

Diversidade e aspectos paleobiológicos do registro de Dicynodontia no Brasil

DIVERSITY AND PALEOBIOLOGICAL ASPECTS OF THE RECORD OF DICYNODONTIA IN BRAZIL

JOÃO LUCAS DA SILVA¹, MATEUS ANILSON COSTA SANTOS^{2,3}, VOLTAIRE DUTRA PAES NETO³, FELIPE LIMA PINHEIRO³

1 - UNIVERSIDADE FEDERAL DO PAMPA, PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS, LABORATÓRIO DE PALEOBIOLOGIA, SÃO GABRIEL, RS, BRASIL.

2 - UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL, PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS, INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS, PORTO ALEGRE, RS, BRASIL.

3 - UNIVERSIDADE FEDERAL DO PAMPA, LABORATÓRIO DE PALEOBIOLOGIA, SÃO GABRIEL, RS, BRASIL.

4 - MUSEUM OF COMPARATIVE ZOOLOGY, HARVARD UNIVERSITY, CAMBRIDGE, MA, ESTADOS UNIDOS.

E-MAIL: RASTODONPROCURVIDENS@GMAIL.COM, SANTOSMAC@OUTLOOK.COM.BR, VOLTAIREARTS@GMAIL.COM, FELIPEPINHEIRO@UNIPAMPA.EDU.BR.

Abstract: Introduction. Dicynodonts are cosmopolitan herbivorous therapsids with an extensive fossil record. In Brazil, these animals have been found in deposits from the Permian and Triassic periods located in Paraná and Rio Grande do Sul. **Objective and Methodology.** This study aims to review the taxonomic diversity and paleobiology of dicynodonts, with emphasis on Brazilian specimens, through published literature. **Results.** The results reveal that dicynodonts are a diverse group, with significant variations in paleobiological aspects such as size and lifestyle. Additionally, different subgroups show distinct levels of diversity. Notably, Brazilian dicynodonts exhibit an asymmetry in diversity between the Permian and Triassic periods. This disparity may suggest a real difference in diversity or an underestimation in the Permian due to limitations in the current fossil record. **Conclusion.** Therefore, further studies with fossils collected in Brazil are necessary to investigate and better understand these issues.

Resumo: Introdução. Dicinodontes são terápsidos herbívoros cosmopolitas com um extenso registro fóssil. No Brasil, esses animais foram encontrados em depósitos dos Períodos Permiano e Triássico localizados no Paraná e Rio Grande do Sul. **Objetivo e Metodologia.** Este estudo tem como objetivo revisar a diversidade taxonômica e a paleobiologia dos dicinodontes, com ênfase nos espécimes brasileiros, por meio da literatura publicada. **Resultados.** Os resultados revelam que os dicinodontes são um grupo diverso, com variações significativas em aspectos paleobiológicos, como tamanho e hábito de vida. Além disso, diferentes subgrupos apresentam níveis distintos de diversidade. Notavelmente, os dicinodontes brasileiros exibem uma assimetria na diversidade entre os períodos Permiano e Triássico. Essa disparidade pode sugerir uma diferença real na diversidade ou uma subestimação da mesma no Permiano, devido às limitações do registro fóssil atual. **Conclusão.** Portanto, estudos adicionais com os fósseis coletados no Brasil são necessários para investigar e compreender melhor essas questões.

Citation/Citação: Silva, J. L. da, Santos, M. A. C., Paes Neto, V. D., & Pinheiro, F.L. (2023). Diversidade e aspectos paleobiológicos do registro de Dicynodontia no Brasil. *Terræ Didática*, 19(Publ. Contínua), 1-15, e023019. doi: 10.20396/td.v19i00.8671916.



Artigo submetido ao sistema de similaridade

Keywords: Permian, Triassic, Anomodonts, Dicynodonts, Paleobiology.

Palavras-chave: Permiano, Triássico, Anomodontes, Dicinodontes, Paleobiologia.

Manuscript/Manuscrito:

Received/Recebido: 09/01/2023

Revised/Corrigido: 22/06/2023

Accepted/Aceito: 05/07/2023

Editor responsável: Celso Dal Ré Carneiro 

Revisão de idioma (Inglês): Hernani Aquini

Fernandes Chaves 



Introdução

Os dicinodontes foram terápsidos herbívoros, cosmopolitas e biodiversos que viveram entre o Permiano e o Neotriássico (Angielczyk & Kurkin, 2003, Fröbisch, 2009, Kammerer & Ordoñez, 2021). O afamado (por vezes infame) e controverso anatomista vitoriano Richard Owen (1860) originalmente erigiu Dicynodontia como sendo uma família alocada na Ordem Anomodontia, cerca de quinze anos depois dele ter descrito (o que viria ser) a primeira espécie dicinodonte, *Dicynodon lacerticeps* (Owen, 1845). Essa espécie, juntamen-

te com *Ptychognathus* (= *Lystrosaurus*) compunha Dicynodontia, segundo Owen. Adicionalmente, Owen referiu o gênero *Oudenodon* a outra família de sinápsidos anomodontes, os Cryptodontia.

Owen (1860, p. 162) destacou algumas características dos dicinodontes, tais quais “presas em cada osso maxilar” e “uma boca em forma de bico, provavelmente coberta por queratina”. Embora alguns dicinodontes triássicos tivessem até mesmo perdido as presas (e.g., os stahleckeríneos, Vega et al., 2004), a maioria das espécies de fato exibiu uma denticção reduzida a um par de presas, e a ornamentação na

superfície dos ossos do rosto é indicativa de uma cobertura queratinosa (Jasinowski & Chinsamy-Turan, 2012), formando uma espécie de bico talvez similar ao que se pode ver nos quelônios. Além dessas características, o crânio dos dicinodontes era consideravelmente derivado se comparado à condição observada nos sinápsidos paleozoicos (Angielczyk & Kurkin, 2003). Adicionalmente, a mandíbula dos dicinodontes era capaz de realizar o movimento palinal (i.e., movimentação para trás da mandíbula enquanto em oclusão), o que sugere uma adaptação à herbivoria (King et al., 1989, King, 1994).

Conforme se aproximava o final do século XIX, a palavra “Dicynodontia” passou a ser usada para designar um grupo composto por terápsidos providos de um bico e dentição reduzida (geralmente restrita a um par de presas maxilares), ou seja, definição similar ao que ainda é hoje utilizado (Kammerer & Angielczyk, 2009). Com o advento e posterior amplo uso da Sistemática Filogenética (Cladística) para reconstruir a filogenia dos grupos, surgiu a necessidade de definir cladisticamente o grupo. Modesto et al. (2003, p. 212), por exemplo, definiram Dicynodontia como sendo o grupo que inclui “todos os anomodontes mais intimamente aparentados a *Dicynodon lacerticeps* do que a *Galeops whaitsi*”. Assim definido (e aqui aderimos a essa definição), vários clados dentro de Dicynodontia foram propostos ao longo dos anos. Kammerer & Angielczyk (2009) forneceram definições cladísticas para a maioria deles, as quais empregamos aqui. Neste sentido, os dicinodontes representam o grupo mais bem sucedido de anomodontes.

Na presente contribuição, revisamos brevemente alguns dos subclados de dicinodontes consistentemente recuperados nas análises filogenéticas. Mais especificamente, todos os clados discutidos a seguir estão inseridos no grande grupo natural composto pelo ancestral comum entre *Endothiodon* e *Dinodontosaurus* e todos os descendentes desse ancestral comum. — um clado não nomeado que inclui todos os representantes até então recuperados em afloramentos do Brasil (Figs. 1 e 2). Consideramos a distribuição geográfica e temporal desses grupos, e aspectos paleoecológicos, especialmente em se tratando dos dicinodontes do Permiano e Triássico do Sul do Brasil. Finalmente, indicamos veredas que a Paleontologia de dicinodontes, especialmente brasileiros, pode e deveria seguir.

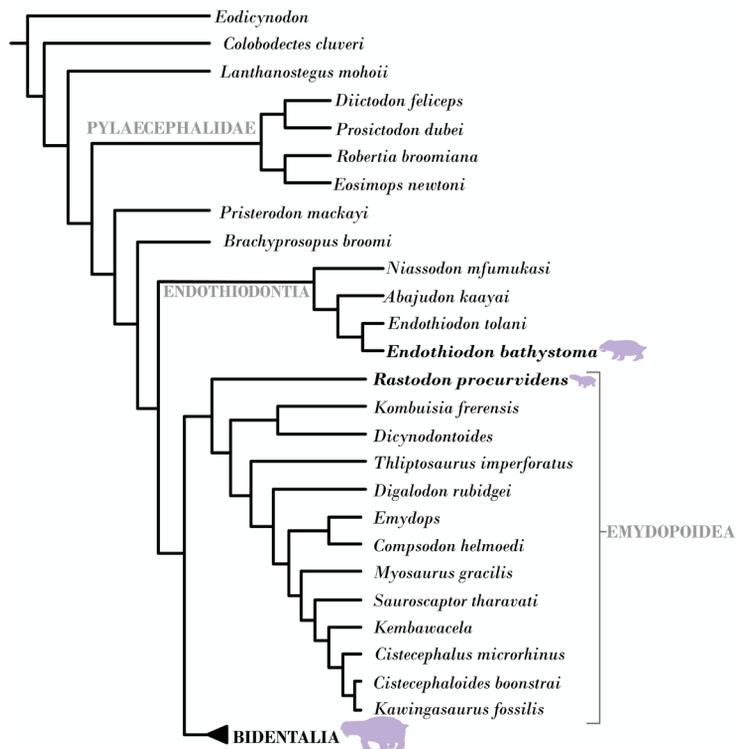


Figura 1. Filogenia de Dicynodontia. Topologia conforme Macungo et al. (2022)

