrando a extensão geográfica do mar Whitehill-Irati. Modificado de Oelofsen & Araújo (1987).

Entretanto, grande parte da controvérsia existente acerca das relações do grupo tem como causa o desconhecimento de muitos aspectos da osteologia de mesossaurídeos. Embora estes sejam coletados em grande abundância, uma série de tendenciamentos relativos ao modo de preservação dificulta o estabelecimento de marcos anatômicos e a interpretação de caracteres de importância filogenética. Duas dessas peculiaridades merecem menção: a frequente preservação dos esqueletos por

meio de moldes externos; e a dificuldade em se preservar crânios de mesossaurídeos articulados e em bom estado.

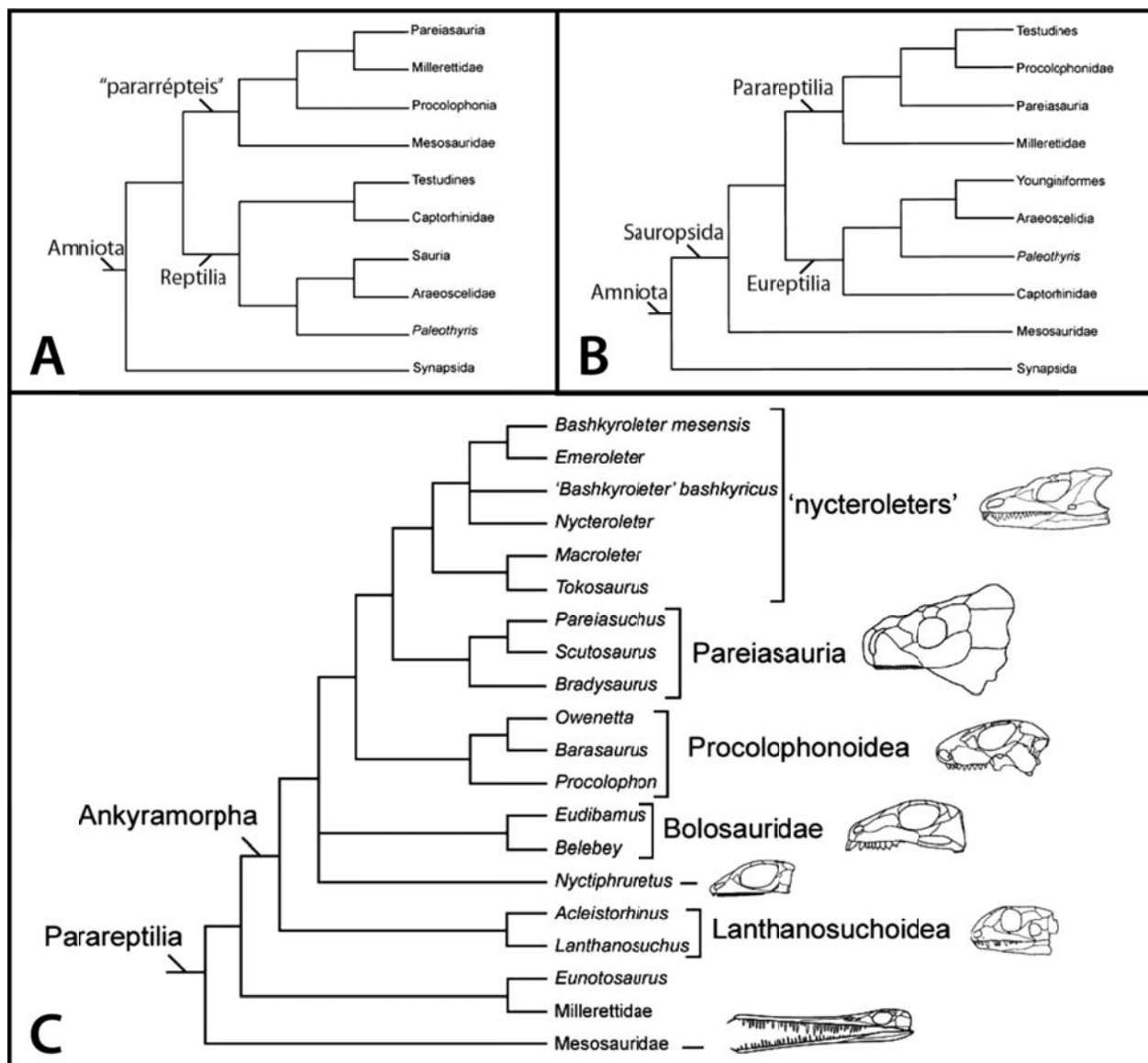


Figura 3: Variação do posicionamento filogenético de Mesosauridae em diferentes estudos testando as relações de Amniota. Em A, topologia obtida por Gauthier *et al.* (1988). Em B, topologia obtida por Laurin & Reisz (1995). Em C, árvore de consenso obtida por Müller & Tsuji (2007), em uma das mais recentes matrizes propostas para o estudo das inter-relações de Parareptilia. Modificado de Tsuji & Müller (2009).

Desde as primeiras descrições de espécimes de mesossaurídeos preservados em folhelhos (*e.g.* GERVAIS, 1864; SEELEY, 1892), foi mencionada pelos autores a dificuldade imposta ao estudo pelo fato de os materiais serem preservados quase

sempre por meio de moldes externos. Mesmo os materiais preservados em calcários (menos abundantes) também impunham tais limitações. A partir dos moldes naturais, (Figura 4) eram confeccionadas contrapartes em gelatina ou em gesso e sobre estas eram realizados os estudos anatômicos. A qualidade da técnica de confecção de contrapartes, contudo, permitia apenas a obtenção dos relevos anatômicos mais salientes e os moldes acabavam por revelar apenas detalhes grosseiros do esqueleto (MODESTO, 2006). Características como a estrutura do crânio (composto por vários ossos bastante delicados, muitos deles com dimensões de poucos milímetros) eram dessa maneira comumente ignoradas.

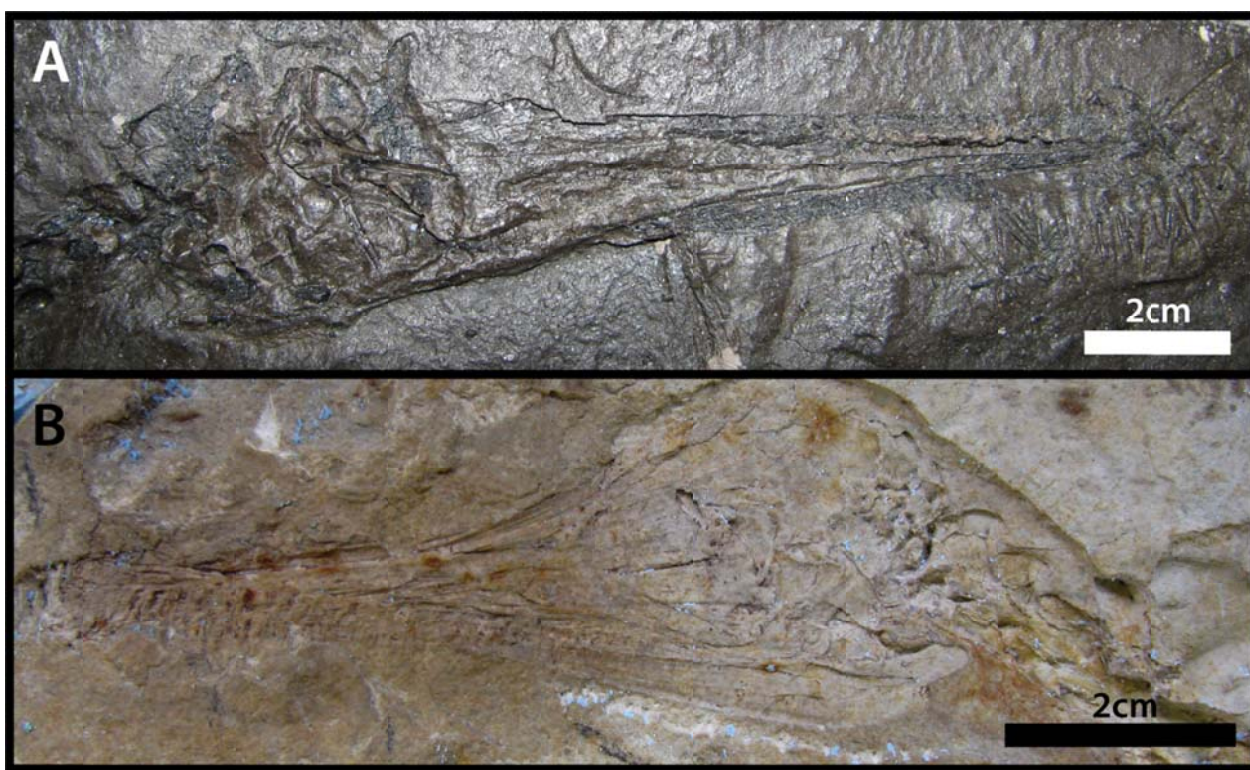


Figura 4: Moldes naturais externos de crânios de mesossaurídeos. Em A, UFRGS-PV-0484-P, (*Mesosaurus*), preservado em folhelho. Em B, UFRGS-PV-0181-P (*Stereosternum*), preservado em calcário.

Mesmo os raros crânios de mesossaurídeos com a estrutura óssea completamente preservada (Figura 5) são de difícil estudo. Por terem a espessura muito reduzida, ocorrem frequentemente fragmentados e comprimidos. Além disso, em especial na região do basicrânio, é muito comum a desarticulação parcial dos elementos entre si. Tais tendenciamentos preservacionais, aliados ao pequeno

tamanho e à fragilidade dos fósseis de crânios de mesossaurídeos, impõem um grande obstáculo à observação precisa de sua osteologia. Nesse aspecto, a interpretação da morfologia craniana dos mesossaurídeos é frequentemente tentativa, não sendo incomuns os casos de descrições conflitantes sobre o crânio de um mesmo espécime – por exemplo, Huene (1941): sinápsido; Modesto (2006): anápsido. As diferentes interpretações osteológicas, aliadas à importância dada à osteologia do crânio em matrizes filogenéticas (GAUTHIER *et al.*, 1988; LAURIN & REISZ, 1995; DEBRAGA & REISZ, 1996; DEBRAGA & RIEPPEL, 1997; MÜLLER & TSUJI, 2007) acabaram por resultar em topologias bastante conflitantes, no que tange ao posicionamento filogenético de mesossaurídeos (Figura 3).



Figura 5: Região craniana do espécime UFRGS-PV-0379-P (*Stereosternum*), com alguns elementos ósseos preservados. Observe a grande fragmentação dos elementos cranianos, e a dificuldade em se individualizar as estruturas. Modificado de Pretto (2009).

Estudos envolvendo a anatomia de mesossaurídeos vêm sendo retomados, podendo ser citados os trabalhos de Sedor (1994) e Sedor & Ferigolo (2001), para *Brazilosaurus*; de Modesto (1999) e de Pretto (2009) para *Stereosternum*; e de Modesto (2006; 2010) para *Mesosaurus*. A disponibilidade de fósseis em bom estado de preservação e o avanço da tecnologia de materiais para obtenção de moldes e contramoldes permitiram uma melhor observação e uma reinterpretação de caracteres osteológicos. Esses trabalhos encorajam um avanço na abordagem de estudo de mesossaurídeos, possibilitando explorar mais aspectos paleobiológicos da anatomia do grupo. Alguns desses aspectos são justamente temas desta dissertação.

2. OBJETIVOS

Os dados apresentados nesta dissertação são resultado de estudos de caso envolvendo espécimes de *Stereosternum tumidum*. A partir da observação direta de *Stereosternum*, discutiram-se aspectos anatômicos e paleobiológicos relativos ao táxon. Nesse ínterim, três objetivos específicos foram reconhecidos: (1) explorar a discussão acerca dos hábitos alimentares e comportamentais do táxon, a partir da análise da microestrutura de sua dentição; (2) discutir a morfologia da região temporal de *Stereosternum* a partir de espécimes que apresentam fenestração craniana e (3) discutir o papel das aberturas temporais na classificação de Parareptilia.

Em termos práticos, são apresentadas duas publicações independentes resultantes deste projeto de Mestrado, as quais são listadas e discutidas no corpo do texto.

3. CONTEXTO GEOLÓGICO

3.1. Geologia da Formação Irati

A Formação Irati integra a Supersequência Gondwana I da Bacia do Paraná (Figura 6), tendo sido depositada em uma área que corresponde à maior extensão atingida pela transgressão marinha ocorrida na sequência Permo-Carbonífera da Bacia (ZALÁN *et al.*, 1990).

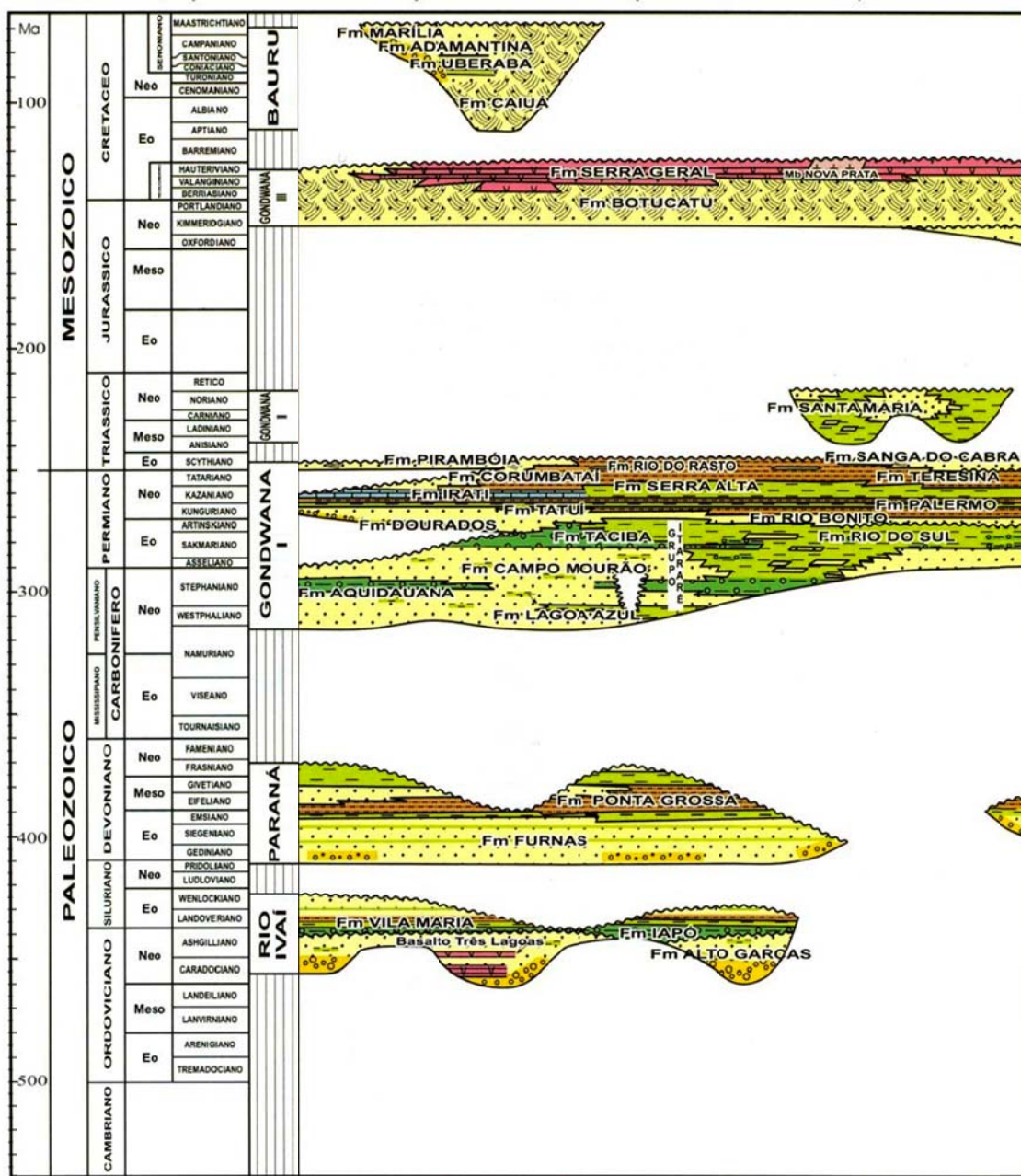


Figura 6: Carta estratigráfica da Bacia do Paraná. Retirado de Milani (2004).

Os sedimentos da formação Irati foram descritos originalmente por White (1908) e denominados “Schistos Pretos do Iraty”. O pacote sedimentar foi inserido na porção inferior da Série Passa Dois (que viria a ser elevada à categoria de Grupo por Mendes, 1967). A seção-tipo descrita por White (1908) aflora na localidade de Engenheiro Gutierrez, próxima ao município de Irati (Paraná) e é caracterizada por compor-se de folhelhos escuros contendo restos de “*Mesosaurus brasiliensis*” MacGregor (1908)².

A Formação Irati só veio a ser formalmente individualizada por Almeida & Barbosa (1953). Sua abrangência, em superfície, corresponde a uma faixa estreita e sinuosa (Figura 7) que, no Brasil, cobre uma área de cerca de um milhão de km² dos estados de Goiás, Mato Grosso, São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. A partir daí os pacotes sedimentares seguem em território uruguaio, onde recebem a denominação Formação Mangrullo (DELANEY & GOÑI, 1963; MONES & FIGUEIRAS, 1980; MARTINEZ, 2004). No Paraguai, são citados arenitos contendo restos de *Mesosaurus* (BEDER, 1923) atribuídos ao Grupo Tubarão (HARRINGTON, 1950).

Além das correlações laterais em território sul-americano, a Formação Irati é diretamente correlacionada à Formação Whitehill do sistema Karoo, no sul da África (PADULA, 1968; ARAÚJO, 1976; OELOFSEN, 1981), dada a semelhança litológica e paleontológica. A Formação Whitehill se estende por uma área de cerca de 300.000 km² (OELOFSEN & ARAÚJO, 1987).

Schneider *et al.* (1974) dividiram a Formação Irati nos Membros Taquaral (pacote inferior) e Assistência (pacote superior). O contato inferior da Formação Irati ocorre entre o Membro Taquaral e a Formação Palermo e o contato superior ocorre entre o Membro Assistência e a Formação Serra Alta. Os dois contatos são concordantes (NORTHFLEET *et al.*, 1969).

O Membro Taquaral é composto por camadas de folhelhos acinzentados, não-betuminosos, por vezes intercalados com lentes de carbonato e nódulos de sílex (HACHIRO, 1997). A assembleia fossilífera é composta por troncos silicificados,

² *Mesosaurus brasiliensis* MacGregor (1908) hoje é considerado sinônimo-júnior de *M. tenuidens* Gervais (1864), segundo Oelofsen & Araújo (1987), motivo pelo qual o nome é citado entre aspas.

palinórfos, ostracódes, espículas de esponjas, crustáceos do gênero *Clarkecaris* e restos de peixes (MARCONATO, 2001).

