

ESCOLA DE CIÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO  
MESTRADO EM ZOOLOGIA

CAROLINA ABREU HOFFMANN

**ASPECTOS DA ANATOMIA CEREBRAL DE CINODONTES NÃO-MAMMALIAFORMES E  
SUAS IMPLICAÇÕES NA EVOLUÇÃO DO CÉREBRO DOS MAMÍFEROS**

Porto Alegre  
2018

PÓS-GRADUAÇÃO - *STRICTO SENSU*



Pontifícia Universidade Católica  
do Rio Grande do Sul

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL  
ESCOLA DE CIÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

ASPECTOS DA ANATOMIA CEREBRAL DE CINODONTES NÃO-  
MAMMALIAFORMES E SUAS IMPLICAÇÕES NA EVOLUÇÃO DO CÉREBRO  
DOS MAMÍFEROS

Carolina Abreu Hoffmann

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL  
Av. Ipiranga 6681 – Caixa Postal 1429  
Fone: (051) 3320-3500  
CEP 90619-900 Porto Alegre - RS  
Brasil

2018

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL

ESCOLA DE CIÊNCIAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

ASPECTOS DA ANATOMIA CEREBRAL DE CINODONTES NÃO-  
MAMMALIAFORMES E SUAS IMPLICAÇÕES NA EVOLUÇÃO DO  
CÉREBRO DOS MAMÍFEROS

Carolina Abreu Hoffmann

Orientador: Pr. Dr. Marco Brandalise de Andrade

Co-orientadora: Dra. Marina Bento Soares

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

PORTO ALEGRE – RS – BRASIL

2018

## SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	11
1.1 CYNODONTIA.....	12
1.2 ESTRUTURA BÁSICA DO ENCÉFALO MAMALIANO.....	17
1.3 ESTUDOS PALEONEUROLÓGICOS.....	20
1.3.1 Análises quantitativas.....	20
1.3.2 Histórico do estudo da paleoneurologia de cinodontes.....	23
1.3.3 Diversidade morfológica no encéfalo dos cinodontes não-mammaliaformes.....	25
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	29
2.1 SOBRE OS MATERIAIS DE ESTUDO.....	29
2.2 METODOLOGIA.....	33
2.2.1 Tomografia Computadorizada.....	33
2.2.2 Análise quantitativa.....	35
3. RESULTADOS.....	40
3.1 TOMOGRAFIAS COMPUTADORIZADAS.....	40
3.2 MOLDES DIGITAIS DO ENCÉFALO.....	41
3.2.1 Morfologia do endocrânio de MCP 1600 PV <i>P. kitchingi</i> .....	45
3.2.2 Morfologia do endocrânio de MCP 3871 PV <i>M. ochagaviae</i> .....	47
3.3 ANÁLISES QUANTITATIVAS.....	49
3.3.1 Massa corporal.....	49
3.3.2 Quocientes de Encefalização.....	50
4. DISCUSSÃO.....	54
5. CONCLUSÕES.....	58
Referências Bibliográficas.....	59
Anexos.....	67

## RELAÇÃO DE FIGURAS

Figura 1 – Distribuição temporal e relação entre os principais grupos de amniotas.....	13
Figura 2 – Principais sinapomorfias para o clado Cynodontia .....	13
Figura 3 – Árvore filogenética de Cynodontia.....	14
Figura 4 – Principais mudanças morfológicas relacionadas ao crânio ocorridas no clado Cynodontia.....	16
Figura 5 – Plano de construção ( <i>bauplan</i> ) do encéfalo nos diferentes grupos de vertebrados.....	17
Figura 6 – Neocórtex, estrutura cerebral exclusiva dos mamíferos.....	19
Figura 7 – Posição do cerebelo no encéfalo.....	19
Figura 8 – Relação entre a massa corporal/encéfalo dos principais grupos de animais atuais.....	21
Figura 9 – Reconstruções do encéfalo de cinodontes e mamíferos basais.....	25
Figura 10 – Moldes endocranianos de cinodontes mostrando os principais estágios ocorridos na evolução do encéfalo no grupo.....	28
Figura 11 – MCP 3871 PV <i>Massetognathus ochagaviae</i> .....	31
Figura 12 – MCP 1600 PV <i>Probelesodon kitchingi</i> .....	32
Figura 13 – Modelos 3D e <i>slices</i> em corte sagital gerados no Avizo 7.1.....	34
Figura 14 – Imagens bidimensionais de tomografias computadorizadas em plano coronal de mostrando a segmentação da cavidade endocraniana.....	35
Figura 15 – Relação entre comprimento do crânio e comprimento do corpo em Therapsida.....	37
Figura 16 – Critério de corte para os cálculos de EQ sem os bulbos olfatórios.....	39
Figura 17 – Comparação entre os protocolos utilizados na tomografia computadorizada.....	40
Figura 18 – Molde endocraniano digital de MCP 1600 PV <i>Probelesodon kitchingi</i> .....	43
Figura 19 – Molde endocraniano digital de MCP 3871 PV <i>Massetognathus ochagaviae</i> .....	44
Figura 20 – Posição do encéfalo em MCP 1600 PV <i>Probelesodon kitchingi</i> .....	47

Figura 21 – Posição do encéfalo em MCP 3871 PV <i>Massetognathus ochagaviae</i> .....	49
Figura 22 - Modelo de padrão evolutivo do quociente de encefalização em Synapsida basal.....	51

## RELAÇÃO DE TABELAS

Tabela 1 – Medidas do molde endocraniano digital ( <i>endocast</i> ) de <i>Probelesodon kitchingi</i> e <i>Massetognathus ochagaviae</i> .....	42
Tabela 2 – Massas corporais calculadas para os táxons estudados em comparação aos obtidos por Quiroga para materiais de mesmo gênero.....	50
Tabela 3 – Quocientes de Encefalização para Synapsida (EQs) com o volume dos bulbos olfatórios.....	52
Tabela 4 – Quocientes de Encefalização para Synapsida (EQs) sem o volume dos bulbos olfatórios.....	53

## AGRADECIMENTOS

A todas as pessoas que me apoiaram de alguma forma durante esse tempo. Especialmente meus pais e meu companheiro, Vinicius, por ouvir sobre cinodontes e tomografias durante esses dois anos. Aos colegas de Laboratório (Setor de Paleontologia MCT-PUCRS), principalmente Stella Montelli pelas conversas, dicas de Photoshop e amizade; e Jayme Marques pela grande ajuda com os softwares de modelos 3D e tomografias. Agradecimento especial à amiga Mariana Morales pela companhia no almoço todos os dias e pelos desabafos e momentos de descontração.

Ao meu orientador Marco Brandalise de Andrade por me aceitar como orientada, ter ajudado a aumentar meu amor pela Paleontologia e pesquisa científica; e a minha co-orientadora Marina Bento Soares, pela confiança.

Ao prof. Pedro Maria pela ajuda e disponibilidade em realizar os gráficos e agradecimento especial ao Pós-doutorando da UFGRS, Pablo Rodrigues, pela grande ajuda com as análises dos dados e cálculos, sem ele esse trabalho não seria possível.

Agradecimentos institucionais ao Programa de Pós-Graduação da Escola de Ciências da PUCRS pelo fornecimento da bolsa de pesquisa e ao MCP/PUCRS pelo fornecimento dos materiais utilizados neste trabalho. Ao CNPq pelo apoio financeiro e também a *Paleontological Society* através do auxílio à pesquisa paleontológica PalSIRP 2016 (*Paleontological Society International Research Program*); e por último, mas não menos importante, o Instituto do Cérebro (InsCer) pela disponibilidade para a realização das tomografias, especialmente ao técnico João Borges e ao Dario Anschau, pelo interesse.



*“A jornada de mil quilômetros começa com o primeiro passo.”*

(O Rei Leão)

## RESUMO

Importantes estudos já foram realizados acerca da paleoneurologia de animais extintos graças ao avanço das técnicas de tomografia computadorizada nos últimos anos. Isso possibilitou estudos mais precisos e sem a necessidade de alteração dos materiais, especialmente cinodontes não-mammaliaformes e mamíferos basais. Entretanto, estas análises são limitadas por vieses de preservação dos materiais, muitas vezes com ausência de pós-crânio. Consequentemente, são realizadas estimativas de massa corporal, necessárias para os cálculos de análises quantitativas da evolução da capacidade cerebral destes animais. Considerando isso, a fim de aumentar o conjunto de dados acerca da evolução do cérebro em Cynodontia, foram realizadas tomografias computadorizadas de dois crânios do MCT/PUCRS (MCP 1600 PV *Probelesodon kitchingi*; MCP 3871 PV *Massetognathus ochagaviae*). Também foram calculados os quocientes de encefalização (EQ) para os espécimes, com e sem os bulbos olfatórios, aplicando-se quatro métodos. Para as estimativas de massa corpórea utilizou-se duas fórmulas. Quando os dados necessários estavam disponíveis na bibliografia, foram calculados os EQs para outros sinapsidos com fins comparativos. Em relação à morfologia dos moldes endocranianos, não foram observadas diferenças em relação ao descrito para outros eucinodontes, no qual ainda não há um alargamento dos hemisférios cerebrais, assim como um desenvolvimento da região cerebelar. Os EQs obtidos para *M. ochagaviae* e *P. kitchingi* não diferem de forma representativa dos previamente calculados para outros materiais de mesmos gêneros. O mesmo foi observado para os cálculos com e sem os bulbos olfatórios. Entretanto, ao analisar comparativamente os quocientes de encefalização obtidos com a aplicação das quatro fórmulas, foram observadas diferenças significativas entre os resultados. Portanto, não é possível a comparação entre os EQs obtidos com os diferentes métodos, sendo necessária a escolha de apenas um.

**Palavras-chave:** Quociente de Encefalização; Molde Endocraniano; Eucynodontia; Morfologia Cerebral.

## ABSTRACT

### ASPECTS OF CEREBRAL ANATOMY OF NON-MAMMALIAFORM CYNODONTS AND THEIR IMPLICATIONS IN MAMMALIAN BRAIN EVOLUTION

Important studies have already been done regarding on paleoneurology of extinct animals due to the advancement of computed tomography techniques in recent years. This allowed more accurate studies and without the need to modify materials, especially non-mammaliaform cynodonts and basal mammals. However, these analyzes are limited by material preservation biases, often with absence of postcranium. Consequently, body mass estimations are required, which are necessary for calculations of quantitative analyzes regarding the evolution of the brain capacity of these animals. Considering this, in order to increase the data set about the evolution of the brain in Cynodontia, computed tomography of two skulls of the MCT/PUCRS (MCP 1600 PV *Probelesodon kitchingi*; MCP 3871 PV *Massetognathus ochagaviae*) were performed. We also calculated the specimens' encephalization quotients (EQ), with and without the olfactory bulbs, using two formulas of body mass estimation. When the necessary data were available in the literature, the EQs were calculated for other synapids for comparative purposes. In relation to the morphology of the endocranial casts, no differences were observed in relation to previous described for other eucynodonts, in which there is still no enlargement of the cerebral hemispheres, as well as a development of the cerebellar region. The EQs obtained for *M. ochagaviae* and *P. kitchingi* do not differ representatively from those previously calculated for other materials of the same genus. For the calculations with and without the olfactory bulbs the same was observed. However, when comparing the encephalization quotients obtained with the application of the four formulas, significant differences were observed between the results. Therefore, it is not possible to compare the EQs obtained with the different methods, and only one is required.

**Keywords:** Encephalization Quocient; Endocast; Eucynodontia; Brain Morphology.

## 1. INTRODUÇÃO

A evolução da capacidade cerebral dos mamíferos é uma questão evolutiva que recebeu muita atenção ao longo dos anos, especialmente devido à importância e necessidade de compreender o cérebro humano (Holloway, 1983; Hofman, 1989; Winter & Oxnard, 2001; Dunbar & Shultz, 2007). Para entender como esta estrutura complexa se desenvolveu, é necessário estudar os grupos basais de Synapsida (*e.g.* “Pelycosauria”, Dicynodontia, cinodontes não-mammaliaformes), pois os mamíferos são os representantes atuais do grupo. Diferentemente dos animais atuais, estudos paleoneurológicos estão restritos por vieses de preservação dos espécimes e limitados a análises morfológicas externas e indiretas através de moldes endocranianos. Apesar disso, nos últimos anos, devido ao desenvolvimento e avanço nas técnicas de imageamento por tomografia computadorizada aplicados em diversas pesquisas paleontológicas, foi possível a realização de análises mais precisas e sem a necessidade de preparação física, correndo o risco de alterar o material. Consequentemente, estudos importantes continuam sendo realizados na área da paleoneurologia, com foco principalmente em Mammaliaformes e mamíferos basais (*e.g.* Krause & Kielan-Kaworowska, 1993; Kielan-Kaworowska & Lancaster, 2004; Macrini *et al.*, 2006; Macrini *et al.*, 2007; Rowe *et al.*, 2011). Apesar disso, pouco se sabe ainda acerca da morfologia do encéfalo dos grupos mais basais de cinodontes não-mammaliaformes, importante para ajudar a entender quais os processos envolvidos na evolução do cérebro mamaliano, além de contribuir para o conhecimento da diversidade morfológica do encéfalo nos diversos grupos dentro de Cynodontia.

Sendo assim, o objetivo geral do presente trabalho foi contribuir ao conhecimento sobre os aspectos da neuro-anatomia dos cinodontes não-mammaliaformes, tendo como foco principal a região encefálica de duas espécies do Triássico do Rio Grande do Sul: *Probesodon kitchingi* e *Massetognathus ochagaviae*. Foram elencados como objetivos específicos: realizar a tomografia computadorizada de dois crânios fósseis, um referente a cada espécie citada; realizar a modelagem 3D dos moldes endocranianos obtidos; calcular os volumes cerebrais e os respectivos quocientes de encefalização (EQ); e comparar os dados obtidos para as duas espécies com dados já existentes na literatura de cinodontes não-mammaliaformes e mamíferos basais, testando modelos híbridos com diferentes métodos de cálculo de EQ, adequados a mamíferos, Mammaliaformes e organismos pecilotérmicos.

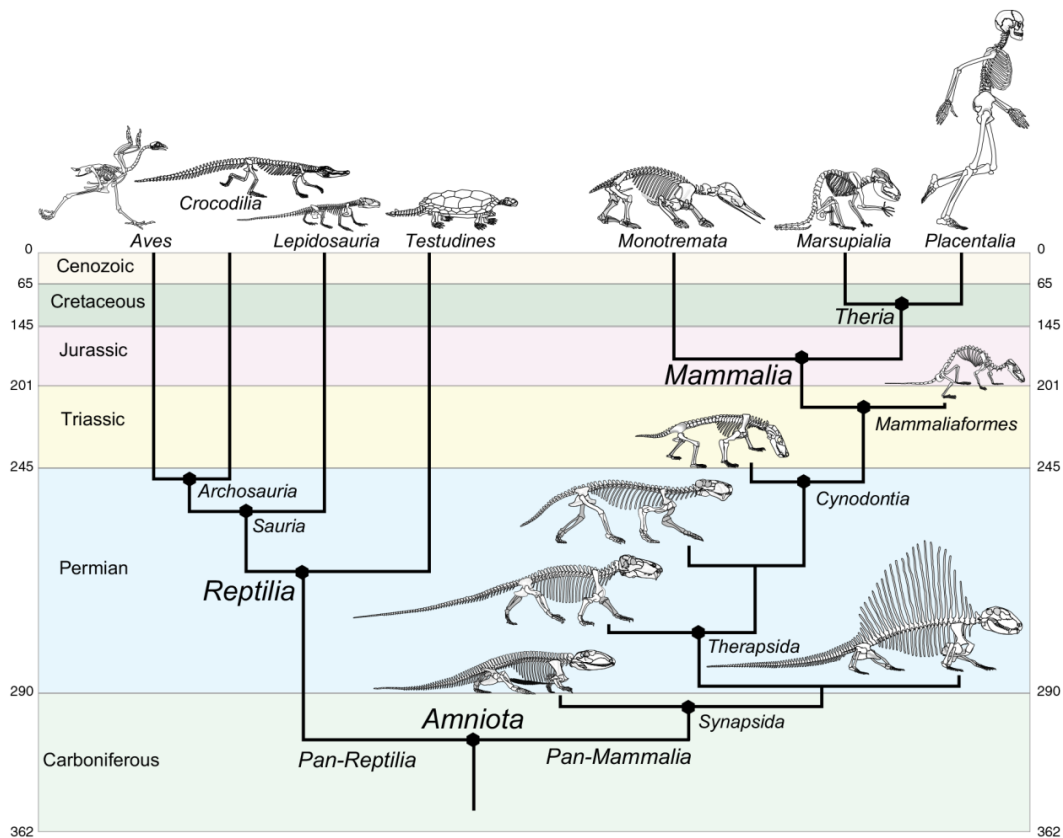
## 1.1 CYNODONTIA

O registro fóssil dos cinodontes não-mammaliaformes se inicia no Permiano Tardio, ainda como uma pequena representatividade na fauna, incluindo materiais principalmente da Rússia e África do Sul (e.g. *Charassognathus gracilis*, *Dvinia prima* e *Procynosuchus delaharpaea*; Carrol, 1988; Botha *et al.*, 2007). Após o evento de extinção em massa no final do Permiano, o grupo passou por um amplo processo de diversificação, com uma linhagem originando os mamíferos no Jurássico Inferior\*, sendo estes os representantes atuais do grupo (Kemp, 2005; fig. 1). Hopson & Kitchingi (2001) definiram 27 sinapomorfias para Cynodontia, sendo em sua maioria características de crânio, tais como: (I) presença de uma fossa adutora (= massetéica) na face lateral externa do dentário, (II) alargamento lateral e aprofundamento do arco zigomático, (III) lâmina reflexa do angular reduzida, (IV) quadrado e articular reduzidos em tamanho, (V) epipterigoide amplamente expandido, formando o principal componente da parede lateral da caixa craniana, (VI) côndilo occipital duplo e (VII) crista sagital entre as fenestras temporais, com superfícies profundas para a inserção da musculatura temporal (fig. 2).

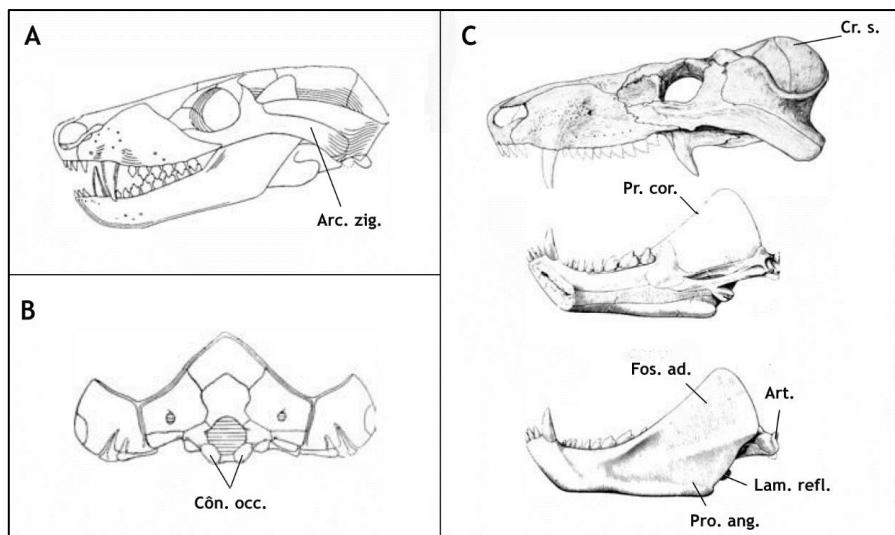
Durante o Triássico surgiram diversos grupos de cinodontes não-mammaliaformes, sendo delineadas duas linhagens evolutivas distintas: os clados Probainognathia e Cynognathia (Rubidge & Sidor, 2001; fig. 3). O primeiro inclui o grupo coronal Mammalia e compreende, na sua maioria espécies de hábito carnívoro. A família Chiniquodontidae é uma das mais representativas do grupo durante o Triássico Médio-Superior, ocorrendo na América do Sul (Argentina e Brasil) e África (Abdala & Giannini, 2002; Martinelli *et al.*, 2016). Em contrapartida, o segundo engloba os cinodontes não-mammaliaformes com hábito herbívoro e/ou onívoro, com exceção de *Cynognathus*. A família Traversodontidae apresenta o maior número de espécies dentro de Cynognathia, distribuição mundial e um amplo registro geológico (Triássico Inferior–Superior), sendo este mais raro na Laurásia do que no Gondwana (Liu & Abdala, 2014).

---

\*A definição de mamíferos *lato sensu* utilizada neste trabalho corresponde a de Rowe (1988) para Mammaliaformes, ou seja, o ancestral comum de *Sinoconodon*, grupos atuais e os fósseis classificados dentro do clado (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004).