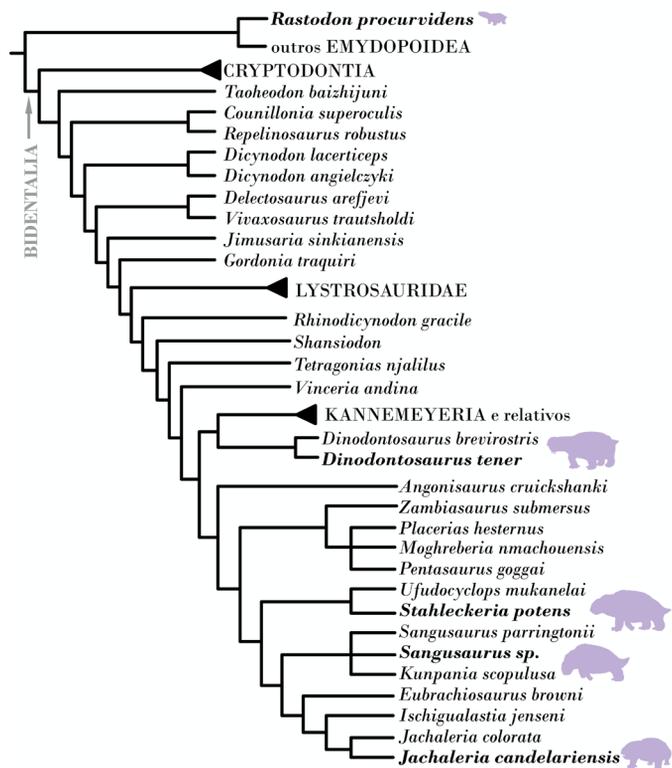


Figura 2. Bidentalia, relações filogenéticas. Topologia conforme Macungo et al. (2022)

Endothiodontia

Endothiodontia é o clado composto por “todos os táxons mais aparentados a *Endothiodon bathystoma* Owen, 1876, do que a *Diictodon feliceps* (Owen, 1876) Cluver & Hotton, 1981, ou *Dicynodon lacericeps* Owen, 1845” (Kammerer & Angielczyk, 2009). O clado tem sido recuperado como uma ramificação da linhagem mais abrangente que inclui endotiodontes e os Therochelonina (Kammerer & Angielczyk, 2009, Angielczyk & Rubidge, 2010, 2013, Cox & Angielczyk, 2015, Boos et al., 2016, Olroyd et al., 2017). Segundo Olroyd et al. (2017) e Macungo et al. (2022), Endothiodontia contém pelo menos três gêneros válidos, todos restritos ao Permiano: *Abajudon* Angielczyk et al. 2014, *Niassodon* Castanhinha et al., 2013 e *Endothiodon* Owen, 1876. O gênero *Abajudon* é monoespecífico, sendo *A. kaayai* sua única espécie, que foi descrita com base em espécimes provenientes da Tanzânia e Zâmbia (Angielczyk et al., 2014, Olroyd et al., 2017). Esse também é o caso do gênero *Niassodon*, que tem como única espécie *N. mfumukasi*, descrito a partir de um único espécime proveniente de Moçambique (Castanhinha et al., 2013). O gênero *Endothiodon*, por ter sua presença no Brasil, será especialmente discutido a seguir.

Endothiodon cf. *bathystoma*

O gênero *Endothiodon* foi estabelecido por Owen (1876) e possui distribuição gondwânica, com materiais atribuídos encontrados na África do Sul, Moçambique, Zâmbia, Índia, Malawi, Tanzânia e Brasil (Cox & Angielczyk, 2015). Esse gênero exibe características bastante peculiares e incomuns para os padrões dicinodontes: o palato secundário é encurtado anteroposteriormente, uma longa fileira de dentes pré-maxilares e maxilares se arranja medialmente, os dentes da mandíbula são organizados no dentário em ondas de substituição, a sínfise dentária é estreita, voltada para cima e similar a um bico (Boos et al., 2013, Cox & Angielczyk, 2015, Macungo et al., 2020). Estas alterações são sugestivas de especialização alimentar, que serão discutidas na seção reservada para aspectos paleobiológicos e/ou paleoecológicos dos dicinodontes brasileiros.

Três espécies são geralmente consideradas válidas, ainda que com ressalvas: *E. bathystoma* Owen, 1876, *E. mahalanobisi* Ray, 2000, e *E. tolandi* Cox & Angielczyk, 2015. A primeira espécie,

E. bathystoma, é a mais conhecida e amplamente distribuída, tendo sido reportada nos já mencionados países, embora haja a possibilidade de que, embora do gênero *Endothiodon*, talvez o espécime brasileiro (proveniente de depósitos da Formação Rio do Rasto na Serra do Cadeado, Paraná) não se trate especificamente dessa espécie (Boos et al., 2013) (Figura 3). A espécie *E. mahalanobisi* é proveniente da Formação Kundaram, Índia. Enfatizamos que Cox & Angielczyk (2015) ressaltam que é preciso avaliar o status dessa espécie, pois há a possibilidade que os espécimes a ela atribuídos possam ser subadultos da espécie *E. bathystoma*. Da Formação Ruhuhu, na Tanzânia, provêm alguns espécimes que foram atribuídos por Cox & Angielczyk (2015) a uma nova espécie, *E. tolandi*. Esta espécie possui uma característica única entre os *Endothiodon* — a presença de presas caniniformes maxilares (Cox & Angielczyk, 2015, Macungo et al., 2020).

A presença do gênero *Endothiodon* na Formação Rio do Rasto tem implicações importantes (Kammerer & Ordoñez, 2021). Bioestratigraficamente, a Formação Rio do Rasto se correlaciona com assembleias fossilíferas do Guadalupiano do sul da África e Rússia, onde os dinocefálios e temnospôndilos (especialmente arqueosauróides e rinessuquídeos) são os principais componentes (Langer, 2000, Cisneros et al., 2012, Boos et al., 2015, Malabarba et al., 2003, Pacheco et al., 2017, Dias et al., 2020). A presença do gênero no Guadalupiano do Brasil, na mesma unidade litoestratigráfica onde ocorrem dinocefálios (*Pampaphoneus biccai*, Cisneros et al., 2012 e um tapinacefalídeo indeterminado, Boos et al., 2015) complica o cenário, uma vez que *Endothiodon* não se encontra presente em outros afloramentos guadalupianos (Kammerer & Ordoñez, 2021).

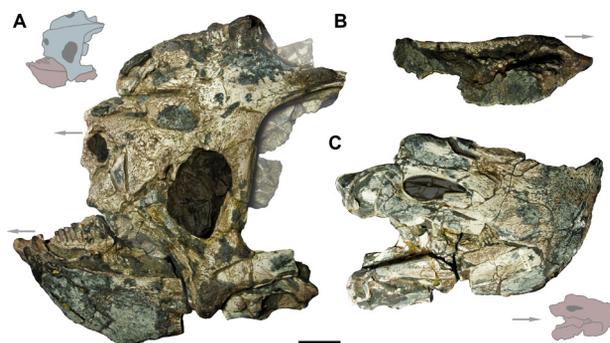


Figura 3. *Endothiodon* cf. *bathystoma* (PV0226P), coletado na Serra do Cadeado. Escala: 5 cm. Fotografias: cortesia de Alessandra Boos

No Grupo Beaufort (África do Sul), cujas biozonas são consideravelmente bem definidas, não se observa a sobreposição na ocorrência de dinocéfálios e *Endothiodon* (Day & Smith, 2020). Sobre a coocorrência de dinocéfálios e *Endothiodon* no Brasil, Boos et al. (2015) e Kammer & Ordoñez (2021) argumentam o que pode ser resumido em dois cenários distintos: (1) o gênero *Endothiodon* tem ocorrência mais antiga fora do continente Africano, inclusive coocorrendo com dinocéfálios, ou (2) os múltiplos horizontes da Formação Rio do Rasto com registros de tetrápodes são assíncronos. Esses autores favorecem o segundo cenário, uma vez que na Formação Ruhuhu (Tanzânia), onde há situação similar, a espécie *E. tolani* é proveniente de estratos que são superiores na coluna estratigráfica aos estratos nos quais se encontram dinocéfálios, sem coocorrência desses táxons. Boos et al. (2015) reconhecem que (2) é provável, mas deixam em aberto a possibilidade de (1) representar a realidade.

Emydopoidea

O grupo foi proposto por Van Hoepen (1934) e, posteriormente, reexaminado por Cluver e King (1983). Filogeneticamente é formado por “todos os táxons mais intimamente aparentados a *Emydops aractatus* (Owen, 1876), Broom, 1913, do que a *Oudenodon bainii* Owen, 1859a, ou *Dicynodon lacerticeps* Owen”, 1845 (Kammerer & Angielczyk, 2009, p. 8). Quatro famílias têm sido alocadas nesse clado: Kingoriidae, Cistecephalidae, Emydopidae e Myosauridae. No Brasil, apenas *Rastodon procurvidens* (Boos et al. 2016) foi referido a esse grupo (Macungo et al., 2022, Da Silva et al., em revisão). Por motivos de objetividade e escopo, discutiremos apenas *Rastodon*.

Rastodon procurvidens

Rastodon procurvidens (figura 4) foi nomeado e parcialmente descrito por Boos et al. (2016), embora já tivesse sido mencionado na literatura especializada anteriormente (Dias-da-Silva, 2012, Boos et al., 2013, 2015) e, antes disso, discutido em um resumo (Ilha & Dias-da-Silva, 2010). Trata-se de um único espécime, o holótipo (UNIPAMPA 317), com crânio quase completo e mandíbula bem preservados, bem como elementos pós-cranianos que aguardam descrição. O material foi coletado em afloramento localizado na Fazenda Boqueirão, no município de São Gabriel, Rio Grande do Sul,

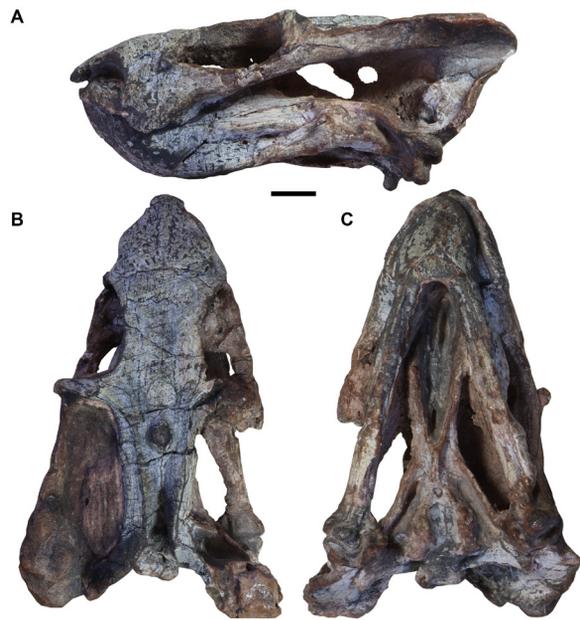


Figura 4. Holótipo de *Rastodon procurvidens* (UNIPAMPA PV317P), um possível emidopóideo do Permiano brasileiro. Vistas lateral esquerda (A), dorsal (B) e ventral (C). Escala: 1 cm. Fotografias: Felipe Pinheiro

e provém de depósitos do Membro Morro Pelado (Guadalupiano/Lopingiano) da Formação Rio do Rasto. A presença do gênero *Pampaphoneus* nesse afloramento foi usada como base por Boos et al. (2016) para propor que *R. procurvidens* seja de idade guadalupiana, uma vez que há afinidades entre o gênero *Pampaphoneus* com anteosaurídeos (Dinocephalia) da Rússia e África do Sul.