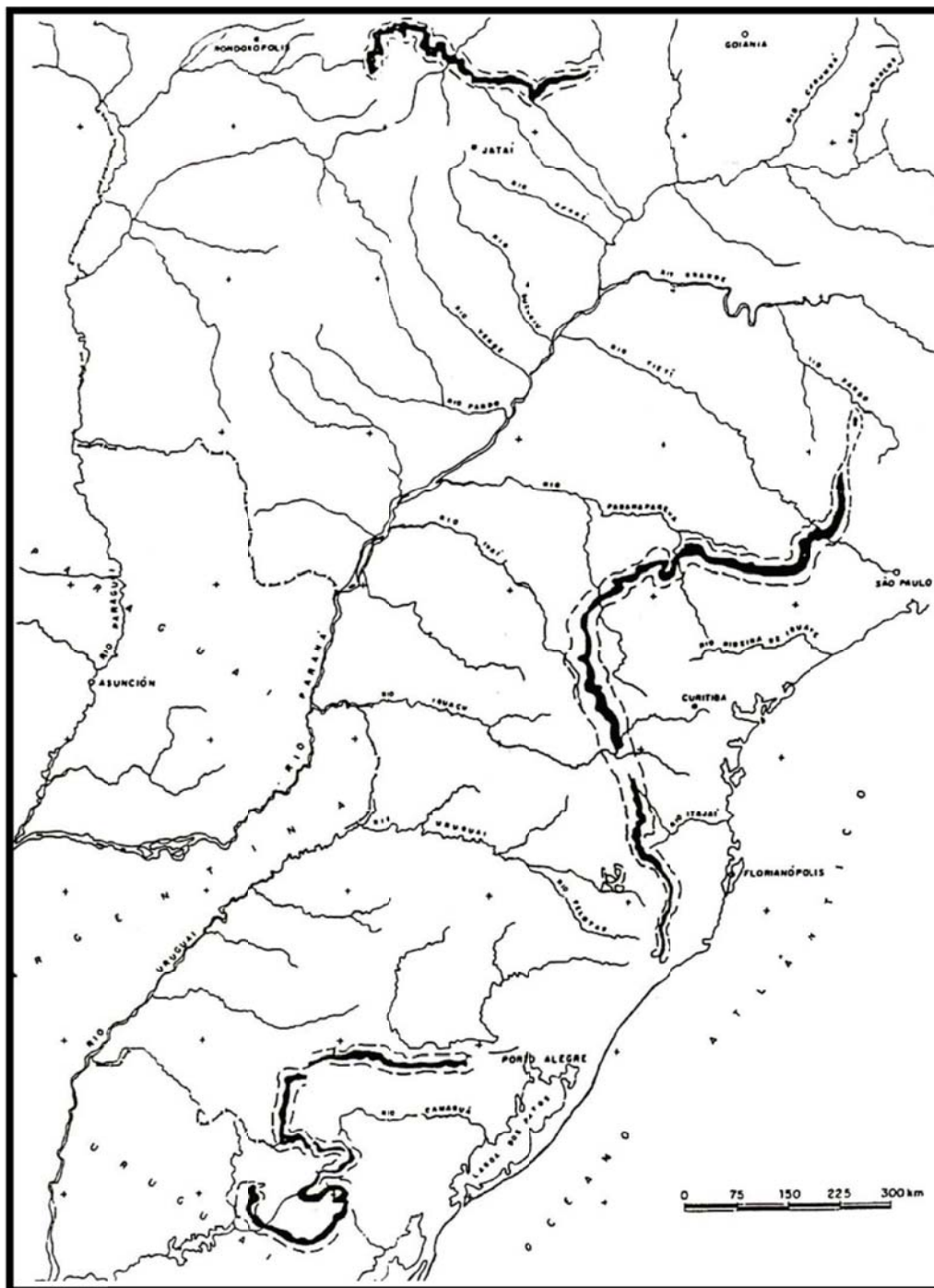


Figura 7: Área aflorante (faixa escura) da Formação Irati na Bacia do Paraná. Retirado de Hachiro & Coimbra (1991).

O Membro Assistência, que ocupa a metade superior da Formação, caracteriza-se pela presença de folhelhos betuminosos e não-betuminosos e secundariamente por calcários, por vezes dolomíticos (AMARAL, 1967; HACHIRO 1997). Preserva uma assembleia fossilífera um pouco mais diversa, contendo troncos silicificados, fragmentos algálicos, palinórfos, foraminíferos arenáceos, ostracodes, braquiópodes, crustáceos em grande quantidade (dos gêneros *Pygaspis*, *Liocaris* e *Paulocaris*) e restos de peixes (MARCONATO, 2001). É também no membro Assistência que são encontrados os abundantes fósseis de mesossaurídeos.

3.2 *Interpretação paleoambiental*

Embora a maioria dos autores historicamente assumam que os sedimentos da Formação Irati tenham origem marinha, essa asserção por muito tempo sustentou-se apenas com base na sedimentologia, sendo que a falta de evidências paleontológicas nesse sentido foi apontada por Lavina (1991) como um problema a ser resolvido. Desde os trabalhos de White, diversos ambientes deposicionais já foram propostos para a Formação Irati, variando de contextos marinhos abertos (Du Toit, 1927) a mares epicontinentais ou continentais restritos. Soares (1996) reuniu e resumiu com bastante detalhe as várias informações acerca da origem sedimentar da Formação Irati.

Beurlen (1953; 1955; 1957) propôs que, durante o período de deposição do Grupo Passa Dois, devido a uma grande transgressão marinha, as águas do mar teriam invadido a plataforma continental, formando um vasto corpo d'água de estreita comunicação com o oceano. Esse sistema caracterizaria o mar Whitehill-Irati, sendo que o constante aporte de água doce vinda dos rios tornaria suas águas salobras. O autor ainda propôs que, durante a transgressão, ocorreu uma mistura de populações de organismos límnicos e marinhos, que teria cessado ao final desse evento.

Por fim, o autor sugeriu a presença de uma estratificação nas águas do mar Whitehill-Irati, com a água salgada, mais densa, concentrando-se próxima ao fundo e formando um ambiente anóxico e rico em matéria orgânica em decomposição (representado pelos folhelhos negros). A parte superior da coluna d'água, por sua vez, seria de água doce e habitada pelos organismos vindos dos rios. A fauna de águas marinhas ficaria restrita, portanto, às porções mais próximas à comunicação com o mar aberto e às regiões mais rasas, onde a movimentação da água não permitisse a estratificação.

Araújo (1976) dividiu a Formação Irati em duas zonas geograficamente distintas. A Zona A seria representada pelos folhelhos dos estados do Rio Grande do Sul, Santa Catarina e Paraná, contendo principalmente espécimes de *Mesosaurus*. Já a Zona B seria composta pelos calcários de São Paulo, Mato Grosso e Goiás, nos quais foram preservados preferencialmente espécimes de *Stereosternum* e *Brazilosaurus*. Oelofsen & Araújo (1983) reconheceram para a Formação Irati o modelo de Oelofsen (1981), proposto originalmente para a Formação Whitehill, no qual a ingressão marinha teria vindo pelo sul, justamente onde se encontram as fácies compostas por folhelhos. Integrando dados de Amaral (1971), os autores relacionaram os folhelhos da Zona A com águas salinas de fundo, nas quais haveria concentrações tóxicas de sulfeto de hidrogênio (H₂S). Os calcários da Zona B, por sua vez, teriam origem em águas rasas e bem oxigenadas. Para explicar a ocorrência intercalada de várias camadas de folhelhos (gerados em águas profundas) e de calcários (originados nas águas rasas), Oelofsen & Araújo (1987) propuseram uma sucessão de diversos eventos transgressivos e regressivos na Bacia.

Burjack (1984), Mendes (1984) e Picarelli (1986) assinalaram aos sedimentos da Formação Irati uma assembleia composta por organismos tanto de águas salgadas quanto de água doce (palinórfos, lingulídeos, foraminíferos aglutinantes, acritarcos). Isso levou os três autores a concordarem que o ambiente local teria sido misto, portanto, com águas doces a salobras. Lavina (1991) advogou em favor das ideias de Beurlen (1957) e concordou com a proposta de um extenso mar intracontinental ou epicontinental, que permaneceria na maior parte do tempo com salinidade baixa e com uma marcada estratificação das águas. Devido a sua extensão e a esporádicas evidências de entrada de água salgada, o autor acreditava que ainda houvesse uma conexão ativa com o oceano. Medeiros (1993) sugeriu que essa conexão estivesse em vias de interrupção, com o mar Whitehill-Irati gradualmente se dirigindo à condição de mar interior.

Monteiro (1979), analisando a presença de anéis de crescimento nos troncos silicificados coletados junto aos sedimentos da Formação Irati, interpretou que a região possuiria um clima sazonal. Da mesma forma, Mussa *et al.* (1980) apresentaram troncos com diferenças no grau das adaptações xeromórficas, o que indicaria uma

variação na disponibilidade hídrica. O próprio processo de silicificação da madeira exigiria alternância entre estações secas e úmidas, segundo Costa (1981). Essa mesma variabilidade poderia ter impacto também na salinidade da água.

Novas evidências da existência de estações secas foram reportadas por Burjack (1984) que assinalou a presença de pólen estriado (uma estrutura de resistência comum, no Permiano, como adaptação a condições de pouca umidade) em amostras da Formação Irati. Alves (1994) também advogou em favor do caráter cíclico do clima vigente na época. Com base na observação da presença de anéis de crescimento bem marcados em troncos fósseis, o autor comparou o clima da época da deposição da Formação Irati com o do atual Mediterrâneo, com verões quentes e secos, contrastando com invernos chuvosos. A estação chuvosa seria marcada por tempestades, muitas vezes de grandes proporções (LAVINA *et al.*, 1991), que remobilizariam os sedimentos do fundo, liberando uma grande quantidade de gases tóxicos (como o sulfeto de hidrogênio, resultante da decomposição em ambiente anóxico) e causando a massiva mortalidade dos organismos que habitassem a camada superior, dulcícola. Entre esses organismos estariam os mesossaurídeos. Desse modo, as grandes tempestades de inverno seriam responsáveis pelas grandes concentrações de esqueletos com alto grau de mistura temporal encontrados, por exemplo, em afloramentos do Rio Grande do Sul (SOARES, 2003).

4. ESTADO DA ARTE

O conhecimento dos mesossaurídeos remonta há quase um século e meio, e existe um grande volume de trabalhos na literatura nos quais o grupo figura. A seguir, são sumarizadas as principais referências que contribuíram para a discussão acerca do grupo de modo geral. Os trabalhos são apresentados em ordem cronológica de publicação.

4.1. Século XIX: primeiras descrições

Gervais (1864) descreveu a espécie *Mesosaurus tenuidens*, a partir de materiais provenientes de um jazimento desconhecido do sul da África. O autor ressaltou a impossibilidade de enquadrar o espécime estudado em qualquer designação taxonômica, tanto de espécies fósseis quanto de grupos viventes. Não obstante, o autor inclinou-se a tratar o animal como uma forma “ *muito semelhante às formas dos primeiros tempos do período secundário*”³. Embora não tenha tomado nenhuma decisão de caráter taxonômico, o autor ressaltou várias características anatômicas similares entre *Mesosaurus* e os plesiossauros (e outras formas afins, como os lariossauros – atualmente reconhecidos como Nothosauria). Dentre elas, a grande quantidade de dentes afiados, o formato da cintura escapular, bastante ampla, e a morfologia dos úmeros. Em contraste, os ossos do antebraço e da mão, por se assemelharem aos de formas terrestres, levaram o autor a considerar *Mesosaurus tenuidens* como um animal intermediário (daí a etimologia do nome genérico); nem aquático, nem completamente terrestre.

Cope (1883) reconheceu, em camadas do Permiano de São Paulo, uma “forma batraquiana” que poderia, contudo, pertencer ao Carbonífero (é importante ressaltar que Cope estava equivocado ao assinalar o material a esse período). Esse espécime, juntamente com outros materiais, viria a ser descrito três anos depois como *Stereosternum tumidum* (COPE, 1886). O táxon foi descrito a partir de várias vértebras

³ “(...) une forme plus semblable à celles des premiers temps de la période secondaire (...)” – Gervais (1864), p. 170. O autor provavelmente se referiu à clássica divisão da idade da Terra proposta pelo italiano Giovanni Arduino (que dividia o tempo geológico nos períodos Primitivo ou primário, secundário, terciário, e Vulcânico ou quaternário).

e costelas isoladas e particularmente por duas placas (parte e contraparte) preservando a metade posterior do animal, incluindo os apêndices pélvicos. Além disso, foram assinalados elementos peitorais desarticulados e partes do membro anterior (entre elas, úmeros), isoladas. O autor ressaltou a morfologia das vértebras (que, entre outras características, possuem arcos neurais maiores que o centro), similar ao observado em formas permianas, em especial, da “*classe batraquiana*”. Não obstante, muitas características do animal (como a articulação das costelas) foram consideradas pelo autor comparáveis a formas reptilianas, o que dificultou a classificação precisa do animal. O autor comparou diversos marcos anatômicos aos mais variados grupos (desde urodelos até rincocefálios, passando pelos répteis Theromorpha). Por fim, Cope comparou *Stereosternum* ao material-tipo de *Mesosaurus*, descrito por Gervais (1864). Embora o tipo de *Mesosaurus* preservasse apenas a parte anterior do corpo (ao passo que o tipo de *Stereosternum* expunha apenas sua porção posterior), Cope (1886) ressaltou a semelhança entre as costelas dos dois táxons (bastante expandidas) e o fato de os úmeros serem quase idênticos nos dois animais. Cope assinalou ainda a presença de gastrália em *Mesosaurus*, a partir de moldes na rocha equivocadamente considerados por Gervais (1864) como icnofósseis de anelídeos. Além disso, Cope (1886) especulou que a morfologia do carpo de *Stereosternum* (ausente nos espécimes disponíveis para estudo à época da primeira descrição) deveria ser muito semelhante ao preservado em *Mesosaurus*. De fato, entre os elementos disponíveis para a comparação, apenas os coracoides (representados por elementos isolados no material-tipo de *Stereosternum*) diferiam significativamente de *Mesosaurus*.

Baur (1887), discordando da opinião de Cope (1886), afirmou que *Stereosternum* haveria de ser classificado como um réptil, mas ressaltou o fato de o táxon possuir cinco ossos na região distal do tarso. À época, não havia nenhum réptil conhecido (vivo ou extinto) com mais de quatro tarsais distais, o que faria de *Stereosternum* o único réptil com tal atributo. A presença desta característica levou Baur (1887) a propor a ordem Proganosauria para classificar *Stereosternum*, um reflexo do qual esse caractere anatômico seria. Por fim, o autor sugeriu que, embora *Stereosternum*

provavelmente representasse uma forma derivada dentro de Proganosauria, seria muito possível que o grupo em si fosse ancestral aos demais répteis⁴.

No mesmo ano, viriam a ser conhecidos os primeiros espécimes completos de *Stereosternum* (COPE, 1887). Embora a descrição do material tenha sido extremamente breve e sem que nenhuma ilustração fosse apresentada, o autor descreveu o formato geral do crânio (alongado, com muitos dentes pontiagudos, possivelmente implantados em alvéolos rasos) e ressaltou a presença de um pescoço bastante alongado. Nesse trabalho, Cope ressaltou que a ordem Proganosauria (BAUR, 1887) era uma proposta bem fundamentada. Contudo, mesmo em face de um esqueleto completo de *Stereosternum*, Cope sequer fez menção a sua semelhança com *Mesosaurus* (já que agora a porção anterior dos dois espécimes era conhecida).

Baur (1889), frente à descoberta de fósseis de répteis do Permiano possuindo 5 tarsais distais (*Paleohatteria*), redefiniu formalmente a ordem Proganosauria com base nos seguintes caracteres: presença de forame entepicondilar no úmero; 5 tarsais distais; epífises não-ossificadas; púbis e ísquio amplos e em forma de placa; gastrália composta de vários ossículos. Além disso, Baur propôs no mesmo trabalho a divisão de Proganosauria em duas famílias: Paleohatteridae, para o gênero recém-descoberto; e Mesosauridae, para comportar *Stereosternum* e *Mesosaurus*. Mesosauridae foi caracterizada por conter animais com duas vértebras sacrais, crânio alongado, dentição abundante composta por dentes aculiformes e ausência de garras.

Gürich (1889) descreveu, a partir de material coletado em folhelhos negros do sul da África, o táxon *Ditrochosaurus capensis*, que segundo o autor diferia de *Stereosternum* e de *Mesosaurus* por um conjunto de características (como o formato das costelas em corte transversal, o tamanho dos elementos carpais e tarsais, além da fórmula falangeal, por exemplo). Esse táxon viria a ser reavaliado, décadas mais tarde, sendo considerado sinônimo-júnior de *M. tenuidens*.

⁴ Embora Baur (1887) não tenha tornado explícito com base em que ele fez tal afirmação, provavelmente a mistura de caracteres reptilianos e “batraquianos”, reconhecida por Cope (1886), além da ideia (hoje reconhecida como equivocada) de que *Stereosternum* fosse uma forma do Carbonífero (portanto, mais antigo que os demais registros de répteis conhecidos até então) tiveram forte influência para que Proganosauria fosse apontado pelo autor como um ancestral de Reptilia.

Seeley (1892) apresentou novos fósseis de mesossaurídeos da África do Sul, além de fazer uma extensa e detalhada descrição de espécimes previamente coletados de *Mesosaurus*. Adicionalmente, o autor apresentou uma redescrição do material-tipo de *Mesosaurus*, previamente descrito por Gervais (1864). Ao longo da descrição, o autor realizou frequentes comparações entre os materiais de *Mesosaurus* com diversos táxons de plesiossauros. Essa comparação é especialmente nítida nas partes do texto dedicadas à estrutura da gastrália e da cintura peitoral, em que o autor fez repetidas alusões à bem desenvolvida armadura ventral vista em sauropterígios (a qual é formada por um aumento e uma forte interação dos elementos peitorais, pélvicos e da gastrália). A partir dos novos materiais apresentados, Seeley propôs a nova espécie *Mesosaurus pleurogaster*, que se diferenciaria de *M. tenuidens* por possuir costelas e gastrália mais espessas. Embora nada tenha falado sobre possíveis tendenciamentos preservacionais da gastrália dos vários espécimes de *Mesosaurus*⁵, o autor diversas vezes comentou sobre diferenças na espessura das costelas, causadas meramente pela compressão (uma preocupação importante e pouco comum para a época, ainda mais levando-se em conta que discussões sobre tendenciamentos preservacionais em fósseis viriam a ganhar importância apenas a partir dos trabalhos de Efremov, 1940). Ainda que considerasse a espessura das costelas um argumento muito fraco para diferenciar os táxons, Seeley afirmou ter certeza de que estava trabalhando com duas espécies distintas de *Mesosaurus*.

Além da descrição de *M. pleurogaster*, Seeley (1892) realizou uma importante revisão das relações entre *Mesosaurus* e *Stereosternum*. Primeiramente, Seeley comentou que, com base nas descrições prévias, os dois táxons seriam virtualmente indistinguíveis genericamente. Contudo, o autor não fez objeção ao fato de que o coracoide figurado por Cope (1886) de fato justificasse uma separação entre os táxons, embora Lydekker (1889) tenha sugerido que aquele elemento pudesse pertencer a um animal completamente diferente (visto que o coracoide descrito por Cope em 1886 fora

⁵ É importante ressaltar que o espécime descrito por Gervais (1864) possuía a gastrália preservada sob forma de moldes externos de relevo quase imperceptível, ao passo que os espécimes descritos por Seeley (1892) as possuíam extremamente bem preservadas (embora também sob forma de moldes). Assim sendo, é bem provável que a diferença na “robustez” da gastrália pudesse ser apenas um artefato de preservação.

encontrado isolado, sem nenhuma associação direta com o material-tipo, afora o fato de estarem preservados na mesma fácies). Ainda assim, Seeley (1892), a partir da sua própria interpretação da cintura escapular dos dois táxons, preferiu manter a nomenclatura inalterada.

Por fim, Seeley (1892) discutiu a importância dada por Baur (1887; 1889) à presença de cinco tarsais distais e sua decisão de criar uma ordem à parte, baseado principalmente nessa característica. Segundo Seeley (1892), o fato de a maioria dos táxons (répteis e mamíferos) terem apenas quatro tarsais distais poderia ser explicado por um fusão de dois desses elementos (visto que, em animais com apenas quatro tarsais distais, os dígitos 4 e 5 são sustentados por um único elemento distal, que nada mais seria que dois tarsais distais unidos). A permanência desses elementos separados em *Mesosaurus* e em *Stereosternum* não teria, portanto, uma importância tão grande. Além disso, o autor argumentou em favor de uma inclusão de *Stereosternum* e *Mesosaurus* dentro do grupo dos Anomodontia⁶ (uma variante dos Theromorpha citados por Cope, 1886). Ainda assim, algumas particularidades (como o tipo de articulação das costelas, a morfologia do úmero e da cintura peitoral) agrupariam os dois táxons em uma sub-ordem, à qual ele sugeriu o nome de Mesosauria. Finalmente, Seeley (1892) subdividiu Mesosauria (considerada por ele uma sub-ordem) em dois grupos: Proganosauria (mantendo o nome proposto por Baur em 1887, mas o colocando abaixo do nível de sub-ordem), que agruparia *Mesosaurus* e *Stereosternum*; e Neusticosauria, que conteria *Neusticosaurus*, uma forma aquática previamente considerada ancestral de plesiossauros.