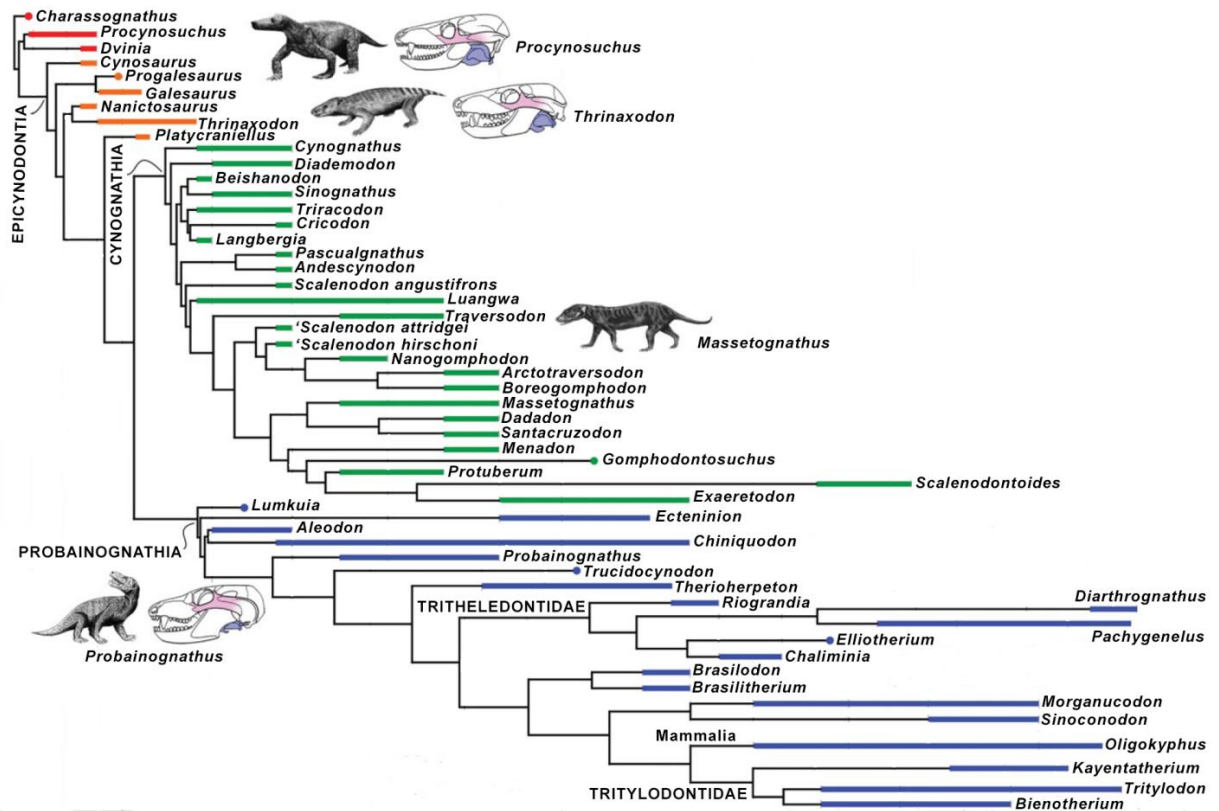


**Figura 1:** Distribuição temporal e relação entre os principais grupos de amniotas. Destaque para o surgimento dos cinodontes no final do Permiano e dos Mammaliaformes no Triássico Superior. Modificado de Rowe (2017).



**Figura 2:** Principais sinapomorfias cranianas para o clado Cynodontia, definidos por Hopson & Kitchingi (2001). *Thrinaxodon liorhinus* em vistas lateral (A) e occipital (B); mandíbula e crânio de probainognatídeos (C). Adaptado de Kemp, 2005. Abreviações: **Arc. zig.** arco zigomático; **Art.** articular; **Côn. occ.** côndilo occipital duplo; **Cr. s.** crista sagital; **Fos. ad.** fossa adutora; **Lam. refl.** lâmina reflexa do articular; **Pro. ang.** processo angular do dentário; **Pro. cor.** processo coronoide.

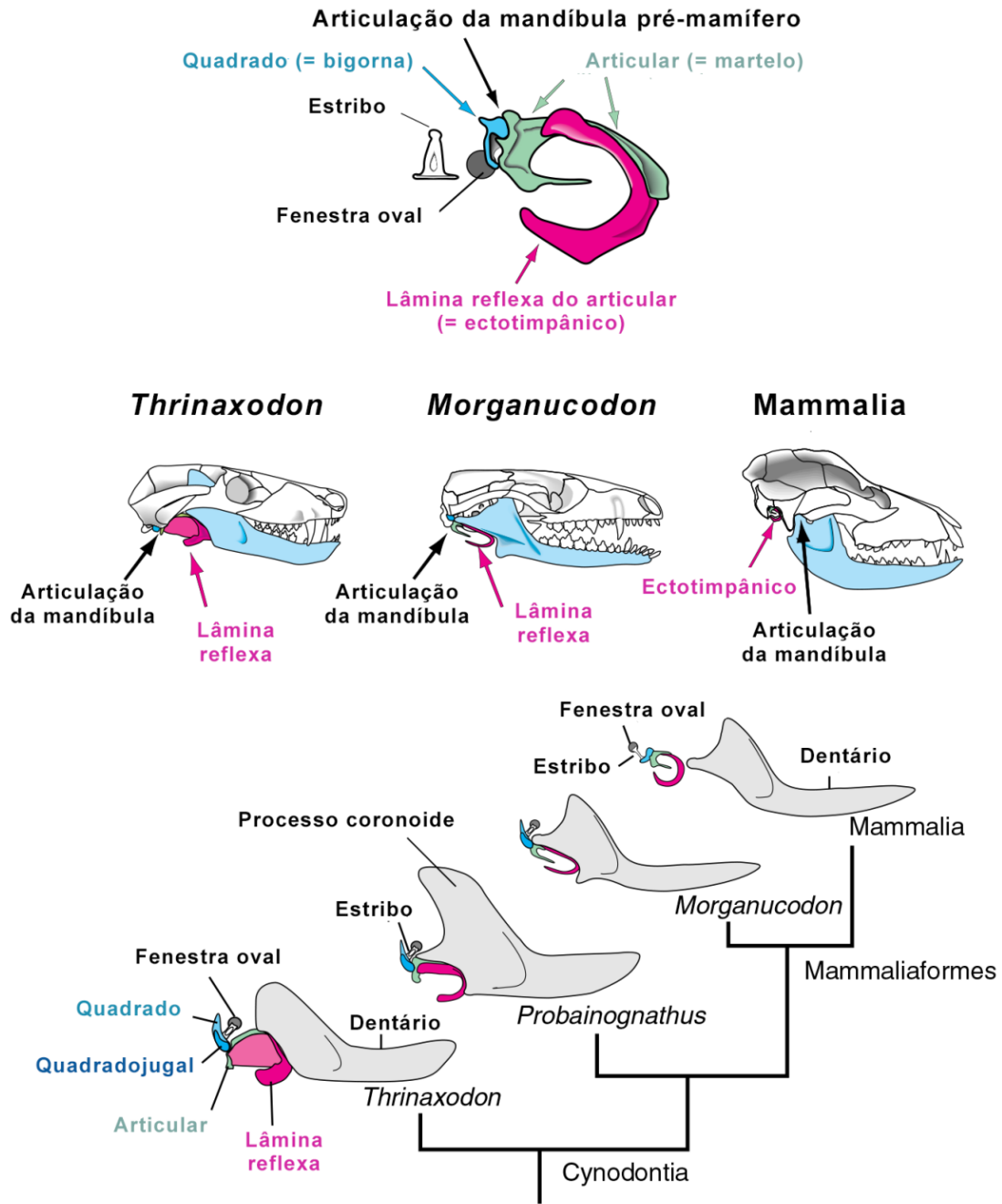
Sendo assim, os probainognathia são caracterizados pela presença de dentes comprimidos lateralmente (setoriais) com cúspides alinhadas mesio-distalmente, palato secundário completo e longo, bem como um arco zigomático delgado (Rubidge & Sidor, 2001). A primeira espécie utilizada no presente trabalho, *Probelesodon kitchingi* Sá-Teixeira 1982, é um probainognathia proveniente do Triássico do Rio Grande do Sul e está inserido na família Chiniquodontidae. Os cynognathia apresentam maior diversidade durante o Triássico e são caracterizados por dentes alargados transversalmente, apresentando cúspides acessórias, um palato secundário menos desenvolvido e um arco zigomático mais robusto (Rubidge & Sidor, 2001). O segundo material utilizado no presente trabalho, *Massetognathus ochagaviae* Barberena 1981, também do Triássico do Rio Grande do Sul, é um Cynognathia da família Traversodontidae.



**Figura 3:** Árvore filogenética de Cynodontia mostrando a diversidade nos clados Cynognathia e Probainognathia. Modificado de Ruta *et al.* (2013).

Ao longo de um intervalo de tempo de 30 a 40 milhões de anos durante o Triássico, os cinodontes não-mammaliaformes passaram por diversas mudanças morfológicas que levaram ao surgimento dos mamíferos. Alguns exemplos são (I) diminuição progressiva dos ossos pós-dentários, originando os ossículos do ouvido interno (estribo, bigorna e martelo) em Mammalia, (II) um aumento da participação do dentário na mandíbula e do processo coronoide, (III) aumento das fenestras pós-temporais para a inserção dos músculos da mastigação e (IV) uma maior precisão na oclusão dentária (Benton, 2008; fig. 4). Sendo assim, diversos estudos abordando essas mudanças e os processos evolutivos envolvidos foram realizados. Alguns exemplos envolvem estudos sobre a dentição (*e.g.* Crompton, 1974), surgimento da endotermia no grupo (*e.g.* Hillenius, 1992, 1994; Kemp, 2006;), modificações na mandíbula e ouvido interno (*e.g.* Luo & Crompton, 1994; Luo *et al.* 1995; Rowe, 1996; Sidor, 2003), postura dos membros e biomecânica da locomoção (*e.g.* Romer, 1922; Jenkins, 1970, 1971; Crompton & Jenkins, 1979) e neuroanatomia (*e.g.* Jerison, 1973; Quiroga, 1979, 1980, 1984; Rodrigues *et al.*, 2014). Este último campo de estudo está em franco desenvolvimento na paleontologia de vertebrados, uma vez que técnicas não invasivas, como o uso da tomografia computadorizada, permitem a análise de cavidades cranianas, especialmente a cerebral, sem a necessidade de alterar o material (Cunningham *et al.*, 2014).

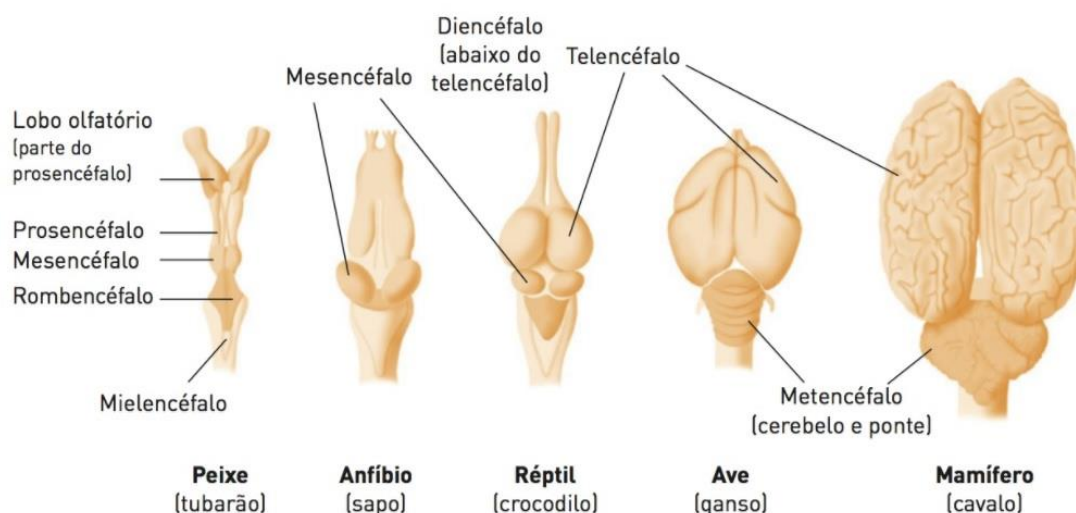




**Figura 4:** Principais mudanças morfológicas relacionadas ao crânio ocorridas no clado Cynodontia: diminuição dos ossos pós-dentários, formando os ossículos do ouvido interno dos mamíferos; aumento do processo coronoide e participação do dentário na mandíbula. Modificado de Rowe (2017).

## 1.2 ESTRUTURA BÁSICA DO ENCÉFALO MAMALIANO

O encéfalo está representado em todos os grupos de vertebrados por um plano geral comum (*bauplan*), dividido em três estruturas básicas: o prosencéfalo, mesencéfalo e rombencéfalo. O prosencéfalo é composto por estruturas principalmente relacionadas ao olfato, sendo subdividido em telencéfalo (centros olfatórios, núcleos basais e o córtex) e no diencéfalo (epitálamo, tálamo e hipotálamo), relacionado às funções vegetativas (Dalgalarrondo, 2011; fig. 5). O mesencéfalo, ou encéfalo médio, forma o teto (*tectum*) óptico. Esta estrutura está associada à visão, tornando-se o centro visual primário nos vertebrados, com exceção dos mamíferos, no qual o telencéfalo assume a função visual principal (Dalgalarrondo, 2011; fig. 5). A porção posterior do encéfalo, o rombencéfalo, possui funções relacionadas à audição e equilíbrio, subdividido em metencéfalo (cerebelo e ponte) e mielencéfalo (bulbo, também chamado de medula oblonga; fig. 5) (Dalgalarrondo, 2011).



**Figura 5:** Plano de construção (*bauplan*) do encéfalo nos diferentes grupos de vertebrados, em vista dorsal, mostrando as divisões em prosencéfalo, mesencéfalo e rombencéfalo. Não é possível visualizar o diencéfalo em vista dorsal. Retirado de (Dalgalarrondo, 2011).

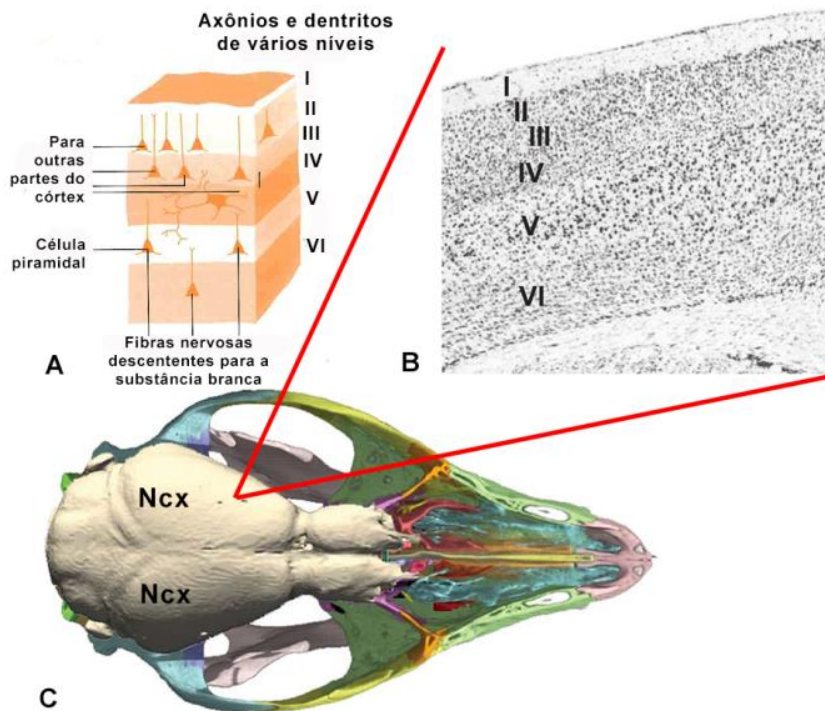
Neste contexto, o grupo coronal Mammalia destaca-se por apresentar um aumento do córtex cerebral (telencéfalo), conhecido como neocórtex ou isocórtex, sendo exclusiva do grupo (Butler & Hodos, 2005; fig. 6). Alguns autores (*e.g.* Jerison, 1973; Ulinski, 1986) defendem que a adaptação dos mamíferos basais a hábitos noturnos está relacionada ao desenvolvimento do cérebro nesses animais, levando a um aperfeiçoamento na capacidade de processamento de informações dos sistemas auditivo

e olfativo. Porém, outros estudos sugerem que o desenvolvimento do cérebro está relacionado ao grau de atividade do animal (taxa metabólica basal) e, conseqüentemente, ao surgimento da endotermia no grupo (Quiroga, 1980; Kemp, 2006).

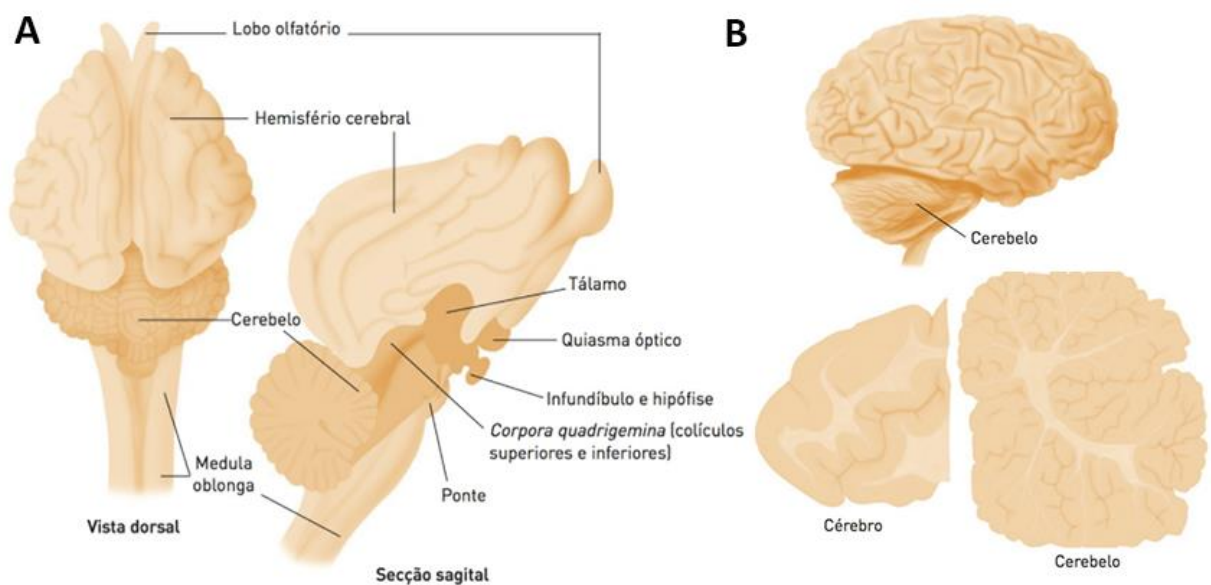
O neocórtex, na maioria dos mamíferos, é composto por seis camadas de células (neurônios e células da glia) e fibras (fig. 6), no qual cada uma possui uma função específica (Dalgalarondo, 2011). O desenvolvimento desta estrutura está associado a um aumento na capacidade cerebral, ou seja, maior capacidade em receber e analisar novos estímulos, em relação aos demais vertebrados. Este aumento está funcionalmente relacionado a um maior controle neural do sistema neuromuscular para mastigação e locomoção, assim como um aprimoramento na percepção de novos estímulos nos sistemas auditivo, olfatório e visual (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004). Dessa forma, o grau de desenvolvimento do neocórtex está intimamente relacionado a comportamentos mais complexos e adaptações aos diversos ambientes ocupados pelos diferentes grupos de mamíferos. Podemos citar como exemplo o cérebro dos cetáceos, elefantes e grandes primatas, no qual o neocórtex sofre uma expansão, dobrando-se sobre si e formando os giros, sulcos e fissuras, para acomodar um maior número de neurônios e células associadas (Dalgalarondo, 2011).

O cerebelo evoluiu primariamente para o controle da postura e do equilíbrio, além de ter importância no planejamento e coordenação do movimento e estabilização da visão e está localizado na região distal do encéfalo, posterior à ponte e à medula (Dalgalarondo, 2011; fig. 7). Divide-se, primariamente em duas regiões: arquicerebelo (ou lobo floculonodular) e paleocerebelo. O primeiro é formado pelo nódulo do vérmis (*vermis*) e flóculo (*flocculus*) dos hemisférios cerebelares e o segundo principalmente pelo vérmis cerebelar (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004).

Ao longo do processo de aumento no grau de desenvolvimento cerebral nos vertebrados, o cerebelo torna-se mais complexo em termos estruturais e funcionais. Em aves e mamíferos é lobulado, apresentando um grande número de fissuras, sulcos e folhas cerebelares (fig. 7), relacionados à aquisição de novos comportamentos e aumento na complexidade comportamental (Dalgalarondo, 2011). Em alguns grupos de mamíferos ocorre o desenvolvimento do neocerebelo, exclusivo do clado Mammalia. Esta região cerebelar está relacionada à coordenação de movimentos finos, como a das mãos e dos pés em grandes primatas (Dalgalarondo, 2011).



**Figura 6:** Neocórtex, estrutura cerebral exclusiva dos mamíferos. A) esquema das camadas celulares do neocórtex. Retirado de Dalgarrondo (2011). B) seis camadas de células que formam o neocórtex. Retirado de Butler & Hodos (2005). C) Crânio de *Monodelphis* evidenciando o molde endocraniano, especialmente o neocórtex (Ncx). Retirado de Rowe *et al.* (2011).



**Figura 7:** Posição do cerebelo no encéfalo de gato (A) e corte mostrando os sulcos e fissuras da estrutura em *Homo sapiens* (B). Modificado de Dalgarrondo (2011). Imagens fora de escala.