Com um crânio medindo 86 mm, *Rastodon procurvidens* é diagnosticado por uma série de características, as mais conspícuas sendo a presença de um par de pequenas presas curvadas e projetadas para frente, bem como um processo retroarticular bem desenvolvido e bulboso (Boos et al., 2016). Simão-Oliveira et al. (2020) estudaram a cavidade endocranial do holótipo por meio de CT-scan, sendo possível reconstruir o encéfalo, orelha interna, canais vasculares, nervos cranianos, recessos maxilares e cavidade nasal. Através da reconstrução morfológica de tais estruturas, Simão-Oliveira et al. (2020) foram capazes de realizar algumas inferências de importância paleobiológica: o crânio, por exemplo, seria posicionado levemente inclinado para baixo em vida, conforme indicado pela orientação dos canais semicirculares. Adicionalmente, *Rastodon procurvidens* exibe recessos maxilares não-comprimidos, indicando que, como em outros

dicinodontes, há uma correlação entre a redução das presas e o aumento dos recessos.

Em discordância com a avaliação preliminar de Ilha & Dias-da-Silva (2010), que interpretava *Rastodon* como um pilecefalídeo, Boos et al. (2016) recuperaram esse táxon como o membro mais “basal” de Bidentalía. Isso teria uma implicação importante. Dado que Bidentalía é um diverso clado com extenso registro no Wuchiapingiano da Bacia do Karoo, esperava-se encontrá-los também em depósitos do Guadalupiano. Contudo, apesar dos esforços de prospecção e intensa coleta, não há ainda um registro de bidentálio para o Guadalupiano da Bacia do Karoo, o que pode implicar que a diversificação do clado se deu em outro lugar, fora do continente africano (Boos et al., 2016).

A descoberta de *Rastodon*, portanto, parece indicar que esse é o caso, já que a maioria das análises filogenéticas incluindo *Rastodon* o recuperam como bidentálio basal (Angielczyk & Kammerer, 2017, Kammerer, 2018, 2019a, b, Kammerer et al., 2019, Angielczyk et al., 2021). Todavia, não é sempre esse o caso. Kammerer & Smith (2017) recuperam o táxon em questão como dicinodonte posicionado anteriormente à divergência entre Emydopoidea e Bidentalía. Embora corroborando a posição filogenética “padrão”, Kammerer & Ordóñez (2021) argumentaram que os caracteres que permitem a inclusão do gênero *Rastodon* em Bidentalía são frágeis. Também argumentam que a morfologia da sínfise mandibular de *Rastodon* se assemelha mais aos emidopóideos do que aos membros de Bidentalía. Adicionalmente, esses autores notam que, nesse gênero, as proporções cranianas são similares ao kingoriídeo *Dicynodontoides* (Owen, 1876), e que a fenestra mandibular é ocluída de uma forma muito similar à condição única observada nos kingoriídeos.

Graças ao emprego de tomografia computadorizada, Macungo et al. (2022) foram capazes de estudar a região occipital de emidopóideos em maiores detalhes e também adicionaram 11 novos caracteres à matriz de Kammerer & Ordóñez (2021). Um dos resultados obtidos é que *Rastodon* seria realmente um emidopóideo basal. Como ressaltado por Kammerer & Ordóñez (2021), o palato de *Rastodon*, importante para avaliar a presença de algumas características diagnósticas, ainda não foi completamente descrito e, em conjunto com estudos tomográficos da superfície dorsal mandibular e descrição do pós-crânio, seria possível melhor avaliar a posição do gênero *Rastodon* na filogenia dos dicinodontes.

Dicynodontoidea

Esse clado é definido por “todos os táxons mais aparentados a *Dicynodon lacerticeps* Owen, 1845, do que a *Oudenodon bainii* Owen, 1859a, ou *Emydops arctatus* (Owen, 1876) Broom, 1913” (Kammerer & Angielczyk, 2009, p.13). Geralmente, o conteúdo de Dicynodontoidea inclui alguns táxons permianos e uma maioria de táxons triássicos, numa topologia que inclui uma série de táxons “basais”, *Dicynodon* e uma divergência entre Lystrosauridae e Kannemeyeriiformes, este último o grupo mais diverso (Kammerer et al., 2011, Kammerer et al., 2013, Olroyd et al., 2017). Os registros brasileiros atribuídos a Dicynodontoidea são todos *Kannemeyeriiformes* triássicos e são alocados em quatro gêneros: *Dinodontosaurus*, *Stahleckeria*, *Jachaleria* e *Sangusaurus*. O primeiro é comumente recuperado em uma posição mais “basal” na linhagem da qual faz parte o clado Stahleckeriidae, do qual são membros os outros três táxons encontrados no Brasil (Kammerer et al., 2011, Boos et al., 2016, Angielczyk & Kammerer, 2017, Olroyd et al., 2017, Kammerer et al., 2019, Kammerer & Ordóñez, 2021, Angielczyk et al., 2021), alternativamente, *Dinodontosaurus* por vezes é recuperado como Kannemeyeriiformes “basal” (Vega-Dias et al., 2004, Kammerer & Smith, 2017). Bioestratigraficamente, os materiais brasileiros atribuídos a *Dinodontosaurus*, *Stahleckeria* e *Sangusaurus* ocorrem na Biozona *Dinodontosaurus* (Ladiniano-Carniano), enquanto a mais recente ocorrência de dicinodontes triássicos no Brasil é o gênero *Jachaleria*, cujos registros são da Biozona *Riograndia* (Schultz et al., 2020). Nos próximos parágrafos desta seção, as diagnoses resumidas oferecidas para os quatro táxons em questão foram todas baseadas em Kammerer & Ordóñez (2021), uma ampla e competente revisão sobre os dicinodontes sul-americanos.

Stahleckeria potens

Stahleckeria potens Huene, 1935 é conhecido através de muitos espécimes, com material craniano e pós-craniano relativamente abundante (figura 5), incluindo materiais juvenis (*sensu* Vega-Dias et al., 2005, Kammerer & Ordóñez, 2021) bastante completos. *Stahleckeria* possuía um crânio grande (comprimento do crânio = ~60 cm) e é caracterizado, entre outras minúcias anatômicas, pela “combinação de uma barra intertemporal relativamente curta e larga na qual os pós-orbitais se estendem por

todo o comprimento e o processo anterior do pós-parietal se estende por aproximadamente metade do comprimento” (Kammerer & Ordoñez, 2021, p. 23). Até 2013 o registro da espécie estava restrito ao Brasil, especificamente ao Rio Grande do Sul. Contudo, Abdala et al. (2013) constataram a presença de *Stahleckeria* na Formação Omingonde, Namíbia. Adicionalmente, Mancuso & Irmis (2019) descreveram uma porção de ulna proveniente da Formação Chañares, Argentina, e atribuíram o registro ao gênero *Stahleckeria*. Kammerer & Ordoñez (2021), embora reconhecendo a dificuldade de um diagnóstico a nível específico, sugeriram que esse material guarda extrema semelhança com o observado em *Stahleckeria potens* e pode indicar, portanto, que a espécie era amplamente distribuída geograficamente.

Jachaleria candelariensis

Outro stahleckeriídeo com ocorrência no Brasil é o gênero *Jachaleria* Bonaparte, 1971. Entre outros detalhes anatômicos, *Jachaleria* (comprimento máximo do crânio estimado em ~ 50cm) pode ser diagnosticado pela presença de um arco zigomático acentuadamente inclinado e dorsoventralmente estreito (Kammerer & Ordoñez, 2021). Duas espécies são geralmente consideradas válidas: a espécie-tipo *Jachaleria colorata* Bonaparte, 1971 e a espécie referida *Jachaleria candelariensis* Araújo & Gonzaga, 1980. Até o presente momento, *J. colorata* é endêmica da Argentina, enquanto *J. candelariensis* (figura 6) é endêmica do Brasil. O holótipo de *J. colorata*, um crânio (faltando a porção anterior do rosto) e mandíbula, foi coletado na Quebrada dos Jachaleros, na Província de San Juan, Argentina. Outro espécime atribuído a essa espécie consiste em um crânio quase completo em ótimo estado de preservação, mas que ainda aguarda descrição formal (Martínez et al., 1998, Ordoñez et al., 2019, Kammerer & Ordoñez, 2021).