Seguindo as ideias de Seeley (1892), e fazendo novas comparações entre mesossaurídeos e táxons próximos da linhagem dos plesiossauros, Boulenger (1896) optou por retornar *Neusticosaurus* à ordem Plesiosauria (dentro da sub-ordem Nothosauria). Desse modo, mantendo a ideia de Seeley (1892) de que os mesossaurídeos fossem estreitamente relacionados a *Neusticosaurus*, optou por

⁶ Anomodontia, embora hoje seja reconhecido como um grupo de terápsidos que inclui os dicinodontes, conteve originalmente grupos de diversas linhagens. Entre os grupos historicamente incluídos em Anomodontia, podem ser citados (além de dicinodontes) os pareiassauros, procolofonídeos, pelicossauros, dinocefálios, entre outras formas.

também transferir Mesosauria (composta agora apenas por *Stereosternum* e *Mesosaurus*), para dentro de Plesiosauria. Por fim, os plesiossauros propriamente ditos conformariam a sub-ordem Sauropterygia, também incluída em Plesiosauria.

Smith-Woodward (1897) descreveu, a partir de uma fotografia, um novo espécime de *Stereosternum* procedente de Limeira (São Paulo). Embora não tenha feito nenhum estudo acerca das relações do táxon, o autor concordou com a proposta de que os mesossaurídeos estivessem de alguma forma ligados à ancestralidade de plesiossauros⁷. Nesse trabalho, Smith-Woodward (1897) estabeleceu dois pontos importantes sobre *Stereosternum*: primeiramente, que o comprimento da cabeça deveria ser menor que o do pescoço (a menos que a impressão do crânio estivesse incompleta). Além disso, o autor reconheceu impressões da pele, de cor mais escura, na cauda de um segundo espécime disponibilizado para análise. Esse é o mais antigo registro da presença de tecidos moles em mesossaurídeos. A partir dessa impressão, ele concluiu que a cauda de *Stereosternum*, embora bastante achatada lateralmente, não possuía nenhum tipo de projeção dérmica (como uma nadadeira caudal, por exemplo).

Geinitz (1900) também apresentou novos espécimes de *Stereosternum* procedentes de localidades do estado de São Paulo. A partir desses materiais, o autor apresentou uma descrição detalhada do táxon, que em muito concordava com as descrições de autores precedentes (COPE, 1886; 1887; SEELEY, 1892; SMITH-

⁷ É interessante que Smith-Woodward (1897) – e outros autores, como Geinitz (1900) e Osborn (1903) – citaram Seeley (1892) como autor da ideia de que mesossaurídeos tivessem relação com a ancestralidade de plesiossauros. Entretanto, embora tenha comparado frequentemente a anatomia de mesossaurídeos com a de plesiossauros, Seeley (1892) propôs que Mesosauria fosse uma sub-ordem de Anomodontia. Sua conclusão foi que, apesar de bastante similares, os dois grupos (mesossaurídeos e plesiossauros) diferiam em aspectos fundamentais (por exemplo, o tipo de articulação costal, característica à qual Seeley dera grande importância). Adicionalmente, o autor sugeriu que diversos caracteres apontariam para uma inclusão de Mesosauria dentro do grupo Anomodontia. Por fim, Seeley propôs que *Neusticosaurus* (considerado na época um ancestral de plesiossauros) teria, na verdade, uma afinidade taxonômica maior com os Mesosauria do que com os Plesiosauria. Seeley, portanto, em vez de incluir Mesosauria dentro dos Neusticosauria (e dos plesiossauros basais), de fato retirou Neusticosauria do grupo dos plesiossauros e os posicionou dentro de Anomodontia. A inclusão de Mesosauria dentro de Plesiosauria foi, de fato, feita por Boulenger (1896).

WOODWARD, 1897). Além disso, o autor reconheceu restos orgânicos de outros táxons junto a uma das placas contendo um espécime de *Stereosternum* (referidas por ele como escamas ganóides de peixes ou algum tipo de molusco). Fazendo alusão à ideia de que *Stereosternum* e *Mesosaurus* pudessem consistir num mesmo táxon, como proposto por Lydekker (1889) e discutido por Seeley (1892), Geinitz (1900) optou por manter os dois táxons válidos. Por fim, o autor brevemente discutiu a idade das camadas calcáreas de São Paulo, de onde se coletava *Stereosternum*. Com base em fósseis vegetais atribuídos tentativamente a *Lepidodendron*, o autor sugeriu uma idade entre o final do Carbonífero e o Permiano, embora estivesse mais inclinado a considerar os níveis como permianos.

4.2. Início do Século XX: cresce a controvérsia sobre o grupo

Osborn (1903), em uma extensa revisão sobre as relações de diápsidos e sinápsidos⁸, incluiu uma descrição detalhada de *Stereosternum* e de *Mesosaurus*, incluindo espécimes juvenis. Embora sua análise tenha consistido de uma grande quantidade de espécimes (de fato, até então não houvera um estudo com tantos espécimes de mesossaurídeos) e um grande número de boas ilustrações dos caracteres apontados pelo autor (algo pouco comum nos trabalhos precedentes), Osborn foi incapaz de determinar a morfologia da região temporal de mesossaurídeos, dada a condição de preservação dos crânios disponíveis para observação. Não obstante, seu trabalho foi importante, pois além de trazer novos e importantes dados anatômicos, marcou uma quebra na tendência existente até então, de vincular mesossaurídeos à origem de plesiossauros. O autor argumentou que as características compartilhadas entre mesossaurídeos e *Neusticosaurus* seriam paralelas, sem relação de parentesco. Assim, Osborn (1903) optou por manter a denominação da ordem Proganosauria de Baur (1887), incluindo nela, contudo, *Stereosternum* + *Mesosaurus*. *Hatteria*, por seu turno, incluído na ordem Proganosauria de Baur (1889), foi reposicionando por Osborn (1903) dentro de outra ordem (Protosauria). Desse modo, invalidava-se o nome Mesosauria de Seeley (1892). Além disso, Osborn (1903) reconheceu os dois gêneros (*Mesosaurus* e *Stereosternum*) como válidos apontando,

⁸ Seguindo a crescente tendência de classificação dos répteis a partir do padrão de fenestração craniana, ideia surgida a partir da Teoria da Fenestração (*theory of fenestration*) de Cope (1892) e Baur (1895).

entre as características que os distinguiam, o fato de esse último táxon ter um pescoço mais alongado que o primeiro.

Apesar de não conseguir reconhecer um padrão de fenestração craniana em Proganosauria⁹ (mas acreditando que estes possuíam fenestras temporais), Osborn (1903) incluiu a ordem Proganosauria dentro da superordem Diaptosauria, composta por répteis primitivos caracterizados por terem um crânio diápsido. Entretanto, o autor considerou que os Proganosauria não teriam nenhuma relação com a origem dos répteis (ao contrário do proposto por Baur, 1887). A origem dos répteis (incluindo Synapsida e Diapsida, segundo Osborn, 1903) teria sido a partir dos Cotylosauria, uma ordem que agrupava diversos táxons sem fenestras temporais no crânio. De fato, o autor considerava os Proganosauria como tendo uma indubitável afinidade com Rhynchocephalia (e outros diápsidos basais). Contudo, pela dificuldade em reconhecer muitos marcos anatômicos (em especial no crânio), optou por considerar formalmente os Proganosauria como *incertae sedis*, muito provavelmente uma ordem ou subordem de Diaptosauria¹⁰.

Depois de um hiato de tempo onde as novas descrições compreenderam apenas espécimes de *Stereosternum* (o último autor a descrever novos espécimes de *Mesosaurus* havia sido Seeley, em 1892), Broom (1904) descreveu um espécime relativamente grande de *Mesosaurus*. Nesse trabalho, reconheceu que a cintura pélvica era diferente entre os dois táxons (o forame púbico de *Mesosaurus* seria aberto, enquanto o de *Stereosternum* era fechado, além do ísquio de *Mesosaurus* ser menos côncavo externamente) e ressaltou que a ilustração apresentada na descrição original de *Mesosaurus tenuidens* (GERVAIS, 1864) possuía sérios problemas de proporção, não tendo validade para o reconhecimento específico. Desse modo, apontou severas dificuldades em dividir *Mesosaurus* em mais de uma espécie. Além disso, apontou que

⁹ “The structure of the very important temporal region has not been made out; it is therefore not known whether the skull is Diapsidan or Synapsidan” – Osborn (1903), p.485.

¹⁰ “It appears best, therefore, to leave the Proganosauria *incertae sedis*, with the somewhat confident expectation that when more fully known they will prove to be a separate order or suborder of the Diaptosauria more closely related to the Rhynchocephalia than to the Protorosauria” – Osborn (1903), p. 492.

o espécime descrito como *Ditrochosaurus capensis* (GÜRICH, 1889) muito provavelmente consistiria de um exemplar juvenil de *Mesosaurus*.

Por fim, o autor discutiu as relações dos mesossaurídeos com os demais répteis e em especial com os plesiossauros. Embora tenha reconhecido que a discussão só teria conclusão com a apresentação de um crânio em bom estado (o que ainda não havia na época), Broom (1904) arriscou tirar algumas conclusões com base na estrutura das cinturas. Assim, em um primeiro momento, o autor reconheceu que tanto plesiossauros quando mesossaurídeos teriam se originado a partir de um ancestral terrestre – possivelmente um membro dos Cotylosauria, ou um membro primitivo dos Rhynchocephalia ou de Diaptosauria (o autor preferiu a segunda hipótese, ainda que não excluísse uma origem cotilossauriana). Até um determinado ponto de seu trabalho, Broom (1904) reconhecia que havia um consenso entre duas principais linhas de pensamento acerca da origem de mesossaurídeos: a de Boulenger (1896)¹¹ e a de Osborn (1903). Entretanto, a partir de um certo momento, Broom (1904) passou a especular que, por um lado, plesiossauros teriam se originado de um ancestral terrestre de hábitos lacertoides, possivelmente um membro de Rhynchocephalia, enquanto mesossaurídeos teriam se originado de um algum outro réptil primitivo (apontando *Procolophon* como um provável grupo-irmão de mesossaurídeos, dada a semelhança entre as cinturas peitorais nos dois táxons). Por fim, Broom (1904) concluiu que plesiossauros e mesossaurídeos seriam descendentes de animais terrestres um tanto dissimilares, mas que, por estarem ambos incluídos na superordem Diaptosauria de Osborn (1903), compartilhariam algumas características. A convergência de hábito aquático também responderia por muitas das semelhanças observadas. Posteriormente, essas mesmas ideias foram reforçadas em Broom (1905).

Broom (1908) fez uma revisão dos espécimes de *Mesosaurus*, na época com duas espécies reconhecidas – *M. tenuidens* (GERVAIS, 1864) e *M. pleurogaster* (SEELEY, 1892), além de comparar o táxon com *Ditrochosaurus capensis* (GÜRICH, 1889), um gênero raramente citado na literatura precedente. Broom (1908) reconheceu a validade

¹¹ É digno de nota que Broom (1904) refere-se a Boulenger (1896) como o autor da ideia de que mesossaurídeos tivessem relação com a origem de plesiossauros, jamais citando Seeley (1892) como partidário de tal concepção.

das duas espécies de *Mesosaurus* (embora reconhecesse que *M. pleurogaster* fosse um táxon pobremente representado). Além disso, sugeriu que *Ditrochosaurus capensis* fosse, na verdade, um juvenil de *Mesosaurus*. O autor afirmou que o material de *Ditrochosaurus* seria compatível com um espécime adulto de *Mesosaurus*, descrito por Seeley (1892) – embora este diferisse das duas espécies de *Mesosaurus* formalmente descritas na época, segundo Broom (1908). Decidiu, por fim, inviabilizar o gênero *Ditrochosaurus*, incluindo tanto o espécime de Gürich (1889) quanto um dos materiais descritos por Seeley (1892), previamente citado, na espécie *Mesosaurus capensis*. Deste modo, os mesossaurídeos consistiriam de dois gêneros: *Stereosternum* (com uma única espécie, *S. tumidum*); e *Mesosaurus* (agora com três espécies: *M. tenuidens*, *M. pleurogaster*, e *M. capensis*).

No mesmo ano, Mac Gregor (1908) descreveu espécimes de mesossaurídeos coletados em folhelhos negros do Permiano, em sua maioria procedentes de Irati (Paraná). Embora, em um primeiro momento, o autor pensasse que os espécimes pertencessem a *Stereosternum*, uma análise mais detalhada revelou uma série de diferenças. Em especial, constatou que os crânios de seus espécimes eram muito maiores que os de *Stereosternum* e que o número de vértebras cervicais era menor (do mesmo modo que o de vértebras truncais). Além disso, o forame púbico era representado por um entalhe, não sendo fechado como em *Stereosternum*. Com base nestas características, concluiu que seus espécimes eram idênticos aos do gênero *Mesosaurus* e que a única diferença entre o material brasileiro e os materiais africanos (o autor apenas fez referência a *M. tenuidens*) era a sua localização geográfica¹². Decidiu, portanto, batizar seus espécimes como *Mesosaurus brasiliensis*, fornecendo uma descrição extremamente detalhada, em especial da região craniana. Observou entre outros aspectos, que a caixa craniana propriamente dita seria relativamente curta e que o grande comprimento do crânio era referente à região rostral, composta principalmente pelo premaxilar. Afirmou que a dentição seria tecodonte e que o crânio seria provavelmente diápsido (embora as janelas não estejam indicadas nas fotografias dos espécimes fornecidas).

¹² Salienta-se que na época ainda predominava o paradigma fixista, quanto à posição dos continentes, sendo desconhecida a ideia de Deriva Continental.

Broom (1913) reconheceu quatro espécies de *Mesosaurus* (*M. tenuidens*, *M. pleurogaster*, *M. capensis* e *M. brasiliensis*), além do gênero associado *Stereosternum*. No mesmo trabalho, o autor descreveu um novo gênero de mesossaurídeo, *Noteosaurus africanus*, com base na fórmula falangeal (por ter uma falange extra no quinto dígito do pé). Três anos depois, Broom (1916) argumentou que os mesossaurídeos teriam surgido simultaneamente na África e na América do Sul, pois, segundo ele, não teriam condições de atravessar o Oceano Atlântico, a não ser que este fosse muito menos extenso. O autor assumiu que, de fato, acreditava que grande parte da extensão dos atuais oceanos deveria ter estado emergida no passado, de modo que a parte submersa fosse muito menor.

Beder (1923) reportou a presença de fósseis de mesossaurídeos na localidade de Villarrica, no Paraguai, sendo a amostra composta basicamente de costelas e vértebras desarticuladas, incluídas numa matriz de arenitos rosados. No mesmo ano, Huene (1923) propôs que os mesossaurídeos seriam um ramo basal na linhagem que deu origem aos ictiossauros. Broom (1924) também fez menção a essa possibilidade.

Wiman (1925) descreveu novos espécimes de *Mesosaurus brasiliensis*, ao que se destaca uma extensa descrição da morfologia do crânio, tanto em vista dorsal quanto palatal. O autor ainda discutiu a suposta afinidade entre mesossaurídeos e ictiossauros, concluindo que as semelhanças entre os táxons seriam superficiais, não refletindo um parentesco. Huene (1941) revisou a osteologia de *Mesosaurus* e acabou por abandonar sua proposta de uma relação entre mesossaurídeos e ictiossauros. Em contrapartida, com base na presença de uma suposta fenestra temporal em um dos crânios por ele estudados, o autor propôs uma afinidade com os sinápsidos, a qual, todavia, não recebeu muito apoio. Romer (1966) sugeriu que os mesossaurídeos fossem uma linhagem primitiva dentro dos répteis e que, embora a eles fosse atribuída uma fenestra temporal inferior, em nada lembravam os Synapsida. O autor também discordou de qualquer afinidade entre ictiossauros e mesossaurídeos. Ginsburg (1967) novamente chamou atenção para a grande quantidade de semelhanças anatômicas entre mesossaurídeos e plesiossauros primitivos, em especial os notossaurídeos. O autor salientou que tantas eram as semelhanças anatômicas (e.g. o corpo magro, o pescoço

longo, as costelas espessas, e a presença de gastrália desenvolvida) que era muito provável que representassem algum parentesco.

Depois de mais de meio século sem a proposta de novos táxons de mesossaurídeos, Shikama & Ozaki (1966) descreveram *Brazilosaurus sanpauloensis* a partir de um espécime coletado na região de Tatuí (São Paulo) e preservado em uma placa de calcário. Reconheceram, entre as principais características diagnósticas, os dentes, menores que os de *Mesosaurus*, o pescoço mais alongado e as costelas sem paquiostose. Os autores sugeriram ainda, baseados apenas no comprimento do pescoço, que *Brazilosaurus* estaria mais próximo de Sauropterygia (plesiossauros) do que de Ichthyosauria.

Kuhn (1969) sugeriu que *Mesosaurus pleurogaster* fosse sinônimo de *M. tenuidens*. No ano seguinte, Shikama (1970) apresentou uma extensa descrição de materiais de *Mesosaurus* (*M. brasiliensis*, segundo o autor), originários do Brasil, e depositados em Tóquio. Destaca-se a descrição de um indivíduo com um elemento extra associado ao astrágalo, que segundo o autor seria o central medial.

Ricqlès (1974) apontou o espessamento das costelas de mesossaurídeos como resultante do fenômeno de paquiostose. Em análise histológica dos ossos longos, apresentou similaridades compartilhadas entre *Mesosaurus* e outros tetrápodos aquáticos. Rösler (1974) apresentou uma discussão acerca da preservação de traços de membranas interdigitais em *Stereosternum tumidum*, uma importante adaptação para o hábito aquático. Mais aspectos sobre tecidos moles foram apresentados por Rösler & Tatizana (1985).

Araújo (1974; 1976) realizou um importante estudo comparativo entre os mesossaurídeos ocorrentes em afloramentos brasileiros (*Mesosaurus brasiliensis*, *Stereosternum tumidum* e *Brazilosaurus sanpauloensis*), analisando estatisticamente diversas medidas anatômicas e estabelecendo uma série de características diagnósticas. A autora também subdividiu os afloramentos brasileiros contendo restos de mesossaurídeos em duas áreas: Zona A, composta pelos folhelhos negros dos estados do Rio Grande do Sul, Santa Catarina e Paraná, preferencialmente preservando espécimes de *Mesosaurus*; e Zona B, representada pelos calcários da

região de São Paulo, geralmente contendo espécimes de *Brazilosaurus* e *Stereosternum*. Finalmente, a autora expressou a sua desconfiança quanto à validade do táxon *Mesosaurus brasiliensis*, cogitando uma provável sinonímia com *Mesosaurus tenuidens*.

Oelofsen (1981) estudou a anatomia e sistemática dos espécimes de *Mesosaurus* provenientes do continente africano, além de propor um modelo paleogeográfico e paleoecológico para a porção africana do mar Whitehill-Irati. Em conjunto, Oelofsen & Araújo (1983; 1984; 1987) integraram dados levantados no Brasil e na África, estabelecendo um panorama relativamente detalhado do mar Whitehill-Irati, estimando sua área para mais de 1,3 milhões de km² e sua profundidade máxima por volta de 150m. Postularam que a comunicação com o oceano ocorreria no extremo sul do mar Whitehill-Irati e que a entrada de água salgada seria periódica. Estabeleceram, também, que a Zona A de Araújo (1976), representada pelos folhelhos, seria referente às regiões mais profundas, localizadas mais ao centro do corpo d'água, onde ocorreriam as condições de anoxia de profundidade (relacionada à proposta da estratificação das águas), enquanto a Zona B, composta por calcários, teria se depositado nas regiões mais rasas e melhor oxigenadas, ocupando toda a margem do mar Whitehill-Irati, região onde não ocorreria a estratificação devido à movimentação da água. Por fim, os autores complementaram a lista de caracteres diagnósticos para os gêneros *Stereosternum*, *Brazilosaurus* e *Mesosaurus*, (alguns deles sumarizados na Figura 8) formalmente tornando *M. brasiliensis* sinônimo-júnior de *M. tenuidens*.

4.3. Anos 1980 – presente: revisões morfológicas e discussões filogenéticas

Gauthier *et al.* (1988) incluíram os mesossaurídeos em uma análise cladística pela primeira vez, posicionando-os como amniotas e dentro do grupo informalmente denominado como “pararrépteis”, embora este agrupamento tenha sido apontado pelos autores como pouco consistente.