### 1.3 ESTUDOS PALEONEUROLÓGICOS

Para compreender como as mudanças neurológicas envolvidas no processo de surgimento do cérebro mamaliano ocorreram, é necessário estudar os sinapsídeos basais (*e.g.* “pelicossauros”, dicinodontes e cinodontes não-mammaliaformes). Porém, devido à difícil preservação de tecido mole, estudos paleoneurológicos dependem de análises indiretas, através de moldes endocranianos (Hopson, 1979). Estes moldes podem ser naturais, constituídos de matriz rochosa que preencheu a cavidade, podendo estar expostos ou obtidos através da preparação removendo os ossos que envolvem o encéfalo; artificiais, obtidos através do preenchimento da cavidade por materiais como látex (Hopson, 1979); e, mais recentemente, digitais por modelagem 3D após o imageamento por tomografia computadorizada.

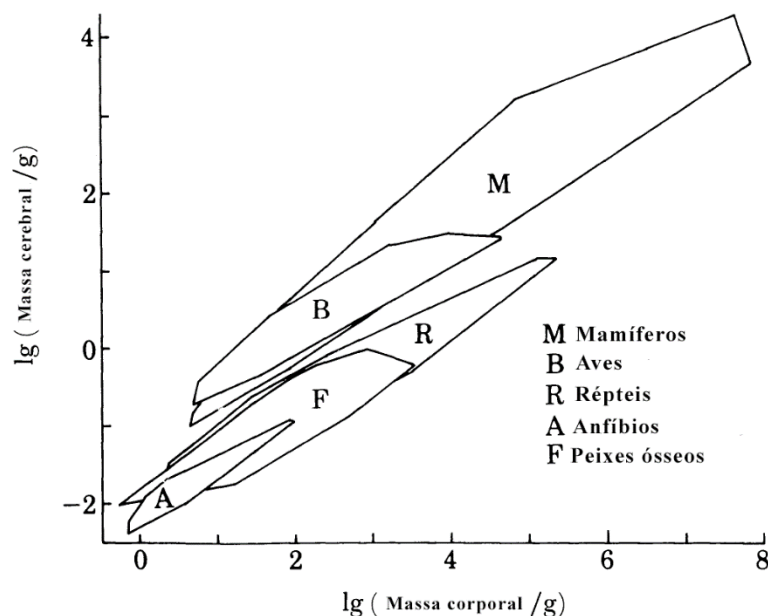
#### 1.3.1 Análises quantitativas

Os primeiros estudos paleoneurológicos abordando os cinodontes não-mammaliaformes consideravam apenas comparações morfológicas. Somente após a proposição de fórmulas e metodologias para análises quantitativas aplicadas à pesquisa neurológica que estudos deste tipo foram conduzidos. Neste sentido, Jerison (1973) propôs um método que relaciona a massa corpórea com o volume do encéfalo, o chamado ‘Quociente de Encefalização’ (EQ), utilizado no presente trabalho e discutido a seguir). Além deste método, Radinsky (1967) desenvolveu uma fórmula utilizando a área do forame magno. Efetivamente, apenas o primeiro método (EQ) foi amplamente utilizado em estudos posteriores.

Considerando que, entre os vertebrados existe uma correlação entre a massa corporal e o tamanho do encéfalo (fig. 8), o EQ é o resultado da razão entre o volume do encéfalo observado e o volume esperado para um animal de mesma massa. Este método quantifica o processo de encefalização, definido como um aumento no tamanho cerebral além do esperado pela relação alométrica entre tamanho do corpo/encéfalo de um determinado animal, demonstrando um aumento do volume encefálico relativo pela massa corporal (Jerison, 1985). Portanto, para calcular o EQ, é necessário obter a massa corpórea.

A obtenção de valores de massa corpórea em grupos atuais é feita geralmente de forma direta, porém o mesmo é impossível em organismos extintos, preservados como fósseis. Em espécies fósseis, a produção de estimativas do tamanho corporal precisa ser

estimada de forma indireta, por diversos motivos: (I) falta de preservação de tecidos moles; (II) aumento do peso relativo dos ossos devido aos processos de incorporação de minerais durante a diagênese; (III) e devido à falta de material pós-craniano relacionado ao crânio. A falta de material pós-craniano é um problema recorrente também no estudo de cinodontes. Para sinapsidos basais têm sido utilizadas diferentes estratégias metodológicas: (I) derivação a partir do comprimento do crânio (*e.g.* Quiroga, 1979, 1890, 1984; discutido na seção 2.2.2); (II) derivação a partir de medidas dentárias (*e.g.* Kielan-Jaworowska & Lancaster, 2004); (III) derivação a partir da circunferência de ossos longos (*e.g.* Kielan-Jaworowska & Lancaster, 2004; Castanhinha *et al.*, 2013); ou (IV) uma combinação entre os diferentes métodos, por média de valores (Benoit *et al.* 2017b). No presente trabalho é aplicado o primeiro método (derivação a partir do comprimento do crânio; Quiroga, 1979, 1890, 1984), por seu uso mais amplo em estudos de paleoneurologia. Por outro lado, a derivação por medidas dentárias está limitada a exemplares que possuem estes elementos preservados, e está sujeita a viés devido a especialização alimentar apresentada por alguns grupos (notável em cinodontes traversodontídeos, por exemplo). Por fim, a derivação por circunferência por ossos longos depende da preservação de elementos pós-cranianos que, como enfatizado anteriormente, é incomum em cinodontes.



**Figura 8:** Relação entre a massa corporal/encéfalo dos principais grupos de animais atuais. Retirado de Jerison (1985).

O uso de EQ apresenta algumas restrições quando aplicado aos estudos paleoneurológicos. Por exemplo, entre os amniotas atuais apenas em mamíferos e aves a cavidade craniana é totalmente ossificada, sendo 100% ocupada pelo encéfalo, resultando em análises mais precisas da morfologia externa e tamanho relativo desta estrutura (Jerison, 1985; Kawabe *et al.*, 2013). Nos demais grupos, o encéfalo é menor e a caixa craniana não encontra-se completamente ossificada, impedindo a reconstrução exata do tamanho relativo das diferentes regiões do cérebro, especialmente os limites laterais e ventral do mesencéfalo e prosencéfalo, incluindo os hemisférios cerebrais (Kemp, 2005). Além disso, a cavidade craniana também é preenchida por outros tecidos, como meninges e vasos sanguíneos, levando a extrapolações nos valores de volume endocraniano obtido e o volume real. Conseqüentemente, ainda há divergências entre autores acerca da evolução da anatomia cerebral nos sinapsídeos, pois a morfologia da caixa craniana dos grupos mais basais assemelhava-se aos amniotas não mamalianos.

Para tentar resolver esta questão, são considerados diferentes valores relativos ao grau de ocupação do encéfalo na cavidade craniana para o desenvolvimento das fórmulas utilizadas nas análises quantitativas, uniformizando os cálculos. Para mamíferos, é considerado 100% de ocupação da caixa craniana, 90% para *Massetognathus* e *Probelesodon*, 80% *Diademodon* e 75% para *Exaeretodon* (Quiroga, 1980). Estes valores são baseados na aparência do molde endocraniano obtido (“*brain-like appearance*”), considerando a impressão de vasos sanguíneos, o formato mais aproximado de um encéfalo e possíveis relações alométricas entre o *endocast* e o cérebro do animal (Quiroga, 1980).

Para o cálculo de EQ, alguma divergência é conhecida em relação ao uso do volume dos bulbos olfatórios na equação. Jerison (1973) desconsiderou esta região do encéfalo, alegando que a mesma abriga estruturas de recepção e transmissão e não de processamento e integração de informações sensoriais. Enquanto isso, outros autores incluem os bulbos olfatórios nos cálculos de EQ por considerar que já ocorre algum grau de análise dos estímulos nesta estrutura (*e.g.* Quiroga, 1980, 1984; Eisenberg & Wilson, 1981; Kielan-Jaworowska & Lancaster, 2004). Efetivamente, não existe uma abordagem objetiva que permita uma escolha objetiva entre estas duas abordagens. No entanto, considera-se aqui que qualquer análise ou comparação deve ter como base uma mesma abordagem para todas as espécies em um mesmo protocolo de avaliação.

Apesar de suas limitações, o Quociente de Encefalização continua sendo o melhor método para análises quantitativas envolvendo estudos paleoneurológicos, por ser de fácil replicabilidade e aplicação nos diversos grupos de vertebrados (*e.g.* Marino *et al.*, 2004; Evans, 2005; Hurlburt *et al.*, 2013; Rodrigues *et al.*, 2014; Benoit *et al.*, 2017a, 2017b). Além disso, vem sendo aperfeiçoado a medida que são acrescentados novos conjuntos de dados à linha de regressão utilizada para gerar a fórmula, fornecendo expoentes alométricos e coeficientes mais adequados para cada grupo de estudo (*e. g.* Eisenberg, 1981; Manger, 2006; Hurlburt *et al.*, 2013).

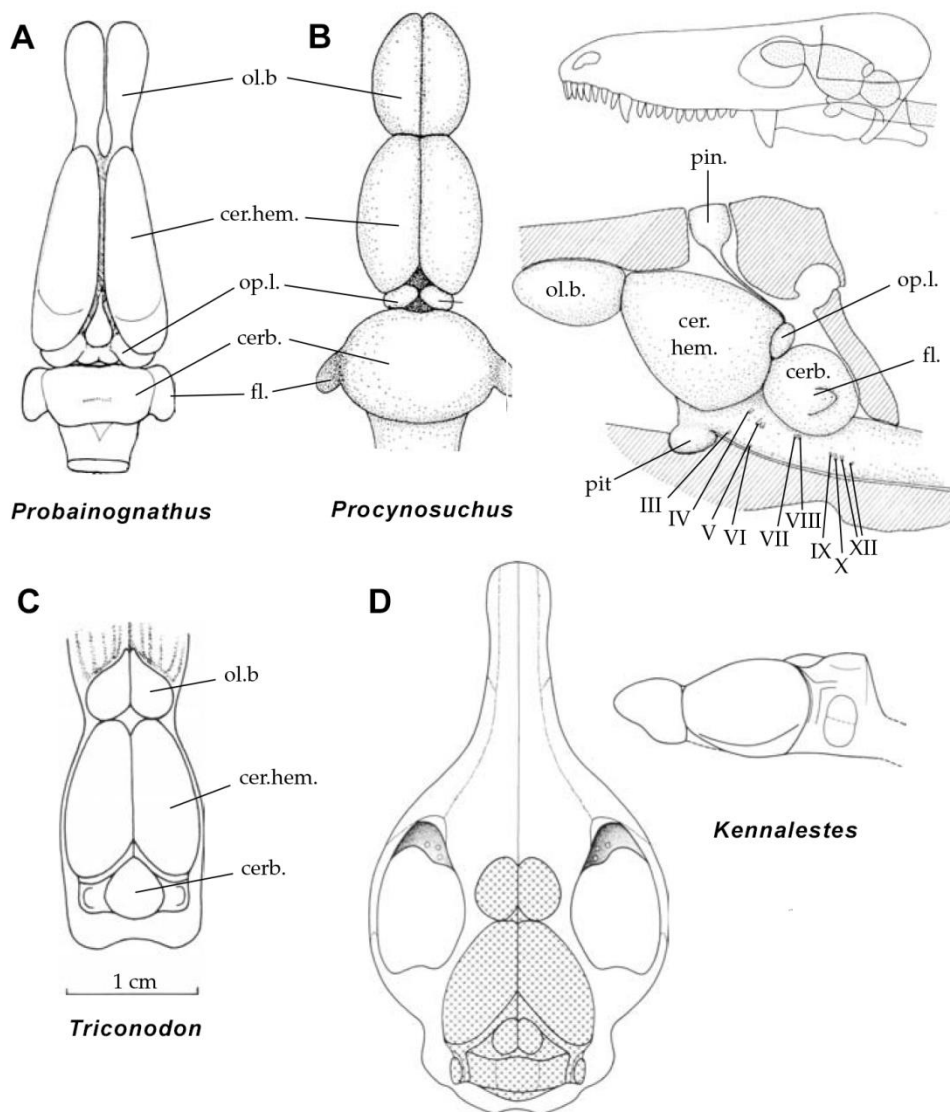
### 1.3.2 Histórico do estudo da paleoneurologia de cinodontes

Inicialmente os estudos acerca da morfologia da caixa e cavidade cranianas de cinodontes não-mammaliaformes envolviam apenas análises morfológicas e comparativas. Além disso, os métodos utilizados eram destrutivos, resultando na alteração e até mesmo na destruição dos materiais. Neste contexto, Watson (1911, 1913) estudou o molde endocraniano de *Diademodon* sp. e *Nyctosaurus larvatus* (= *Thrinaxodon liorhinus*), Bonaparte (1966a, 1966b) analisou as cavidades cranianas de *Pascualgnathus polanskii* e *Exaeretodon frenguelli*, enquanto Kemp (1979) publicou sobre o cinodonte primitivo *Procynosuchus*. Os dados conhecidos até aquele momento sobre moldes endocranianos de cinodontes não-mammaliaformes foram compilados por Hopson (1979), que também incluiu uma análise morfológica de *Trirachodon kannemeyeri*. Kemp (2009) descreveu a cavidade craniana do eucinodonte *Chiniquodon theotonicus*, compilando dados obtidos através de tomografia computadorizada e preparação mecânica do espécime. De modo geral, os moldes endocranianos apresentavam uma forma tubular e com ausência de expansão encefálica (fig. 9), contrastando com as descrições dos mamíferos *Triconodon* do Jurássico (Simpson, 1927), *Kennalestes* do Cretáceo (Kielan-Jaworowska, 1986; fig. 9) e do multituberculado *Ptilodus*, do Paleoceno (Simpson, 1937).

Quiroga (1979, 1980, 1984) publicou estudos paleoneurológicos, incluindo análises quantitativas, abordando os cinodontes triássicos *Massetognathus* sp., *Probelesodon* sp., *Probainognathus* sp. e *Therioherpeton* sp., indicando um grau de encefalização intermediário para os cinodontes não-mammaliaformes, entre os valores que seriam esperados para um mamífero e um réptil não-aviano. Posteriormente, com o



avanço do uso da tomografia computadorizada em pesquisas geológicas e paleontológicas, a realização de estudos mais detalhados foi possível. Esta técnica permite a análise dos materiais de forma não destrutiva, uma vantagem quando lidamos com espécimes frágeis ou muito pequenos, como no caso de cinodontes não-mammaliaformes mais derivados e dos Mammaliaformes basais, ou materiais ainda inseridos na matriz rochosa (Sutton, 2008; Cnudde & Boone, 2013). Nesse contexto, Rodrigues *et al.* (2013, 2014) estudaram o ouvido interno e o molde endocraniano do cinodonte não-mammaliaforme *Brasilitherium riograndensis* através da tomografia computadorizada, realizando também, cálculos do Quociente de Encefalização. Importantes trabalhos vêm sendo realizados nos últimos anos com foco, principalmente, nos Mammaliaformes, como *Morganucodon* e *Hadrocodium* (Rowe *et al.*, 2011) e mamíferos mesozóicos (*e.g.* Kielan-Jaworowska & Lancaster, 2004; Macrini *et al.*, 2007). Porém, pouco se sabe ainda acerca da morfologia do encéfalo dos grupos mais basais de cinodontes não-mammaliaformes.



**Figura 9:** Reconstruções do encéfalo. A) Realizada por Quiroga (1980) do eucinodonte *Probainognathus* em vista dorsal. B) Reconstrução do cinodonte basal *Procynosuchus* (Kemp, 1979) em vistas dorsal, lateral e posição na caixa C) Simpson (1927) do mamífero jurássico *Triconodon* em vista dorsal. D) Kielan-Jaworowska (1986) do placentário *Kennalestes* do Cretáceo em vista lateral e posição na caixa craniana em vista dorsal. **Abreviações:** **cer.hem.:** hemisférios cerebrais; **cerb.:** cerebelo; **ol.b.:** bulbos olfatórios; **fl.:** flóculo; **pin.:** corpo pineal; **pit.:** pituitária; **op.l.:** lobo óptico. Nervos cranianos indicados em números romanos. Exemplos fora de escala.

### 1.3.3 Diversidade morfológica no encéfalo dos cinodontes não-mammaliaformes

Em cinodontes não-mammaliaformes o prosencéfalo é representado pelos bulbos olfatórios e telencéfalo, sendo este longo e estreito. Os bulbos olfatórios são ligados aos hemisférios cerebrais de forma gradual em algumas espécies, como em *Probelesodon* (ver Quiroga, 1979), enquanto que em outras, através de pedúnculos bem demarcados,

como em *Massetognathus* (ver Quiroga, 1979), ou não diferenciados, como em *Thrinaxodon* (ver Fourie, 1974).

A condição primitiva para Cynodontia é a ausência de ossificação no limite ventral da caixa craniana (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004). Em mamíferos, esta região é limitada pelos ossos orbitoesfenoide e etimoide, podendo ocorrer uma ossificação parcial deste complexo em alguns grupos de cinodontes, como no chiniquodontídeo *Probelesodon* e os “gonfodontes” *Trirachodon* e *Massetognathus pascuali*, além da presença da vacuidade orbital delimitando a região ventral do encéfalo (Quiroga, 1979; Hopson, 1979; Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004; Crompton *et al.*, 2017).

A ausência de uma fissura longitudinal dividindo os hemisférios cerebrais e de diferenciação entre os bulbos olfatórios e telencéfalo são consideradas condições primitivas para os cinodontes (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004). A presença de uma fissura longitudinal, mesmo que incipiente, implica uma divisão inicial entre os hemisférios cerebrais e um aumento no desenvolvimento desta estrutura.

Neste contexto, segundo Quiroga (1980), *Probainognathus* apresentava diversas características cerebrais derivadas em comparação a outros cinodontes, incluindo hemisférios cerebrais mais desenvolvidos e separados por uma fissura longitudinal levemente desenvolvida. A presença de neocórtex para este táxon foi proposta, sendo representado por uma fissura na região posterior dos hemisférios cerebrais (Quiroga, 1980). Esta hipótese foi refutada por outros autores (*e.g.* Kielan-Jaworowska, 1986), mostrando que a fissura observada era impressão de vasos sanguíneos, o que demonstra a dificuldade na interpretação de estruturas do cérebro de animais extintos, sujeitos a vieses de preservação.

O corpo pineal é uma estrutura do telencéfalo com função de percepção de luz e temperatura periódicas (Roth *et al.*, 1986). A ausência no encéfalo dos mamíferos e no molde endocraniano de alguns grupos de cinodontes é considerada uma condição derivada em relação aos cinodontes basais, assim como a ausência de forame parietal (= pineal) na região dorsal do crânio (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004). O forame parietal está presente entre os parietais em galesaurídeos, *Thrinaxodon* e diademodontídeos (Fourie, 1974; Hopson, 1979; Quiroga, 1979b; Roth *et al.*, 1986), com o correspondente corpo pineal na região dorsal do molde endocraniano (fig. 10). Apesar da ausência de um forame parietal descrita para *Massetognathus*, Quiroga (1979) apontou a presença

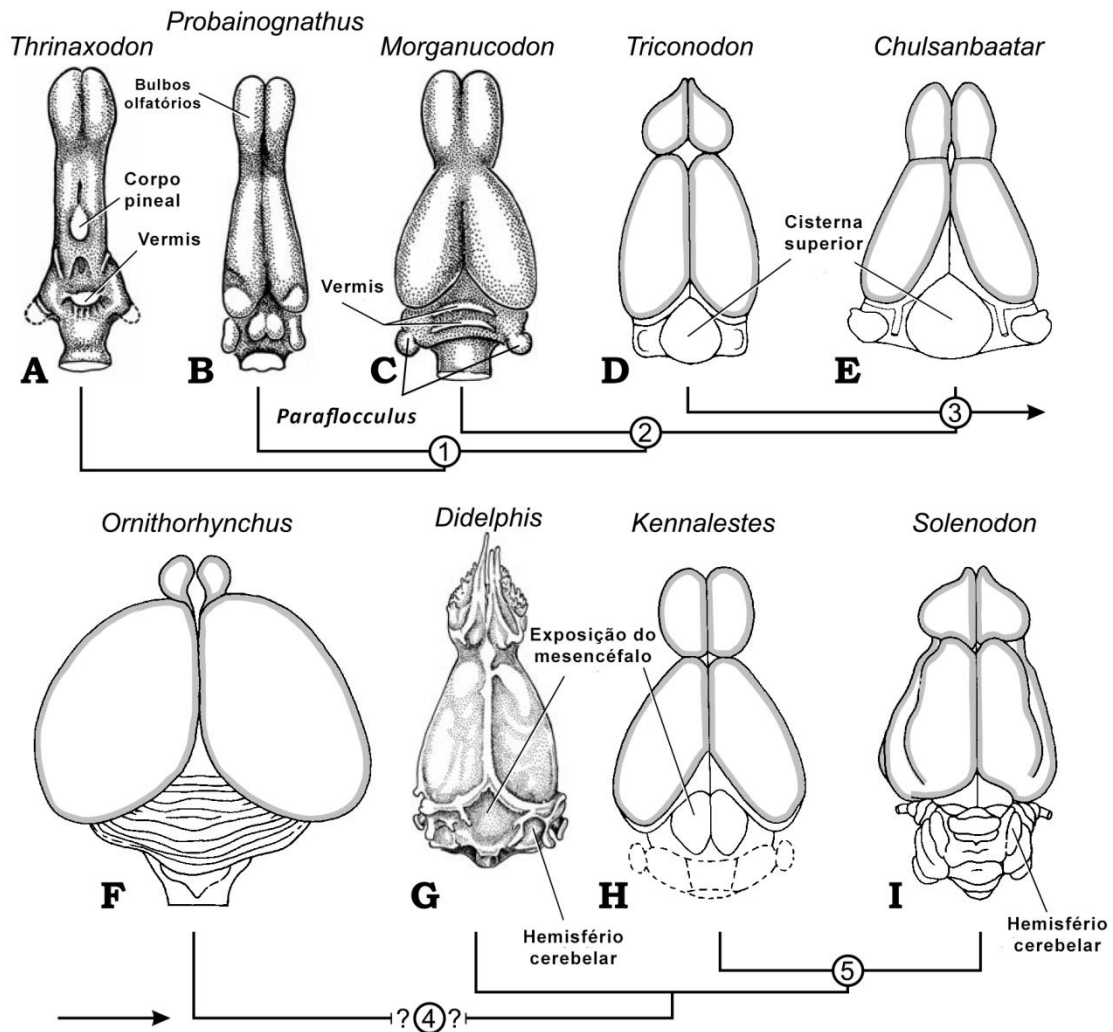
de um corpo pineal no molde endocraniano para o espécime analisado. Até o momento, em termos de anatomia cerebral em cinodontes, o corpo pineal encontra-se ausente em chiniquodontídeos (Quiroga, 1979; Kemp, 2009), tritylodontídeos e mamíferos (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004). A presença de um corpo pineal identificada em *Probainognathus* por Quiroga (1980) foi reinterpretada por Kielan-Jaworowska (1986) como um dobramento do mesencéfalo.