O holótipo de *Jachaleria candelariensis*, proveniente de Candelária (RS), consiste em um crânio quase completo em excelente estado de preservação (um dos mais bem preservados materiais cranianos de kannemeyeriiformes), bem como vários elementos pós-cranianos. Numerosos espécimes coletados na localidade tipo, representando pelo menos quatro indivíduos, também foram referidos a essa espécie (Vega-Dias & Schultz, 2004, Kammerer & Ordoñez, 2021). Kammerer & Ordoñez (2021) enfatizam que, devido à natureza desses espécimes (muitos elementos pós-cranianos, pelo menos dois crânios, muitos em excelente estado

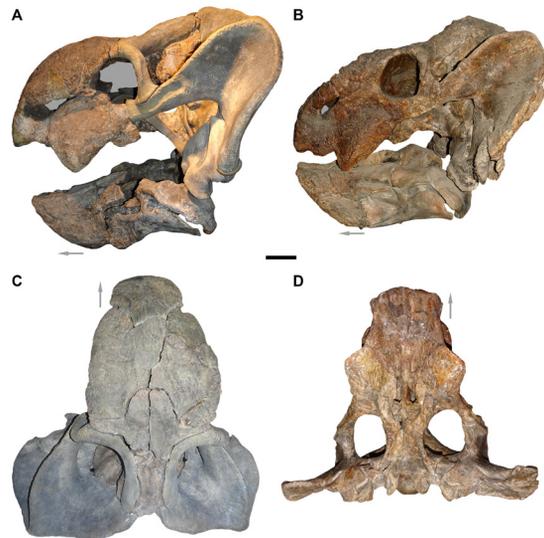


Figura 5. Crânios de *Stahleckeria potens*, espécimes: GPIT-PV-30792 (A e C) GPIT-PV-31384 (B e D). Vistas lateral esquerda (A e B), dorsal (C) e ventral (D). Escala: 5 cm. Fotografias: cortesia de Christian Kammerer

de preservação), *J. candelariensis* foi alvo de diversos estudos (listados no artigo referido anteriormente) e é, portanto, um dos mais bem conhecidos dicinodontes da América do Sul. Embora muito similar a *J. colorata*, *J. candelariensis* difere desta última devido à presença do processo caniniforme ventralmente orientado, bem como pela margem dorsal mais aguda do esquamosal na extremidade posterior do zigoma (Kammerer & Ordoñez, 2021).

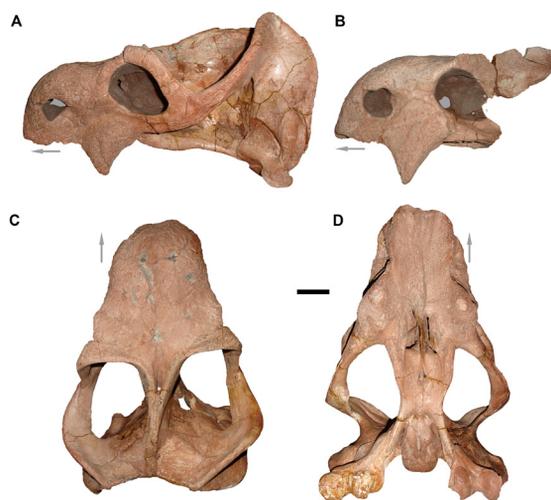


Figura 6. Crânios de *Jachaleria candelariensis*, espécimes: UFRGS PV0151T (A, C e D) e UFRGS PV0147T (B). Espécime em vistas lateral esquerda (A e B), dorsal (C) e ventral (D). Em (B) a imagem foi espelhada. Escala: 5 cm. Fotografias: cortesia de Christian Kammerer

Sangusaurus sp.

O terceiro kannemeyeriiforme do triássico brasileiro é o gênero *Sangusaurus* Cox 1969, diagnosticado por nasais alongados ateroposteriormente, elementos esses que apresentam uma desenvolvida crista mediana, que posteriormente termina em uma grande protuberância disposta sobre os frontais. Esse diagnóstico, contudo, é incerto, uma vez que a espécie tipo foi erigida com base em material fragmentário, o que dificulta uma comparação apropriada com o material brasileiro (Kammerer & Ordoñez, 2021). Duas espécies são reconhecidas: *S. edentatus* (espécie tipo) e *S. parringtonii*. O material brasileiro atribuído a *Sangusaurus*, CF-120 (figura 7), consiste em um crânio parcial (comprimento do crânio estimado em ~ 45 cm) que preserva a região orbital anterior e o rosto. O espécime foi coletado na Sanga Pascual, município de Bom Retiro, no estado do Rio Grande do Sul. Foi originalmente descrito por Peruzzo & Araújo-Barberena em 1995 como um registro do gênero *Ischigualastia*, atualmente considerado restrito à Argentina. A identificação taxonômica permaneceu incerta dada a natureza fragmentária dos espécimes do gênero, até que a descrição de um crânio bem preservado por Angielczyk et al. (2018) permitiu uma melhor avaliação da morfologia. Assim, Kammerer & Ordoñez (2021) sugeriram que CF-120 e *S. parringtonii* compartilham a supramencionada diagnose. Portanto, o espécime CF-120 é considerado uma ocorrência brasileira do gênero, a primeira fora da África — os materiais até então conhecidos são provenientes da Zâmbia e Tanzânia (Kammerer & Ordoñez, 2021).

Dinodontosaurus tener

Dinodontosaurus é o quarto gênero kannemeyeriiforme conhecido para o Triássico brasileiro. Seus primeiros — de muitos — espécimes foram coletados por von Huene e colaboradores em Chiniquá, Rio Grande do Sul entre, 1928 - 1929, e posteriormente atribuídos a duas espécies por von Huene (1935), *Dicynodon tener* e *Dicynodon turpior* (Morato, 2006, Maisch, 2021, Kammerer & Ordoñez, 2021). Enquanto esses primeiros espécimes eram majoritariamente elementos pós-cranianos, Tupi-Caldas (1936) descreveu o primeiro crânio substancialmente completo, erigindo um novo gênero e nova espécie: *Diodontosaurus pedroarum* (hoje *Dinodontosaurus*). Expedições posteriores, desta vez coordenadas por Llewellyn Ivor Price e Theodore White, realizadas entre 1936-1937, coletaram

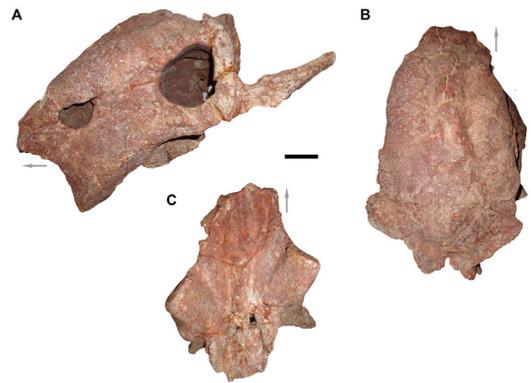


Figura 7. Crânio de *Sangusaurus* sp. (CF-120). Espécime em vistas lateral esquerda (A), dorsal (B) e ventral (C). Escala: 5 cm. Fotografias: cortesia de Christian Kammerer

diversos espécimes, entre eles MCZ VPRA-1670, com base no qual Romer (1943) descreveu o novo gênero e espécie *Dinodontosaurus oliveirai*. O desenvolvimento taxonômico posterior foi caótico, mas vale ressaltar que Cox (1968) descreveu *Dinodontosaurus brevisrostris* com base em material proveniente da Formação Chañares, Argentina. Em sua revisão taxonômica recente, Kammerer & Ordoñez (2021) consideraram como válidas apenas duas espécies, uma brasileira e outra argentina, *Dinodontosaurus tener* (figura 8) e *Dinodontosaurus brevisrostris*, respectivamente. Os espécimes brasileiros provêm da Supersequência Santa Maria (Schultz et al., 2020).

Com um crânio medindo cerca de 40 cm de comprimento em média, *Dinodontosaurus* é diagnosticado por uma combinação de caracteres, entre eles

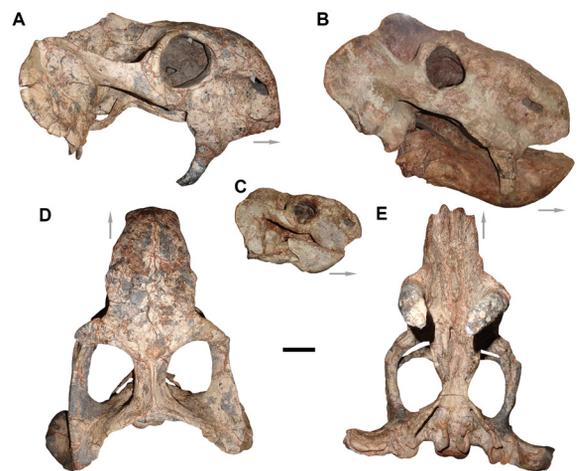


Figura 8. Crânios de *Dinodontosaurus tener*. Espécimes MPDC 592-126 (A, D e E), MCZ VPRA-1670 (B), e UFRGS PV0115T. Escala: 5 cm. Fotografias: cortesia de Christian Kammerer

frontais que possuem processos medianos anteriores “tab-like” pode ser traduzido como “em formato de aba”, presença de um curvado e alongado processo suborbital do pós-orbital, além da presença do processo caniniforme fortemente destacado do arco zigomático (Kammerer & Ordoñez, 2021). A presença de presas hipertrofiadas em indivíduos grandes de *Dinodontosaurus* (Vega-Dias et al., 2004, Kammerer & Ordoñez, 2021) contrasta com sua ausência em outros táxons triássicos brasileiros — *Stahleckeria*, *Jachaleria* e *Sangusaurus*. A espécie *D. tener* pode ser considerada diferente de *D. brevirostris* com base em várias características cranianas (discutidas em Kammerer & Ordoñez, 2021), como proporções da fenestra temporal e rostro (mais estreito transversalmente em *D. tener*), além da presença de uma constrição na barra intertemporal situada imediata e posteriormente ao fórame pineal.

Considerações paleobiológicas sobre os dicinodontes brasileiros

De forma geral, os dicinodontes são herbívoros, como sugere, por exemplo, a presença de um “bico” queratinoso, inferido com base na presença de forames que se distribuem na região rostral (Jasinoski & Chinsamy-Turan, 2012), bem como uma série de adaptações cranianas e mandibulares para herbivoria. Os dicinodontes brasileiros não destoavam de tal regra, mostrando claras adaptações para a herbivoria. Quanto ao porte dos dicinodontes brasileiros, apenas *Rastodon* é classificado como de pequeno porte. *Endothiodon*, *Sangusaurus* e *Dinodontosaurus* são classificados como de médio a grande porte. *Jachaleria* e *Stahleckeria*, por sua vez, são considerados de grande porte (Kammerer & Ordoñez, 2021). A seguir, discutimos o que há de apresentado na literatura quanto às especificidades de cada gênero brasileiro.