Vieira *et al.* (1991) trataram da presença conjunta de *Stereosternum* e do crustáceo *Liocaris huenei* Beurlen, 1931 no estado de Goiás. Além disso, desmentiram as sugestões de que houvesse registros de bivalves para a Formação Irati, associando tais ideias à interpretação errônea da morfologia de carapaças desarticuladas de crustáceos.

Sedor (1994) revisou a osteologia pós-craniana de *Brazilosaurus sanpauloensis*. Além de apresentar uma detalhada descrição de diversos espécimes, adicionando dados referentes às cinturas e reinterpretando em especial a coluna vertebral, o autor reconheceu que *Brazilosaurus* possui menor porte, comparado aos demais mesossaurídeos. Sugeriu uma afinidade morfológica entre mesossaurídeos e Captorhinomorpha (embora não tenha feito qualquer estudo filogenético). Ressaltou ainda a necessidade de uma continuidade nas coletas e descrições de *Brazilosaurus*, para um completo entendimento da osteologia do táxon.

Como esperado por Gauthier *et al.* (1988), os mesossaurídeos foram retirados do grupo dos “pararrépteis” por Laurin & Reisz (1995), que os agruparam junto ao grupo dos Sauropsida (com Mesosauridae figurando como grupo-irmão do grupo coronal Reptilia). O restante dos “pararrépteis” (*sensu* Gauthier *et al.*, 1988) passou a formar um grupo monofilético com as tartarugas atuais, grupo formalmente denominado por Laurin & Reisz (1995) como Parareptilia¹³, nome cunhado por Olson (1947). Não obstante, Parareptilia (*sensu* Laurin & Reisz, 1995) teria o mesmo conteúdo de Anapsida (*sensu* Gauthier *et al.*, 1988). De fato, Laurin & Reisz (1995) advertiram que a adição de um único passo em sua filogenia poderia agrupar os mesossaurídeos juntamente com Anapsida, ressuscitando o grupo dos “pararrépteis” *sensu* Gauthier *et al.* (1988).

Modesto (1996) invalidou o táxon *Noteosaurus africanus* Broom, 1913, definindo-o como sinônimo-júnior de *Mesosaurus tenuidens*. O autor sugeriu ainda que *Ditrochosaurus capensis* e *Mesosaurus pleurogaster* fossem considerados, provisoriamente, Mesosauridae *incertae sedis*. Três anos depois, Modesto (1999) ampliou a descrição osteológica de *Stereosternum tumidum*, com base na análise de três espécimes. Destaca-se, naquele trabalho, a descrição detalhada de um crânio, região constantemente evitada em grande parte dos trabalhos precedentes. Adicionalmente, adaptando a matriz de Laurin & Reisz (1995), o autor obteve uma

¹³ Originalmente, Parareptilia foi erigido por Olson (1947) para englobar dois grupos: Chelonia, incluindo as tartarugas; e Diadecta, que incluiria diadectomorfos, seymouriamorfos, pareiassauros e procolofonídeos. A partir da adoção de estudos filogenéticos auxiliados por algoritmos computacionais, se reconheceu que diadectomorfos e seymouriamorfos não seriam amniotas, e diversos grupos foram paulatinamente adicionados aos Parareptilia (entre eles millerettídeos, bolossaurídeos, nicteroleterídeos e mesossaurídeos).

árvore filogenética que posicionou Mesosauridae próximo aos pararrépteis. O autor empregou o nome Anapsida para denominar o grupo obtido (Mesosauridae + Parareptilia).

Timm & Araújo-Barberena (1997) discutiram a paquiostose das costelas de mesossaurídeos, concordando com o trabalho de Ricqlès (1974). Incluíram em seu estudo materiais de *Brazilosaurus* e reconheceram que o fenômeno da paquiostose (ou compactação óssea) seria ocorrente nos três táxons, embora *Brazilosaurus* não manifestasse o espessamento ósseo extremo, observado nos demais Mesosauridae (sobretudo nas costelas). Soares (1996; 2003) fez uma análise bioestratinômica e diagenética de materiais de mesossaurídeos brasileiros, postulando que a mortandade destes animais teria se dado em decorrência de tempestades de grande magnitude, de caráter episódico e catastrófico, em concordância com as ideias de Lavina et al. (1991). Essas tempestades mobilizariam gases tóxicos dissolvidos nas águas anóxicas de fundo, trazendo-os à tona e envenenando o hábitat da superfície.

Rossmann & Maisch (1999) discutiram a taxonomia e a filogenia de Mesosauridae, explicitando uma possível situação em que *Brazilosaurus* seria grupo-irmão de *Stereosternum* + *Mesosaurus*. Formalmente, sinonimizaram *Ditrochosaurus capensis* e *Mesosaurus tenuidens* e ampliaram a quantidade de características diagnósticas para os três gêneros válidos (*Mesosaurus*, *Stereosternum* e *Brazilosaurus*). Rossmann (2000) invalidou o nome *Mesosaurus pleurogaster*, sinonimizando-o com *Mesosaurus tenuidens*.

Sedor & Ferigolo (2001) descreveram a coluna vertebral de *Brazilosaurus*, salientando a dificuldade em estabelecer os limites da região cervical. Os autores apontaram que a morfologia das costelas cervicais seria o melhor parâmetro para diferenciar esta região da coluna. Marconato (2001) analisou a filogenia dos Mesosauridae. O autor fugiu à tendência de estudos filogenéticos precedentes e plotou os três táxons (*Brazilosaurus*, *Stereosternum* e *Mesosaurus*) independentemente em uma matriz de dados. Identificou Mesosauridae como sendo um grupo monofilético e estabeleceu *Brazilosaurus* como o táxon mais basal dentro do grupo. Marconato & Bertini (2002) descreveram feições diagnósticas no padrão de estrias nos dentes de mesossaurídeos. Os autores reportaram, ainda, uma grande dificuldade em reconhecer

sinapomorfias para mesossaurídeos, o que limitaria tentativas de se propor uma filogenia robusta para Mesosauridae.

Rossmann (2002) descreveu mais espécimes de mesossaurídeos brasileiros depositados na Alemanha, apresentando o primeiro registro de *Brazilosaurus* associado aos folhelhos da formação Irati e de *Mesosaurus* associado aos calcários da mesma formação. Além disso, descreveu um crânio de *Brazilosaurus* com bom detalhe e citou a presença de duas estruturas ovoides não-identificadas na região abdominal do mesmo espécime.

Sedor & Silva (2004) apontaram a existência de marcas de pegadas em placas de calcário provenientes de Goiás. Segundo os autores, as marcas seriam originadas pelo arrasto das patas no fundo de corpos d'água.

Timm & Araújo-Barberena (2006) apresentaram evidências osteológicas da presença de traços de medula óssea preservada em espécimes de *Mesosaurus* e *Stereosternum*, discutindo o crescimento ósseo e atribuindo aos seus espécimes uma idade intermediária entre juvenil e adulto. Modesto (2006) realizou uma revisão do crânio de *Mesosaurus*, identificando alguns supostos equívocos cometidos no trabalho de Huene (1941), a citar-se: menor número de dentes e ausência de fenestras temporais, ao contrário do que era antes proposto. Retratou também *Mesosaurus* como um predador aquático, descartando a ideia comum, até então, de um animal filtrador e reafirmou a posição de Mesosauridae junto aos pararrépteis (*sensu* Laurin & Reisz, 1995). A mesma posição filogenética foi obtida no trabalho de Tsuji e Müller (2009), apesar de os autores referirem-se aos mesossaurídeos como um grupo problemático, devido aos problemas de definição morfológica já discutidos.

Silva *et al.* (2009) formalizaram o icnotáxon *Mesosaurichnium natans* com base em marcas de pegadas geradas por mesossaurídeos no sedimento de fundo de corpos d'água. Os autores reconheceram a cauda como principal agente propulsor para o nado de mesossaurídeos, mas as patas teriam um papel acessório os manobrar o nado em baixa velocidade. Ao movimentar as patas em águas rasas, próximo ao fundo, os mesossaurídeos produziram no substrato as marcas descritas no trabalho.

Modesto (2010), dando continuidade à revisão de *Mesosaurus*, redescreveu o pós-crânio de vários espécimes, tecendo importantes comentários morfofuncionais. Entre estes, o autor reconheceu que o pós-crânio de *Mesosaurus* apresenta, em toda sua extensão, adaptações para o hábito aquático, desde reforços no esqueleto axial até modificações na estrutura dos membros e cinturas. Especulou ainda que tais adaptações, orientadas para o nado, dificultariam a movimentação do animal em terra. Apesar de levantar uma grande quantidade de características morfológicas, o autor não realizou nenhuma análise filogenética, contudo.

Recentemente, Piñeiro *et al.* (no prelo) reconheceram na Formação Mangrullo (Uruguai) uma associação de organismos (entre eles mesossaurídeos) com excelente preservação, incluindo evidências de tecidos moles. Os autores discutiram a função do *foramen nariale obturatum*, característica presente em todos os mesossaurídeos, que foi apontada pelos autores como tendo relação com a excreção de sal. Adicionalmente, os autores propuseram condições de hipersalinidade para a Formação Mangrullo (estendendo sua interpretação para localidades das Formações Irati e Whitehill).

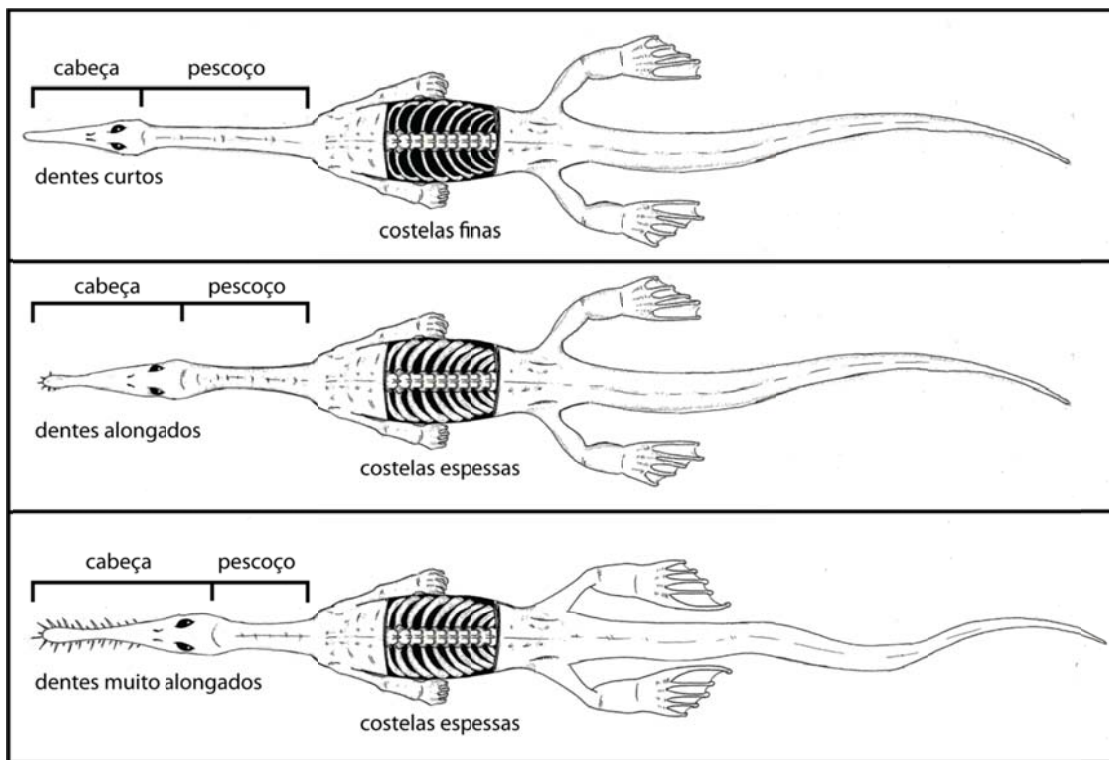


Figura 8: Desenho esquemático, apontando algumas das principais características diagnósticas entre os três táxons válidos de Mesosauridae. Acima, *Brazilosaurus*; no centro, *Stereosternum*; abaixo, *Mesosaurus*. Modificado de Pretto (2009).

5. DISCUSSÃO INTEGRADORA

Os dois trabalhos apresentados no corpo desta Dissertação abordaram aspectos inéditos referentes a *Stereosternum* como tema principal e seus principais resultados são sumarizados na breve discussão que se segue:

O primeiro artigo relata uma investigação histológica da dentição de *Stereosternum* e uma busca por informações acerca dos hábitos alimentares desses animais. A partir da confecção de lâminas delgadas, observadas em microscopia óptica, observou-se que a microestrutura dos dentes de *Stereosternum* compõe-se de uma série de camadas de diferentes arranjos de dentina. O arranjo distinto dos estratos dentro da parede dentinária supostamente deveria aumentar a resistência do dente, de maneira análoga ao que ocorre no osso, com a justaposição de tecidos orgânicos e mineralizados. Tal resistência toma maior importância ao reconhecer-se o longo comprimento dos dentes de *Stereosternum* e a decorrente probabilidade de quebra dos mesmos por flexão lateral.

Além disso, reconheceu-se um padrão misto de inserção dentária, variável ao longo do crescimento do dente. Dentes recém-erupcionados seriam alojados em alvéolos rasos, mantendo suas raízes abertas. Esses dentes seriam mantidos no lugar apenas por ligamentos periodontais e por uma série de trabéculas de tecido mineralizado, que seriam reabsorvidas à medida que o dente crescesse. Quando o dente atingisse o seu tamanho máximo, ocorreria sua anquilose no fundo do alvéolo e o fechamento da raiz.

Finalmente, reconheceu-se um padrão de substituição dentária semi-alternado, que possibilitaria ao animal manter dentes recém-formados ao longo de toda a arcada dentária, mas mantendo-a funcional, mesmo em face da perda local de elementos velhos ou danificados.

A partir desta análise se concluiu que o papel de *Stereosternum* como um predador aquático se reflete claramente na dentição. Embora os dentes de *Stereosternum* aparentem extrema fragilidade, o animal apresenta diversas adaptações para aumentar a resistência dentária, e para reduzir danos inerentes ao hábito de caça.

Ainda que o papel dos dentes (seja perfurando, seja aprisionando as presas) não possa ser explicitado a partir deste trabalho, evidenciou-se a importância da dentição na caça, e as importantes características microestruturais acumuladas pelo organismo para manter os elementos dentários intactos ao longo da arcada dentária.

O segundo trabalho relata o achado incomum de materiais cranianos de *Stereosternum* com a presença de uma fenestra temporal lateral bem-preserveda. Embora a presença de aberturas cranianas já tenha sido proposta para mesossaurídeos, especialmente para *Mesosaurus* (MAC GREGOR, 1908; HUENE, 1941), tal visão foi desacreditada após revisões recentes (MODESTO, 1999; 2006). Contudo, a análise cuidadosa de dois espécimes de *Stereosternum*, cujos crânios preservaram-se sob forma de molde externo, revelou a presença de uma inconfundível fenestra lateral, margeada pelos ossos jugal, esquamosal e quadradojugal.

A presença de espécimes de *Stereosternum* com a região temporal fechada, conforme apresentado por autores precedentes (MODESTO, 1999; PRETTO, 2009) não pôde ser desprezada, contudo. Desse modo, sugeriu-se uma condição polimórfica para essa característica, fato comum entre os Parareptilia, a exemplo de *Procolophon* (CISNEROS, 2008) e de millerettídeos (GOW, 1972). Assim sendo, a presença de fenestras temporais pode ser atribuída a pelo menos um táxon dentro de cada uma das maiores linhagens de Parareptilia (à exceção de pareiassauros). Desse modo, sugere-se muita cautela ao tomar o padrão de fenestração craniana como uma característica-chave na classificação de amniotas, levando-se em consideração que as fenestras temporais se apresentam como características extremamente plásticas ao longo da evolução de algumas linhagens.

Além disso, a presença de fenestras em muitos táxons de pararrépteis desencoraja a tentativa de alguns autores (MODESTO, 1999; 2000; REISZ & SCOTT, 2002) de adotar o nome Anapsida para o grupo. Conforme já discutido por Tsuji & Müller (2009), tal nomenclatura refletiria uma condição que não se faz presente em muitos dos representantes do clado.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AHLBERG, P. E. Osteolepiforms and the ancestry of tetrapods. **Nature**, v. 395, p. 792-794, 2000.
- AHLBERG, P. E. & CLACK, J. A. A firm step from water to land. **Nature**, v. 440, p. 747-749, 2006.
- ALMEIDA, F. F. M. & BARBOSA, O. Geologia das quadrículas de Piracicaba e Rio Claro, Estado de São Paulo. **Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia, DNPM**, Rio de Janeiro, n.143, p. 1-96, 1953.
- ALVES, J. S. R. **Integração entre a lignoflora e a palinologia no afloramento Passo do São Borja (Formação Irati – Bacia do Paraná)**. 1994. 174f. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 1994.
- AMARAL, S. E. **Geologia e Petrologia da Formação Irati (Permiano) no Estado de São Paulo**. 1967. 81f. Tese (Livre Docência) – Faculdade de Filosofia, Letras e Ciências Humanas, Universidade de São Paulo, 1967.
- AMARAL, S. L. Geologia e Petrologia da Formação Irati (Permiano) no Estado de São Paulo. **Boletim do Instituto de Geociências Astron.**, São Paulo, v. 2, p. 3-82. 1971.
- ANDERSON, J. M., & CRUICKSHANK, A. R. I. The biostratigraphy of the Permian and the Triassic, part 5. A review of the classification and distribution of Permo-Triassic tetrapods. **Palaeontologia Africana**, v. 21, p. 15-44, 1978.
- ARAÚJO, D. C. **Taxonomia e Relações dos Proganosauria da Bacia do Paraná**. 1974. 107f. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 1974.
- ARAÚJO, D.C. Taxonomia e Relações dos Proganosauria da Bacia do Paraná. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 48, n. 1, p. 91-116, 1976.

- BAUR, G. On the phylogenetic arrangement of the Sauropsida. **Journal of Morphology**, New York, v.1, n.1, p. 93-104, 1887.
- BAUR, G. *Palaeohatteria* Credner and the Proganosauria. **American Journal of Science**, New Haven, p. 310-313, 1889.
- BAUR, G. Bemerkungen über die Osteologie der Schläfengegend der Höheren Wirbeltiere. **Anatomischer Anzeiger**, v. 10, p. 315-330, 1895.
- BEDER, R. Sobre un hallazgo de fósiles Pérmicos en Villarrica (República del Paraguay). **Bol. Academia Nacional de Ciências de Córdoba**, v. 27, p. 9-12, 1923.
- BEURLEN, K. Estratigrafia e paleogeografia das formações gondwânicas no sul do Brasil. **Notas Preliminares e Estudos**, DNPM, DGM, v. 59. 10p. 1953.
- BEURLEN, K. As formações gondwânicas do sul do Estado do Paraná. **Boletim**, DNPM, DGM, v. 152. 1955.
- BEURLEN, K. Faunas salobras fósseis e o tipo ecológico-paleogeográfico das faunas gondwânicas no Brasil. **Anais Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v.29, n. 2, p. 229-241, 1957.
- BOULENGER, G. A. On a nothosaurian Reptile from the Trias of Lombardy, apparently referable to *Lariosaurus*. **Transactions of the Zoological Society of London**, part 1, v. 14, n. 1, p. 1-10, prancha I, 1896.
- BROOM, R. Observations on the structure of *Mesosaurus*. **Transactions of South African Philosophical Society**, v. 15, p. 103-112, prancha IX, 1904.
- BROOM, R. On the affinities of the primitive reptile *Procolophon*. **Proceedings of the Zoological Society of London** v.1 p. 212–217, 1905.
- BROOM, R. Note on the species of *Mesosaurus*. **Annals of the South African Museum**. Cape Town, v. 4, n. 8, p. 379-380, 1908.