O mesencéfalo é uma região dificilmente preservada ou perceptível em moldes do endocrânio. Segundo Edinger (1964), pode não estar visível por estar encoberto por seios sanguíneos e meninges associadas, um telencéfalo posteriormente expandido, ou por um cerebelo anteriormente expandido. Em cinodontes não-mammaliaformes, o mesencéfalo foi descrito para os táxons *Probainognathus* sp. e *Therioherpeton cargini*, representado por uma pequena depressão entre o telencéfalo e a região cerebelar, denominada de colículo anterior (Quiroga, 1980, 1984). Rodrigues (2011) considerou a possibilidade de o mesencéfalo ter estado parcialmente exposto na superfície dorsal do encéfalo de *Brasilitherium riograndensis*, porém tal não se encontra aparente devido às meninges.

O rombencéfalo, ou medula oblonga, na grande maioria dos cinodontes não-mammaliaformes é estreito em contato com o parietal e levemente alargado na porção dorsal, em contato com o basioccipital. É possível identificar duas características evidentes nesta região dos moldes endocranianos já estudados para o grupo: (I) presença de *paraflocculus* proeminente, região do cerebelo relacionada ao equilíbrio; e (II) estrutura semelhante ao *vermis* cerebelar, que pode ser homóloga ao *vermis*, presente em mamíferos basais (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004). A presença de *paraflocculus* bem desenvolvidos é considerada condição derivada para cinodontes em relação a outros terapsídeos (Olson, 1944; Benoit *et al.*, 2017a, 2017b), estando descrito para o molde endocraniano de diversos grupos do Triássico (Hopson, 1979; Quiroga, 1979, 1984), especialmente em *Massetognathus* (ver Quiroga, 1979).

Em *Thrinaxodon* e *Nyctosaurus* o *vermis* cerebelar é representado por uma protuberância na região dorsal-medial do molde endocraniano (fig. 10). Segundo Kielan-Jaworowska *et al.* (2004), esta estrutura é homóloga à presente nos mamíferos, apesar de ser menos desenvolvida. Portanto, a presença do *vermis* cerebelar seria uma característica primitiva de cinodontes basais, posteriormente expandida em Mammalia. Esta estrutura também está presente no mammaliaforme *Morganucodon* (Kielan-

Jaworowska *et al.*, 2004) e encoberto em multituberculados e *Triconodon* pela cisterna superior, uma impressão vascular (Kielan-Jaworowska & Lancaster, 2004; fig. 10).



**Figura 10:** Moldes endocranianos de cinodontes (incluindo mamíferos) mostrando os principais estágios ocorridos na evolução do encéfalo no grupo. Modificado de Kielan-Jaworowska *et al.* (2004). Sinapomorfias destacadas: 1 (Eucynodontia) perda do olho parietal (ou de todo o complexo parietal-pineal); 2 (Mammaliaformes) expansão inicial do encéfalo; 3 (grupo coronal Mammalia, multituberculados e eutriconodontes), bulbos olfatórios com formato aproximadamente esférico e hemisférios cerebrais divididos pela fissura longitudinal; 4 (Monotremata + Theria), maior expansão lateral do encéfalo; 5 (Theria) cerebelo com hemisférios, *vermis* e *paraflocculus* bem distintos, além da exposição dorsal do mesencéfalo (caráter que deixa de existir em diferentes grupos de placentários). Exemplos fora de escala.

## 2 MATERIAL E MÉTODOS

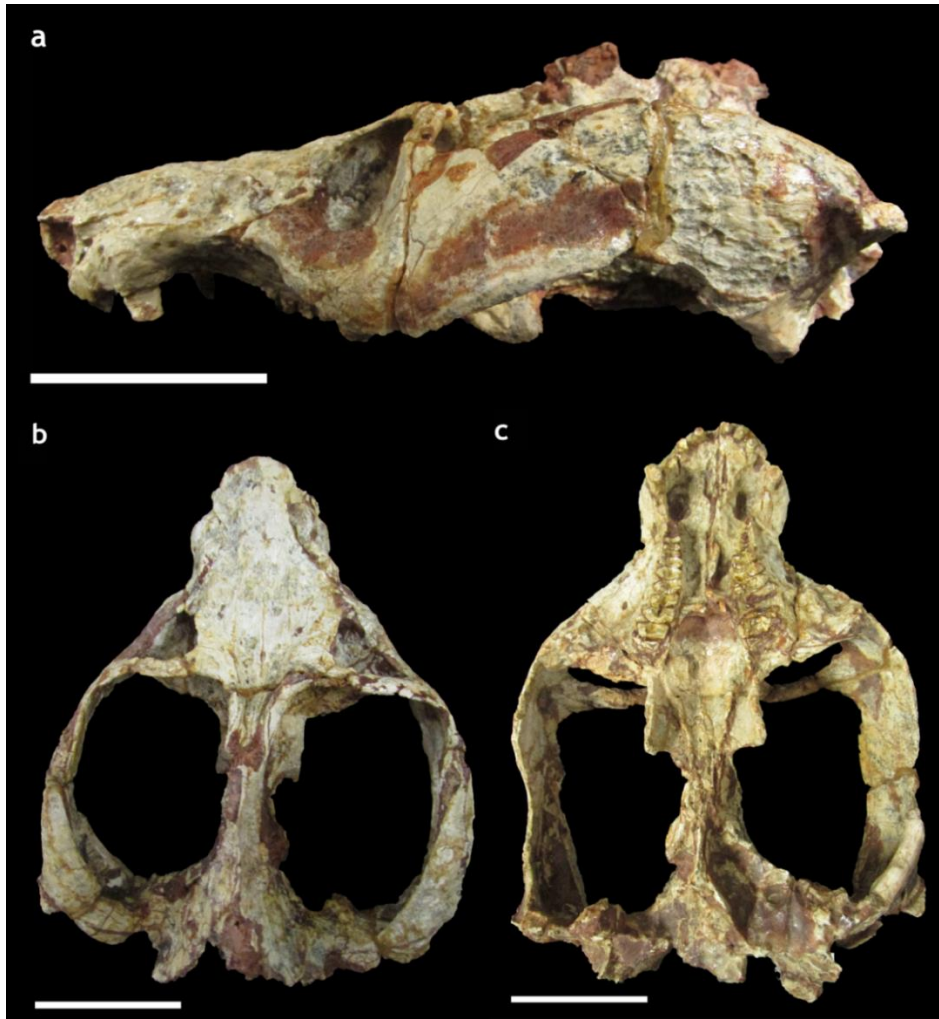
### 2.1 SOBRE OS MATERIAIS DE ESTUDO

Os fósseis utilizados nesta pesquisa pertencem à Coleção de Fósseis do Museu de Ciência e Tecnologia da PUCRS (MCT-PUCRS), sendo eles: *Massetognathus ochagaviae* (MCP 3871 PV – neótipo; fig. 11) e *Probelesodon kitchingi* (MCP 1600 PV – holótipo; fig. 12). Ambos os espécimes são provenientes de afloramentos fossilíferos do Triássico do Rio Grande do Sul, relacionados à Supersequência Santa Maria, mais especificamente à Sequência Pinheiros-Chiniquá (Triássico Médio, Ladiniano). As duas espécies de cinodontes fazem parte de uma diversa associação faunística denominada de Zona de Assembleia de *Dinodontosaurus* (Soares *et al.*, 2011; Horn *et al.*, 2014). Ambos os espécimes já se encontravam preparados, portanto não houve a necessidade de uma etapa de preparação mecânica dos crânios. Em relação a pesquisas anteriores (Quiroga 1979, 1980), o estudo destes materiais é relevante porque ambos apresentam identidade taxonômica bem estabelecida até o nível de espécie, além de um tamanho bastante superior em relação aos anteriormente utilizados. Além disso, os espécimes estão depositados em segurança (PUCRS) e o número de tombo é fornecido, garantindo a replicabilidade.

O gênero *Massetognathus* foi designado por Romer (1967) baseado em materiais coletados na Argentina (Formação Chañares), nomeando três espécies: *M. pascuali*, *M. teruggi* e *M. major*. Posteriormente, Abdala & Giannini (2000) propuseram a validade apenas de *M. pascuali*, sinonimizando as três espécies. Barberena (1981) descreveu uma *Massetognathus ochagaviae* no Triássico do Rio Grande do Sul, baseado no espécime UFGRS PV 0255T, porém o material foi perdido. Sendo assim, o espécime MCP 3871 PV, passou a ser considerado o neótipo (Liu *et al.*, 2008). Este neótipo foi coletado no município de Candelária (RS) e consiste em um crânio bem preservado, com 17 cm de comprimento e 11,58 cm de largura. O espécime não apresenta distorções significativas, apenas algumas fraturas. A crista sagital apresenta uma região quebrada, próxima ao contato com o interparietal. O Epiptérigoide e proótico direitos encontram-se ausentes devido à preservação do material (fig. 11). O espécime de *Massetognathus* PVL 4016 utilizado por Quiroga (1979) está referido neste trabalho como *M. pascuali* por ser uma coleta argentina e não haver registro argentino de *M. ochagaviae*.

*Probelesodon kitchingi* MCP 1600 PV foi coletado em Rincão do Pinhal, Agudo (RS) e descrito por Sá-Teixeira (1982). O crânio apresenta 16,6 cm de comprimento e 8,53 cm de largura. A porção posterior esquerda encontra-se levemente comprimida latero-lateralmente. Apesar de a espécie ter sido considerada sinônimo júnior de *Chiniquodon theotonicus* Huene 1942 por Abdala & Giannini (2002). Neste trabalho, *P. kitchingi* considerado como sinônimo de *C. theotonicus*, pois as espécies descritas primeiramente por von Huene foram baseadas em materiais fragmentados, tornando difícil sua classificação exata. Assim como observado por Martinelli *et al.* (2017), o gênero *Chiniquodon* apresenta uma distribuição espacial e temporal ampla, bem como uma heterogeneidade da morfologia cranial apresentada pelos materiais posteriormente classificados no gênero por Abdala & Giannini (2002). Portanto, torna-se necessária uma reavaliação dos materiais classificados como *Chiniquodon*, a fim de testar se a heterogeneidade observada é resultado de taxonomia, ontogenia e/ou dimorfismo sexual. Apesar do material utilizado por Quiroga (1979; PVL 4015) ter sido posteriormente sinonimizado com *Chiniquodon theotonicus* (Abdala, 2000), no presente trabalho manteve-se *Probelesodon* sp., de acordo com o citado acima.

**Abreviações institucionais:** **GI PST** – Seção de Paleontologia e Estratigrafia do Instituto Geológico, Ulaanbaatar, Mongólia; **IVPP** – Instituto de Paleontologia de Vertebrados e Paleoantropologia da Academia de Ciências chinesa, Beijing, China; **MACN** – Museu Argentino de Ciências Naturais, Buenos Aires, Argentina; **MBR** – Museu de História Natural de Berlim, Berlim, Alemanha; **MCP** – Museu de Ciências e Tecnologia PUCRS, Porto Alegre, Brasil; **MVP** – Museu Vicente Pallotti, Santa Maria, Brasil; **PVL** – Instituto Miguel Lillo, Tucuman, Argentina; **UFRGS** – Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil; **USNM** – Museu Nacional Norte Americano, Washington, Estados Unidos.



**Figura 11:** *Massetognathus ochagaviae* MCP 3871 PV neótipo, em vistas lateral (a), dorsal (b) e ventral (c). Escala: 5 cm.





**Figura 12:** *Probelesodon kitchingi* MCP 1600 PV holótipo, em vistas lateral (a), dorsal (b) e ventral (c). Escala: 5 cm.

## 2.2 METODOLOGIA

### 2.2.1 Tomografia Computadorizada

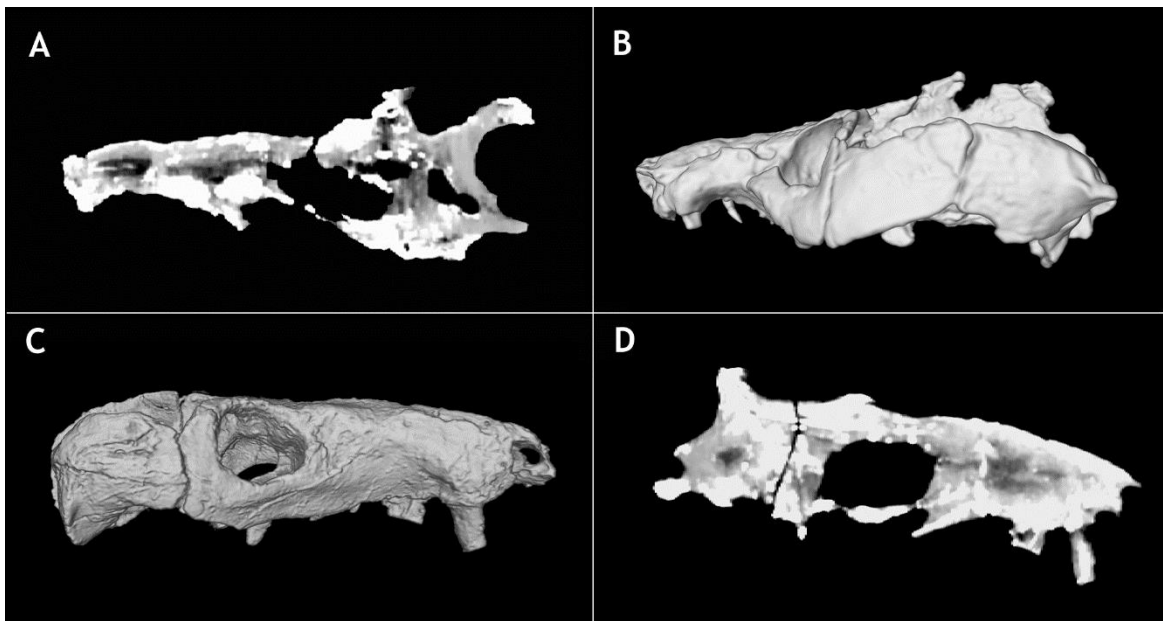
O imageamento por tomografia computadorizada (CT-scan) é uma técnica não destrutiva que permite a visualização e análise em três dimensões das imagens obtidas através da atenuação dos raios-X em um objeto (Ketcham & Carlson, 2001). Porém, devido à origem desta técnica ser para uso médico e análise de tecidos moles e ossos, apenas recentemente o potencial e a aplicação da tomografia computadorizada em pesquisas paleontológicas e geológicas começaram a ser explorados. O CT-scan é ideal para estudos paleoneurológicos por permitir uma análise detalhada de estruturas internas, como as cavidades nasal e endocraniana, sem a necessidade de preparação dos espécimes, prática comum em estudos anteriores (Cunningham *et al.*, 2014). Além disso, as imagens geradas podem ser facilmente manipuladas digitalmente em modelos tridimensionais, sendo possível imprimir os materiais em impressoras 3D com fins educativos e/ou científicos (Abel *et al.*, 2012; Cunningham *et al.*, 2014)

Apesar de apresentar diversas vantagens, também possui limitações e desvantagens quando aplicada no uso de fósseis, como a criação de artefatos que dificultam a visualização adequada dos materiais. Alguns exemplos são o endurecimento de raio (*beam hardening*), que torna as bordas do objeto mais brilhante que o centro e artefatos em anel (*ring artifacts*), que resultam em raios circulares brilhantes na amostra analisada (Ketcham & Carlson, 2001; Cnudde & Boone, 2013). O surgimento de artefatos está frequentemente associado a presença de certos minerais nos fósseis. A calcita, por exemplo, interage de forma intensa com os feixes de raios-X, resultando na dispersão de raios (Ketcham & Carlson, 2001). Este mineral é comum em materiais da Formação Santa Maria, inclusive nos espécimes utilizados neste trabalho. Conseqüentemente, o aspecto principal a ser considerado é o espectro de energia disponível no tomógrafo, pois este define a capacidade de penetração dos raios-X, assim como sua relativa atenuação esperada quando atravessam materiais de diferentes densidades (Ketcham & Carlson, 2001).

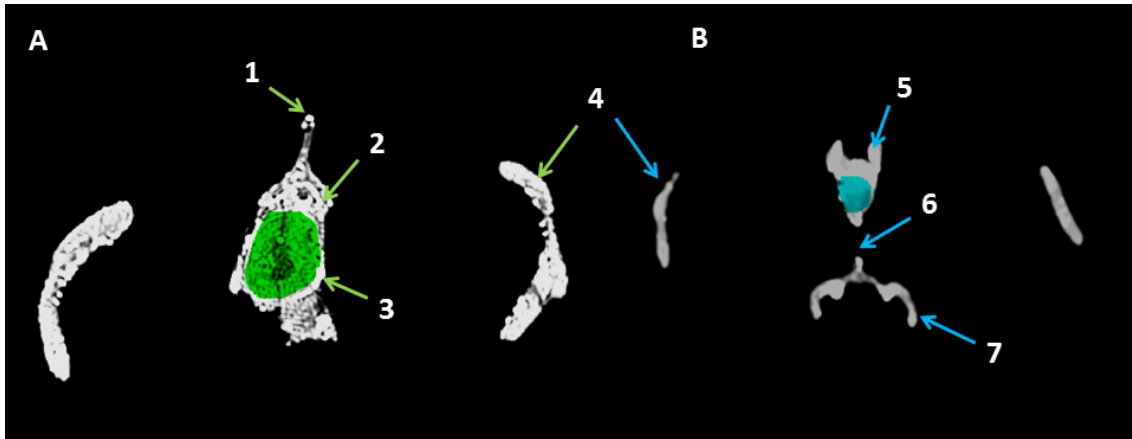
As tomografias deste trabalho foram realizadas no Instituto do Cérebro (InsCer) localizado no Hospital São Lucas. O equipamento utilizado foi o tomógrafo médico *Pet CT Multislice 16d Discovery*. A tomada de dados utilizou os seguintes parâmetros: radiação de 140kV, corrente de 380mA, *slices* de 0,625 mm, sem espaçamento

*interslice*, nos planos transversal, sagital e coronal. Como não existe um protocolo padrão para o uso de tomografia computadorizada no estudo de fósseis, foram aplicadas quatro configurações pré-existentes no aparelho a fim de atenuar os possíveis artefatos gerados, sendo elas *default* (padrão), *soft*, *bone* e corte axial.

As imagens bidimensionais obtidas (formato Dicom; 512x512 pixels) foram primeiramente trabalhadas no programa Avizo 7.1 (disponibilizado pelo InsCer) para a visualização das tomografias e criação do modelo 3D dos materiais utilizados (fig. 13). O programa VGStudio MAX (versão 1.2.1) foi utilizado para segmentação e visualização da cavidade cerebral e cálculos de volume do *endocast* gerado (fig. 14). Para a visualização acurada da diferença de densidade entre osso e sedimento, foram alteradas as escalas de cinza no programa. A segmentação do molde endocraniano digital (*endocast*) foi realizada manualmente através das *slices* em corte coronal (fig. 14) no programa VGStudio MAX (versão 1.2.1).



**Figura 13:** Modelos 3D (B, C) e *slices* em corte sagital (A, D) gerados no Avizo 7.1. MCP 3871 PV *Massetognathus ochagaviae* (acima) e MCP 1600 PV *Probelesodon kitchingi* (abaixo). Imagens sem escala. Protocolo *soft*.



**Figura 14:** Imagens bidimensionais de tomografias computadorizadas em plano coronal de *Probelesodon kitchingi* (A) e *Massetognathus ochagaviae* (B) mostrando a segmentação da cavidade endocraniana em verde e azul. Software utilizado: VGStudio MAX. 1: crista sagital; 2: parede interna do parietal; 3: epipterigoide; 4: arco zigomático; 5: crista nos frontais; 6: vacuidade orbital; 7: pterigoides. Sem escala.