O pequeno dicinodonte *Rastodon procurvidens* (figura 9) exibe um par de pequenas presas curvadas para frente (i.e., procurvas), que poderiam ter sido utilizadas na alimentação, já que, durante o movimento palinal, a face labial das presas provavelmente fazia contato com a mandíbula (Boos et al., 2016). Simão-Oliveira et al. (2020) estudou a morfologia endocraniana de *R. procurvidens*, também estimando a massa corporal deste táxon, cerca de 1.9 quilogramas. De maneira geral, a morfologia endocraniana é consistente com um encéfalo sobretudo dedicado ao refinamento mecânico e ao movimento. Segundo Simão-Oliveira et al. (2020), o corpo pineal compu-

na fração considerável do volume do mesencéfalo de *R. procurvidens*. Em vida, tal estrutura abrigaria a glândula pineal e o olho parietal, com esse último funcionando como órgão fotorreceptor, auxiliando o animal a identificar a variação de luminosidade do ambiente. Um olho pineal bem desenvolvido é sugestivo de capacidades termorreguladoras melhoradas, de tal forma que podemos considerar que a fisiologia de *Rastodon procurvidens* respondia de forma eficiente às variações na temperatura e clima (Simão-Oliveira et al., 2020). Sem destoar dos dicinodontes a ele mais relacionados, *Rastodon procurvidens* exibe baixo grau de encefalização, conforme duas métricas investigadas por Simão-Oliveira et al. (2020). Adicionalmente, nesse táxon, a morfologia da orelha interna, relativamente pequena para um dicinodonte, é consistente com a interpretação de que se trata de um animal com destreza para realizar movimentos verticais com a cabeça, mas não tanto para movimentação horizontal, numa condição similar aos animais fossoriais (Simão-Oliveira et al., 2020). Além disso, a orientação da orelha interna sugere que a cabeça era levemente posicionada para baixo em vida. Benoit et al. (2018) haviam sugerido que os recessos maxilares comprimidos dos dicinodontes são um reflexo do superdesenvolvimento das presas, e que o alargamento desses recessos em diversos táxons está associado à perda das presas e desenvolvimento dos processos caniniformes (e.g., bidentálios). Em *R. procurvidens* as presas são pequenas e os recessos são bem desenvolvidos, descomprimidos, reforçando o padrão descrito pelo referido trabalho, como ressalta Simão-Oliveira et al. (2020).

Entre os dicinodontes, *Endothiodon* é particularmente interessante, uma vez que apresenta



Figura 9. Reconstrução artística do dicinodonte permiano *Rastodon procurvidens* (primeiro plano) e do dicinodonte triássico *Jachaleria candelariensis* (ao fundo). Silhueta de um ser humano de 1.76 metros de altura. Artista: Voltaire Dutra Paes Neto

múltiplas fileiras de dentes, quando a maioria dos dicinodontes têm dentição reduzida (Olroyd et al., 2021). Por sinal, sugere-se que no gênero *Endothiodon* as restrições impostas pela evolução de adaptações ao movimento palinal tenham sido quebradas, uma vez que esses dicinodontes seriam capazes de realizar movimentos transversais das arcadas (Cox & Angielczyk, 2015). Debruçando-se sobre a evolução da condição observada no gênero, Olroyd et al. (2021) concluíram que: as múltiplas fileiras de dentes desenvolvem-se devido a migração labial dos dentes e seus alvéolos, uma condição única entre tetrápodes (uma conclusão que se aplica pelo menos a *E. bathystoma*). Adicionalmente, fileiras de dentes são menos comuns na arcada dentária superior do que na inferior, devido a uma menor migração labial na primeira se comparada à segunda. Por fim, *Endothiodon* exibe fileiras adicionais de dentes no dentário, situados distalmente, e que serviam provavelmente à função de fazer contato contínuo entre as almofadas palatinas e os dentes mandibulares durante o movimento postero-lateral de mastigação. *Endothiodon* também era único entre os amniotas, extintos ou viventes, na conformação morfológica da região occipital, quadrado, mandíbula e porção anterior do palato, o que talvez permita inferir que se tratava de um herbívoro bastante especializado, cuja alimentação baseava-se em uma limitada variedade de matéria vegetal (Cox & Angielczyk, 2015). Outra contribuição importante para o entendimento do gênero *Endothiodon* avaliou a anatomia do labirinto ósseo e fez estimativas da massa corporal para o gênero. Nesse estudo, Araújo et al. (2018) notam que *Endothiodon cf. bathystoma* exibe canais semicirculares de excentricidade elevada e quase ortogonais, conformação consistente com especialização para movimentos rápidos com a cabeça, comuns ao comportamento de forrageio e processamento de alimentação. Adicionalmente, Araújo et al. (2018) estimaram a massa dos espécimes estudados (três ao todo) entre 116 a 182 quilogramas. Uma vez que *Endothiodon* é abundante nos depósitos Permianos de Moçambique, Araújo et al. (2018) sugerem que eles seriam os equivalentes paleozoicos dos atuais grandes mamíferos pastadores africanos.

Morato (2006) fez uma série de contribuições importantes para a compreensão morfofuncional do gênero *Dinodontosaurus*. Nesse gênero, como para outros dicinodontes, o corte do alimento

seria realizado entre o limite anterior do processo caniniforme e o dentário, quando do movimento de retração da mandíbula. Morato (2006) observa, ainda, que possivelmente o alimento seria triturado por meio da oposição contra o palato. A conformação das margens anteriores das arcadas é arranjada de tal forma que o bico poderia realizar uma função de tesoura. Dada a corpulência de *Dinodontosaurus*, bem como a conformação da musculatura e a robustez da mandíbula, é provável que esses animais se alimentassem de matéria vegetal mais dura. Morato (2006) ressalta, entretanto, que os filhotes talvez se alimentassem de matéria vegetal menos rígida, dado a performance reduzida de sua musculatura em comparação aos adultos, e ainda especula que talvez os progenitores fornecessem alimento pré-mastigado.

Adicionalmente, Morato (2006) também investigou a função das presas caniniformes em *Dinodontosaurus*. O autor concluiu que as presas têm caráter de ornamentação, tendo em vista que as análises morfofuncionais realizadas por ele sugerem que os *Dinodontosaurus* não poderiam utilizar suas presas para alimentação ou defesa, devido à impossibilidade de utilizá-las com a mandíbula aberta. Outra revelação importante diz respeito ao teste de uma hipótese proposta por Cruickshank (1978), segundo a qual dicinodontes poderiam ser bípedes facultativos, análogos às preguiças terrícolas. Entretanto, Morato (2006) e Morato et al. (2008) rejeitaram essa hipótese (pelo menos quanto ao gênero *Dinodontosaurus*), pois a morfologia geral, localização do centro de massa, bem como indicadores de habilidades atléticas, refutam a analogia com as preguiças terrícolas, sendo compatíveis com um animal quadrúpede.

Morato (2006) também estimou, com base em silhuetas tridimensionais geradas por computador, que os adultos de *Dinodontosaurus* poderiam atingir 300 Kg, e seriam animais ramoneadores não-seletivos, uma vez que os indivíduos do gênero exibem rosto relativamente largo e um occiput reto, sugestivo de animais que forrageiam vegetação à altura da cabeça. No que diz respeito à postura, os membros anteriores se dispunham conforme a condição plesiomórfica (abduzida), enquanto os posteriores se adequavam a uma condição derivada, aduzidos (Morato, 2006). Essa condição provavelmente se aplica aos outros táxons do Triássico brasileiro (Francischini, 2014). Finalmente, ainda há sugestão de comportamento gregário para o gênero *Dinodontosaurus*. Ugalde et

al. (2020) reportaram fósseis em associação de pelo menos seis indivíduos juvenis atribuíveis ao referido gênero *Dinodontosaurus*. Após considerações tafonômicas pertinentes (e.g., aglomeração por transporte), Ugalde et al. (2020) sugerem que o registro é consistente com juvenis em associação, que morreram devido abandono, nutrição insuficiente ou doenças, fortemente sugerindo comportamento gregário em *Dinodontosaurus*.

Francischini (2014) levanta uma série de informações importantes sobre o gênero *Jachaleria* (figura 9). Surkov & Benton (2004) sugeriram, com base na proporcionalidade entre largura e altura do occiput, que *Jachaleria* seria um ramoneador, talvez habitante de ambientes fechados (e.g., florestas). Adicionalmente, Morato et al. (2007) ressaltam que, dado sua mandíbula alongada e mais baixa (em comparação com *Dinodontosaurus* e *Stahleckeria*), os *Jachaleria* se alimentariam de matéria vegetal mais macia do que os outros dois gêneros recém mencionados. Assim como *Stahleckeria* e *Sangusaurus*, *Jachaleria* é um gênero de animais edêntulos. Francischini (2014) sugere que os processos caniniformes presentes nesses táxons pudessem estar cobertos por material queratinoso, e, portanto, poderiam desempenhar um papel ecológico similar ao das presas, seja ele qual for. O autor ainda informa que o palato secundário de *Jachaleria candelariensis* é bastante ossificado e rugosidades em sua superfície indicam a presença de uma cobertura queratinosa, contra a qual o material vegetal seria apresentado e processado em partículas menores.

Angielczyk et al. (2018) estudaram a morfologia funcional e sistema de alimentação do gênero *Sangusaurus* (Fig. 10) com base em espécimes atribuídos à espécie *Sangusaurus parringtonii*. Comparado à maioria dos dicinodontes, *S. parringtonii* tinha uma mordida relativamente poderosa, como sugere o rosto desenvolvido e alto, bem como o occiput transversalmente alargado. A mandíbula também exhibe adaptações no sentido de resistir ao forte estresse mecânico gerado pela mordida. Das pré-maxilas, dentários e maxilas há uma série de proeminentes e profundas rugosidades, provavelmente resultante do remodelamento ósseo sob a ranfoteca, talvez induzido pelas forças consideráveis atuantes durante o processo de alimentação. No palato secundário e ao longo das margens interiores do bico, há elevações que provavelmente eram cobertas pela ranfoteca e seriam usadas para cortar material vegetal através do movimento vertical



Figura 10. Reconstrução artística do dicinodonte triássico *Sangusaurus*. Artista: Voltaire Dutra Paes Neto

entre as arcadas, com uma leve componente palinal. Adicionalmente, Angielczyk et al. (2018) discutem que a cavidade oral de *S. parringtonii* é expandida transversalmente, algo que seria ainda mais exagerado graças à cobertura queratinosa, sugerindo possível dissipação das forças de mastigação em uma componente de movimento transversal. Os autores argumentam, então, que esse sistema morfofuncional único presente em *Sangusaurus* representa uma forma alternativa de explorar a vegetação triássica subsequente ao evento de extinção P-Tr. As conclusões gerais de Angielczyk et al. (2018) talvez se apliquem ao gênero *Sangusaurus*, e, portanto, ao *Sangusaurus* sp. brasileiro, mas claro que especificidades poderiam existir.