- BROOM, R. On a new mesosaurian reptile (*Noteosaurus africanus*). **Annals of the South African Museum**. Cape Town, v. 13, n. 6, p. 358-360, 1913.
- BROOM, R. Discussion on results recorded in the "Biologia Centrali-Americana." *Proceedings of the Zoological Society of London*, 549-550, 1916.
- BROOM, R. On the classification of Reptiles. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, New York, v. 51, p. 39-65, 1924.
- BURJACK, M. I. A. **Caracterização da matéria orgânica dispersa nos sedimentos da Formação Irati, Permiano Superior da Bacia do Paraná**. 1984. 231f. Tese (Doutorado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 1984.
- CARROLL, R. L. The earliest reptiles. **Journal of the Linnean Society, Zoology**, v. 45, p. 61-83, 1964.
- CARROLL, R. L. A Middle Pennsylvanian captorhinomorph and the interrelationships of primitive reptiles. **Journal of Paleontology**, v. 43, p. 151-170, 1969.
- CARROLL, R. L. Early Evolution of Reptiles. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 13, p. 87-109, 1982.
- CISNEROS, J. C. Taxonomic status of the reptile genus *Procolophon* from the Gondwanan Triassic. **Palaeontologia Africana**, v. 43, p. 7-17, 2008.
- CLACK, J. A. From Fins to Fingers. **Science**, v. 304, p. 57-58, 2004.
- COPE, E.D. Geology of Brazil. **Science**, Washington, v.1, n. 13, p. 367-368, 1883.
- COPE, E. D. A Contribution to the Vertebrate Paleontology of Brazil. **Proceedings of the American Philosophical Society**, v. 23, n. 121, p. 1 -21, 1886.
- COPE, E.D. The Carboniferous genus *Stereosternum*. **American Naturalist**, Chicago, v. 21, p. 1109, 1887.

- COPE, E. D. On the Homologies of the Posterior Cranial Arches in the Reptilia. **Transactions of the American Philosophical Society, New Series**, v. 17, p. 11-26, 1892.
- COSTA, R. H. C. **Madeiras gimnospérmicas da Formação Irati no Rio Grande do Sul – contribuição ao estudo anatômico e paleoecológico**. 1981. 99f. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 1981.
- DEBRAGA, M., & CARROLL, R. L.. The origin of mosasaurs as a model of macroevolutionary patterns and processes. **Evolutionary Biology**, v. 27, p. 245-322, 1993.
- DEBRAGA, M., & REISZ, R. R. A new diapsid reptile from the uppermost Carboniferous (Stephanian) of Kansas. **Palaeontology**, v. 38, n. 1, p. 199-212, 1995.
- DEBRAGA, M., & REISZ, R. R. The early Permian reptile *Acleistorhinus pteroticus* and its phylogenetic position. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 16, n. 3, p. 384-395, 1996.
- DEBRAGA, M., & RIEPPEL, O. Reptile phylogeny and the interrelationships of turtles. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 120, n. 3, p. 281-354, 1997.
- DELANEY, P. J. V. & GOÑI, J. Correlação Preliminar entre as formações Gondwânicas do Uruguai e Rio Grande do Sul, Brasil. **Boletim Paranaense de Geografia**, v. 8/9, p.3-21. 1963.
- DU TOIT, A. L. A geological comparison of South America with South Africa. **Carnegie Institute Publications**, v. 381, p. 1-158, 1927.
- EFREMOV, I. A. Taphonomy: New branch of paleontology. **Pan-American Geologist**, v. 74, p. 81–93, 1940.
- GAUTHIER, J. A., KLUGE, A. G., & ROWE, T. The early evolution of the Amniota. In M. J. BENTON (ed.), **The Phylogeny and Classification of the Tetrapods, Volume**

1: Amphibians, Reptiles, Birds, p. 103-155. Systematics Association Special Volume 35A, 1988.

GEINITZ, H. B. Sur *Stereosternum tumidum* Cope, du Musée Royal de Minéralogie de Dresde, Provenant de Sao-Paulo (Brésil). **Annales de la Societe Geologique de Belgique**, v. 25, p. 36-42, planche I, 1900.

GERVAIS, M. P. Description du *Mesosaurus tenuidens*, Reptile fossile de l'Afrique australe. **Mémoires de l'Academie des Sceances et Lettres de Montpellier, Section des Sciences**, p. 169-175, 1864.

GINSBURG, L. Sur les affinités des mésosaures et l'origine des reptiles eriapsides. **Comptes Rendus de l'Academie des Sceances**, Paris (Série D), v. 264, p. 244-246, 1967.

GOW, C. E. The osteology and relationships of the Millerettidae (Reptilia: Cotylosauria). **Journal of Zoology**, v. 167, p. 219-264, 1972.

GÜRICH, G. *Ditrochosaurus capensis*, ein neuer Mesosaurier aus der Karooformation Süd Afrikas. **Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft**, v. 41, p. 641-652, 1889.

HACHIRO, J. **O Subgrupo Irati (Neo-Permiano) da Bacia do Paraná**. 1997. 196p. Tese (Doutorado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo.

HACHIRO, J. & COIMBRA, A. M. Sistemas deposicionais da Formação Irati no Estado de São Paulo. In: SIMP. GEOL. SUDESTE, 2. São Paulo, 1991. **Atas...** São Paulo, SBG, p. 405-413, 1991.

HARRINGTON, H. J. Geologia del Paraguay Oriental - **Contribuciones Científicas, série E: Geologia**, 90p., 1950.

HUENE, F. F. VON. Lines of phyletic and biological development of the Ichthyopterygia. **Bulletin of the Geological Society of America**, Boulder, v. 34, p. 463-468, 1923.

- HUENE, F. F. VON. Osteologie und systematische Stellung von *Mesosaurus*. **Palaeontographica, Abteilung A**, v. 92, p. 45–58, 1941.
- KUHN, O. **Handbuch der Paläoherpetologie, Teil 9**. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 1969.
- LAURIN, M., & REISZ, R. R. A reevaluation of early amniote phylogeny. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 113, p. 165-223, 1995.
- LAVINA, E.L. **Geologia sedimentar e paleogeografia do Neopermiano e Eotriássico (Intervalo Kanzaniano-Scythiano) da Bacia do Paraná**. 1991. 333f. Tese (Doutorado em Geociências), Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 1991.
- LAVINA, E. L.; ARAÚJO-BARBERENA, D. C.; AZEVEDO, S. A. Tempestades de Inverno e Altas Taxas de Mortalidade de Répteis Mesossauros. Um exemplo a Partir do Afloramento Passo de São Borja, RS. **Pesquisas**, v. 18, n. 1, p. 64-70, 1991.
- LYDEKKER, R. **Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History). Part. II. Containing the orders Ichthyopterygia and Sauropterygia**. British Museum (Natural History), London, 307 p, 1889.
- MAC GREGOR, J. H. *Mesosaurus brasiliensis* nov. sp. **Relatório Final Comissão de Estudo Minas de Carvão de Pedra do Brasil**, parte 2. Rio de Janeiro, p. 301-336, 1908.
- MARCONATO, L. P. **Análise filogenética dos Mesosauridae, amniotas anápsidos do Permiano Inferior do Gondwana**. 2001. 129f. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2001.
- MARCONATO, L. P. & BERTINI, R. J. Considerações e problemas em evolução e análise filogenética de mesossauros (Mesosauridae, Proganosauria). **Arquivos do Museu Nacional**, Rio de Janeiro, v. 60, n. 3, p. 137-142, 2002.

- MARTINEZ, G. H. P. **Faunas del Pérmico y Permo-Triásico de Uruguay. Bioestratigrafía, Paleobiogeografía y Sistemática.** 2004. 234f. Tese (Doutorado em Paleontologia) – Facultad de Ciencias, Uruguay, 2004.
- MEDEIROS, R. A. Transgressões e regressões cíclicas e a origem das Formações Rio Bonito e Palermo da Bacia do Paraná. SIMPÓSIO SOBRE CRONOESTRATIGRAFIA DA BACIA DO PARANÁ, 1. Rio Claro, 1993. **Resumos...** Rio Claro, p. 44-49, 1993.
- MENDES, J.C. The Passa Dois Group (The Brazilian portion of the Paraná Basin). In: J. J. BIGARELLA *et alli* (eds.). **Problems in Gondwana Geology**, Curitiba: Conselho Nacional de Pesquisas, Centro de Investigações do Gondwana (UFRGS), Instituto de Geologia (UFPR), Comissão da Carta Geológica do Paraná, p. 119-166, 1967.
- MENDES, J. C. Sobre os paleoambientes deposicionais do Grupo Passa Dois. **Revista IG.**, v. 51, n. 1/2, p. 15-24, 1984.
- MILANI, E. J. Comentários sobre a origem e a evolução tectônica da Bacia do Paraná. In: V. MANTESSO-NETO, A. BARTORELLI, C. D. R. CARNEIRO, B. B. BRITO NEVES (eds.). **Geologia do Continente Sul-Americano: Evolução da obra de Fernando Fávio Marques de Almeida.** São Paulo, Becca, p. 265-279, 2004.
- MODESTO, S.P. *Noteosaurus africanus* Broom is a nomen dubium. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, v. 16, n. 1, p. 172-174, 1996.
- MODESTO, S.P. Observations on the structure of the Early Permian reptile *Stereosternum tumidum* Cope. **Paleontologia Africana**, v. 35, p.7-19, 1999.
- MODESTO S. P. *Eunotosaurus africanus* and the Gondwanan ancestry of anapsid reptiles. **Palaeontologia Africana**, v. 36, p.15-20, 2000.
- MODESTO, S. P. The cranial skeleton of the Early Permian aquatic reptile *Mesosaurus tenuidens*: implications for relationships and palaeobiology. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 146, n. 3, p. 345-368, 2006.

- MODESTO, S. P. The postcranial skeleton of the aquatic parareptile *Mesosaurus tenuidens* from the Gondwanan Permian. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 30, n. 5, p. 1378-1395, 2010.
- MONES, A., & FIGUEIRAS, A. A Geopaleontological Synthesis of the Gondwana Five. **Selected papers and abstracts of papers presented at the Fifth International Gondwana Symposium**, p. 47-52, 1980.
- MONTEIRO, S. M. **Contribuição ao estudo paleoixilológico da Formação Irati do Rio Grande do Sul**. 1979. 143f. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 1979.
- MOTANI, R. Phylogeny of the Ichthyopterygia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 19, p. 473-496, 1999.
- MOTANI, R. Rulers of the Jurassic Seas. **Scientific American**, v. 283, n. 6, p. 52-59, 2000.
- MÜLLER, J. & TSUJI, L.A. Impedance-matching hearing in paleozoic reptiles: evidence of advances sensory perception at an early stage of amniote evolution. **PLoS ONE**, v. 2, n. 9. e889. doi:10.1371/journal.pone.0000889. 2007. Publicado *on-line* em www.plosone.org.
- MUSSA, D.; CARVALHO, R.; DOS SANTOS, P. R. Estudo Estratigráfico e Paleoecológico em ocorrências fossilíferas da Formação Irati, Estado de São Paulo, Brasil. **Boletim, IG, USP**, v. 11, p. 142-149, 1980.
- NORTHFLEET, A. A.; MEDEIROS, R. A.; MUHLMANN, H. Reavaliação dos dados geológicos da Bacia do Paraná. **Boletim Técnico da Petrobrás**, v. 12, p. 407-430, 1969.
- OELOFSEN, B. **An anatomical and systematic study of the family Mesosauridae (Reptilia, Proganosauria) with special reference to its associated fauna and paleoecological environment in the Whitehill sea**. 1981. 204F. Tese (Doutorado) – Department of Zoology, University of Stellenbosch, 1981.

- OELOFSEN, B. & ARAÚJO, D.C. Palaeoecological implications of the distribution of mesosaurid reptiles in the Permian Irati sea (Paraná Basin), South America. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 13, n. 1, p. 1-6, 1983.
- OELOFSEN, B. & ARAÚJO, D.C. Comments on “Palaeoecological implications of the distribution of mesosaurid reptiles in the Permian Irati sea (Paraná Basin), South America”. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 14, p. 76, 1984.
- OELOFSEN, B. W., & ARAÚJO, D. C. *Mesosaurus tenuidens* and *Stereosternum tumidum* from the Permian Gondwana of both Southern Africa and South America. **South African Journal of Science**, v. 83, p. 370-372, 1987.
- OLSON, E. C. The Family Diadectidae and its bearing on the classification of reptiles. **Fieldiana Geology**, v. 11, n. 1, p. 1-53, 1947.
- OSBORN, H. F. The reptilian subclasses Diapsida and Synapsida and the early history of the Diaptosauria. **Memoirs of the American Museum of Natural History**, v. 1, n. VIII, p. 451-507, 1903.
- O'KEEFE, E. R. The evolution of plesiosaur and pliosaur morphotypes in the Plesiosauria (Reptilia: Sauropterygia). **Paleobiology**, v. 28, p. 101-112, 2002.
- PADULA, V. T. Estudos geológicos da Formação Irati, sul do Brasil. **Boletim Técnico da Petrobrás**, v.11, n.3, p. 407-430, 1968.
- PICARELLI, A. T. **Palinologia dos testemunhos de sondagem 2-TG-69RS e 2-TG-99-RS da jazida carbonífera de Santa Terezinha, RS, Brasil – Permiano da Bacia do Paraná**. 1986. 135p. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- PIÑEIRO, G., RAMOS, A., SCARABINO, C.G.F, & LAURIN, M. Unusual environmental conditions preserve a Permian mesosaur-bearing *Konservat-Lagerstätte* from Uruguay. **Acta Palaeontologica Polonica**, no prelo.

- PRETTO, F. A. **Análise osteológico-dentária de *Stereosternum tumidum* Cope 1886, amniota primitivo da Formação Irati, Permiano do Brasil.** 2009. 105f. Monografia (Bacharelado em Ciências Biológicas) Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2009.
- REISZ, R. R & SCOTT, D. *Owenetta kitchingorum*, sp. nov., a small parareptile (Procolophonia: Owenettidae) from the Lower Triassic of South Africa. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 22, p. 244-256, 2002.
- RICQLÈS, A. J. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tetrápodes – V. Cotylosaures et Mesosaures. **Annales de Paléontologie**, v. 60, n. 2, p. 171-216, 1974.
- ROMER, A. S. **Vertebrate paleontology**, 3rd ed. Chicago: University of Chicago Press, 1966.
- ROSSMANN, T. Alfred Wegener und die Mesosaurier. **Natur und Museum**, v. 130, n. 11, p. 378-388, 2000.
- ROSSMANN, T. Studien an Mesosauriern (Amniota inc. ded.:Mesosauridae): 2. Neue Erkenntnisse zur Anatomie, mit Berücksichtigung der Taxonomie von *Mesosaurus pleurogaster* (Seeley). **Senckenbergiana Lethaea**, v.80, n. 1, p. 13-28, 2000.
- ROSSMANN, T. Studies on mesosaurs (Amniota inc. sed., Mesosauridae): 3. New aspects on the anatomy, preservation and palaeoecology, based on the specimens from the Palaeontological Institute of the University of Zurich. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie**, Abhandlungen, v. 224, caderno 2, p. 197-221, 2002.
- ROSSMANN, T. & MAISCH, M. W. Das Mesosaurier-Material in der Bayerischen Staatssammlung für Palaontologie und Historische Geologie: Übersicht und neue Erkenntnisse. **Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Palaontologie und historishce Geologie**,v. 39, p. 69-8, 1999.

- RÖSLER, O. Aspectos tegumentários de mesossaurídeos (Reptilia) do Permiano – Formação Irati – Estado de São Paulo. **Ciência e Cultura**, v. 26, n. 7, p. 190-191, 1974.
- RÖSLER, O. & TATIZANA, G. As membranas natatórias em *Stereosternum tumidum*. In: **DNPM – Coletânea Trabalhos Paleontológicos**, 27:129-131, 1985.
- SANTOS, R., SOUZA, P., DE ALVARENGA, C., DANTAS, E., PIMENTEL, M., DE OLIVEIRA, C., & DE ARAUJO, L. Shrimp U–Pb zircon dating and palynology of bentonitic layers from the Permian Irati Formation, Paraná Basin, Brazil. **Gondwana Research**, v. 9, n. 4, p. 456-463, 2006.
- SCHNEIDER, R.L.; MÜHLMANN, H.; TOMMASI, E.; MEDEIROS, R. A.; DAEMON, R.; NOGUEIRA, A. Revisão Estratigráfica da Bacia do Paraná. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 28. Porto Alegre, 1974. **Anais...** Porto Alegre: SBG, v.1, p. 41-65, 1974.
- SEDOR, F. A. **Estudo pós-craniano de *Brazilosaurus sanpauloensis* Shikama & Ozaki, 1966 (Anapsida, Proganosauria, Mesosauridae)**. 1994. 91f. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 1994.
- SEDOR, F. A. & FERIGOLO, J. A coluna vertebral de *Brazilosaurus sanpauloensis* Shikama & Ozaki, 1966 da Formação Irati, Permiano da Bacia do Paraná (Brasil) (Proganosauria, Mesosauridae). **Acta Biológica Paranaense**, Curitiba, v. 30, n. 1, 2, 3, 4, p. 151-173, 2001.
- SEDOR, F.A. & SILVA, R.C. Primeiro registro de pegadas de Mesosauridae (Amniota, Sauropsida) na Formação Irati (Permiano Superior da Bacia do Paraná) do Estado de Goiás, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 7, n. 2, p. 269-274, 2004.
- SEELEY, H. G. The Mesosauria of Southern Africa. **Quarterly Journal of the Geological Society of London**, v. 48, p. 586-604, 1892.

- SHIKAMA, T. On Some *Mesosaurus* Skeletons kept in Japan. **Science reports of the Yokohama National University**. Section II, Biological and geological sciences, v. 16, p. 29-49, 1970.
- SHIKAMA, T. & OZAKI, H. On a reptilian skeleton from the Palaeozoic formation of San Paulo, Brazil. **Transactions and Proceedings of the Palaeontology Society of Japan**, Tokyo, v. 64, n. 351-358, 1966.
- SILVA, R.C., SEDOR, F.A. & FERNANDES, A.C.S. Ichnotaxonomy, functional morphology and paleoenvironmental context of Mesosauridae tracks from Permian of Brazil. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 39, n. 4, p. 705-716, 2009.
- SMITH-WOODWARD, A. On a new specimen of the Mesosaurian Reptile *Stereosternum tumidum*, from San Paulo, Brazil. **The Geological Magazine**, v. 4, n. 4, p.145-147, prancha V, 1897.
- SOARES, M. B. **Mesossaurídeos da Formação Irati, Bacia do Paraná: implicações tafonômicas**. 1996. 203f. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 1996.
- SOARES, M. B. A taphonomic model for the Mesosauridae assemblage of the Irati Formation (Paraná Basin, Brazil). **Geologica Acta**, v. 1, n. 4, 349-361, 2003.
- TIMM, L. L. & ARAÚJO-BARBERENA, D. C. Evidência paleo-histológica da presença de paquiostose nas costelas de *Brazilosaurus sanpauloensis* Shikama & Ozaki, 1966 (Proganosauria). In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 15, 1997, São Pedro. **Resumos...** São Pedro: UNESP – Rio Claro, p. 84, 1997.
- TIMM, L. L. & ARAÚJO-BARBERENA, D. C. Preservação histológica da medula óssea em *Mesosaurus tenuidens* Gervais 1964 e *Stereosternum tumidum* Cope 1886 da bacia do Paraná, Rio Grande do Sul, Brasil. **Gaea**, v. 2, n. 1 p. 24-28, 2006.
- TSUJI, L. A., & MÜLLER, J. Assembling the history of the Parareptilia: phylogeny, diversification, and a new definition of the clade. **Fossil Record**, v. 12, n. 1, p. 71-81, 2009.

VIEIRA, P. C.; MEZZALIRA, S.; FRANCISCO, J. F. F. Mesossaurídeo (*Stereosternum tumidum*) e crustáceo (*Liocaris huenei*) no Membro Assistência da Formação Irati (P) nos municípios de Jataí e Montevidiu, Estado de Goiás. **Revista Brasileira de Geociências**, São Paulo, v. 21, n. 3, p. 224-235, 1991.

WHITE, I.C. Relatório sobre as *coal measures* e rochas associadas do sul do Brasil. In: **Relatório Final Comissão de Estudos Minas de Carvão de Pedra do Brasil**, parte 1. Rio de Janeiro, Imprensa Nacional, 300p. 1908.

WIMAN, C. Zur Kenntnis der Mesosaurier. **Xenia Gorjanoviç-Krambergeriana, Zagreb**, p. 1-14, 1925.