#### 2.2.2 Análise quantitativa

**Massa corporal:** devido à ausência de material pós-craniano para os dois espécimes utilizados neste trabalho, foram utilizadas duas fórmulas desenvolvidas por Quiroga (1979, 1980) para estimativas de massa corpórea em cinodontes, ambas baseadas na relação do comprimento do crânio e do corpo:

$$(a) M = 1.6S^3 \text{ e}$$

$$(b) M = 2.7S^3,$$

sendo  $M$  a massa corporal em gramas e  $S$  o comprimento do crânio em centímetros. A primeira fórmula (a) foi baseada na relação entre comprimento do corpo/peso corporal utilizada por Jerison (1973), na qual  $P = 0,025L^3$ , sendo  $P$  o peso do corpo em gramas,  $L$  o comprimento do corpo em centímetros e  $0,025$  a constante. A fórmula resultante foi a utilizada por Quiroga (1979) e desenvolvida através da comparação da reconstrução de seis cinodontes, onde os dados de comprimento de crânio e do corpo foram plotados em um sistema de coordenadas logarítmicas (fig. 15), gerando uma constante onde o comprimento do corpo seria quatro vezes o do crânio ( $L = 4S$ ).

Para a segunda fórmula (b), Quiroga (1980) utilizou outra constante (0,043) na fórmula de Jerison (1973), considerada pelo autor a mais acurada para animais de estruturação robusta (*heavy built*), portanto gerando resultados mais precisos para

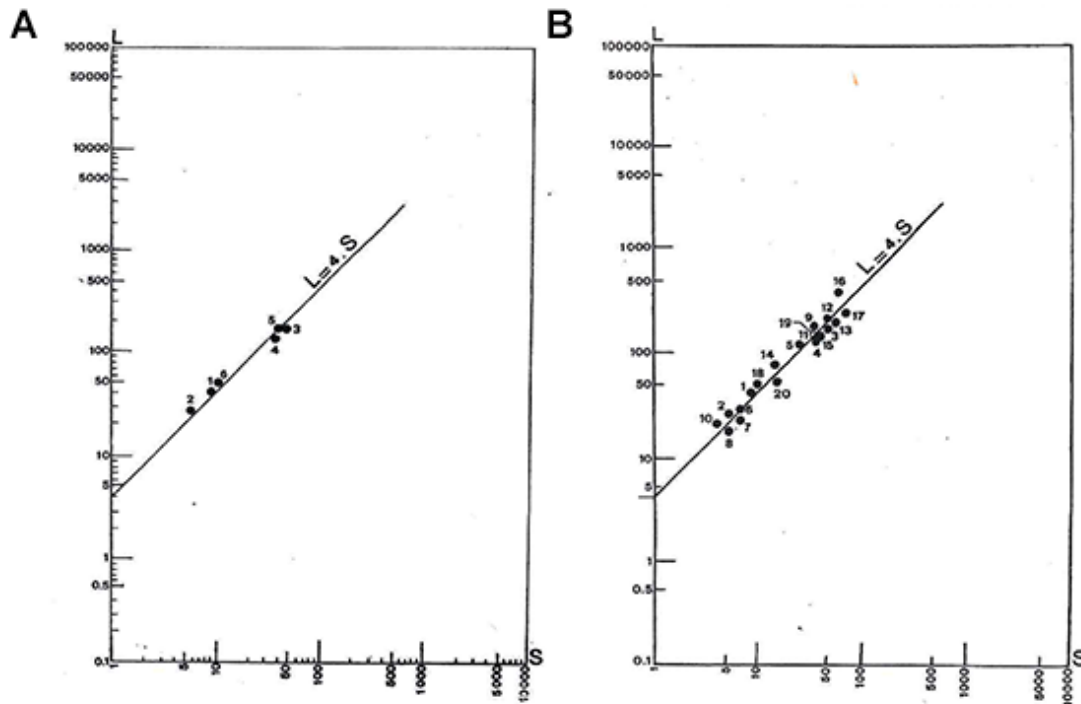
grande parte dos cinodontes não-mammaliaformes. Para confirmar também a constante do comprimento corporal, Quiroga (1980) acrescentou ao gráfico dados de outros Therapsida (fig. 15). Para aumentar o conjunto de dados e testar a constante  $L = 4S$ , no presente trabalho foram acrescentados dinocefálios, mamíferos e Mammaliaformes ao gráfico de comprimento do crânio X comprimento corporal (ver anexo 1), demonstrando que pode ser aplicada a estes grupos. Neste trabalho os resultados obtidos para os cálculos de massa corpórea estão representados como Massa A (referente à fórmula “a”) e Massa B (referente à fórmula “b”).

Além dos métodos empregados por Quiroga, existe uma fórmula mais adequada para mamíferos insetívoros e, conseqüentemente, para Mammaliaformes basais e alguns cinodontes não-mammaliaformes. É baseada na relação entre massa corporal e comprimento do crânio em 64 mamíferos insetívoros atuais. Apesar de não ter sido utilizada neste trabalho, este método foi empregado para as estimativas de massa corporal para *Morganucodon*, *Hadrocodium* (Rowe *et al.*, 2011) e *Brasilitherium riograndensis* (Rodrigues *et al.* 2014).

$$(c) X = 3.68Y - 3.83$$

onde X é o log<sub>10</sub> da massa corporal em gramas e Y o logaritmo do comprimento do crânio em milímetros.

**Presença de bulbos olfatórios:** inicialmente os cálculos de EQ eram realizados sem o volume dos bulbos olfatórios (Jerison, 1973), diferentemente de Quiroga (1979, 1980, 1984), que calculou os quocientes com e sem esta estrutura. Para fins comparativos com dados da bibliografia, no presente trabalho foram efetuados cálculos com e sem os bulbos. De forma geral, consideramos que para comparações mais amplas, incluindo Mammalia, é mais interessante incluir os bulbos olfatórios, pois a exclusão dos mesmos promove um viés volumétrico que condiciona um tamanho menor para os valores obtidos para os táxons basais (Mammaliaformes e não-mammaliaformes).



**Figura 15:** Relação entre comprimento do crânio (S) e comprimento do corpo (L) em Therapsida em um sistema logarítmico. Escala em centímetros. (A) 1. *Massetognathus pascuali*, 2. *Thrinaxodon*, 3. *Cynognathus crateronotus*, 4. *Diademodon*, 5. *Exaeretodon*, 6. *Pascualgnathus polanskii*. Retirado de Quiroga (1979). (B) 1. *M. pascuali*, 2. *Thrinaxodon*, 3. *C. crateronotus*, 4. *Diademodon*, 5. *Scymnognathus whaitsi*, 6. *Oligokyphus*, 7. *Aneugomphius ictidoceps*, 8. *Eriaciolacerta parva*, 9. *Moschops capensis*, 10. *Galechirus scholtzi*, 11. *Esoterodon angusticeps*, 12. *Kannemeryeria*, 13. *Placeria gigas*, 14. *Lystrosaurus murrayi*, 15. *Titanophoneus potens*, 16. *Jonkeria*, 17. *Stahleckeria potens*, 18. *P. polanskii*, 19. *Exaeretodon*, 20. *Probelesodon lewisi*. Retirado de Quiroga (1980).

**Quociente de Encefalização:** para o cálculo do EQ existem quatro fórmulas básicas, desenvolvidas por diferentes autores. A fórmula de Jerison (1973) estabelece uma relação básica entre o volume encefálico (EV) e a massa corpórea (M) e representa o modelo mais tradicional. A fórmula de Eisenberg (1981) é um desenvolvimento da fórmula anterior, aplicada para mamíferos em geral e basais. A fórmula de Manger (2006), por sua vez, é um desenvolvimento da fórmula de Eisenberg (1981), porém sendo baseada em um maior número de espécies e com a exclusão de *outliers* (e.g., primatas, cetáceos), sendo considerada como mais precisa matematicamente que as anteriores. A fórmula de Hurlburt *et. al.* (2013) foi desenvolvida para a comparação dos volumes endocraniais normalmente menores dos répteis, e sua aplicação foi aqui

considerada como potencialmente informativa uma vez que o grupo de estudo inclui sinápsidos basais.

As fórmulas em questão diferem em relação aos valores nelas inclusos, mantendo uma mesma relação entre quociente de encefalização, volume encefálico e massa corpórea:

(a)  $EQ = EV/(0.12M^{0.66})$  de Jerison (1973)

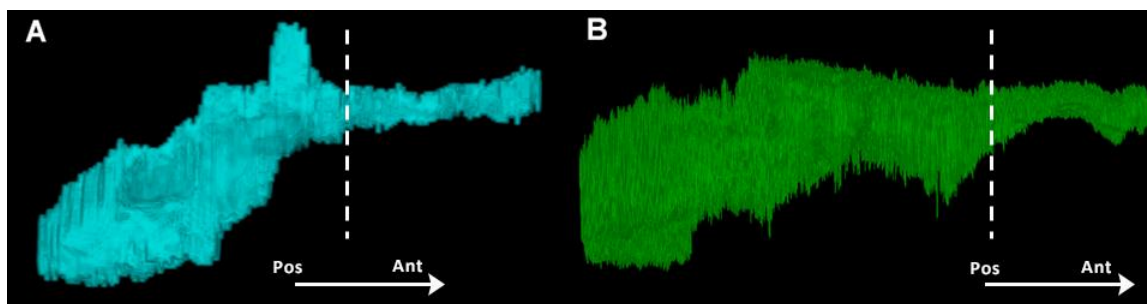
(b)  $EQ = EV/(0.055M^{0.75})$ , de Eisenberg (1981)

(c)  $EQ = EV/(0,0535M^{0.7294})$  de Manger (2006)

(d)  $EQ = EV/(0,0155M^{0.553})$  de Hurlburt (2013)

sendo EV o volume cerebral em centímetros cúbicos e M a massa corpórea em gramas. Este último corresponde ao resultado de P nas fórmulas para os cálculos de massa corpórea ('a' e 'b'). Foram realizados dois cálculos para cada EQ (a, b, c, d) com os bulbos olfatórios: uma para a Massa A e outro para a Massa B. O mesmo foi aplicado com a retirada desta estrutura, resultando em 32 EQs (16 para *M. ochagaviae* e 16 para *P. kitchingi* – ver anexo 5). Como não foi possível visualizar uma clara divisão entre o telencéfalo e os bulbos olfatórios, o critério de corte utilizado foi o início de uma protuberância na região ventral do molde endocraniano, presente em ambos os espécimes analisados (fig. 16).

A fim de aumentar o conjunto de dados para comparações entre o grau de desenvolvimento do encéfalo no grupo, também foram calculados os Quocientes de Encefalização para outros terápsidos. Para isso, foram utilizados os dados disponíveis na literatura, quando as informações necessárias para a realização destes cálculos estavam devidamente citadas pelos autores (*e.g.* volumes cerebrais com e sem os bulbos olfatórios, comprimento do crânio e/ou massa corpórea e os critérios utilizados para a realização dos cálculos de quocientes de encefalização).



**Figura 16:** critério de corte para os cálculos de EQ sem os bulbos olfatórios (linha tracejada) em e MCP 3871 PV *Massetognathus ochagaviae* (A) e MCP 1600 PV *Probelesodon kitchingi*. Imagens sem escala.

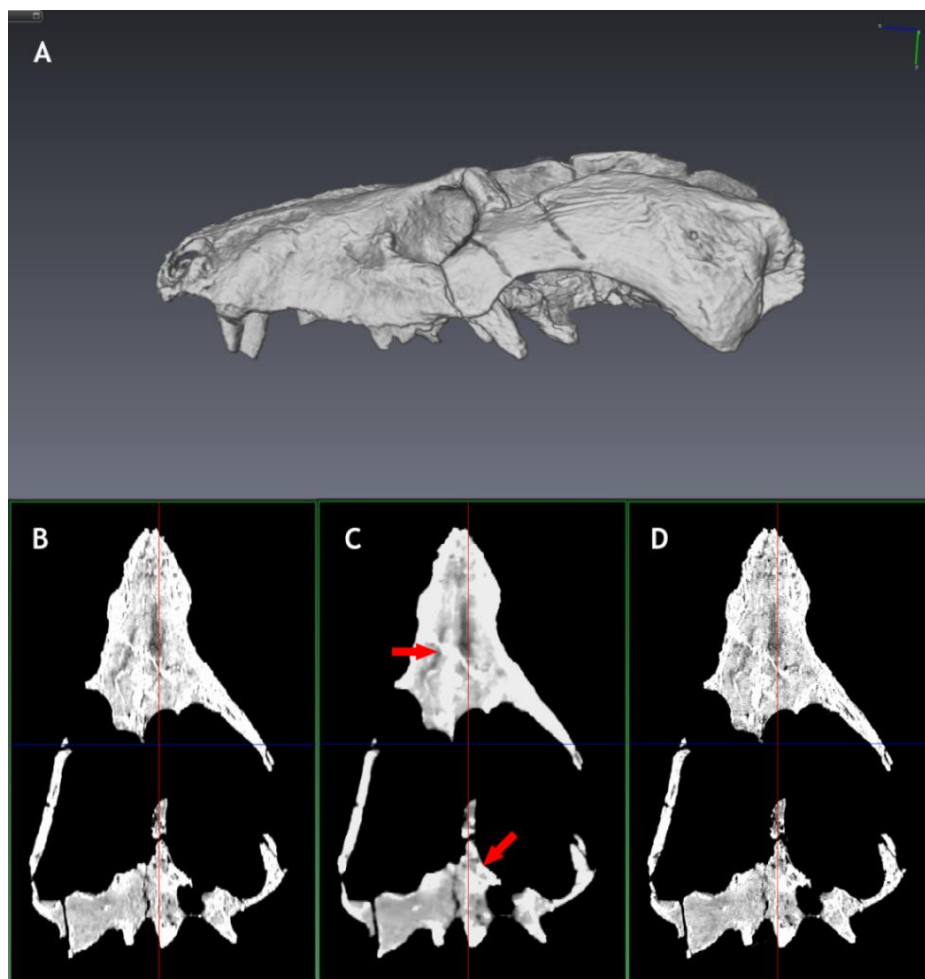
**Relações filogenéticas em Cynodontia:** as relações e posições filogenéticas e estratigráficas em Cynodontia foram consideradas a partir da análise realizada por Ruta *et al.* (2013). Esta filogenia foi escolhida por ser a mais inclusiva em cinodontes não-mammaliaformes, abrangendo cerca de 68% da diversidade registrada de Cynodontia (exceto dromatheriídeos e todos os táxons pós trytilodontídeos). A matriz de dados inclui 150 caracteres morfológicos e 54 táxons, sendo 52 cinodontes não-mammaliaformes e dois mamaliaformes basais (*Morganucodon* e *Sinoconodon*). Dentre os não-mammaliaformes, estão incluídas três espécies primitivas, seis Epicynodontia basais, 18 Probainognathia e 25 Cynognathia. As posições filogenéticas de *M. ochagaviae* e *P. kitchingi* foram consideradas como as de *Massetognathus* e *Chiniquodon* (ver materiais e métodos), pois o autor não especificou qual espécie dos referentes gêneros foram utilizadas na análise.



### 3 RESULTADOS

#### 3.1 TOMOGRAFIAS COMPUTADORIZADAS

As tomografias realizadas em ambos os materiais resultaram em 676 *slices* nos protocolos *default*, *soft* e *bone*; e 108 no corte axial (em *P. kitchingi*), no qual somente metade do crânio foi escaneada. Após análise das imagens no programa Avizo 7.1, o protocolo *soft* demonstrou melhores resultados em comparação aos demais utilizados nas tomografias. Por operar com raios de menor foco e intensidade, apresentou um menor grau de interação com a calcita em ambos os materiais, gerando, assim, um menor número de artefatos e uma melhor distinção entre a diferença de densidade entre a matriz rochosa e o material ósseo (Ketcham & Carlson, 2001; Hoffmann *et al.*, 2016; fig. 17).



**Figura 17:** Modelo 3D gerado de *Probelesodon kitchingi* (A) e comparação entre os protocolos utilizados: *default* (B), *soft* (C) e *bone* (D). Setas vermelhas mostram a calcita depositada nas cavidades do fóssil. Diferenças de densidade: em branco demonstrando o osso e em cinza o sedimento. Sem escala.

### 3.2 MOLDES DIGITAIS DO ENCÉFALO

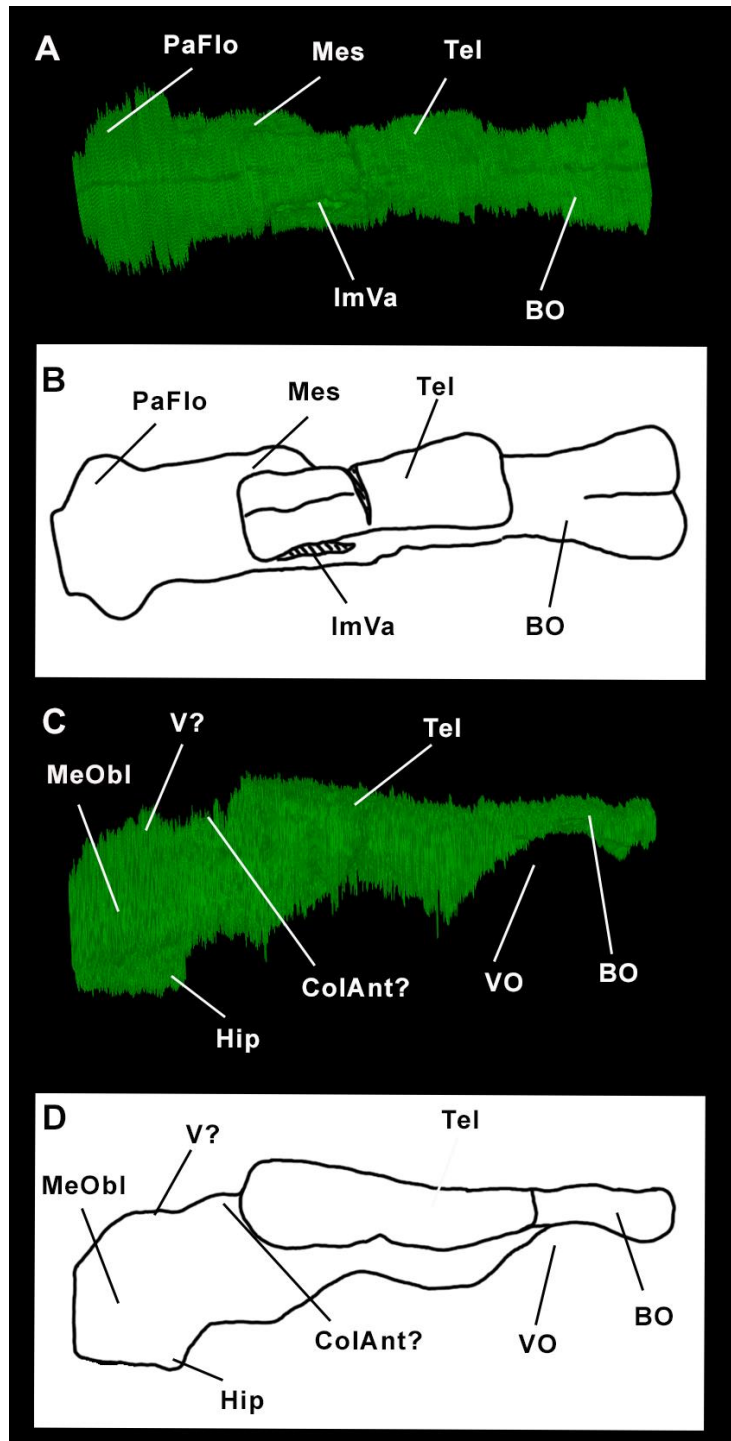
A tomografia computadorizada realizada em *M. ochagaviae* resultou em uma maior qualidade em relação à de *P. kitchingi*, sendo possível observar as estruturas da cavidade endocraniana de forma mais detalhada. Isso ocorreu principalmente devido ao processo de fossilização de cada material, discutido com maior profundidade na seção Discussão. Ainda assim, infelizmente, não foi possível visualizar nervos cranianos, impressões de vasos sanguíneos e ouvido interno em ambas as tomografias. Além disso, a condição da preservação dos espécimes, como a ausência de alguns ossos, dificultou a segmentação precisa de algumas regiões do molde endocraniano. Por exemplo, o material MCP 3871 PV (*Massetognathus ochagaviae*), apresenta uma grande fratura próxima ao contato entre o parietal e os frontais, dificultando a segmentação do molde endocraniano nesta região, especialmente na porção anterior do pré esfenoide, de difícil preservação durante a fossilização, além de ausência de parte do epipterigoide e proótico do lado direito do crânio (fig. 11).

De modo geral, os moldes digitais apresentam um formato alongado e estreito, ainda sem diferenciação de estruturas encefálicas, como aumento do telencéfalo e a presença de um cerebelo diferenciado (figs. 18 e 19). O molde endocraniano de *M. ochagaviae* apresenta 77,9 mm de comprimento total, sendo mais longo que o de *P. kitchingi* (72 mm; tabela 1). Apesar de ser mais longo, é mais estreito, especialmente na região do telencéfalo (7,9 mm e 14,26 mm, respectivamente para *M. ochagaviae* e *P. kitchingi*; tabela 1). Como esperado para cinodontes não-mammaliaformes, apresentam bulbos olfatórios bem desenvolvidos, assim como *paraflocculos* evidentes, especialmente em *M. ochagaviae*. A presença de uma ampla vacuidade orbital e um orbitoesfenoide e presfenoide parcialmente ossificados em ambas as espécies facilita a visualização do limite ventral da porção mais anterior do molde digital. Em contrapartida, a ausência de uma placa cribiforme (estrutura óssea que separa a cavidade nasal da cerebral), presente nos mamíferos, dificulta a precisão do limite dos bulbos olfatórios em cinodontes não-mammaliaformes. A seguir, os moldes endocranianos são descritos de forma mais detalhada para as duas espécies.