Quando comparado aos outros três gêneros triássicos com ocorrência no Brasil, *Stahleckeria* (figura 11) tem sido menor foco de estudos. No que se refere à sua alimentação, provavelmente forrageava matéria vegetal mais rígida, como *Dinodontosaurus* (Francischini, 2014). Um aspecto interessante sobre *Stahleckeria* é que desde sua descrição por Von Huene (1935), tem-se notado aspectos paleopatológicos. Vega & Maisch (2013) discutiram as possíveis patologias observadas em *Stahleckeria*. Estudando um esqueleto compósito, os autores identificaram na escápula uma lesão consistente com um cisto de inclusão epidermal ou que pode ter sido gerada por avulsão muscular. Na porção distal do úmero e do fêmur do mesmo espécime, irregularidades, rugosidades e protuberâncias poderiam ter sido causadas por doença hidática. Ainda sobre o úmero, é possível que as lesões tenham resultado de avulsão muscular. A lesão distal no fêmur também é consistente com osteomielite, o mesmo sendo sugerido para lesões na porção proximal da tíbia. Infecções fúngicas também poderiam ter sido responsáveis por algumas dessas lesões nos mencionados elementos apendiculares.



Figura 11. Reconstrução artística do dicinodonte triássico *Stahleckeria*. Artista: Voltaire Dutra Paes Neto

Conclusões e perspectivas futuras

Os dicinodontes foram importantes componentes das faunas permianas e triássicas, tendo evoluído considerável diversidade e disparidade morfológica, embora mantendo uma arquitetura comum adaptada para a herbivoria. Embora os dicinodontes triássicos brasileiros sejam conhecidos há bastante tempo, os registros permianos são relativamente recentes. A paleontologia de dicinodontes brasileiros ainda tem muito a realizar, certamente. A seguir, exemplificamos alguns caminhos que podem ser tomados.

Em primeiro lugar, há o fato de que o esqueleto pós-craniano de *Rastodon procurvidens* aguarda descrição. É particularmente importante que a descrição seja realizada. Se *Rastodon* é de fato um emidopóideo basal como tem sido recentemente sugerido (Macungo et al., 2022), seu esqueleto como um todo se torna muito mais relevante para entender a partir de qual plano corporal básico evoluíram táxons especializados como os cistecefalídeos. Apesar de suas autapomorfias, o crânio de *Rastodon* é bastante generalizado para os padrões dicinodontes. Será que o esqueleto pós-craniano seguirá o mesmo padrão? É uma pergunta que precisa ser respondida.

Outra linha investigativa ainda envolve o dicinodonte *Rastodon procurvidens*. Dado que a posição filogenética de *Rastodon* tem implicações evolutivas importantes para a origem de Bidentalia (Boos et al., 2016), como já discutimos aqui, é preciso buscar mais características que possam ajudar a ter mais precisão no posicionamento filogenético do táxon, ou seja, a busca por eventuais sinapomorfias. O uso de tomografia computadorizada seria de grande ajuda, uma vez que a região palatal e occipital contém caracteres informativos (Kammerer & Ordoñez, 2021), que não são facilmente acessados

externamente, ou até mesmo são impossíveis de visualizar, dada a oclusão da mandíbula contra o palato. Enquanto escrevemos, há um estudo sendo desenvolvido justamente nesse sentido (Da Silva et al., in prep.).

Adicionalmente, Araújo et al. (2022) chamaram atenção para uma avaliação mais sistemática da pila antótica em dicinodontes. Devido sua fragilidade e posição dentro do basicrânio, ela tem sido pouco explorada na literatura. Como ressaltam Araújo et al., a pila antótica tem função, em alguns lagartos e arcossauros, como sítio de ancoragem para músculos que auxiliam na movimentação dos olhos. Portanto, estudar a pila antótica é investigar a função oculomotora. Particularmente interessante é a sugestão de Surkov & Benton (2004) de que dicinodontes do Triássico não possuíam pila antótica ossificada. Com o emprego de tomografia computadorizada, seria possível avaliar se esse é ou não o caso. Táxons brasileiros do triássico poderiam fornecer o material de base para uma avaliação inicial. O ideal, contudo, é uma grande amostragem, contendo o maior número de táxons possível, já que variação interespecífica pode estar presente.

A paleontologia de dicinodontes brasileiros ainda pode contribuir de outras maneiras. Por exemplo, persiste o enigma da origem dos bidentálios. Eles tiveram sua origem no continente africano, ou teriam surgido em outro lugar e só então migrado para lá? Dado que a origem dos bidentálios provavelmente se deu no Guadalupiano (Kammerer & Ordoñez, 2021) e que no Brasil a Formação Rio do Rasto tem depósitos dessa época, a prospecção e coleta nesses depósitos pode, eventualmente, acabar revelando um bidentálio basal Guadalupiano fora do continente africano, como se pensava que fosse o caso de *Rastodon procurvidens* (Boos et al., 2016).

Adicionalmente, os esforços de coleta em depósitos permianos do Brasil podem acabar revelando uma diversidade até então escondida. Os únicos registros brasileiros até agora são de um endotiodonte (*Endothidon*) e um emidopóideo (*Rastodon*), mas é bastante plausível que também existiram aqui membros de outras linhagens de dicinodontes. Dada a relação que se faz entre a fauna da Formação Rio do Rasto e a Biozona *Tapinocephalus* da Bacia do Karoo (Kammerer & Ordoñez, 2021), não seria surpresa se fossem coletados outros emidopóideos, pilecefalídeos e dicinodontes basais (Day & Rubidge, 2020). Aliás, isso talvez resultasse na diminuição da diferença no número de ocorrências de dicio-

nodontes que observamos quando comparamos as faunas permianas e triássicas brasileiras, pois essa última tem pelo menos o dobro de ocorrências de gêneros da primeira, sem falar no prolífico número de espécimes triássicos.

Embora haja a possibilidade de que de fato os dicinodontes eram pouco numerosos aqui durante o permiano, ou que simplesmente o registro fóssil ainda não possa refletir a diversidade pretérita, vale a pena reforçar os esforços de coleta (com maior detalhe estratigráfico) em depósitos permianos, pois pode ser o caso de que haja toda uma riqueza de dicinodontes ainda por ser descoberta.

Taxonomia CRediT: • Contribuição dos autores: Conceitualização; Curadoria de dados; Análise formal; Investigação; Metodologia; Validação; Visualização; Escrita – rascunho original; Escrita – revisão & edição – João Lucas da Silva, Voltaire Dutra Paes Neto, Mateus Anilson Costa Santos, Felipe Lima Pinheiro. Conceitualização; Administração do projeto; Recursos; Supervisão; Escrita – revisão & edição: João Lucas da Silva, Voltaire Dutra Paes Neto, Mateus Anilson Costa Santos, Felipe Lima Pinheiro. Investigação; Metodologia; Validação; Visualização; Escrita – rascunho original - João Lucas da Silva, Voltaire Dutra Paes Neto, Mateus Anilson Costa Santos, Felipe Lima Pinheiro. • Conflitos de interesse: Os autores certificam que não têm interesse comercial ou associativo que represente um conflito de interesses em relação ao manuscrito. • Aprovação ética: Não aplicável. • Disponibilidade de dados e material: Disponível no próprio texto. • Reconhecimentos: Consignam-se agradecimentos aos revisores pelas contribuições críticas durante a elaboração do manuscrito. • Financiamento: Coordenação de Apoio a Pessoal de Nível Superior (CAPES), 001.