ZALÁN, V.; WOLFF, S.; CONCEIÇÃO, J.C.J.; MARQUES, A.; ASTOLFI, M.A.M.; VIEIRA, I.S.; APPI, V.T.; ZANOTTO, O.A.. Bacia do Paraná. In: G.P. RAJA & E. MILANI (coords.). **Origem e evolução de bacias sedimentares**. Petrobrás. p. 135-168, 1990.

7. PRIMEIRO ARTIGO

Tooth microstructure of the Early Permian aquatic predator *Stereosternum tumidum* and paleobiologic implications

PRETTO, Flávio Augusto; CABREIRA, Sérgio Furtado; SCHULTZ, Cesar Leandro

Abstract

A histological investigation of the feeding apparatus of a *Stereosternum* specimen is presented. The analysis revealed a great number of structural adaptations in the structure and insertion of teeth, to deal with breakage risks. The dentary wall was composed of different layers of dentine, varying in orientation and composition. This mixed arrangement was supposed to act increasing tooth resistance to lateral tension. The tooth insertion also involved more than one mechanism: the teeth were located inside shallow tooth sockets, being held in place by anchorage trabeculae, cementum and, possibly, soft periodontal tissue. Fully grown teeth were ankylosed to the bottom of the tooth socket. Finally, a concentration of small pores in the anterior region of the dentary suggests the presence of sensorial structures, analogue to the ones seen in modern aquatic predators. The nature and organization of these structures is briefly discussed. The great array of adaptations depicted in this study reinforces the idea that *Stereosternum* accomplished the role of an active aquatic predator.

Keywords: *Stereosternum tumidum*, Mesosauridae, Permian, histology, dentine, cementum, enameloid

Flávio A. Pretto [flavio_pretto@yahoo.com.br], Sérgio F. Cabreira [sergio.cabreira@terra.com.br], Cesar L. Schultz [cesar.schultz@ufrgs.br]

Introduction

Mesosaurids were early parareptiles (Tsuji and Müller, 2009) that showed a great number of structural adaptations to life underwater. Remarkable examples are the paddle-like limbs, long rostrum, laterally depressed tail, and the presence of bone

pachyostosis (Gervais, 1864; Osborn, 1903; Ricqlès, 1969; 1974; Araújo, 1976; Timm and Araújo-Barberena, 1996; Modesto, 2006; 2010). Mesosaurid fossils are collected abundantly in Early Permian (Artinskian; Santos *et alii*, 2006) sediments from the Irati and Mangrullo Formations in South America and from the Whitehill Formation in southern Africa (Oelofsen and Araújo, 1987; Martinez, 2004). Three monospecific genera are currently recognized for the family Mesosauridae: *Mesosaurus tenuidens* (Gervais, 1864), *Stereosternum tumidum* (Cope, 1886) and *Brazilosaurus sanpauloensis* (Shikama and Ozaki, 1966). As common in previous works, only the generic names will be adopted along the text.

The previous studies of the feeding behavior of mesosaurids (as most of the data gathered for the group) were based mainly on *Mesosaurus* specimens. MacGregor (1908) proposed that *Mesosaurus* should prey on small fish and insect aquatic larvae, an idea supported by Bakker (1975). However, Modesto (2006) argued that the teeth of *Mesosaurus* would not be resistant enough to pierce through the prey's flesh. Additionally, according to that author, the hypothesis of *Mesosaurus* being a filtering predator (as portrayed by Romer, 1966; Carroll, 1982; and Chiappe and Chinsamy, 1996) is biased by an erroneous interpretation (Huene, 1941) of tooth number for the taxon (Modesto, 2006).

The reconstruction of *Mesosaurus* skull (Modesto, 2006) supports the idea that the animal acted as a predator. The animal was supposed to use its marginal teeth as an imprisoning device (to capture single prey), rather than a strain (as the hunting strategy of baleen whales). The hypothetical diet of *Mesosaurus*, according to the author, should consist of notocaridid crustaceans (*e.g.* *Liocaris*), abundantly collected in the same sediments (Vieira *et alii*, 1991).

Despite the difference of the dentition in *Stereosternum* and *Brazilosaurus*, when compared to *Mesosaurus*, little interest was shown in investigating its implications in feeding behavior. *Stereosternum* has shorter teeth (a condition even more evident in *Brazilosaurus*), what suggests that the foraging strategy could be different in these taxa.

Attending to this gap in the mesosaurid study, this work focuses attention to the histology of the marginal teeth of *Stereosternum*, in an attempt to infer possible feeding strategies to this taxon. Histological analysis concerning mesosaurid dentition was once attempted by Araújo (1976), but the author was unable to achieve good results due to problems with the applied thin-section techniques, which greatly damaged the teeth. By overcoming these problems, this paper presents a detailed histological description of the dentition of *Stereosternum*.

It should be noted that mesosaurids also possess shagreen teeth in some of the bones that constitute the palate. Aspects concerning these teeth are not discussed here, because no palatal materials were made available for analysis. The scarcity of *Brazilosaurus* fossils also precluded investigation for this taxon.

Institutional abbreviation: UFRGS, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil.

Other abbreviations: ab, alveolar bone; bc, bone cell lacunae; ce, cementum; cs, crenulated surface of the pulpar-dentary boundary; db, dentary bone; dw, dentary wall; es, empty tooth socket; idt, imprisoned dentary tubule; igd, interglobular dentine; mc, meckelian channel; od, orthodentine; odt, orthodentine tubule; pl, inferred location of periodontal ligament; tr, anchorage trabecula; vc, vascular canalicle; vd, vasodentine.

Material and methods

The specimen UFRGS-PV-0378-P (Fig. 1A) was collected in the Passo do São Borja outcrop, southern Brazil (UTM 719232.20 E, 6628072.69 N, datum WGS84) and consists of an isolated, partial left dentary assigned to *Stereosternum* (Lavina *et alii* 1991). This diagnosis is supported by the observed tooth length, as discussed in the “tooth description” section, below.

The preparation of the petrographic lamina follows the methodology described in Cabreira and Cisneros (2009): the specimen was first embedded in polystyrene resin, and posteriorly worn with a diamond grinding wheel, until the desired thickness was obtained. Successive stages of abrasion were documented with photographs, to reduce the information loss caused by the fossil destruction.

FIGURE 1 NEAR HERE

Results

Dentary – The dentary fragment measures about 2cm, and lacks its posterior extremity. The lateral surface of the bone is devoid of any ornamentation except for a large concentration of small pores (Figs. 1A, B), grouped mainly in its anteriormost region. These cavities become smaller and less numerous posteriorly, and stop occurring at the point of the third visible tooth. There are at least 17 preserved tooth sockets, and 8 of them still bear teeth.

Empty sockets alternate with tooth-bearing sockets (Fig. 1 A, C, D) in a pattern that resembles the alternation of long and short teeth described by Modesto (1999). Although the dental replacement mechanism cannot be promptly observed in this analysis, the empty tooth sockets suggest that replacement teeth (probably the shorter teeth described by Modesto, 1999) could be only loosely attached to the jaw, being easily dispersed during the decaying processes (Edmund 1960; Peyer, 1968). The first grinding stages (Fig. 1C) revealed that the bottom of the empty sockets is dorsally concave. The socket walls are very thin, what explains the fact that many of them are externally broken. The initial preparation also exposed part of an ample meckelian groove (Fig. 1C) which progresses in rostral direction, constituting the dentary meckelian channel.

Tooth description –Mesosaurid dentition is homodont, with numerous dentary elements. Although the mean tooth width does not change, the mean tooth length is statistically different among mesosaurid taxa (Araújo, 1976), thus having taxonomic utility. *Brazilosaurus* possesses shorter teeth, *Stereosternum* shows teeth of a medium length (about six times its width), and *Mesosaurus* has the longest teeth (about twelve times its width). Rossmann (2002) argued that even skulls of juvenile specimens of *Mesosaurus* have teeth longer than *Stereosternum* specimens of the same skull length. Finally, Modesto (2006) reported for *Mesosaurus* a tooth length equivalent to five tooth positions, contrasting with a length of three tooth positions in *Stereosternum*. By measuring the crown height of its longest tooth (Fig. 1A, 2A), the specimen UFRGS-PV-0378-P is thereby identified as *Stereosternum*.

FIGURE 2 NEAR HERE

Marconato and Bertini (2002) recognized a pattern of longitudinal striation in the external surface of *Mesosaurus* and *Stereosternum* teeth, also with taxonomic importance. Yet, this feature is only visible by the use of scanning electronic microscopy, and therefore it was not observed in the specimen here described, which was investigated with the use of light microscopy only.

Externally, the teeth of *Stereosternum* are elongated and slightly curved posteriorly. The tooth width gradually decreases, forming a sharp crown apex. In longitudinal section (Fig. 2A), it is possible to observe a thick pulpar cavity that occupies great part of the tooth internal volume. The histological organization of the tooth comprises several layers of dentine, in some parts covered by an enameloid coat (Fig. 2A, B). The tooth wall of the tooth base is covered by a thin layer of cementum.

Enameloid – The enameloid layers form a thick cap in the crown apex (Fig. 2A, B), but become progressively thinner towards the tooth base, being absent in the basalmost portion. Enameloid occurs as the secretory product of both ameloblasts and dentinoblasts (Carlson 1990; Smith, 1995; Sire *et alli*, 2009), showing some dentinary tubules imprisoned in the mineralized matrix (Fig. 2B). The inexistence of a well-defined Enamel-Dentine Junction layer also characterizes the enameloid tissue (Carlson 1990; Smith 1995).

Dentine – The dentinary cylinder of *Stereosternum* is an astonishingly complex set of histological variation, which is represented by the arrangement of diverse dentinary patterns. In the crown apex, under the enameloid cap, a large coat of orthodentine is identified, with dentinary tubules radiating from the pulpar cavity (Fig. 2B).

However, in a segment from the tooth base to about half the tooth height (Fig. 2A, C), the dentinary cylinder shows a different histological organization. The external wall is composed by a fine layer of orthodentine, which constitutes the first product of the dental papilla (Peyer, 1968; Carlson, 1990). Internal to this layer, three distinct dentine strata are recognized. Adjacent to the external orthodentine layer a vasodentine stratum occurs. It is characterized by the presence of vascular channels of diminutive caliber associated to the dentine matrix (Peyer, 1968; Carlson, 1990; Francillon-Vieillot *et alii*, 1990; Sire *et alii*, 2009). Around these vases, concentric layers of dentine are deposited forming denteons (Fig. 2C), an arrangement analogue to a primary osteon (reason why the tissue is sometimes termed osteodentine), but with a matrix composed of dentine instead of bone. The numerous vascular channels run in different directions, possibly associated to variations on the orientation of the dentinary tubules.

More internally, beyond the vasodentine sheet, occurs a layer of loosely concentrated denteons (Fig. 2C), surrounded by a poorly mineralized interstitial matrix (observed as empty spaces in the specimen). This histological disposition of dentine characterizes the interglobular dentine: empty interglobular areas (in life were composed of uncalcified dentine), bounded by semiglobular projections of calcified dentine (Peyer, 1968).

Internally, between the interglobular dentine layer and the pulpar cavity, a second, internalmost stratum of vasodentine can be identified (Fig. 2C). Some of the blood vessels trapped in the vasodentine layer are seen connecting the dentinary wall with the pulpar cavity, in invaginations of the crenulated pulpar-dentinary boundary surface (Fig. 2C). The blood vessels ran from the pulpar cavity to the external vasodentine layer, reaching most of the dentinary wall.

Cementum – A thin layer, externally covering the dentinary wall of the tooth base, is interpreted as cementum (Fig. 1E, F). At some points, this tissue becomes highly vascularized, and some lacunae can be identified. This morphology is compatible to the “cellular cementum” (*sensu* Caldwell et alii, 2003). Some anchorage trabeculae can be seen associated with the cementum (Fig. 1 E, F) layer, linking the tooth to the alveolar wall. Also, the lacunae seem to be more numerous in the regions nearby these trabeculae, what suggests remodeling activity.

Alveolar bone – the alveolar bone is a bone layer (Fig. 1E, F) that coats the internal surface of the alveole. It has an embryological origin distinct from the jaw bone, and the contact between these two structures can be readily seen under light microscopy. Also, the alveolar bone layer can be differentiated from the underlying jaw bone by the size and quantity of bone cell lacunae. In the alveolar bone, these structures are larger, and highly concentrated (especially towards the apex of the alveolar wall). The large size and number of bone cell lacunae indicate high cellular activity, and higher bone growth rates.

Tooth insertion – The teeth of *Stereosternum* show an uncommon pattern of insertion for parareptiles. The teeth are inserted in sockets, and dental ankylosis is observed in fully grown teeth (Fig. 1C, D, E; 2A). As one progresses posteriorly along the tooth row, the preserved teeth seem to show progressively less signs of fusion with the dentary bone (Fig. 1C).

The thin layer of cementum is separated from the alveolar bone by a significant empty space, a gap supposed to have been filled with soft periodontal ligament that acted as an anchor between the tooth and the jaw bone. The presence of cementum, alveolar bone and soft periodontal ligament characterizes the periodontal tripartite arrangement typical of thecodont insertion. In extant thecodonts (crocodilians and mammals) these three tissues are derived from the dental follicle (Nanci, 2008), and the same origin is inferred to the attachment tissues of *Stereosternum* (the anchorage trabeculae, by its interaction with the cementum and the alveolar bone probably also had its embryonic origins in the dental follicle).

The anchorage trabeculae (a structure absent in typical thecodont insertion) can be identified (Fig. 1D, E, F), forming a connection between the wall of the tooth base and the alveolar wall. During tooth eruption, it seems that these trabeculae were produced and reabsorbed, as the tooth increased in size. This way, they could temporarily help to hold the tooth (acting as supporting arches), but could be promptly reabsorbed, so the teeth could grow freely. The large size of the bone cell lacunae in the alveolar bone and in the cellular cementum (Fig. 1E, F) indicate a high activity, that could, at least in part, be associated to this process.

Only fully grown teeth show dental ankylosis. Its mechanism is difficult to establish in light microscopy, as well as the tissues involved in the process. It seems however that

the dentine layers of the tooth base suffered some degree of infolding, interacting with the underlying bone (although it is difficult to be precise if it is alveolar bone, jaw bone, or even some other sort of attachment bone). With the tooth ankylosis, the main pulpar canal was enclosed, although small canalicles still ran through the dentary bone, connecting it to the pulpar cavity (Fig. 1E). Through these canals, blood vessels and nerves communicated with the pulp, providing nourishment to the fully grown tooth and allowing sensory responses.

Given that teeth in development must have kept open roots, they were supposed to attach to the jaw only by cementum/alveolar bone interaction, mediated by the soft periodontal ligament and the anchorage trabeculae. This last feature consists in a new structure for parareptiles.

The accommodation of teeth inside alveoli, coupled with tooth ankylosis is characteristic of the ankylotheodont insertion pattern. *Stereosternum*, however, modified it by adding anchorage trabeculae of mineralized tissue as an accessory attachment structure.

Tooth replacement – It was observed that the tooth-bearing sockets and the empty sockets alternate almost perfectly, although two empty sockets can occur side by side (Fig. 1C). Assuming that the empty tooth sockets were in life occupied by erupting teeth and that anteriormost teeth show increased stages of ankylosis, it is suggested that the replacement pulse occurred anteroposteriorly in *Stereosternum*, in a quasi-alternate polyphyodont pattern. No erupting teeth could be analyzed in the thin section, however.

Discussion

The analysis of the specimen UFRGS-PV-0378-P stresses the highly developed adaptations adopted by *Stereosternum* to an underwater feeding habit. Concerning the dentary pores, their structure and disposition strongly resembles the bony cavities that shelter mechanoreceptive organs in some amphibians and bony fishes (Northcutt, 2005). The location of the pores in *Stereosternum*, in the anteriormost portion of the dentary, would make their location ideal to locating prey, possibly in a way analogue to the platypus (Pettigrew, 1999; Pettigrew and Wilkens, 2003), alligators (Soares, 2002), amphibians (Schlegel and Bulog, 1997) and fishes (Kramer, 1996).

The tooth histological framework also shows a remarkable specialization. The long teeth shown by some mesosaurids (especially *Mesosaurus*) are agreed by many authors (MacGregor, 1908; Romer 1966; Carroll, 1988; Modesto, 2006) to have acted as a device for underwater hunting. However, given the slenderness and the apparent fragility of these teeth, they were depicted as a straining (Huene, 1941; Romer, 1966; Carroll, 1988) or imprisoning (Modesto, 2006) device, rather than a piercing structure.

Although a little shorter, the teeth of *Stereosternum* would at first sight also seem fragile, if used to perforate prey. It should be noted, however, that as a long, cylindrical/conical structure, the teeth would be very resistant to compression forces applied to its tip (when piercing through prey flesh, for example). On the other hand, the length of the tooth would make it to be very fragile when submitted to forces oriented laterally to the tooth. This way, a fighting prey could cause severe damage to the teeth. Additionally, the longer the tooth was, the easier it would be to rip it out of its socket, especially with forces acting farther from the tooth base, whose action would be amplified, by lever principle.

Nevertheless, the histological investigation of the tooth microstructure revealed a remarkable evolutive solution to deal with these problems. Analogue to the general bone organization, which has increased mechanical resistance by adding layers of different compositions and orientations to its microstructure (Hildebrand and Goslow, 1998; Junqueira and Carneiro, 2003), the teeth of *Stereosternum* also show a mixed composition on the dentary wall. The different types of dentine, the layer of poorly mineralized dentine, and the varying orientations adopted by dentinary tubules along the tooth are expected to have increased tooth resistance to tension, dealing with its weakness to resist laterally oriented forces. The interglobular dentine layer could also act to dissipate tension.

The mechanism of tooth insertion also possesses some reinforcements, probably to cope with the risks of tooth loss. The combined action of the tripartite periodontium and dental ankylosis probably increased the effectiveness of attachment. During the eruptional phase, the tooth, not fused to the dentary, was instead kept in place only by the soft periodontal tissue and temporary anchorage trabeculae, until fully grown, when the ankylosis processes took place.

Despite these structural reinforcements, it is not excluded the possibility of the tooth being damaged and lost during the feeding. The (almost) alternate replacement mechanism, suggested by the observation of UFRGS-PV-0378-P, took place as an adaptation to replace damaged teeth, no longer functional. As new teeth were continuously growing all along the jaw, local tooth losses would be compensated with new sharp and useable tooth.

Some of these histological adaptations can be observed in extant marine predators, mostly in fishes. The association of diverse dentinary types is a significant

occurrence in some chondrichthyans (Carlson, 1990; Botella *et alii*, 2009). Francillion-Vieillot *et alii* (1990) argued that both extinct and extant fishes tend to show greater structural diversification in tooth histology, when compared to tetrapods. This increment in the internal histological arrangement suggests a structural effort in establishing plastic (and maybe elastic) resistance both to the resistance imposed by the water and to predatory habit.

The tooth insertion in *Stereosternum* is much similar to the observed by Moy-Thomas (1934) in some Osteichthyes, where the tooth lies inside a tooth socket formed by a circular upgrowth of the alveolar wall. From the internal surface of the socket, bone trabeculae fuse with the teeth, also held by periodontal ligament (Moy-Thomas, 1934). The fully grown teeth of *Stereosternum*, however, differ from this scheme by complementing the supporting mechanisms seen in these fishes by adding complete ankylosis of the fully grown tooth base.

Finally, the presence of a tripartite periodontium, composed of cementum, alveolar bone and periodontal ligament raises an important point on the origin of tooth attachment bones. The tripartite periodontium was considered an exclusive feature of derived, thecodont organisms - archosaurs and mammals, in first instance (Maxwell *et alii*, 2011). Recently, however, the presence of cementum and bone of attachment has been recognized in mosasaurs (Caldwell *et alii*, 2003), suggesting that the presence of these tissues could be either a mosasaur autapomorphy, or a symplesiomorphic characteristic of Squamata. The latter hypothesis was reinforced by Budney (2004), who identified both cementum and alveolar bone in extant squamates.

The presence of alveolar bone and cementum (and the inferred presence of periodontal tissue) in *Stereosternum*, a basal amniote (Modesto, 2006; Tsuji and Müller,

2009), not only corroborates the idea that a tripartite periodontium is a symplesiomorphic feature, but also suggests that its tissues could be symplesiomorphic for Amniota as a whole.