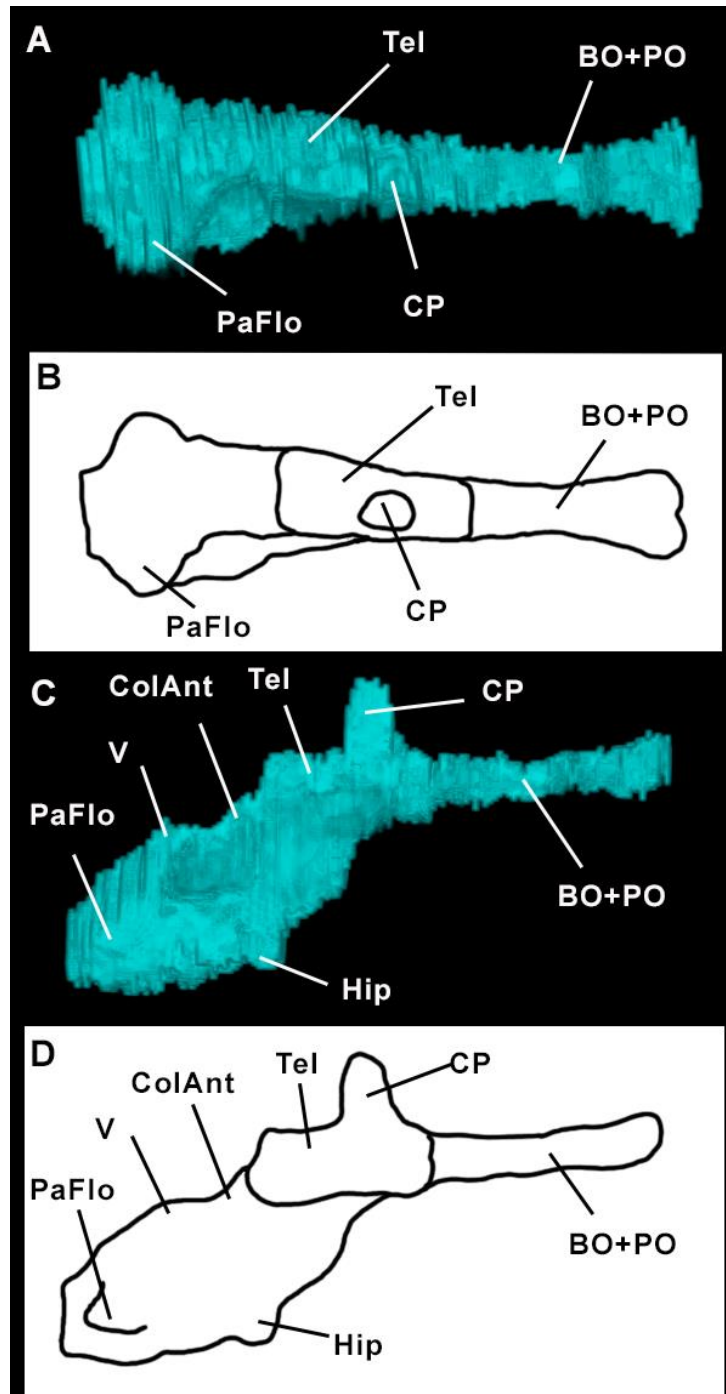
**Tabela 1** – Medidas do molde endocraniano digital (*endocast*) de *Probelesodon kitchingi* e *Massetognathus ochagaviae* (em mm). BO = bulbos olfatórios; PO = pedúnculos olfatórios; \*BO+PO; \*\*sem corpo pineal.

	<b>Medidas do <i>endocast</i></b>	
	<i>P. kitchingi</i>	<i>M. ochagaviae</i>
Comprimento total	72,00	77,99
Comprimento telencéfalo	29,83	31,58
Comprimento BO	19,60	22,37*
Largura total <sup>a</sup>	21,46	25,56
Largura telencéfalo	14,26	7,9
Largura BO	15,10	12,30
Altura total <sup>b</sup>	26,08	29,47**
Altura telencéfalo	9,37	8,16
Altura medula oblonga	20,54	20,03

<sup>a</sup> medida na medula oblonga; <sup>b</sup> medida da medula oblonga ao telencéfalo



**Figura 18:** Molde endocraniano digital e respectivos desenhos esquemáticos de MCP 1600 PV *Probelesodon kitchingi* em vista dorsal (A, B) e lateral direita (C, D). Imagens sem escala. **BO:** bulbos olfatórios; **ColAnt:** colículo anterior; **CP:** corpo pineal; **Hip:** hipófise; **ImVa:** impressão vascular; **Mes:** mesencéfalo; **MeObl:** medula oblonga; **PaFlo:** *paraflocculus*; **Tel:** telencéfalo; **V:** *vermis*; **VO:** vacuidade orbital.



**Figura 19:** Molde endocraniano digital e respectivos desenhos esquemáticos de MCP 3871 PV *Massetognathus ochagaviae* em vista dorsal (A, B) e lateral direita (C, D). Imagens sem escala. **BO+PO:** bulbos olfatórios e pedúnculos olfatórios; **ColAnt:** colículo anterior; **CP:** corpo pineal; **Hip:** hipófise; **PaFlo:** *paraflocculus*; **Tel:** telencéfalo; **V:** *vermis*.

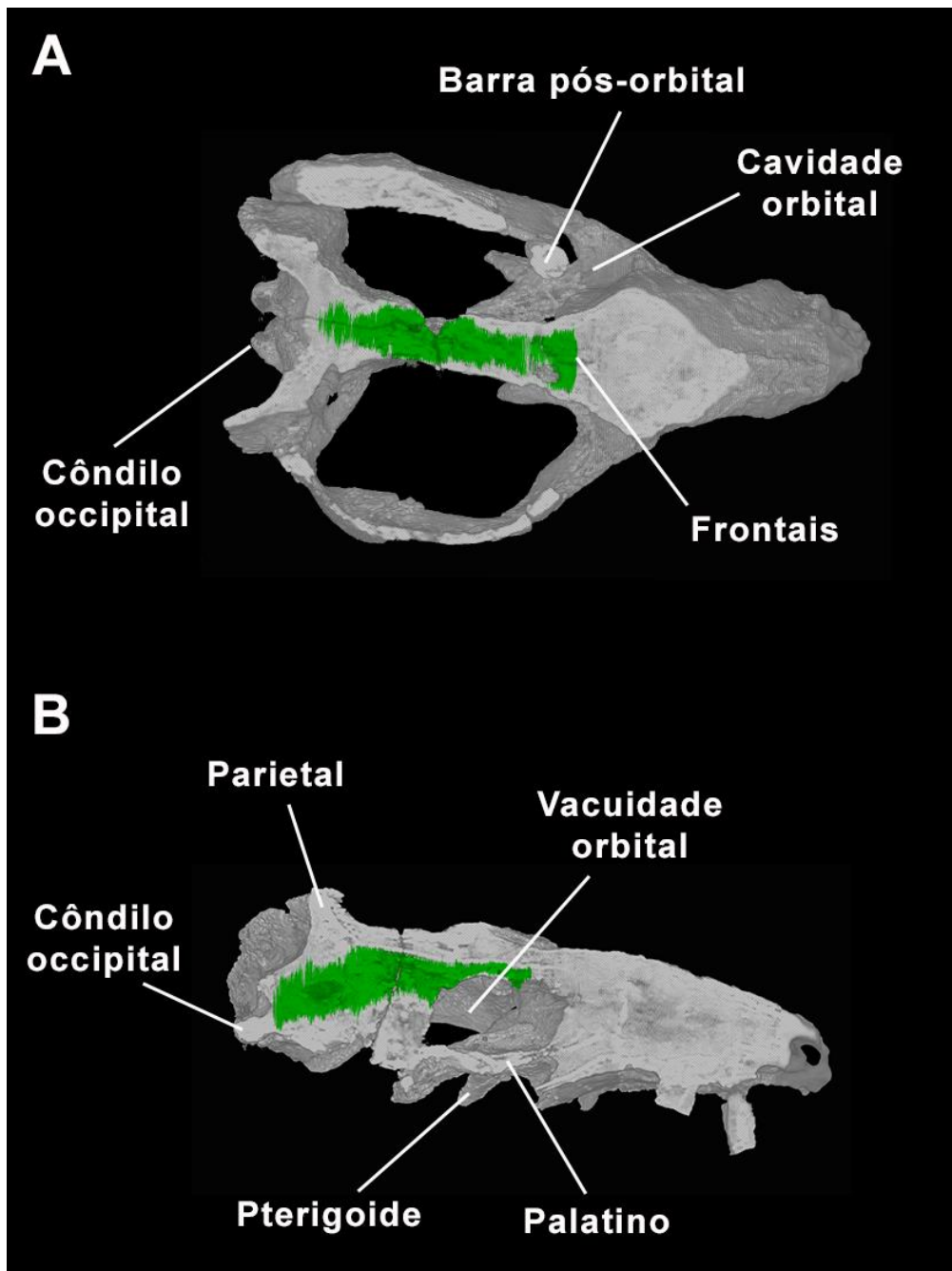
### 3.2.1 Morfologia do endocrânio de MCP 1600 PV *P. kitchingi*

**Região do prosencéfalo:** em *P. kitchingi*, o limite anterior aproximado dos bulbos olfatórios estende-se até a margem posterior das órbitas, ocupando quase toda a extensão dos frontais (fig. 20). Como notado por Rodrigues (2011) em sua tese de Doutorado, é possível perceber, de forma aproximada, o formato desta estrutura observando a morfologia dos ossos frontais, posicionados acima dos bulbos olfatórios: retos na superfície dorsal e côncavos na parede interna. Conseqüentemente, uma divisão entre os moldes dos bulbos pode ser observada, havendo a presença de um sulco longitudinal na região dorsal destas estruturas (fig. 18). Apresentam uma forma mais alargada na porção anterior (largura de 15,10 mm), não sendo muito alongados (comprimento de 19,60 mm, ocupando cerca de 1/3 do comprimento total do molde digital do encéfalo de 72 mm; tabela 1). Possivelmente, conectam-se diretamente ao telencéfalo, não havendo evidências de pedúnculos (fig. 18).

A região telencefálica apresenta uma forma tubular e não expandida lateralmente na porção posterior, com um comprimento total de 29,83 mm e largura igual a 14,26 mm (tabela 1). É possível observar um sulco longitudinal dividindo o telencéfalo em duas estruturas que correspondem aos hemisférios cerebrais (fig. 18). Este sulco, que pode representar o sulco mediano (= fissura longitudinal), se estende até metade do telencéfalo, onde há uma fratura no parietal e parte do epiptérgoide em ambos os lados do crânio. Apesar do sulco mediano e uma nítida divisão entre os hemisférios cerebrais terem sido descritos para *Probainognathus* (ver Quiroga, 1980), *Therioherpeton* e *Brasilitherium* (Quiroga, 1984; Rodrigues *et al.*, 2014), esta estrutura provou-se ausente para outros cinodontes não-mammalianos, como *Exaeretodon*, *Massetognathus* e o próprio *Probelesodon* (Bonaparte, 1966; Quiroga, 1979). Sendo assim, como não foi descrito anteriormente para esta espécie e não se estende por toda a estrutura, pode ser decorrente de vieses de preservação do espécime aqui analisado ou artefato gerado pela tomografia. Os limites laterais do telencéfalo não estão muito distintos. Apesar disso, em vista lateral direita, foi possível visualizar a impressão vascular (fig. 18), interpretada por Quiroga (1979) como um *sinus* canal. Não há evidência de um forame parietal, assim como de um tubo parietal. Também não foi possível visualizar de forma clara um molde da fossa pituitária na região ventral do encéfalo, apenas sua possível localização (fig. 18).

**Região do mesencéfalo:** esta região do encéfalo dificilmente é preservada ou perceptível em moldes do endocrânio, podendo estar encoberta por outras estruturas (Edinger, 1964). Como já citado, em cinodontes não-mammaliaformes, o colículo anterior foi descrito para os táxons *Probainognathus* sp. e *Therioherpeton cargini* (Quiroga, 1980, 1984) e Rodrigues (2011) considerou a possibilidade do mesencéfalo ter estado parcialmente exposto na superfície dorsal do encéfalo de *Brasilitherium riograndensis*, porém não aparente devido às meninges. Em *P. kitchingi*, o colículo anterior pode estar representado por uma elevação no molde endocraniano após o limite posterior do telencéfalo (fig. 18), estando de acordo com o descrito para outros táxons de cinodontes não-mamaliaformes.

**Região do rombencéfalo:** em cinodontes não-mammaliaformes esta estrutura é representada pelos *paraflocculi* e *vermis*, regiões primitivas do cerebelo associadas ao equilíbrio. No molde endocraniano de *P. kitchingi* o *vermis* cerebelar pode estar representado por uma proeminência na região dorsal, acima da medula oblonga (fig. 18). Apenas em vista dorsal o formato geral dos *parafloccullus* pode ser visualizado, sendo duas expansões laterais na região posterior do encéfalo (fig. 18). Devido à preservação desta região do crânio no espécime analisado, não foi possível diferenciar a saída de nervos cranianos, vasos sanguíneos e o ouvido interno.



**Figura 20:** Posição do encéfalo (em verde) de *Probelesodon kitchingi* em vista dorsal (A) e lateral direita (B). Sem escala.

### 3.1.1 Morfologia do endocrânio de MCP 3871 PV *M. ochagaviae*

**Região do prosencéfalo:** os bulbos olfatórios em *M. ochagaviae* conectam-se ao telencéfalo através de pedúnculos (fig. 19), apresentando um formato mais aproximado do encéfalo dos répteis, assim como descrito para *Probainognathus* (Quiroga, 1980). Alargam-se na porção anterior, porém são mais estreitos em relação aos bulbos

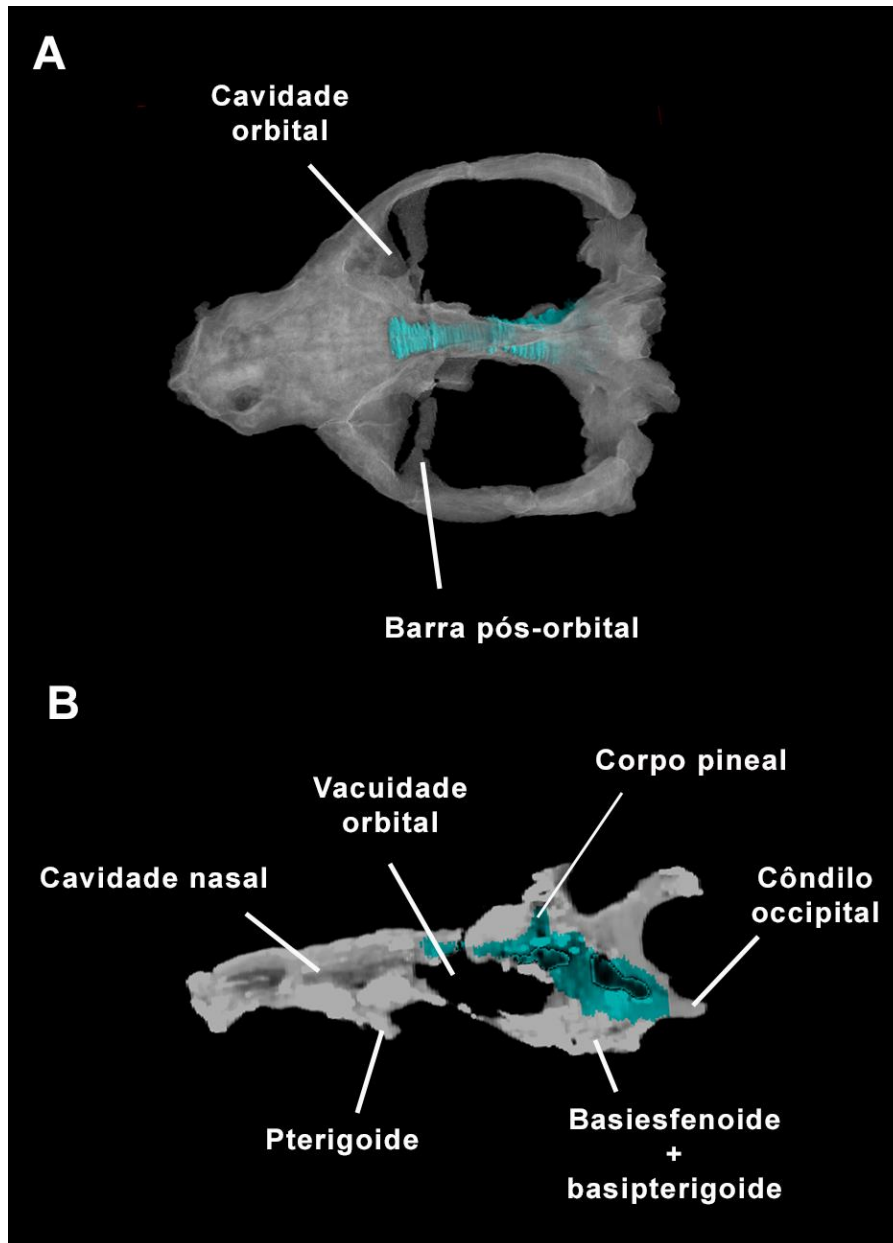


olfatórios de *P. kitchingi* (12,3 mm e 15,10 mm de largura, respectivamente – tabela 1). Apesar de apresentarem menor largura, são mais longos, com 22,37 mm de comprimento, provavelmente devido à presença dos pedúnculos. Não há um sulco longitudinal evidente separando os moldes dos bulbos olfatórios como o observado em *P. kitchingi*. O limite entre os bulbos olfatórios e o telencéfalo não está bem definido, provavelmente devido a qualidade da tomografia computadorizada. O limite anterior do encéfalo estende-se aproximadamente até metade das órbitas (fig. 21).

O molde do telencéfalo também apresenta uma forma alongada, porém é mais estreito (largura máxima de 7,9 mm), aproximadamente metade da largura observada em *P. kitchingi*. Os limites laterais do telencéfalo não estão claros, assim como em *P. kitchingi*. Quando o espécime utilizado neste trabalho foi descrito (Liu *et al.*, 2008), não foi citada a presença de um forame parietal (= forame pineal) devido à presença de fraturas na região da crista sagital e parietal. Porém, através da tomografia computadorizada foi possível confirmar a presença do molde de um corpo pineal (fig. 19) na superfície dorsal do telencéfalo, assim como o constatado por Quiroga (1979) para outro espécime do gênero. Na superfície ventral está presente o molde da hipófise (fig. 19), situado na fossa hipofisária (*sella turcica*). Esta estrutura encontra-se há aproximadamente 23,4 mm do forame magno, estando localizada mais anteriormente em relação ao observado em *P. kitchingi*.

**Região do mesencéfalo:** o molde do encéfalo apresenta uma região proeminente posterior ao telencéfalo, localizada acima do molde da hipófise. Esta proeminência pode representar o colículo anterior (fig. 19), como descrito para *Probainognathus* (ver Quiroga, 1980) e, possivelmente *P. kitchingi* (como já citado). Porém, não foi indicada a presença de tal estrutura para outro espécime de *Massetognathus* (ver Quiroga, 1979), possivelmente devido à preservação do material analisado pelo autor, um molde natural.

**Região do rombencéfalo:** em vista dorsal é possível visualizar a presença de *paraflocculi* evidentes, assim como descrito por Quiroga (1979). Após o colículo anterior está presente uma saliência, visível em vista lateral, podendo representar o *vermis* cerebelar, ainda não descrito para o gênero (fig. 19). Não foi possível diferenciar as saídas de nervos nesta região, assim como o ouvido interno.



**Figura 21:** Posição do encéfalo (em azul) em *Massetognathus ochagaviae* em vista dorsal (A) com máscara transparente aplicada ao modelo 3D e vista lateral (B).

## 3.2 ANÁLISES QUANTITATIVAS

### 3.2.1 Massa corporal

Para os cálculos de massa corporal foram utilizadas duas fórmulas desenvolvidas por Quiroga (1979, 1980):  $P=1,6S^3$  e  $P=2,7S^3$ . Os resultados obtidos estão resumidos na tabela 2. As massas corporais obtidas para *Probelesodon kitchingi*, utilizando-se um espécime com comprimento de crânio de 16,6 cm, foram 7,318 kg e 12,350 kg,

respectivamente. Os resultados obtidos para *Massetognathus ochagaviae* foram próximos aos de *P. kitchingi*: 8,137 kg e 13,731 kg, como o esperado, pois os espécimes utilizados possuem comprimentos de crânio aproximado (tabela 2). Ambos os resultados foram discrepantes em relação aos obtidos por Quiroga (1979, 1980) para espécimes do mesmo gênero dos utilizados neste trabalho: 1,371 kg e 2,359 kg para *Massetognathus* sp. e 2,799 e 4,815 kg para *Probelesodon* sp. (tabela 2), resultado de diferenças no tamanho do crânio dos espécimes.

**Tabela 2** – Massas corporais calculadas para os táxons estudados (em kg) em comparação aos obtidos por Quiroga para materiais de mesmo gênero. Massa A:  $P=1,6S^3$  (Quiroga, 1979); Massa B:  $P=2,7S^3$  (Quiroga, 1980); CC= comprimento do crânio (em cm); P= peso corporal (em kg).