Referências

- Abdala, F., Marsicano, C. A., Smith, R. M., & Swart, R. (2013). Strengthening Western Gondwanan correlations: a Brazilian Dicynodont (Synapsida, Anomodontia) in the Middle Triassic of Namibia. *Gondwana Research*, 23(3), 1151-1162. doi: 10.1016/j.gr.2012.07.011.
- Angielczyk, K. D., & Kammerer, C. F. (2017). The cranial morphology, phylogenetic position and biogeography of the upper Permian Dicynodont *Compsonodon helmoedi* van Hoepen (Therapsida, Anomodontia). *Papers in Palaeontology*, 3(4), 513-545. doi: 10.1002/spp2.1087.
- Angielczyk, K. D., & Kurkin, A. A. (2003). Phylogenetic analysis of Russian Permian Dicynodonts (Therapsida: Anomodontia): implications for Permian biostratigraphy and Pangaea biogeography. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 139(2), 157-212. doi: 10.1046/j.1096-3642.2003.00081.x.
- Angielczyk, K. D., & Rubidge, B. S. (2010). A new pylaecephalid Dicynodont (Therapsida, Anomodontia) from the *Tapinocephalus* assemblage zone, Karoo basin, Middle Permian of South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(5), 1396-1409. doi: 10.1080/02724634.2010.501447.
- Angielczyk, K. D., & Rubidge, B. S. (2013). Skeletal morphology, phylogenetic relationships and stratigraphic range of *Eosimops newtoni* Broom, 1921, a pylaecephalid Dicynodont (Therapsida, Anomodontia) from the Middle Permian of South Africa. *Journal of Systematic Palaeontology*, 11(2), 191-231. doi: 10.1080/14772019.2011.623723.
- Angielczyk, K. D., Hancox, P. J., & Nabavizadeh, A. (2018). A redescription of the Triassic kannemeyeriiform Dicynodont *Sangusaurus* (Therapsida, Anomodontia), with an analysis of its feeding system. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 37(sup1), 189-227. doi: 10.1080/02724634.2017.1395885.
- Angielczyk, K. D., Huertas, S., Smith, R. M., Tabor, N. J., Sidor, C. A., Steyer, J. S., ... & Gostling, N. J. (2014). New Dicyodonts (Therapsida, Anomodontia) and updated tetrapod stratigraphy of the Permian Ruhuhu Formation (Songea Group, Ruhuhu Basin) of southern Tanzania. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34(6), 1408-1426. doi: 10.1080/02724634.2014.880448.
- Angielczyk, K. D., Liu, J., & Yang, W. (2021). A redescription of *Kumpania scopulosa*, a bidentalian Dicynodont (Therapsida, Anomodontia) from the ?Guadalupian of northwestern China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 41(1), e1922428. doi: 10.1080/02724634.2021.1922428.
- Araújo, D. C., & Gonzaga, T. D. (1980). *Uma nova espécie de Jachaleria (Therapsida, Dicyodontia) do Triássico do Brasil*. In Actas del II Congreso Argentino de Paleontología y Biostratigrafía/I Congreso Latinoamericano de Paleontología (Vol. 1, pp. 159-174).
- Araújo, R., Fernandez, V., Rabbitt, R. D., Ekdale, E. G., Antunes, M. T., Castanhinha, R., ... & Martins, R. M. (2018). *Endothiodon cf. bathystoma* (Synapsida: Dicyodontia) bony labyrinth anatomy, variation and body mass estimates. *PLoS One*, 13(3), e0189883. doi: 10.1371/journal.pone.0189883.
- Araújo, R., Macungo, Z., Fernandez, V., Chindebvu, E. G., & Jacobs, L. L. (2022). *Kembawacela yajwayeyi* n. sp., a new cistecephalid species (Dicyodontia: Emydopoidea) from the Upper Permian of Malawi. *Journal of African Earth Sciences*, 196,

Agradecimentos

Os autores M. A. C. Santos e J. L. da Silva agradecem à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo financiamento. Os autores agradecem a Christian Kammerer, Alessandra Boos, Agustín Martinelli e Juan Escobar pelas imagens gentilmente cedidas, bem como ao Museu Municipal Aristides Carlos Rodrigues pelas reconstruções artísticas cedidas. F. L. Pinheiro agradece ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, CNPq [processo 316811/2021-1] e V. D. Paes Neto agradece à Fundação Lemann pela Harvard-Lemann Researcher Grant.

104726. doi: 10.1016/j.jafrearsci.2022.104726.
- Benoit, J., Angielczyk, K. D., Miyamae, J. A., Manger, P., Fernandez, V., & Rubidge, B. (2018). Evolution of facial innervation in anomodont therapsids (Synapsida): Insights from X-ray computerized microtomography. *Journal of morphology*, 279(5), 673-701. doi: 10.1002/jmor.20804.
- Bonaparte, J. F. (1971). *Annotated list of the South American Triassic tetrapods*. In Proceedings and Papers of the 2nd Gondwana Symposium. (pp. 665-682).
- Boos, A. D. S., Kammerer, C. F., Schultz, C. L., & Neto, V. P. (2015). A tapinocephalid dinocephalian (Synapsida, Therapsida) from the Rio do Rasto Formation (Paraná Basin, Brazil): taxonomic, ontogenetic and biostratigraphic considerations. *Journal of South American Earth Sciences*, 63, 375-384. doi: 10.1016/j.jsames.2015.09.003.
- Boos, A. D., Kammerer, C. F., Schultz, C. L., Soares, M. B., & Ilha, A. L. (2016). A new Dicynodont (Therapsida: Anomodontia) from the Permian of southern Brazil and its implications for bidentalian origins. *PLoS One*, 11(5), e0155000. doi: 10.1371/journal.pone.0155000.
- Boos, A. D., Schultz, C. L., Vega, C. S., & Aumond, J. J. (2013). On the presence of the Late Permian Dicynodont *Endothiodon* in Brazil. *Palaeontology*, 56(4), 837-848. doi: 10.1111/pala.12020.
- Broom, R. (1913). On some new genera and species of dicynodont reptiles, with notes on a few others. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 32, 441-457.
- Castanhinha, R., Araujo, R., Junior, L. C., Angielczyk, K. D., Martins, G. G., Martins, R. M., ... & Wilde, F. (2013). Bringing Dicynodonts back to life: paleobiology and anatomy of a new emydopoid genus from the Upper Permian of Mozambique. *PLoS One*, 8(12), e80974. doi: 10.1371/journal.pone.0080974.
- Cox, C. (1969). Two new Dicynodonts from the Triassic Ntawere Formation, Zambia. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology*, 17, 255-294.
- Cisneros, J. C., Abdala, F., Atayman-Güven, S., Rubidge, B. S., Şengör, A. C., & Schultz, C. L. (2012). Carnivorous dinocephalian from the Middle Permian of Brazil and tetrapod dispersal in Pangaea. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(5), 1584-1588. doi: 10.1073/pnas.111597510.
- Cluver, M. A. (1974). The skull and mandible of a new cistecephalid dicynodont. *Annals of the South African Museum*, 64, 137-155.
- Cluver, M. A., & GM, K. (1983). A reassessment of the relationships of Permian Dicynodontia (Reptilia, Therapsida) and a new classification of Dicynodonts. *Annals of the South African Museum*, 91, 195-273.
- Cluver, M. A., & Hotton, N. III. (1981). The genera *Dicynodon* and *Diictodon* and their bearing on the classification of the Dicynodontia (Reptilia, Therapsida). *Annals of the South African Museum*, 83, 99-146.
- Cox, C. B., & Angielczyk, K. D. (2015). A new *Endothiodont* Dicynodont (Therapsida, Anomodontia) from the Permian Ruhuhu Formation (Songea Group) of Tanzania and its feeding system. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35(4), e935388. doi: 10.1080/02724634.2014.935388.
- Cruikshank, A. R. I. (1978). Feeding adaptations in Triassic Dicynodonts. *Palaeontologia africana*, 21, 121-132.
- Day, M. O., & Rubidge, B. S. (2020). Biostratigraphy of the *Tapinocephalus* assemblage zone (Beaufort group, Karoo Supergroup), South Africa. *South African Journal of Geology*, 123(2), 149-164. doi: 10.25131/sajg.123.0012.
- Day, M. O., & Smith, R. M. H. (2020). Biostratigraphy of the *Endothiodon* Assemblage Zone (Beaufort Group, Karoo Supergroup), South Africa. *South African Journal of Geology*, 123(2), 165-180. doi: 10.25131/sajg.123.0011.
- de Simão-Oliveira, D., Kerber, L., & L Pinheiro, F. (2020). Endocranial morphology of the Brazilian Permian Dicynodont *Rastodon procurvidens* (Therapsida: anomodontia). *Journal of Anatomy*, 236(3), 384-397. doi: 10.1111/joa.13107.
- Dias, E. V., Silva, S. D. D., & Schultz, C. L. (2020). A new short-snouted rhinesuchid from the Permian of southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 23(2), 98-122.
- Dias-da-Silva, S. (2012). Middle-Late Permian tetrapods from the Rio do Rasto Formation, southern Brazil: A biostratigraphic reassessment. *Leithaia*, 45(1), 109-120. doi: 10.1111/j.1502-3931.2011.00263.x.
- Francischini Filho, H. R. (2014). Paleobiologia de *Jachaleria Candelariensis* Araújo & Gonzaga, 1980 e comentários sobre a termorregulação em Dicynodontia.
- Fröbisch, J. (2009). Composition and similarity of global anomodont-bearing tetrapod faunas. *Earth-Science Reviews*, 95(3-4), 119-157. doi: 10.1016/j.earscirev.2009.04.001.
- Gastaldo, R. A., Kamo, S. L., Neveling, J., Geissman, J. W., Looy, C. V., & Martini, A. M. (2020). The base of the Lystrosaurus Assemblage Zone, Karoo Basin, predates the end-Permian marine extinction. *Nature Communications*, 11(1), 1-8. doi: 10.1038/s41467-020-15243-7.
- Huene, F. Von. (1935). Die fossilen Reptilien des Südamerikanischen Gondwanalandes. Ergebnisse der Sauriergrabungen in Südbrasilien 1928-29. 1. Ordnung Anomodontia. 92pp., Munich (C. H. Beck'sche Verlagsbuchhandlung).
- Ilha, A. L. R., & Dias-da-Silva, S. (2010). Novo registro de dicynodonte (Therapsida: Anomodontia) na Formação Rio do Rasto (Guadalupeano da Bacia do Paraná). *Paleo RS*, 2010.
- Jasinowski, S. C., & Chinsamy-Turan, A. (2012). Biological inferences of the cranial microstructure of the Dicynodonts *Oudenodon* and *Lystrosaurus*. *Forerunners of Mammals. Radiation, Histology, Biology*, 148-176.
- Kammerer, C. F. (2018). The first skeletal evidence of a Dicynodont from the lower Elliot Formation of South Africa. *Palaeontologia africana*, 52, 102-128.
- Kammerer, C. F. (2019a). A new Dicynodont (Anomodontia: Emydopoidea) from the terminal Permian of KwaZulu-Natal, South Africa. *Palaeontologia africana*, 53, 179-191.