Conclusions

Although apparently fragile, the dentition of *Stereosternum* histologically seems to be very resistant and complex in constitution. It is not discarded that these teeth could be somewhat resistant to perforate soft-bodied prey, given the reinforcement provided by the mixed composition of the dentinary wall and the complex attachment patterns. Furthermore, the small pores observed in the jaw can evidence the presence of some kind of sensory receptor, which would increase the ability to locate potential prey.

Both these features are strongly related to an active, predatory habit in aquatic environment. They are also observed, isolated or not, in other aquatic predators (platypus, alligators, amphibians, fishes), illustrating the role of convergent evolution in the niche adaptation.

The microstructure of the teeth in *Brazilosaurus* and *Mesosaurus* remains poorly known. The comparative study of the feeding apparatus by histological techniques, and the addition of more *Stereosternum* specimens (and of different imaging techniques, given the limitations imposed by the optical microscopy technique) to further analyses could greatly increase the understanding of the evolutionary processes undertaken by mesosaurids to adapt to the life underwater.

Acknowledgements

The authors would like to thank Luiz Flávio Lopes (Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brazil), for the excellent photographs, Andressa Paim and Marcos André Campos Sales (Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brazil) for text reviewing and Daniel Fortier (Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brazil) for the aid in obtaining bibliographic material of difficult access. This research was partially funded by the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

References

- Araújo, D.C. 1976. Taxonomia e Relações dos Proganosauria da Bacia do Paraná. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 48: 91-116.
- Bakker, R.T. 1975. Dinosaur renaissance. *Scientific American*, 232: 58–78.
- Botella, H.; Donoghue P.; Martinez-Perez, C.F. 2009. Enameloid microstructure in the oldest known chondrichthyan teeth. *Acta Zoologica* 90: 103–108.
- Cabreira, S.F. and Cisneros, J.C. 2009. Tooth histology of the parareptile *Soturnia caliodon* from the Upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. *Acta Palaeontologica Polonica* 54: 743–748.
- Caldwell, M.W.; Budney, L.A.; Lamoureux, D.O. 2003. Histology of tooth attachment tissues in the late Cretaceous mosasaurid *Platecarpus*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23:622–630.
- Carlson, S. 1990. Vertebrate dental structures. In: J.G. Carter (ed.), *Skeletal Biomineralization: Patterns, Process and Evolutionary Trends*, Vol. 1, 531–556. Van Nostrand Reinhold, New York.

- Carroll, R.L. 1982. Early evolution of reptiles. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 87-109.
- Carroll, R.L. 1988. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. W. H. Freeman and Company. 698 pp.
- Chiappe, L.M. and Chinsamy, A. 1996. *Pterodaustro's* true teeth. *Nature* 379: 211–212.
- Cope, E.D. 1886. A contribution to the Vertebrate Paleontology of Brazil. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 23: 1-21.
- Edmund, A.G. 1960. Tooth replacement phenomena in the lower vertebrates. Life Science Division, Royal Ontario Museum (Toronto), v.52. 190pp.
- Francillon-Vieillot, H.; Buffrénil, V. de.; Castanet, J.; Géraudie, J.; Meunier, F.J.; Sire, J.Y.; Zylberberg, L. and Ricqlès, A.J. de. 1990. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. In: J.G. Carter. (ed.), *Skeletal Biomineralization: Patterns, Process and Evolutionary Trends*. Vol. 1, 471–530. Van Nostrand Reinhold, New York.
- Gervais, M.P. 1864. Description du *Mesosaurus tenuidens*, reptile fossile de l'Afrique australe. *Mémoires De l'Academie des Sceances et Lettres de Montpellier*, Section des Sciences, p. 169-175.
- Hildebrand, M. and Goslow, G. 1998. *Analysis of Vertebrate Structure 5th ed.* New York: John Wiley and Sons, Inc. 660 pp.
- Huene, F.F. von. 1941. Osteologie und systematische Stellung von *Mesosaurus*. *Palaeontographica, Abteilung A*, 92: 45–58.
- Junqueira, L.C. and Carneiro, J. 2008. *Histologia Básica – Texto e Atlas, 11th ed.* Guanabara Koogan, 524 pp.

- Kramer, B. 1996. Electroreception and Communication in Fishes. *Progress in Zoology*, 42, 119 pp.
- Lavina, E.L.; Araújo-Barberena, D.C.; Azevedo, S.A. 1991. Tempestades de Inverno s Altas Taxas de Mortalidade de Répteis Mesossauros. Um exemplo a Partir do Afloramento Passo de São Borja, RS. *Pesquisas* 18 64-70.
- Mac Gregor, J. H. 1908. *Mesosaurus brasiliensis* nov. sp. *Relatório Final Comissão de Estudo Minas de Carvão de Pedra do Brasil, parte 2*. Rio de Janeiro, p. 301-336.
- Marconato, L. P. and Bertini, R. J. 2002. Considerações e problemas em evolução e análise filogenética de mesossauros (Mesosauridae, Proganosauria). *Arquivos do Museu Nacional*, 60: 137-142.
- Martinez, G. H. P. 2004. *Faunas del Pérmico y Permo-Triásico de Uruguay. Bioestratigrafía, Paleobiogeografía y Sistemática*. 234 pp. Unpublished thesis – Facultad de Ciencias, Uruguay.
- Maxwell, E.E.; Caldwell, M.W.; Lamoureux, D.O. and Budney, L.A. 2011. Histology of tooth attachment tissues and plicidentine in *Varanus* (Reptilia: Squamata), and a discussion of the evolution of amniote tooth attachment. *Journal of Morphology*, 272: 1170-1181.
- Modesto, S.P. 1999. Observations on the structure of the Early Permian reptile *Stereosternum tumidum* Cope. *Paleontologia Africana* 35: 7-19.
- Modesto, S.P. 2006. The cranial skeleton of the Early Permian aquatic reptile *Mesosaurus tenuidens*: implications for relationships and palaeobiology. *Zoological Journal of the Linnean Society* 146: 345-368.
- Modesto, S.P. 2010. The postcranial skeleton of the aquatic parareptile *Mesosaurus tenuidens* from the Gondwanan Permian. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 1378-1395.

- Moy-Thomas, J. M. 1934. On the Teeth of the Larval *Belone vulgaris*, and the Attachment of Teeth in Fishes. *Quarterly Journal of Microscopic Science*, s2-76, 481-498.
- Nanci A. 2008. *Ten Cate's Oral Histology: Development, Structure, and Function*. St. Louis: Mosby Elsevier. 411 p.
- Northcutt, R. G. 2005. Ontogeny of electroreceptors and their neural circuitry. *In*: T. H. Bullock; C. D. Hopkins; A. N. Popper and R. R. Fay (eds.). *Electroreception*. Birkhäuser, 2005. p. 112-131.
- Oelofsen, B. and Araújo, D.C. 1987. *Mesosaurus tenuidens* and *Stereosternum tumidum* from the Permian Gondwana of both southern Africa and South America. *South African Journal of Science*, 83: 370–372.
- Osborn, H.F. 1903. The reptilian subclasses Diapsida and Synapsida and the early history of the Diaptosauria. *Memoirs of the American Museum of Natural History* 1: 451-507.
- Pettigrew, J.D. 1999. Electoreception in monotremes. *The Journal of Experimental Biology*, 202: 1447–1454.
- Pettigrew, J.D. and Wilkens, L. 2003. Paddlefish and Platypus: Parallel evolution of passive electroreception in a rostral bill organ. *In*: S.P. Collin, N.J. Marshall (eds.) *Sensory Processing in Aquatic Environments*. Springer-Verlag, p. 420-433.
- Peyer, B. 1968. *Comparative Odontology*. The University of Chicago Press. 349 pp.
- Ricqlès, A.J. de. 1969. Short histological observations on mesosaurs. *Malacological Society of London. Proceedings*, 38:556.
- Ricqlès, A.J. de. 1974. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrápodes - V. Cotylosaures et Mesosaures. *Annales de Paléontologie*, 60: 171-216.

- Romer, A.S. 1966. *Vertebrate paleontology*, 3rd ed. University of Chicago Press. 772 pp.
- Rossmann, T. 2002. Studies on mesosaurs (Amniota inc. sed., Mesosauridae): 3. New aspects on the anatomy, preservation and palaeoecology, based on the specimens from the Palaeontological Institute of the University of Zurich. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 224: 197-221.
- Santos, R.V.; Souza, P.A.; Alvarenga, C.J.S.; Dantas, E.L.; Pimentel, M.M.; Oliveira, C.G. and Araujo, L.M. 2006. Shrimp U-Pb Zircon dating and palynology of bentonitic layers from the Permian Irati Formation, Paraná Basin, Brazil. *Gondwana Research* 9: 456-463.
- Schlegel, P. and Bulog, B. 1997. Population-specific behavioral electrosensitivity of the European blind cave salamander, *Proteus anguinus*. *Journal of Physiology*, 91: 75-79.
- Shikama, T. and Ozaki, H. 1966. On a reptilian skeleton from the Palaeozoic formation of San Paulo, Brazil. *Transactions and Proceedings of the Palaeontology Society of Japan*, 64: 351-358.
- Sire, J.Y.; Donoghue, P.C.J. and Vickaryous, M.K. 2009. Origin and evolution of the integumentary skeleton in non-tetrapod vertebrates. *Journal of Anatomy*, 214: 409-440.
- Smith, M.M. 1995. Heterochrony in the evolution of enamel in vertebrates. In: Mc Namara, K.J. (ed.) *Evolutionary change and heterochrony*. John Wiley and Sons, 125-150.
- Soares, D. 2002. Neurology: An ancient sensory organ in crocodylians. *Nature*, 417: 241-242.
- Timm, L. de L. and Araújo-Barberena, D.C. 1996. Preliminary observations on the pachyostosis of the ribs of the mesosaurs (Proganosauria). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 68: 288.

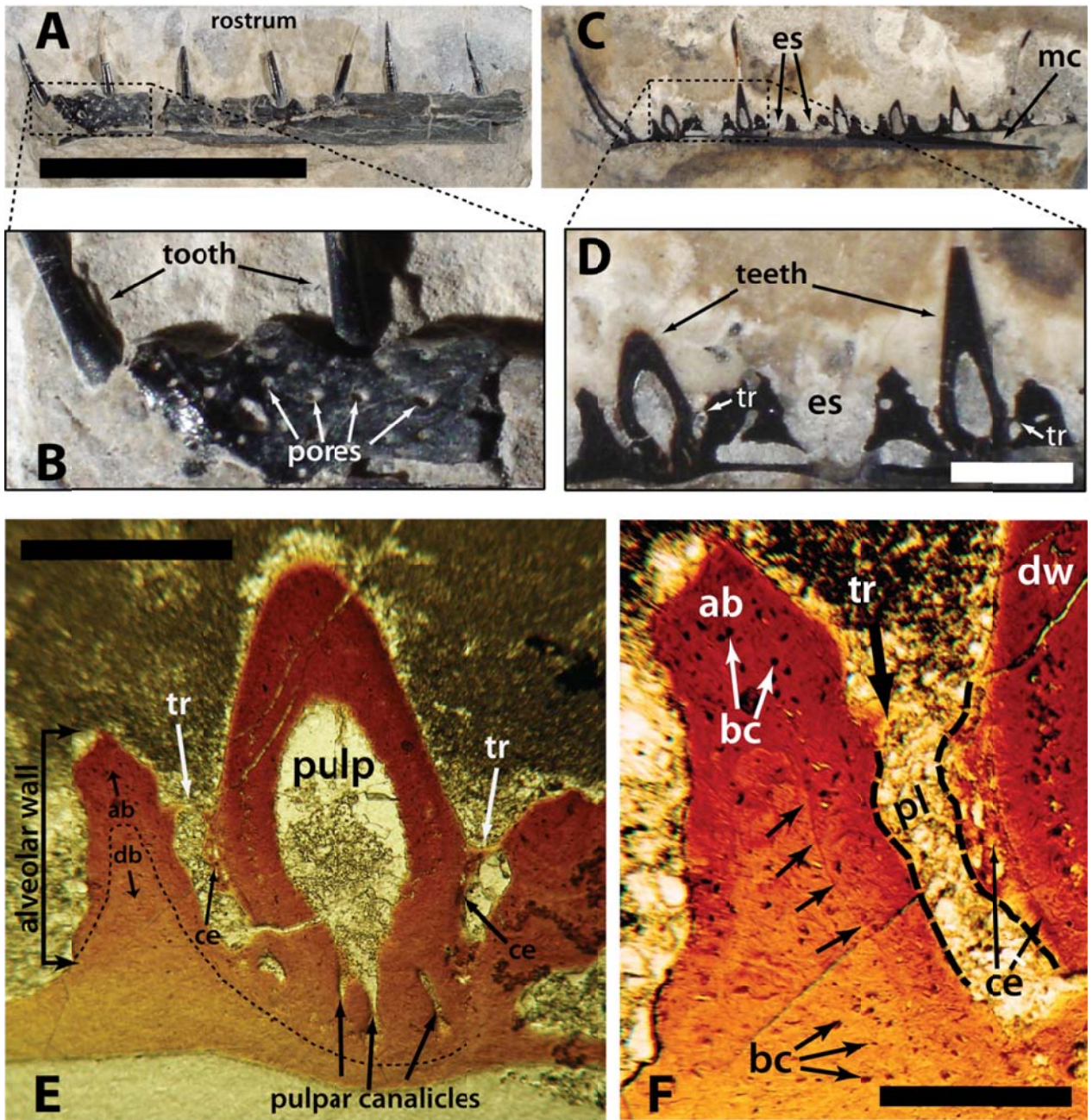
Tsuji, L. and Müller, J. 2009. Assembling the history of the Parareptilia: phylogeny, diversification, and a new definition of the clade. *Fossil Record* 12: 71–81.

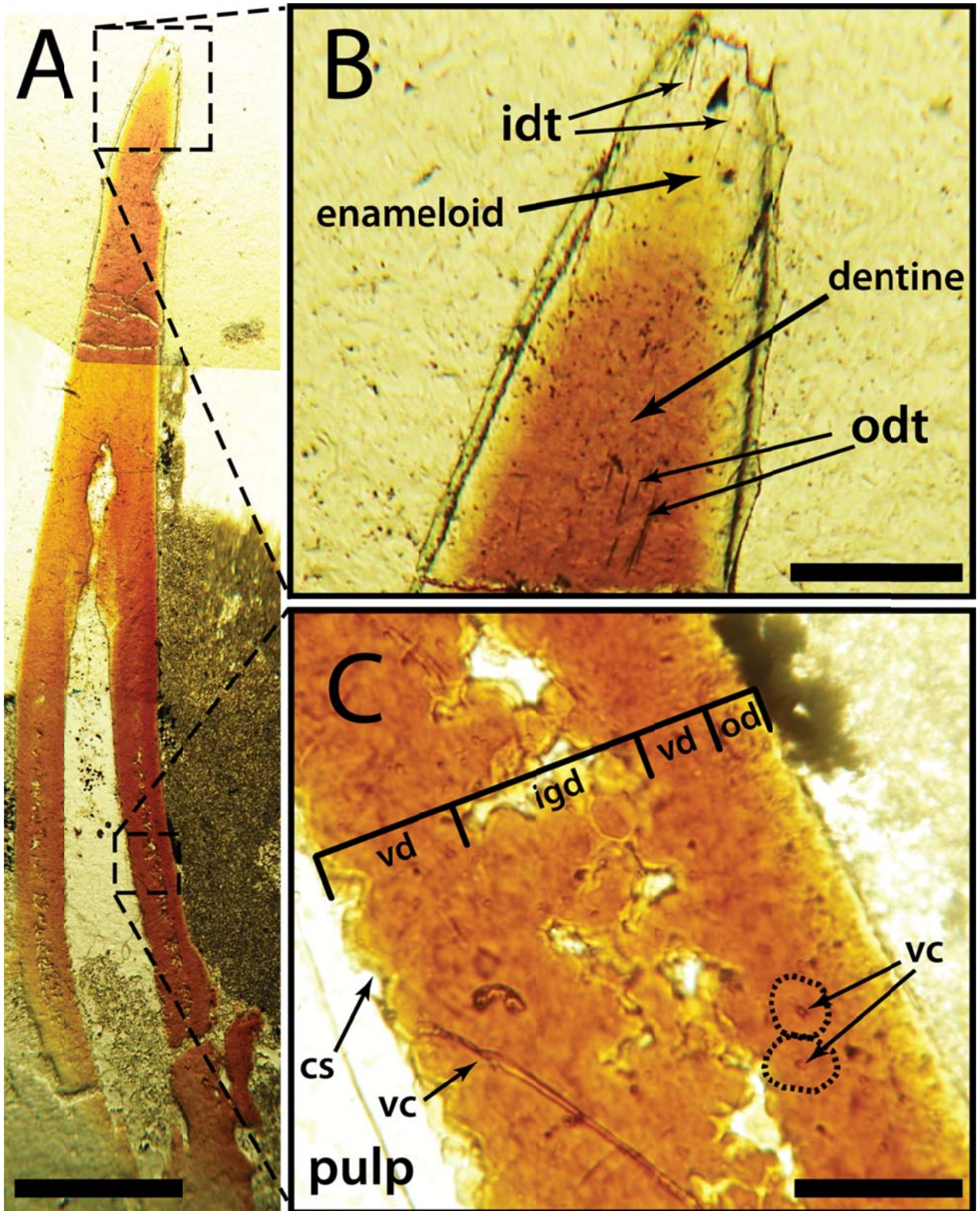
Vieira, P.C.; Mezzalana, S. and Ferreira, F.J.F. 1991. Mesossaurídeo (*Stereosternum tumidum*) e crustáceo (*Liocaris huenei*) no Membro Assistência da Formação Irati (P) nos municípios de Jataí e Montevidiu, Estado de Goiás. *Revista Brasileira de Geociências*, 21: 224-235.

Figure captions

FIGURE 1. UFRGS-PV-0378-P (*Stereosternum tumidum*): **(A)** Lateral view of the partial left dentary, before abrasion; **(B)** Enlarged partial view of the same specimen, highlighting some of the pores of the anterior region of the dentary (white arrows); **(C)** Partial abrasion of specimen UFRGS-PV-0378-P, showing the alternation of empty and tooth-bearing sockets (arrows indicate two consecutive empty sockets that break the alternate pattern). The partially exposed meckelian cavity is also indicated; **(D)** Enlarged portion of Fig. 1C. White arrows point the anchorage trabeculae; **(E)** Thin section of the anterior tooth of Fig. 1D, shown in oblique cut. Dashed line indicates the boundary between alveolar bone and dentary bone. Two bone trabeculae are also pointed (white arrows). At the base of the tooth, black arrows indicate some canalicles, which communicate the pulpar cavity to the dentary bone; **(F)** Enlarged view of the alveolar wall indicated in Fig. 1E. Black arrows point to the boundary between the alveolar bone and the dentary bone. White arrow indicates an anchorage trabecula. The space between the alveolar bone and the cementum layer that covers the tooth base is indicated between dashed lines, and was supposedly filled in life with soft periodontal ligament. Scalebars: A= 10mm; D= 1mm; E= 0.5mm; F= 0.25mm.

FIGURE 2. UFRGS-PV-0378-P (*Stereosternum tumidum*): **(A)** Composed photograph of a longitudinal cut of the anteriormost preserved tooth; **(B)** Closer view of the distal extremity of the same tooth. The enameloid layers are visible at lighter color. Some dentinary tubules are indicated; **(C)** Closer view of a section of the base of the same tooth, indicating the mixed composition of the dentinary wall. The crenulated boundary surface between the dentinary wall and the pulp is shown. Dashed lines indicate two denteons, and some vascular canalicles are also noted. Scalebars: A= 50 μ m; B= 15 μ m; C= 5 μ m.