<b>Massas corporais</b>				
	Fonte	CC	Massa A	Massa B
<i>P. kitchingi</i>	Presente trabalho	16,6	7,318	12,350
<i>M. ochagaviae</i>	Presente trabalho	17	8,137	13,731
<i>Probelesodon</i> sp.	Quiroga (1980)	12	2,799	4,815
<i>Massetognathus</i> sp.	Quiroga (1980)	9,5	1,371	2,359

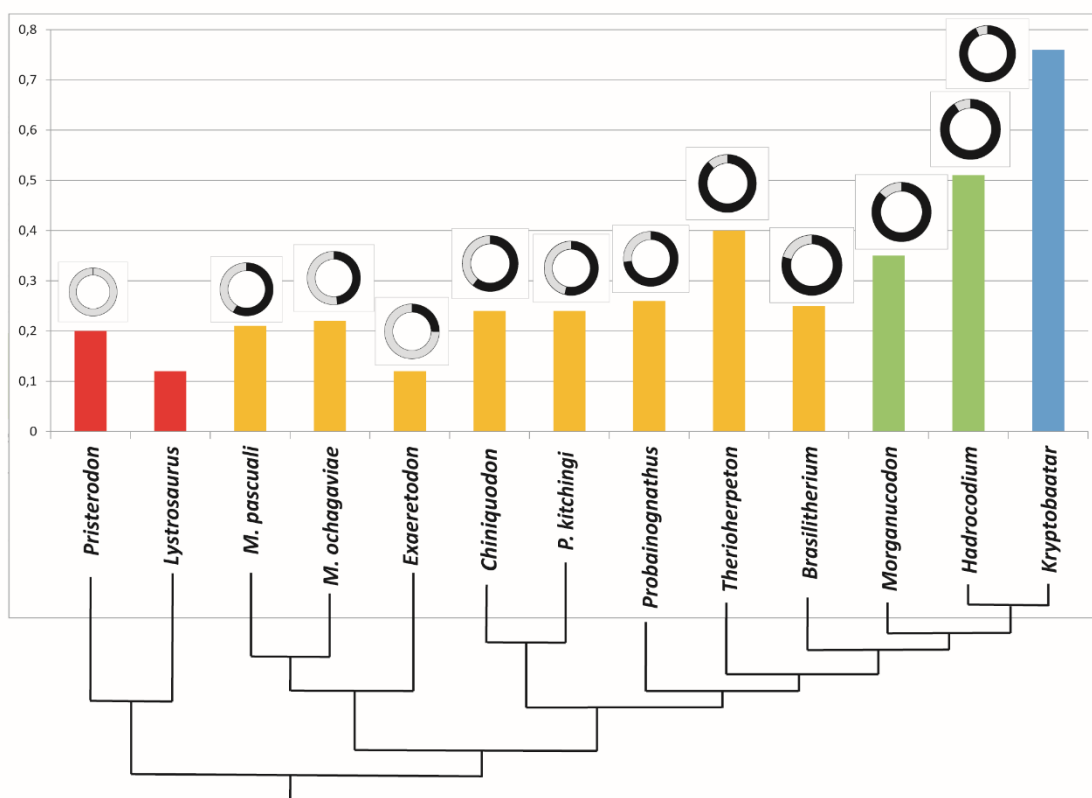
### 3.2.2 Quocientes de Encefalização

Os Quocientes de Encefalização resultantes da fórmula desenvolvida por Jerison (1973) para *Probelesodon kitchingi* são 0,20 para a massa A e 0,14 para a massa B (tabela 3). Os resultados obtidos foram muito aproximados aos de Quiroga (1980) para um espécime de *Probelesodon* com crânio de menor tamanho (16,6 cm e 12 cm, respectivamente; tabela 2), no qual os EQs são 0,18 e 0,13. Os valores resultantes da fórmula de Eisenberg (1981) foram muito próximos aos de Jerison e Manger (tabela 3), sendo esta última mais precisa. Os valores obtidos para *Massetognathus ochagaviae* foram pouco maiores em relação aos obtidos anteriormente para o gênero, sendo 0,27 e 0,19 os deste trabalho e 0,22 e 0,15 os de Quiroga (1979; tabela 3).

A fim de testar se o volume do corpo pineal estaria influenciando nos altos valores, foram realizados cálculos retirando-se a estrutura. Apesar disso, a diferença observada não foi significativa, tanto no volume do *endocast* quanto nos resultados dos quocientes

de encefalização (tabela 3). Assim como para *P. kitchingi*, os valores obtidos com a equação de Eisenberg (1981) não foram significativamente diferentes dos resultados da equação de Jerison e Manger (tabela 3).

De modo geral, os resultados obtidos com e sem os bulbos olfatórios no presente trabalho não apresentaram diferenças representativas, assim como os dados disponíveis na bibliografia para outros sinapsídeos (tabelas 3 e 4). Entretanto, com a aplicação da fórmula de Hurlburt, é possível perceber uma mudança no padrão de EQs dos grupos analisados em relação aos outros métodos (ver anexo 6). Nesse caso, os maiores valores estão relacionados aos cinodontes não-mamaliaformes, diferentemente do observado para os mamíferos basais (com exceção de *Kryptobaatar*). Além disso, como foi desenvolvido para avaliar a encefalização em répteis, resulta em valores mais altos em relação aos demais cálculos de EQ.



**Figura 22:** modelo de padrão evolutivo do EQ (obtido com o método de Manger) em diversos grupos de Synapsida. Os gráficos em rosca representam a relação de proporção entre a massa corporal (M) e o volume do *endocast* (EV) com os bulbos olfatórios. Nota-se que as proporção entre M e EV são nitidamente contrastantes nos extremos da filogenia (i.e., o dicinodonte *Pristerodon* e o multituberculado *Kryptobaatar*). **Vermelho:** Dycinodontia; **amarelo:** Cynodontia basal; **verde:** Mammaliaformes; **azul:** Mammalia; **cinza:** massa corporal; **preto:** volume do molde endocraniano.

**Tabela 3** – Quocientes de Encefalização (EQs) para Synapsida, incluindo o volume dos bulbos olfatórios. Dados secundariamente obtidos por cálculo (a partir de massa e comprimento do crânio fornecidos pela bibliografia) em itálico. EQ<sup>1</sup> de Jerison (1973); EQ<sup>2</sup> de Manger (2006); EQ<sup>3</sup> de Hurlburt (2013). M= massa corporal (g); VEcb = volume do *endocast* com os bulbos olfatórios (em g, ml ou cm<sup>3</sup>); VT= variação total entre o maior e menor valor de EQ.

ID	Espécime	Fonte	VEcb	M	Quocientes de Encefalização			
					EQ <sup>1</sup>	EQ <sup>2</sup>	EQ <sup>3</sup>	VT
<i>Pristerodon</i>	MBR 985	Benoit etal2017	2,18	<b>1.281,0</b> <sup>1</sup>	0,14	0,20	2,61	2,47
<i>Lystrosaurus</i>	---	Jerison 1973	---	---	0,10	0,12	2,25	2,25
<i>Exaeretodon</i>	PVL 2473	Quiroga 1980	19,91	34468 <sup>1</sup> / <b>59286</b> <sup>2</sup>	0,15/0,10	<i>0,18/0,12</i>	<i>3,97/2,94</i>	3,87
<i>Massetognathus</i>	PVL 4016	Quiroga 1980	3,33	1371 <sup>1</sup> / <b>2359</b> <sup>2</sup>	0,22/0,15	<i>0,32/0,21</i>	<i>3,95/2,93</i>	3,80
<i>M. ochagaviae</i>	MCP3871PV	Presente trabalho	12,59	8137 <sup>1</sup> / <b>13731</b> <sup>2</sup>	0,27/0,19	<i>0,33/0,22</i>	<i>5,59/4,18</i>	5,40
<i>M. ochagaviae</i> *	MCP3871PV	Presente trabalho	12,13	8137 <sup>1</sup> / <b>13731</b> <sup>2</sup>	0,26/0,18	<i>0,31/0,21</i>	<i>5,38/4,03</i>	5,20
<i>Probelesodon</i>	PVL 4015	Quiroga 1980	4,33	<b>2799</b> <sup>1</sup> /4815 <sup>2</sup>	0,18/0,13	<i>0,24/0,16</i>	<i>3,46/3,04</i>	3,33
<i>P. kitchingi</i>	MCP1600PV	Presente trabalho	8,58	<b>7318</b> <sup>1</sup> /12350 <sup>2</sup>	0,20/0,14	<i>0,24/0,26</i>	<i>4,03/3,02</i>	3,89
<i>Probainognathus</i>	PVL 4169	Quiroga 1980	1,2	<b>440</b> <sup>1</sup> /740 <sup>2</sup>	0,17/0,12	<i>0,26/0,18</i>	<i>2,67/2,00</i>	2,55
<i>Therioherpeton</i>	MVP05.22.04	Quiroga 1984	0,36	<b>47,66</b> <sup>1</sup> /80,43 <sup>2</sup>	0,23/0,16	<i>0,40/0,27</i>	<i>2,96/2,05</i>	2,80
<i>Brasilitherium</i>	UFRGS PV 1043 T	Rodrigues etal2013	0,38	98,57 <sup>3</sup>	0,14	0,25	1,93	1,79
<i>Morganucodon</i>	IVPP 8685	Rowe etal2011	0,33	51 <sup>3</sup>	0,20	0,35	2,38	2,18
<i>Morganucodon</i>	IVPP 8685	Benoit etal2017	0,33	<b>47</b> <sup>2</sup>	0,18	0,31	2,20	2,02
<i>Hadrocodium</i>	IVPP 8275	Rowe etal2011	0,050	2 <sup>3</sup>	0,24	0,51	1,99	1,75
<i>Hadrocodium</i>	IVPP 8275	Benoit etal2017	0,050	<b>5</b> <sup>2</sup>	0,10	0,20	0,96	0,86
<i>Vincelestes</i>	MACN-N04	Macrini et al 2007	2,371	---	0,27	---	---	---
<i>Kryptobaatar</i>	GI PST 8-2	Kielan-Jaworowska and Lancaster 2004	0,84	<b>62,9</b> <sup>1</sup> /106 <sup>2</sup>	<i>0,45/0,32</i>	<i>0,76/0,56</i>	<i>5,48/4,10</i>	5,52
<i>Ptilodus</i>	USNM 9710	Kielan-Jaworowska 1993	1,48	<b>100</b> <sup>1</sup> /163 <sup>2</sup>	<b>0,52</b> /0,41	---	---	---

\*EQs calculados sem o volume do corpo pineal. <sup>1</sup>Massa A; <sup>2</sup>Massa B; <sup>3</sup>método utilizado por Rowe *et al.* (2011), mais adequado a mamíferos de pequeno porte. Valores em negrito foram utilizados nos cálculos dos EQs na análise final.

**Tabela 4** – Quocientes de Encefalização (EQs) para Synapsida, excluindo o volume dos bulbos olfatórios. Dados secundariamente obtidos por cálculo (a partir de massa e comprimento do crânio fornecidos pela bibliografia) em itálico. EQ<sup>1</sup> de Jerison (1973); EQ<sup>2</sup> de Manger (2006); EQ<sup>3</sup> de Hurlburt (2013). M= massa corporal (g); VEcb = volume do *endocast* com os bulbos olfatórios (em g, ml ou cm<sup>3</sup>); VT= variação total entre o maior e menor valor de EQ.

ID	Espécime	Fonte	M	Vsb	Quocientes de Encefalização			VT
					EQ <sup>1</sup>	EQ <sup>2</sup>	EQ <sup>3</sup>	
<i>Tetracyodon</i>	UCMP 42869	Sigurdson et al 2013	---	2,28	0,16	0,23	<b>2,77</b>	2,61
<i>Niassodon</i>	ML1620	Castainhinha et al 2013	---	1,06	0,14	0,22	<b>2,23</b>	2,09
<i>Pristerodon</i>	MBR 985	Laass 2015	---	2,18	0,15	0,21	<b>2,61</b>	2,46
<i>Thrinaxodon</i>	UCMP 40466	Rowe et al 2011	---	1,46	0,15	0,23	2,52	2,37
<i>Exaeretodon</i>	PVL 2473	Quiroga 1980	34468 <sup>1</sup> / <b>59286</b> <sup>2</sup>	15,98	0,125/ <b>0,08</b>	<i>0,14</i> / <b>0,09</b>	<i>3,19</i> / <b>2,36</b>	3,11
<i>Massetognathus</i>	PVL 4016	Quiroga 1980	1137 <sup>1</sup> / <b>2359</b> <sup>2</sup>	3,163	0,21/ <b>0,14</b>	<i>0,30</i> / <b>0,20</b>	<i>3,75</i> / <b>2,78</b>	3,61
<i>M. ochagaviae</i>	MCP 3871PV	Presente trabalho	8137 <sup>1</sup> / <b>13731</b> <sup>2</sup>	11,308	<i>0,24</i> / <b>0,17</b>	<i>0,29</i> / <b>0,20</b>	<i>5,01</i> / <b>3,75</b>	4,84
<i>Diademodon</i>	UCMP 42446	Rowe et al 2011	---	26,97	0,17	0,19	4,39	4,22
<i>Probolesodon</i>	PVL 4015	Quiroga 1980	<b>2799</b> <sup>1</sup> /4815 <sup>2</sup>	4,015	<b>0,16</b> /0,12	<b>0,22</b> /0,15	<b>3,21</b> /2,38	3,09
<i>P. kitchingi</i>	MCP 1600 PV	Presente trabalho	<b>7318</b> <sup>1</sup> /12350 <sup>2</sup>	7,793	<i>0,18</i> /0,12	<i>0,22</i> /0,15	<i>3,66</i> /2,74	3,54
<i>Probainognathus</i>	PVL 4169	Quiroga 1980	<b>440</b> <sup>1</sup> /740 <sup>2</sup>	1,123	<b>0,16</b> /0,11	<b>0,24</b> /0,16	<b>2,50</b> /1,87	2,39
<i>Therioherpeton</i>	MVP05.22.04	Quiroga 1984	<b>47,66</b> <sup>1</sup> /80,43 <sup>2</sup>	0,294	<b>0,19</b> /0,13	<b>0,32</b> /0,22	<b>2,23</b> /1,67	2,1
<i>Brasilitherium</i>	UFRGS PV 1043 T	Rodrigues et al 2013	<b>98,57</b> <sup>3</sup>	0,37	0,14	0,25	1,93	1,79
<i>Tritylodon</i>	BP/1/5088	Benoit et al 2017	<b>4451,8</b> <sup>1</sup> /7512,4 <sup>2</sup>	6,30	<b>0,20</b> /0,14	<b>0,25</b> /0,17	<b>3,90</b> /2,92	3,76
<i>Vincelestes</i>	MACN-N04	Macrini et al 2007	---	2,115	<b>0,24</b>	---	---	---
<i>Kryptobaatar</i>	GI PST 8-2	Kielan-Jaworowska and Lancaster 2004	<b>62,9</b> <sup>1</sup> /106 <sup>2</sup>	0,76	<b>0,41</b> /0,29	<b>0,69</b> /0,47	<b>4,96</b> /3,71	4,55
<i>Ptilodus</i>	USNM 9710	Kielan-Jaworowska 1993	<b>100</b> <sup>1</sup> /176 <sup>2</sup>	1,32	<b>0,42</b> /0,37	---	---	---

<sup>1</sup>Massa A; <sup>2</sup>Massa B; <sup>3</sup>método utilizado por Rowe *et al.* (2011), mais adequado a mamíferos de pequeno porte. Valores em negrito foram utilizados nos cálculos dos EQs na análise final.

#### 4 DISCUSSÃO

De modo geral, a morfologia endocraniana observada nos materiais analisados no presente trabalho não difere da descrita por Quiroga para outros espécimes de *Massetognathus* e *Probelesodon* através de moldes naturais, assim como as descrições para outros cinodontes não-mamaliaformes do Triássico. Ambos ainda não apresentam uma separação e aumento dos hemisférios cerebrais, assim como um cerebelo não diferenciado, apresentando ainda uma morfologia mais próxima ao encéfalo de répteis. Apesar disso, algumas características diferem entre as duas espécies, como a presença de bulbos olfatórios mais expandidos lateralmente na região anterior em *P. kitchingi*. O grau de desenvolvimento desta estrutura está possivelmente relacionado ao hábito carnívoro da espécie, sendo mais dependente do olfato em relação a uma herbívora. Portanto, apesar de apresentarem um encéfalo simples, ocorre uma diferenciação e desenvolvimento de certas estruturas, como os bulbos olfatórios e *paraflocculi*, de acordo com o hábito da espécie, assim como em mamíferos atuais. Essas pequenas diferenças morfológicas também refletem nos resultados variados de quocientes de encefalização observados em cinodontes não-mamaliaformes, sendo apenas um dos fatores que influenciam nesta questão.

Considerando que o crânio e dados de pós-crânio disponíveis na bibliografia para o gênero demonstram uma estrutura esquelética mais robusta para *Massetognathus*, assumiu-se a Massa B para *M. ochagaviae*. Em contrapartida, *P. kitchingi* apresenta um crânio delgado, assim como uma descrição de esqueleto grácil para o gênero. Por esse motivo optou-se pela utilização da Massa A para a espécie em estudo. Considerando isso, os EQs resultantes tornam-se condizentes com o observado nos moldes endocranianos de ambos os materiais observados: mais largo e com bulbos olfatórios mais desenvolvidos em *P. kitchingi* e mais estreito em *M. ochagaviae*. Outro fator considerado foi a relação entre o volume do molde endocraniano e a massa corporal. Em *P. kitchingi* foi possível perceber que o encéfalo seria proporcionalmente maior em relação ao tamanho corporal (aproximadamente 52%; fig. 22). O mesmo não ocorre em *M. ochagaviae*, no qual esta relação é menor (fig. 22). Portanto, os EQs obtidos não poderiam ser maiores que em *P. kitchingi*. Além disso, os EQs obtidos com a Massa A para *M. ochagaviae* (0,27 – Jerison; 0,33 – Manger) foram maiores em comparação a *Brasilitherium riograndensis* (0,25), um cinodonte não-mamaliaforme derivado e considerado grupo irmão de Mammaliaformes e que já apresentava um

desenvolvimento dos hemisférios cerebrais, bulbos olfatórios e região cerebelar (Rodrigues, 2011. Rodrigues *et al.*, 2013), levantando dúvidas em relação aos EQs de *Brasilitherium*, que poderiam estar subestimados, havendo a necessidade de reavaliação.

No levantamento de dados da bibliografia, dois resultados chamam a atenção: *Morganucodon* e *Hadrocodium*, no qual as informações fornecidas por Rowe *et al.* (2011) e Benoit *et al.* (2017b) divergem em diferentes graus de escala. *Morganucodon* apresenta diferenças inferiores a 10%, porém os valores de *Hadrocodium* diferem substancialmente (ver anexo 7). Para este último táxon, o EQ apresentado por Benoit *et al.* (2017b) representa menos da metade do EQ calculado por Rowe *et al.* (2011), independente do método de cálculo (Jerison, Manger ou Hurlburt). O que difere entre os dois estudos é a metodologia empregada para a obtenção de massa das espécies em questão. Benoit *et al.* (2017b) utilizou a fórmula de Quiroga (1980), normalmente empregada para animais de estruturação robusta, como alguns cinodontes não-mamaliaformes (Massa B, neste trabalho). Enquanto que Rowe *et al.* (2011) aplicou um método para mamíferos insetívoros (Massa C, ver Materiais e Métodos), sendo mais adequada para *Morganucodon* e *Hadrocodium*, dois Mammaliaformes basais. Por esse motivo, nos resultados finais, foram considerados os cálculos realizados por Rowe *et al.* (2011) para essas duas espécies. Consequentemente, este fato demonstra a importância na escolha dos métodos utilizados para as estimativas de massa para animais extintos, pois influencia na visão comparativa dos dados finais e na interpretação da evolução do cérebro mamaliano.

O volume do corpo pineal é outro fator que pode influenciar no volume do molde endocraniano, como no dinocefálio *Moschops capensis* (Benoit *et al.*, 2017b). A fim de testar se o volume desta estrutura estaria influenciando nos quocientes de encefalização obtidos para *Massetognathus ochagaviae*, foram realizados cálculos com e sem o corpo pineal, apesar da ausência de registro deste caso para Eucynodontia. Sendo assim, com os resultados atingidos, não foi possível perceber uma diferença representativa entre os cálculos com e sem a estrutura, não influenciando substancialmente nos EQs no caso de *M. ochagaviae* (ver tabelas 3 e 4).