- Kammerer, C. F. (2019b). Revision of the Tanzanian Dicynodont *Dicynodon huenei* (Therapsida: Anomodontia) from the Permian Usili formation. *PeerJ*, 7, e7420. doi: 10.7717/peerj.7420.
- Kammerer, C. F., & Angielczyk, K. D. (2009). A proposed higher taxonomy of anomodont therapsids. *Zootaxa*, 2018(1), 1-24. doi: 10.11646/ZOOTAXA.2018.1.1.
- Kammerer, C. F., & de los Angeles Ordoñez, M. (2021). Dicynodonts (Therapsida: Anomodontia) of South America. *Journal of South American Earth Sciences*, 108, 103171. doi: 10.1016/j.jsames.2021.103171.
- Kammerer, C. F., & Smith, R. M. (2017). An early geikiid Dicynodont from the *Tropidostoma* Assemblage Zone (late Permian) of South Africa. *PeerJ*, 5, e2913. doi: 10.7717/peerj.2913.
- Kammerer, C. F., Angielczyk, K. D., & Fröbisch, J. (2011). A comprehensive taxonomic revision of *Dicynodon* (Therapsida, Anomodontia) and its implications for Dicynodont phylogeny, biogeography, and biostratigraphy. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31(sup1), 1-158. doi: 10.1080/02724634.2011.627074.
- Kammerer, C. F., Fröbisch, J., & Angielczyk, K. D. (2013). On the validity and phylogenetic position of *Eubrachiosaurus browni*, a kannemeyeriiform Dicynodont (Anomodontia) from Triassic North America. *PLoS One*, 8(5), e64203. doi: 10.1371/journal.pone.0064203.
- King, G. M. (1989). *Dicynodonts: a study in palaeobiology*. London, Chapman & Hall, 233p.
- King, G. M. (1994). The early anomodont *Venjukovia* and the evolution of the anomodont skull. *Journal of Zoology*, 232(4), 651-673. doi: 10.1111/j.1469-7998.1994.tb04620.x.
- King, G. M., Oelofsen, B. W., & Rubidge, B. S. (1989). The evolution of the Dicynodont feeding system. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 96(2), 185-211. doi: 10.1111/j.1096-3642.1989.tb01826.x.
- Langer, M. C., Eltink, E., Bittencourt, J. S., & Rohn, R. (2002). Serra do Cadeado, PR. Uma janela paleobiológica para o Permiano continental Sul-americano. In: Winge, M., Schobbenhaus, C., Souza, C. R. G., Fernandes, A. C. S., Berrert-Born, M., & Queiroz, E. T. (Eds.) (2002). *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil*. URL: https://sigep.eco.br/sitio007/sitio007_impresso.pdf. Acesso 05.07.2023.
- Macungo, Z., Benoit, J., Fernandez, V., & Araújo, R. (2022). X-ray microcomputed and synchrotron tomographic analysis of the basicranial axis of emydopoid Dicynodonts: implications for fossoriality and phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society*. doi: 10.1093/zoolinnean/zlac033.
- Macungo, Z., Loidé, I., Zunguza, S., Nhamutole, N., Maharaj, I. E. M., Mugabe, J., ... & Araújo, R. (2020). *Endothiodon* (Therapsida, Anomodontia) specimens from the middle/late Permian of the Metangula Graben (Niassa Province, Mozambique) increase complexity to the taxonomy of the genus. *Journal of African Earth Sciences*, 163, 103647. doi: 10.1016/j.jafrearsci.2019.103647.
- Macungo, Z., Benoit, J., Fernandez, V., & Araújo, R. (2022). X-ray microcomputed and synchrotron tomographic analysis of the basicranial axis of emydopoid Dicynodonts: implications for fossoriality and phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society*. doi: 10.1093/zoolinnean/zlac033.
- Maisch, M. W. (2021). An unusual historic Dicynodont specimen (Therapsida: Dicynodontia) from the *Dinodontosaurus* assemblage zone of the Santa Maria formation (Middle Triassic) of Rio Grande do Sul, Brazil. *PalZ*, 95(1), 129-144. doi: 10.1007/s12542-020-00525-8.
- Malabarba, M. C., Abdala, F. E. R. N. A. N. D. O., Weiss, F. E., & Perez, P. A. (2003). New data on the late Permian vertebrate fauna of Posto Queimado, Rio do Rasto Formation, southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 6, 49-54.
- Mancuso, A. C., & Irmis, R. B. (2019). The Large-Bodied Dicynodont *Stahleckeria* (Synapsida, Anomodontia) from the Upper Triassic (Carnian) Chañares Formation (Argentina); New Data for Triassic Gondwanan Biogeography. *Ameghiniana*, 57(1), 45-57. doi: 10.5710/AMGH.20.12.2019.3302.
- Martínez, R. N., Milana, J. P., & Alcober, O. (1998). Nuevos hallazgos de paleovertebrados en la base de la Formación Los Colorados (Triásico Superior), de la Provincia de San Juan: importancia estratigráfica y paleofaunística. *Acta Geológica Lilloana*, 18, 167.
- Modesto, S., Rubidge, B., Visser, I., & Welman, J. (2003). A new basal Dicynodont from the Upper Permian of South Africa. *Palaeontology*, 46(1), 211-223. doi: 10.1111/1475-4983.00295.
- Morato, L., Schultz, C. L., Vega-Dias, C., Silva, F. D., & Kindlein Jr, W. I. L. S. O. N. (2008). Discussing a myth: biomechanical comparisons between *Dinodontosaurus* (Synapsida, Dicynodontia) and extinct ground sloths. *Arquivos do Museu Nacional*, 66(1), 145-154.
- Morato, L. (2006). *Dinodontosaurus (Synapsida, Dicynodontia): reconstruções morfológicas e aspectos biomecânicos*. Porto Alegre, Brazil: Universidade Federal do Rio Grande do Sul. (Unpubl. M. Sc. Thesis).
- Olroyd, S. L., LeBlanc, A. R., Araújo, R., Angielczyk, K. D., Duhamel, A., Benoit, J., & Amaral, M. (2021). Histology and μ CT reveal the unique evolution and development of multiple tooth rows in the synapsid *Endothiodon*. *Scientific Reports*, 11(1), 1-23. doi: 10.1038/s41598-021-95993-6.
- Olroyd, S. L., Sidor, C. A., & Angielczyk, K. D. (2017). New materials of the enigmatic Dicynodont *Abajudon kaayai* (Therapsida, Anomodontia) from the lower Madumabisa Mudstone Formation, middle Permian of Zambia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 37(6), e1403442. doi: 10.1080/02724634.2017.1403442.
- Ordoñez, M. D. L. A., Cassini, G. H., Vizcaíno, S. F., & Marsicano, C. A. (2019). A geometric morphometric approach to the analysis of skull shape in Triassic Dicynodonts (Therapsida, Anomodontia) from South America. *Journal of Morphology*, 280(12), 1808-1820. doi: 10.1002/jmor.21066.
- Owen, R. (1845). Description of certain Fossil Crania,

- discovered by AG Bain, Esq., in Sandstone Rocks at the South-eastern Extremity of Africa, referable to different species of an extinct genus of Reptilia (*Dicynodon*), and indicative of a new Tribe or Sub-order of Sauria. *Quarterly Journal of the Geological Society*, 1(1), 318-322. doi: 10.1144/GSL.JGS.1845.01.001.73.
- Owen, R. (1860). On the orders of fossil and recent Reptilia and their distribution in time. *Report of the British Association for the Advancement of Science*, 1859, 153-166.
- Owen, R. (1876). *Descriptive and illustrated catalogue of the fossil Reptilia of South Africa in the collection of the British Museum*. British Museum.
- Pacheco, C. P., Eltink, E., Müller, R. T., & Dias-da-Silva, S. (2017). A new Permian temnospondyl with Russian affinities from South America, the new family Konzhukoviidae, and the phylogenetic status of Archegosauroida. *Journal of Systematic Palaeontology*, 15(3), 241-256. doi: 10.1080/14772019.2016.1164763.
- Peruzzo, C. S., & Araújo-Barberena, D. C. (1995). Sobre a ocorrência do gênero *Ischigualastia* Cox, 1962 na Formação Santa Maria, Triássico do Rio Grande do Sul. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 67(2), 175-182.
- Ray, S. (2000). Endothiodont Dicynodonts from the late Permian Kundaram formation, India. *Palaeontology*, 43(2), 375-405. doi: 10.1111/1475-4983.00132.
- Romer, A. S. (1943). *Recent mounts of fossil reptiles and amphibians in the Museum of Comparative Zoology*. Museum of Comparative Zoology.
- Schultz, C. L., Martinelli, A. G., Soares, M. B., Pinheiro, F. L., Kerber, L., Horn, B. L., & Melo, T. P. (2020). Triassic faunal successions of the Paraná Basin, southern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 104, 102846. doi: 10.1016/j.jsames.2020.102846.
- Surkov, M. V., & Benton, M. J. (2004). The basicranium of Dicynodonts (Synapsida) and its use in phylogenetic analysis. *Palaeontology*, 47(3), 619-638. doi: 10.1111/j.0031-0239.2004.00382.x.
- Tupí-Caldas, J. L. (1936). Paleontologia do Rio Grande do Sul. O fóssil de São Pedro. *Revista do Instituto Histórico e Geológico do Rio Grande do Sul*, 16, 241-243.
- Ugalde, G. D., Müller, R. T., de Araújo-Júnior, H. L., Dias-da-Silva, S., & Pinheiro, F. L. (2020). A peculiar bonebed reinforces gregarious behaviour for the Triassic Dicynodont *Dinodontosaurus*. *Historical Biology*, 32(6), 764-772. doi: 10.1080/08912963.2018.1533960.
- van Hoepen, E. C. N. (1934). Oor die indeling van die Dicynodontidae na aanleiding van nuwe vorme. *Palaeontologische Navorsing van die Nasionale Museum, Bloemfontein*, 2, 67-101.
- Vega, C. S., & Maisch, M. W. (2013). Pathological features in upper Permian and Middle Triassic Dicynodonts (Synapsida, Therapsida). In Early evolutionary history of the Synapsida. 151-161. Springer, Dordrecht.
- Vega-Dias, C., & Schultz, C. L. (2004). Postcranial material of *Jachaleria candelariensis* Araújo and Gonzaga 1980 (Therapsida, Dicynodontia), Upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. *PaleoBios*, 24(1), 7-31.
- Vega-Dias, C., Maisch, M. W., & Schultz, C. L. (2004). A new phylogenetic analysis of Triassic Dicynodonts (Therapsida) and the systematic position of *Jachaleria candelariensis* from the Upper Triassic of Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 231(2), 145-166.
- Vega-Dias, C., Maisch, M. W., & Schwanke, C. (2005). The taxonomic status of *Stahleckeria impotens* (Therapsida, Dicynodontia): redescription and discussion of its phylogenetic position. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 8(3), 221-228.