8. SEGUNDO ARTIGO

On mesosaurid skulls with temporal fenestrae

Flávio Augusto Pretto and Cesar Leandro Schultz

Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências, Departamento de Paleontologia e Estratigrafia

Corresponding author: flavio_pretto@yahoo.com.br, 55-51-33166392

Correspondence to: Flávio Augusto Pretto, Porto Alegre, RS - Brazil - ZIP Code 91501-970, P.O. Box: 15062

Abstract

Two peculiar specimens of the Early Permian mesosaurid parareptile *Stereosternum tumidum*, showing a lateral temporal fenestra (bordered by a posteriorly bifurcated jugal, plus the quadratojugal and squamosal), are here reported. The presence of this feature is considered a polymorphic condition in the taxon, as well as in many other parareptilian representatives. This record extends the presence of temporal fenestration to at least one taxon of each of the major parareptilian lineages, except Pareiasauria. Additionally, the occurrence of temporal fenestrae discourages the adoption of the term “Anapsida” as a synonym of “Parareptilia”. Finally, this work suggests a careful usage of the presence or absence of temporal fenestration alone as a parameter for the classification of amniote tetrapods.

Keywords: temporal fenestrae; *Stereosternum*; Parareptilia; Mesosauridae; Reptilia

Introduction

At the end of the 19th century one of the most influential hypotheses for the classification of amniotes was rising: following some observations of Günther (1867) on the structure of the temporal arches of some reptilian forms, authors like Cope (1892) and Baur (1895) developed the *theory of fenestration*, which in essence proposed that amniotes, from a primitive closed temporal region, evolved in a first moment a supratemporal fenestra, and secondarily both supratemporal and laterotemporal fenestrae (Osborn, 1903b). This idea marked a tendency, followed by Broom (1901), and Osborn (1903a; 1903b), among others, to classify the amniotes (most at the time recognized as reptilian taxa) by the characteristics of their temporal region. The amniote tetrapods were, since, divided into Synapsida Osborn, 1903a, which included animals with only one temporal opening, as mammals and more basal lineages of common ancestry; Diapsida Osborn, 1903a, which comprised extant and extinct reptiles (as well as Aves) with two cranial fenestrae; and Anapsida Williston, 1917, whose original content is now recognized as an amalgamation of amniote tetrapods lacking temporal openings, as well as some non-amniote forms (Tsuji & Müller, 2009).

Although the original definition of Anapsida is now recognized as an unnatural group, this name has been used recently (Carroll, 1988; Modesto, 1999; 2000; Reisz & Scott, 2002) to refer to one of the two major reptilian lineages, the Parareptilia Olson, 1947. The parareptiles form together with Eureptilia Olson, 1947 the clade Reptilia Laurenti, 1768. Although the Parareptilia were initially recognized as amniotes lacking any kind of temporal fenestration, a growing number of anatomical studies (Gow, 1972; Hamley & Thulborn, 1993; Debraga & Reisz, 1996; Cisneros *et al.*, 2004; 2008; Tsuji, 2006;

Modesto *et al.*, 2009) is presenting new parareptilian specimens with some sort of temporal openings.

This work discusses the presence of temporal fenestration in two specimens of *Stereosternum tumidum*, a taxon pertaining to the basalmost parareptilian lineage (Modesto, 2006; Tsuji & Müller, 2009), the Mesosauridae. Mesosaurids are small sized, aquatic reptiles that lived in a gondwanan epicontinental sea (Oelofsen & Araújo, 1987) during the Early Permian (Artinskian, according to Santos *et al.*, 2006). Mesosaurid specimens are collected abundantly in South American and southern African sediments, and this geographical distribution is regarded as one of the earliest evidences in favor of the Continental Drift Theory (Du Toit, 1927; Rossmann, 2000).

Mesosaurids include three monospecific genera, *Mesosaurus tenuidens* (Gervais, 1864); *Stereosternum tumidum* (Cope, 1886); and *Brazilosaurus sanpauloensis* (Shikama & Ozaki, 1966), that share many cranial and postcranial features directed to an aquatic habit – for example, the paddle-like limbs, a slender snout and a laterally depressed tail (Gervais, 1864; Cope, 1886; Osborn, 1903b; Araújo, 1976; Modesto, 2006, 2010). Additionally, the three taxa share the preservational bias of having the fragile skull region poorly preserved, with frequent disarticulation and fragmentation of bone elements. This taphonomic condition led to frequent conflicting interpretations of skull morphology (specially concerning temporal fenestration) in mesosaurids. For example the temporal region of *Mesosaurus*, the most studied mesosaurid taxon, has been depicted as diapsid (Mac Gregor, 1908) and synapsid (Huene, 1941), although recent studies (Modesto, 2006) affirm that the taxon is supposed to have an anapsid skull. This same morphology is proposed to *Stereosternum* (Modesto, 1999), although other morphologies were proposed in the literature (Osborn, 1903b).

This work reports direct evidence of the presence of a lateral temporal fenestra in *Stereosternum*, and discusses the taxonomical consequences of this morphological feature in mesosaurids and in parareptiles. The utilization of the presence of temporal fenestrae as a classification parameter, as well as the adoption of the term “Anapsida” to refer to parareptiles are also discussed.

Materials and Methods

Sample UFRGS-PV-0181-P (Fig. 1) consists of the anterior region (comprising the skull, neck, anteriormost truncal vertebrae with associated ribs, and part of the pectoral limbs) of a *Stereosternum* specimen, preserved in a fine layered limestone. Some ribs preserved the complete bone structure, but the remaining elements are preserved by impression. The specimen was collected in the 1970's in the surroundings of the municipality of Itapetininga, São Paulo state, Brazil. The specimen UFRGS-PV-0170-P (*Stereosternum*), from the Rio Claro municipality, São Paulo state, Brazil is also briefly commented.

Although the materials required no further preparation in order to expose the bone impressions, silicone casts were made to replicate the original bone relief, aiding the visualization of structures, and illustrations were made using a *camera lucida*.

Results and Discussion

The taxonomic diagnosis follows Araújo (1976), Modesto (1999) and Pretto (2009). The specimens are recognized as *Stereosternum tumidum* by having the larger tooth length equal or shorter than three tooth positions, and by having the cervical length similar to the anteroposterior skull length. Additionally, the frontal bone of UFRGS-PV-0181-P (which better exposes the temporal region) presents a tongue-shaped process directed posteriorly, a feature typical of *Stereosternum* (Modesto, 1999). Given the overall morphology of the entire specimen is not of the scope of this communication, the presented description comprises mainly the elements of the temporal region that contribute for the margins of the fenestra. A complete description of the materials will be addressed in a forthcoming paper.

The main indicative of a temporal opening is the triradiate morphology of the jugal. This bone projects anteriorly, contributing to the posteroventral margin of the orbit (orbital facies). The jugal is posteriorly bifurcated, possessing a broader posterodorsal process (postorbital process) that contacts the squamosal posteriorly and the postorbital dorsoposteriorly. A thin, posterior process makes a weak contact with the quadratojugal, constituting the lower temporal bar. The space between the posterodorsal and the posterior processes is anteriorly embayed, forming the anterior margin of the lateral fenestra.

The quadratojugal is partially deformed by the underlying quadrate, and it is difficult to distinguish the clear limits between these two elements. Nevertheless, the anterior region of the quadratojugal, which contributes to the temporal opening, is well preserved. The anterior projection of this element sharply reduces in dorsoventral

thickness, contacting the jugal anteriorly, and composing the posteroventral margin of the fenestra. Posteriorly, it overlays the quadrate bone, although in most of its area, the thin quadratojugal bone is substantially deformed the quadrate and other bone shards of difficult diagnosis. These latter fragments also partly obscure the visualization of the squamosal, located dorsally to the quadrate-quadratojugal complex.

The squamosal is a broad, thin sheet of bone that composes most of the posterolateral portion of the skull. Besides the contact with the quadrate and quadratojugal, it is supposed to contact the supratemporal and the parietal dorsally, and the postorbital anterodorsally, although these elements are disarticulated and slightly moved in UFRGS-PV-0181-P. Anteriorly, the squamosal contacts the posterodorsal process of the jugal. The ventral portion of the squamosal that does not contact the quadratojugal contributes to the dorsoposterior margin of the temporal fenestra. Therefore, the elliptical temporal fenestra is bordered by the jugal, quadratojugal and squamosal.

This morphology of the temporal region of *Stereosternum* contrasts with the specimen depicted by Modesto (1999), where the posterior portion of the jugal is assumed to have a spatulate morphology, making it unlikely for the specimen to bear a temporal fenestra. Additionally, Modesto (2006) described a similar morphology to the closely related mesosaurid *Mesosaurus*. The author claimed that in both taxa, the spatulate region of the jugal was presumed to contact the squamosal posteriorly, leaving almost no space to a temporal opening, unless very small (Modesto, 1999). Indeed, one of the *Mesosaurus* specimens analyzed by the author (Modesto, 2006 fig. 6) presents a faint anterior embayment on the posterior portion of the jugal, which resembles the condition described for UFRGS-PV-0181-P (*Stereosternum*). Modesto (2006) argued, however, that a shallow shelf (not observed in UFRGS-PV-0181-P) should receive the squamosal,

closing any possible temporal opening. Finally, the author claimed that descriptions conducted by von Huene (1941), of a deeply bifurcated jugal, were proven equivocated by his personal observation of the specimens.

A second observed specimen of *Stereosternum*, (UFRGS-PV-0170-P), although preserving most of the skull in palatal view, has the right jugal exposed laterally (Fig. 1), showing the same posterior bifurcation and the anterior embayment seen in the specimen UFRGS-PV-0181-P. This morphology could suggest the presence of a temporal opening in this specimen too, but the poor preservation of the temporal region does as a whole does not allow the direct observation of a fenestra.

Although primarily considered as anapsids, in the last decade a crescent number of parareptilian taxa were recognized as bearing temporal openings. Fenestrae were described at first in lanthanosuchoids (DeBraga & Reisz, 1996), some millerettids (Gow, 1972), one specimen of the 'nycteroleter' *Tokosaurus* (Tverdokhlebova & Ivakhnenko, 1984), "*Procolophon laticeps*" (Hamley & Thulborn, 1993), now synonym to *P. trigoniceps*, and in the owenettid *Candelaria barbouri* Cisneros (2004). More recently, at least three other parareptilian taxa were recognized as possessing cranial fenestration: *Procolophon trigoniceps*, including the synonymized *P. laticeps*, by Cisneros (2008); *Macroleter*, which presents a small lateral fenestra (Tsuji, 2006); and *Australothyris*, a basal procolophonomorph (Modesto *et al.*, 2009). The communication presented here contributes to confirm the presence of temporal fenestration in at least one taxon in each of the major parareptilian lineages (except for pareiasaurs).

An interesting condition, observed by Cisneros (2008) is that the morphology of the temporal openings suffers variation among the parareptilian taxa (or even among

individuals of the same species). This way, one can find taxa with fenestrae that are bordered by the jugal, quadratojugal and squamosal – as in the lanthanosuchoid *Acleistorhinus* (DeBraga & Reisz, 1996), *Macroleter* (Tsuji, 2006) and *Stereosternum* (this work); or bordered by the three latter elements, plus the postorbital – as in *Milleretta* (Gow, 1972), *Candelaria* (Cisneros, 2004), many specimens of *Procolophon* (Cisneros, 2008) and *Australothyris* (Modesto *et al.*, 2009); and finally, individuals of the same taxon with a temporal opening sometimes present, and sometimes absent (*e.g.* *Procolophon*, *Milleretta*, and as would be the case for *Stereosternum*), independently of size or ontogenetic stage. The type specimen of the invalid name “*P. laticeps*”, indeed, shows the aberrant condition of having the left fenestra bordered by four bones (including the postorbital), while the right fenestra excludes the latter element (Cisneros, 2008).

Cisneros (2004) argued that temporal openings could be acquired independently along the parareptilian lineages, but did not exclude that this feature could be a synapomorphy of Parareptilia (although some taxa did not present any kind of temporal fenestration). This variation in the pattern of temporal fenestration led Tsuji (2006) to consider the temporal openings as a plastic feature in parareptiles, an idea supported by Cisneros (2008). A recent phylogenetic study conducted by Modesto *et al.* (2009) implied that the lateral temporal fenestra is a synapomorphic condition for the Procolophonomorpha, not for Parareptilia. Even though, this topology would then imply that some millerettid taxa (Gow, 1972), and some mesosaurid specimens (as suggested by this communication) acquired temporal openings independently.

Selective pressures leading to the appearance of a temporal opening could include the need for reduction in the skull weight, or, more possibly, the creation of more space for

the adductor musculature of the jaw (Frazetta, 1968; Tarsitano *et al.*, 2001). Although such small openings would probably represent little advantage in either case, their presence is not supposed to bring any disadvantage, given many mature specimens of polymorphic taxa are found to possess fenestrae (this work; Cisneros, 2004; 2008). Indeed Cisneros (2008) speculated that even small genetic changes could be responsible for this feature; or, a mere embryological failure to close the sutures between some bones in the temporal region (Tarsitano *et al.*, 2001) could result in some kind of skull fenestration.

Conclusion

Although the presence of a lateral fenestra in *Mesosaurus* is not favored by latest studies (Modesto, 2006), its presence is confirmed in the mesosaurid clade by the *Stereosternum* specimens here reported. Given the fenestration is not evident in all *Stereosternum* specimens, a polymorphic condition is proposed, as in *Procolophon* (Cisneros, 2008). Therefore, all the major parareptilian clades possess at least one taxon with temporal openings, at exception of the Pareiasauria. Although this could lead to the interpretation of the temporal fenestration as a synapomorphy of Parareptilia, the high morphological plasticity of this feature, and its successive presence and absence along the parareptilian taxa strongly suggest that, at least in the basalmost clades, its presence is a result of convergent evolution.

Finally, as discussed by Tsuji & Müller (2009), the adoption of the name “Anapsida” to make reference to parareptiles is not preferable, given the name makes allusion to a morphological feature not possessed by many of its members.

Acknowledgements

The authors thank Felipe Lima Pinheiro (UFRGS) for text reviewing, and for valuable comments prior to the submission. This research was funded by the Brazilian *Conselho Nacional de Desenvolvimento e Pesquisa* (CNPq).

Literature Cited

- Araújo DC. 1976. Taxonomia e Relações dos Proganosauria da Bacia do Paraná. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 48:91-116.
- Baur G. 1895. Bemerkungen über die Osteologie der Schläfengegend der Höheren Wirbeltiere. *Anatomischer Anzeiger* 10:315-330.
- Carroll RL. 1988. *Vertebrate paleontology and evolution*. New York: W. H. Freeman. 698p.
- Cisneros JC, Damiani R, Schultz C, da Rosa A, Schwanke C, Neto LW, Aurélio PLP. 2004. A procolophonoid reptile with temporal fenestration from the Middle Triassic of Brazil. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271:1541-1546.
- Cisneros JC. 2008. Taxonomic status of the reptile genus Procolophon from the Gondwanan Triassic. *Palaeontologia Africana* 43:7-17.
- Cope ED. 1886. A Contribution to the Vertebrate Paleontology of Brazil. *Proceedings of the American Philosophical Society* 23:1-21.
- Cope ED. 1892. On the Homologies of the Posterior Cranial Arches in the Reptilia. *Transactions of the American Philosophical Society, New Series* 17:11-26.
- Debraga M, Reisz RR. 1996. The early Permian reptile *Acleistorhinus pteroticus* and its phylogenetic position. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16:384-395.
- Du Toit AL. 1927. A geological comparison of South America with South Africa. *Carnegie Institute Publications* 381:1-158.
- Frazetta TH. 1968. Adaptive problems and possibilities in the temporal fenestration of tetrapod skulls. *Journal of Morphology* 125:145-158.
- Gervais MP. 1864. Description du *Mesosaurus tenuidens*, Reptile fossile de l'Afrique australe. *Mémoires de l'Académie des Sciences et Lettres de Montpellier, Section des Sciences*, 169-175.
- Gow CE. 1972. The osteology and relationships of the Millerettidae (Reptilia: Cotylosauria). *Journal of Zoology* 167:219-264.

- Günther A. 1867. Contribution to the Anatomy of Hatteria (Rhynchocephalus, Owen). Proceedings of the Royal Society of London 157:595-629.
- Hamley T, Thulborn T. 1993. Temporal fenestration in the primitive Triassic reptile Procolophon. In: Lucas SG, Morales M editors. The Nonmarine Triassic. Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science 3:171-174.
- Huene F von. 1941. Osteologie und systematische Stellung von Mesosaurus. Palaeontographica, Abteilung A 92:45-58.
- Laurenti JN. 1768. Classis Reptilium. Specimen medicum, exhibens synopsis Reptilium emendatum, cum experimentis circa venena et antidote Reptilium Austriacorum. Joan. Thomas Nob. de Trattnern, Vienna.
- Mac Gregor JH. 1908. Mesosaurus brasiliensis nov. sp. do Permiano do Brasil. Relatório Final Comissão de Estudo Minas de Carvão de Pedra do Brasil parte 2, 301-336.
- Modesto SP. 1999. Observations on the structure of the Early Permian reptile Stereosternum tumidum Cope. Palaeontologia Africana 35:7-19.
- Modesto SP. 2000. Eunotosaurus africanus and the Gondwanan ancestry of anapsid reptiles. Palaeontologia Africana 36:15-20.
- Modesto SP. 2006. The cranial skeleton of the Early Permian aquatic reptile Mesosaurus tenuidens: implications for relationships and palaeobiology. Zoological Journal of the Linnean Society 146:345-368.
- Modesto SP. 2010. The postcranial skeleton of the aquatic parareptile Mesosaurus tenuidens from the Gondwanan Permian. Journal of Vertebrate Paleontology 30:1378-1395.
- Modesto SP, Scott DM, Reisz RR. 2009. A new parareptile with temporal fenestration from the Middle Permian of South Africa. Canadian Journal of Earth Sciences 46:9-20.
- Oelofsen BW, Araújo DC. 1987. Mesosaurus tenuidens and Stereosternum tumidum from the Permian Gondwana of both Southern Africa and South America. South African Journal of Science 83:370-372.
- Olson EC. 1947. The Family Diadectidae and its bearing on the classification of reptiles. Fieldiana Geology 11:1-53.

- Osborn HF. 1903a. On the primary division of the Reptilia into two sub-classes, Synapsida and Diapsida. *Science* 17:275-276.
- Osborn HF. 1903b. The reptilian subclasses Diapsida and Synapsida and the early history of the Diaptosauria. *Memoirs of the American Museum of Natural History* 1:451-507.
- Pretto FA. 2009. Análise osteológico-dentária de *Stereosternum tumidum* Cope 1886, amniota primitivo da Formação Irati, Permiano do Brasil. Unpublished monograph, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Reisz RR, Scott D. 2002. *Owenetta kitchingorum*, sp. nov., a small parareptile (Procolophonia: Owenettidae) from the Lower Triassic of South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22:244-256.
- Rossmann T. 2000. Alfred Wegener und die Mesosaurier. *Natur und Museum* 130:378-388.
- Santos R, Souza P, de Alvarenga C, Dantas E, Pimentel M, de Oliveira C, de Araujo L. 2006. Shrimp U–Pb zircon dating and palynology of bentonitic layers from the Permian Irati Formation, Paraná Basin, Brazil. *Gondwana Research* 9:456-463.
- Shikama T, Ozaki H. 1966. On a reptilian skeleton from the Palaeozoic Formation of San Paulo, Brazil. *Transactions and Proceedings of the Palaeontology Society of Japan* 64:351-358.
- Tarsitano SF, Oelofsen B, Frey E, Riess J. 2001. The origin of temporal fenestrae. *South African Journal of Science* 97:334-336.
- Tsuji LA. 2006. Cranial Anatomy and Phylogenetic Affinities of the Permian Parareptile *Macroleter poezicus*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26:849-865.
- Tsuji LA, Müller J. 2009. Assembling the history of the Parareptilia: phylogeny, diversification, and a new definition of the clade. *Fossil Record* 12:71-81.
- Tverdokhlebova GI, Ivakhnenko MF. 1984. Nycteroleters from the Permian of eastern Europe. *Paleontological Journal* 18:93-104.
- Williston SW. 1917. The phylogeny and classification of reptiles. *Journal of Geology* 25:411-421.

Figure Legends

Figure 1: Above, latex cast and schematic illustration of the skull region of UFRGS-PV-0181-P (*Stereosternum*). Below, latex cast and schematic illustration of the skull region of UFRGS-PV-0170-P (*Stereosternum*). Scalebars: 10 mm. Abbreviations: ar, articular; fr, frontal; ju, jugal; lfe, lateral temporal fenestra; p, parietal; pf, postfrontal; po, postorbital; q, quadrate; qj, quadratojugal; sq, squamosal; st, supratemporal.