Na bibliografia também existe uma discordância na utilização dos bulbos olfatórios nos cálculos de quocientes de encefalização. Jerison (1973) não considerou esta estrutura, assim como diversos autores posteriormente (*e.g.* Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004; Benoit *et al.*, 2017a; Benoit *et al.*, 2017b). Quiroga (1979, 1980, 1984)



calculou os quocientes de encefalização com e sem os bulbos, assim como realizado neste trabalho. O critério para a exclusão está relacionado à ausência de ossificação na região ventral do endocrânio nos terapsídeos não-mamalianos, não permitindo a reconstrução exata do molde endocraniano. Entretanto, a escolha dos limites entre os bulbos e o telencéfalo, assim como o limite anterior do encéfalo, variam entre os autores, podendo igualmente levar a subestimativas nos EQs. Além disso, os resultados obtidos para *M. ochagaviae* e *P. kitchingi* não demonstram diferenças representativas entre a retirada ou a inclusão dos bulbos olfatórios para estas espécies (0,17 – 0,20; 0,24 – 0,22, respectivamente, de acordo com o EQ de Manger). Também tivemos dificuldades para encontrar dados completos na bibliografia, no qual alguns autores citam apenas os resultados sem os bulbos olfatórios, ou não citam o critério utilizado nos cálculos de EQ (com ou sem a estrutura). Considerando isso, nosso critério de escolha para representar os dados finais inclui os bulbos no volume do *endocast*, apesar de conter menos táxons na análise em relação aos resultados que mantêm a estrutura (13 e 15, respectivamente). Além disso, consideramos mais completas e confiáveis estas análises, não havendo o risco de perda substancial de informação. A justificativa é a conclusão de Rowe *et al.* (2011), que consideram os pulsos de aumento de encefalização observados em *Morganucodon* e *Hadrocodium* relacionados a um incremento no sentido olfativo destes animais, com um desenvolvimento das estruturas com funções olfativas, como os bulbos olfatórios.

Entretanto, é possível assumir um modelo combinado entre os métodos de obtenção de EQ? Em tese, Manger é melhor para cinodontes por utilizar dados de mamíferos nos cálculos e excluir *outliers* como cetáceos e primatas, enquanto que Hurlburt representaria um modelo mais adequado à fisiologia de répteis e outros animais peclotérmicos. Um modelo híbrido potencialmente fornece uma visão equilibrada frente às possíveis mudanças fisiológicas em Synapsida, ao longo da evolução. No entanto, uma visão comparativa dos modelos de Hurlburt e Manger revela uma diferença substancial de escala entre esses dois modelos, sendo que os valores por Manger representam uma fração daqueles de Hurlburt. Com efeito, modelos híbridos (Hurlburt em dicinodontes, Manger no restante; Hurlburt em dicinodontes e cinodontes basais, Manger nos demais; e Manger nos Mammalia exceto *Morganucodon* e *Hadrocodium*, Hurlburt nos demais; ver anexo 6) produzem valores profundamente

maiores nos grupos basais de Synapsida e menores nos grupos mais derivados de não-Mammalia.

A interpretação destes modelos leva a conclusão de que ao longo da linhagem, o EQ decresce progressivamente até o surgimento de Mammalia, um resultado aparentemente tendenciado pela diminuição progressiva do tamanho dos exemplares. No nosso entendimento, o modelo de Hurlburt - ainda que mais adequado para peilotérmicos - não pode ser usado em combinação com outros modelos por um problema de escala, além de apresentar um potencial viés para diferenças significativas para amostras com grande variação de tamanho. Por estes motivos optou-se pelo uso dos quocientes de encefalização obtidos através da fórmula de Manger, sendo considerada mais acurada matematicamente em relação à de Eisenberg, sendo por sua vez, mais atualizada que a de Jerison.

Considerando os resultados finais dos quocientes de encefalização, destaca-se o observado para *Therioherpeton carginini*, com um EQ muito maior em comparação aos demais cinodontes não-mammaliaformes (0,40), inclusive *Morganucodon*. Utilizando-se o modelo de aumento progressivo dos EQs ao longo da linhagem de Synapsida, principalmente próximos aos Mammaliaformes basais, *Therioherpeton* seria um melhor “candidato” a dar origem à condição mamaliana. Entretanto, o motivo dos altos valores pode estar relacionado ao método de estimativa de massa utilizado por Quiroga (1984), não sendo o mais adequado a esta espécie de pequeno porte (com um comprimento de crânio de 3,1 cm; ver anexo 2). Portanto é necessário uma reavaliação para *Therioherpeton*, com a aplicação de um método diferente para as estimativas de massa, como o utilizado por Rowe *et al.* (2011). Além disso, os valores dos quocientes de encefalização para *Brasilitherium* poderiam estar subestimados, como já discutido.

## 5 CONCLUSÕES

Com os resultados obtidos neste trabalho foi possível concluir que, apesar da existência de diferentes fórmulas para calcular os quocientes de encefalização, cada uma é adequada a um modelo evolutivo e/ou grupo de estudo, não sendo possível a aplicação de modelos híbridos. Além disso, como demonstrado aqui, o EQ de Manger parece ser o mais adequado ao avaliar a evolução da encefalização em Synapsida, apesar das diferenças fisiológicas discutidas para o grupo – espécies mais basais com metabolismo e encéfalo mais próximo ao dos répteis e os Mammaliaformes endotérmicos. Além disso, os métodos utilizados para as estimativas de massa influenciam igualmente nos quocientes de encefalização. Portanto, é necessário um critério para a escolha do método mais adequado ao grupo ou espécie em estudo.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abel, R. L., C. R. Laurini, e M. Richter. 2012. A palaeobiologist's guide to 'virtual' micro-CT preparation. *Palaeontologia Electronica* 15:1–17.
- Abdala, F. 2000. Catalogue of non-mammalian cynodonts in the Vertebrate Paleontology Collection of the Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, with comments on species. *Ameghiniana* 37:463–475.
- Abdala, F., e N. P. Giannini. 2000. Gomphodont cynodonts of the Chañares Formation: analysis of an ontogenetic sequence. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20:501–506.
- Abdala, F., e N. P. Giannini. 2002. Chiniquodontid cynodonts: systematic and morphometric considerations. *Paleontology* 45:1151–1170.
- Andreis, R. R., G. E. Bossi, e D. K. Montardo. 1980. O Grupo Rosário do Sul (Triássico) no Rio Grande do Sul. *Anais do Congresso Brasileiro de Geologia* 31: 659–673.
- Azevedo, S. A. K., C. L. Schultz, e M. C. Barberena. 1990. Novas evidências bioestratigráficas e paleoecológicas na análise da evolução explosiva dos rincossauros no Triássico. *Paula-Coutiana* 4:23–33.
- Barberena, M. C. 1981. Uma nova espécie de *Massetognathus* (*Massetognathus ochagaviae*, sp. nov.) da Formação Santa Maria, Triássico do Rio Grande do Sul. *Pesquisas* 14:181–195.
- Benoit, J., V. Fernandez, P. R. Manger, e B. S. Rubidge. 2017a. Endocranial casts of pre-mammalian therapsids reveal and unexpected neurological diversity at the deep evolutionary root of mammals. *Brain, Behavior and Evolution* DOI: 10.1159/000481525.
- Benoit, J., P. R. Manger, L. Norton, V. Fernandez, e B. S. Rubidge. 2017b. Synchrotron scanning reveals the palaeoneurology of the head-butting *Moschops capensis* (Therapsida, Dinocephalia). *PeerJ* 5:e3496; DOI 10.7717/peerj.3496.
- Benton, M. J. 2008. *Paleontologia dos Vertebrados*. Capítulo 10: os mamíferos (288–362pp.). Atheneu Editora, São Paulo, São Paulo, 446 pp.
- Bonaparte, J. F. 1966a. Una nueva “fauna” triásica de Argentina (Therapsida: Cynodontia y Dicyodontia). Consideraciones filogenéticas y paleobiogeográficas. *Ameghiniana* 4: 243–296.
- Bonaparte, J. F. 1966b. Sobre las cavidades cerebral, nasal y otras estructuras del cráneo de *Exaeretodon* sp. (Cynodontia-Traversodontidae). *Acta Geologica Lilloana* 8:5–11.

- Botha, J., F. Abdala, e R. Smith. 2007. The oldest cynodont: new clues on the origin and early diversification of the Cynodontia. *Zoological Journal of the Linnean Society* 149:477–492.
- Butler, A. N., e W. Hodos. 2005. *Comparative Vertebrate Neuroanatomy: Evolution and Adaptation*. Segunda edição, John Wiley & Sons Inc., Hoboken, New Jersey, 740pp.
- Carroll, R. L. 1988. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. W. H. Freeman and Company, New York, New York, 698pp.
- Castanhinha, R., R. Araújo, L. C. Jr., K. D. Angielczyk, G. G. Martins, R. M. S. Martins, C. Chaouiya, F. Beckmann, e F. Wilde. 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
- Crompton, A. W. 1974. Postcanine occlusion in cynodonts and Tritylodontids. *Bulletin of the British Museum of Natural History (Geology)* 21:27–71.
- Crompton, A. W., C. Musinsky, G. W. Rougier, B. A.-S. Bhullar, e J. A. Miyamae. 2017. Origin of the lateral wall of the mammalian skull: fossils, monotremes and therian revisited. *Journal of Mammalian Evolution* DOI 10.1007/s10914-017-9388-7.
- Cnudde, V., e M. N. Boone. 2013. High resolution X-ray computed tomography in geosciences: A review of the current technology and applications. *Earth-Science Reviews* 123:1–17.
- Cunningham J. A., I. A. Rahman, S. Lautenschlager, E. J. Rayfield, e P. C. J. Donoghue. 2014. A virtual world of paleontology. *Trends in Ecology & Evolution* 29:347–357.
- Dalgalarondo, P. 2011. *Evolução do cérebro: sistema nervoso, psicologia e psicopatologia sob a perspectiva evolucionista*. Artmed, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, 461pp.
- Dunbar, R. I. M., e S. Shultz. 2007. Understanding primate brain evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B (Biological Sciences)* 362: 649–658.
- Eisenberg, J. F. 1981. *The Mammalian Radiations: an Analysis of Trends in Evolution, Adaptations and Behavior*. University of Chicago Press, Chicago, 610pp.
- Eisenberg, J. F. e D. E. Wilson. 1981. Relative brain size and demographic strategies in *Didelphis marsupialis*. *American Naturalist* 118: 1–15.
- Evans, D. C. 2005. New evidence on brain-endocranial cavity relationships in ornithischian dinosaurs. *Acta Palaeontologica Polonica* 50:617–622.

- Fourie, S. 1974. The cranial morphology of *Thrinaxodon liorhinus*. *Annals of the South African Museum* 65:337–400.
- Gordon, M. Jr. 1947. Classificação das formações gondwânicas do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. *Notas Preliminares Estud. - Departamento Nacional de Produção Mineral* 38:1–20.
- Hillenius, W. J. 1992. The evolution of nasal turbinates and mammalian endothermy. *Paleobiology* 18:17–29.
- Hillenius, W. J. 1994. Turbinates in therapsids: evidence for Late Permian origins of mammalian endothermy. *Evolution* 42:207–229.
- Hofman, M. A. 1989. On the evolution and geometry of the brain in mammals. *Progress in Neurobiology* 32:137–158.
- Hoffmann, C. A., M. B. Andrade, M. B. Soares, e J. M. Marques. 2016. CT scan collection through low kV protocols provides accurate data on non-mammalian cynodont from the Santa Maria Formation, Brazil. 77<sup>th</sup> SVP Annual Meeting.
- Holloway, R. L. 1983. Human brain evolution: a search for units, models and synthesis. *Canadian Journal of Anthropology* 3:215–230.
- Hopson, J. A. 1979. Paleoneurology; pp. 39–146 in C. Grans, R. G. Northcutt and P. Ulinski (eds.), *Biology of the Reptilia. Volume 9. Neurology A*. Academic Press, London.
- Hopson, J. A. e J. W. Kitchingi. 2001. A probainognathian cynodont from South Africa and the phylogeny of nonmammalian cynodonts. *Bulletin Museum of Comparative Zoology* 156:5–35.
- Horn, B. L. D., T. M. Melo, C. L. Schultz, R. P. Philipp, H. P. Kloss, e K. Goldberg. 2014. A new third-order sequence stratigraphic framework applied to the Triassic of the Parana Basin, Rio Grande do Sul, Brazil, based on structural, stratigraphic and paleontological data. *Journal of South American Earth Sciences* 55:123–132.
- Huene, F. von. 1935–1942. *Die fossilen reptilien des Sudamerikanischen Gondwanalandes*. C.H. Beck, Munich, 332pp.
- Hurlburt, G. R., R. C. Ridgely, e L. M. Witmer. 2013. Relative size of brain and cerebrum in tyrannosaurid dinosaurs: an analysis using brain-endocast quantitative relationships in extant alligators; pp. 135–155 in Parrish, J. M., R. E. Molnar, P. J. Currie, and E. B. Koppelhus (eds.), *Tyrannosaurid Paleobiology*. Bloomington, Indiana University Press.
- Jenkins, F. A. Jr. 1970. Cynodont postcranial anatomy and the “Prototherian” level of mammalian organization. *Evolution* 24:230–252.

- Jenkins, F. A. Jr. 1971. The postcranial skeleton of African cynodonts: problems in the early evolution of the mammalian postcranial skeleton. *Bulletin Peabody Museum of Natural History* 36:1–216.
- Jerison, H. J. 1973. *Evolution of the Brain and Intelligence*. New York Academic Press, New York, 482pp.
- Jerison, H. J. 1985. Animal intelligence as encephalization. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B (Biological Sciences)* 308: 21–35.
- Jerison, H. J. 1991. Fossil brains and the evolution of the neocortex; pp. 5–19 in B. L. Finlay, G. M. Innocenti, and H. Scheich (eds.), *The neocortex: ontogeny and phylogeny*. Springer Science+Business Media New York, New York.
- Kawabe, S., T. Shimokawa, H. Miki, T. Okamoto, S. Matsuda, T. Itou, H. Koie, M. Kitagawa, T. Sakai, M. Hosojima, e H. Endo. 2013. Relationship between brain volume and brain width in mammals and birds. *Paleontological Research* 17:282–293.
- Kemp, T. S. 1979. The primitive cynodont *Procynosuchus*: structure, function, and evolution of the postcranial skeleton. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 288:217–258.
- Kemp, T. S. 2005. *The Origin and Evolution of Mammals*. Oxford University Press, New York, New York, 342 pp.
- Kemp, T. S. 2006. The origin of mammalian endothermy: a paradigm for the evolution of complex biological structure. *Zoological Journal of the Linnean Society* 147:473–488.
- Kemp, T. S. 2009. The endocranial cavity of a nonmammalian eucynodont, *Chiniquodon theotenicus*, and its implications for the origin of the mammalian brain. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29:1188–1198.
- Ketcham, R. A. e W. D Carlson. 2001. Acquisition, optimization and interpretation of X-ray computed tomography imagery: applications to the geosciences. *Computers & Geosciences* 27:381–400.
- Kielan-Jaworowska, Z. 1983. Multituberculate endocranial casts. *Palaeovertebrata* 13:1–12.
- Kielan-Jaworowska, Z. 1986. Brain evolution in Mesozoic mammals. *Contributions to Geology University of Wyoming* 3:21–34.
- Kielan-Jaworowska, Z., R. L. Cifelli, e Z. -X. Luo. 2004. *Mammals from the age of dinosaurs: origin, evolution and structure*. Columbia University Press, New York, New York, 630pp.

- Kielan-Jaworowska, Z., e T. E. Lancaster. 2004. A new reconstruction of multituberculate endocranial casts and encephalization quotient of *Kryptobaatar*. *Acta Palaeontologica Polonica* 49:177–188.
- Krause, D. W., e Z. Kielan-Jaworowska. 1993. The endocranial cast and encephalization quotient of *Ptilodus* (Multituberculata, Mammalia). *Palaeovertebrata* 22:99–112.
- Laass, M. 2015. Virtual reconstruction and description of the cranial endocast of *Pristerodon mackayi* (Therapsida, Anomodontia). *Journal of Morphology* 276:1089–1099.
- Liu, J., M. B. Soares, e M. Reichel. 2008. *Massetognathus* (Cynodontia, Traversodontidae) from the Santa Maria Formation of Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 11:27–36.
- Liu, J., e F. Abdala. 2014. Phylogeny and Taxonomy of the Traversodontidae; pp. 255–273 em Kammerer, C. F., K. D. Angielczyk, and J. Fröbisch (eds.), *Early Evolutionary History of the Synapsida, Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology*. Springer Science+Business Media Dordrecht.
- Macrini, T. E, T. Rowe, e M. Archer. 2006. Description of a cranial endocast from a fossil platypus, *Obdurodon dicksoni* (Monotremata, Ornithorhynchidae), and the relevance of endocranial characters to monotreme monophyly. *Journal of Morphology* 267:1000–1015.
- Macrini, T. E., G. W. Rougier, e T. Rowe. 2007. Description of a cranial endocast from the fossil mammal *Vincelestes neuquenianus* (Theriiformes) and its relevance to the evolution of endocranial characters in Therians. *The Anatomical Record* 290:875–892.
- Manger, P. R. 2006. An examination of cetacean brain structure with a novel hypothesis correlating thermogenesis to the evolution of a big brain. *Biological Reviews* 1–46 doi:10.1017/S1464793106007019.
- Marino, L., D. W. Mcshea, e M. D. Uhen. 2004. Origin and evolution of large brains in toothed whales. *The Anatomical Record* 281A:1247–1255.
- Martinelli, A. G., C. F. Kammerer, M. P. Melo, V. D. P. Neto, A. M. Ribeiro, A. A. S. Da-Rosa, C. L. Schultz, e M. B. Soares. 2017. The African cynodont *Aleodon* (Cynodontia, Probainognathia) in the Triassic of southern Brazil and its biostratigraphic significance. *PLoS ONE* 12:1–54.
- Jerison, H. J. 1973. *Evolution of the Brain and Intelligence*. New York Academic Press, New York, New York, 482 pp.
- Jerison, H. J. 1985. Animal intelligence as encephalization. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B series* 308:21–35.

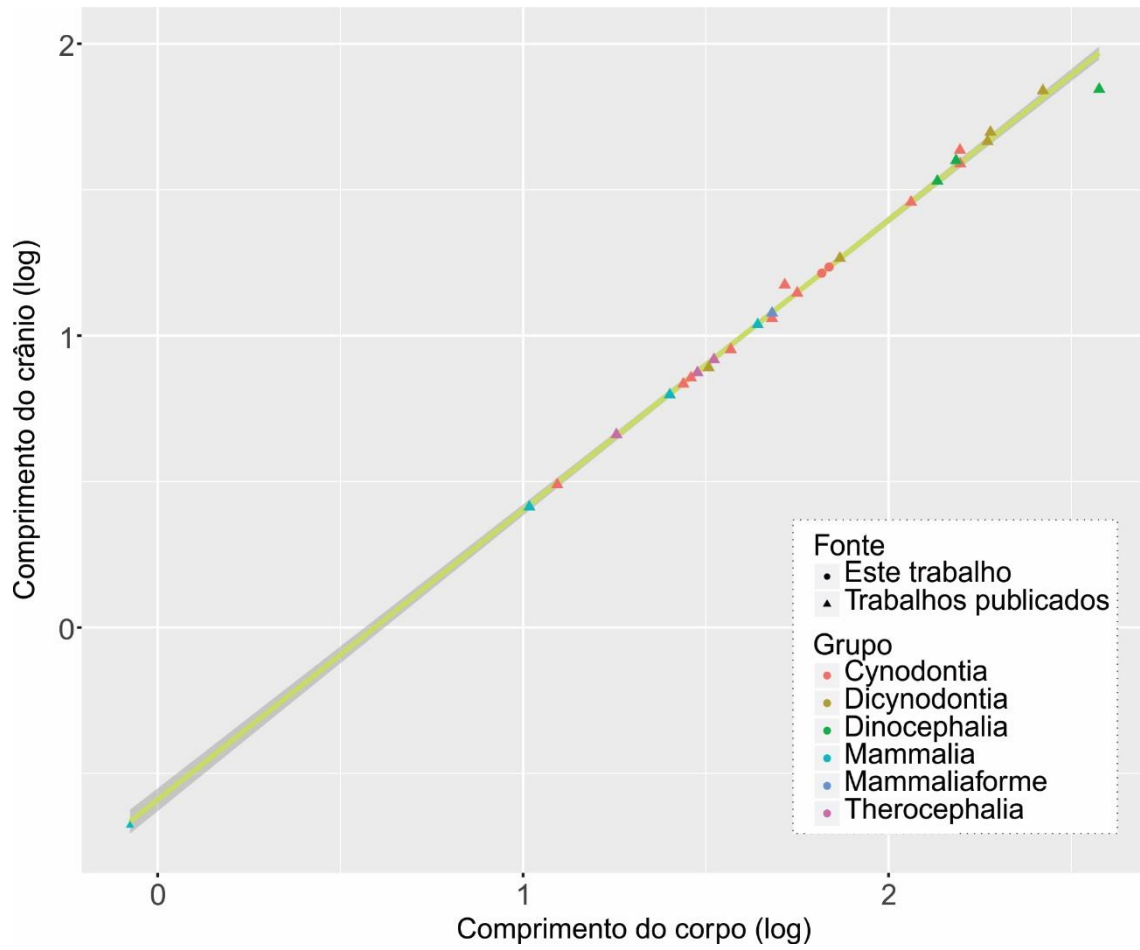


- Quiroga, J. C. 1979. The brain of two mammal-like reptiles (Cynodontia – Therapsida). *Journal Hirnforsch* 20:341–350.
- Quiroga, J. C. 1980. The brain of the mammal-like reptile *Probainognathus jenseni* (Therapsida, Cynodontia), a correlative paleo-neurological approach to the neocortex at the reptile-mammal transition. *Journal Hirnforsch* 21:299–336.
- Quiroga, J. C. 1984. The endocranial cast of the advanced mammal-like reptile *Therioherpeton cargini* (Cynodontia – Therapsida) from the Middle Triassic of Brazil. *Journal Hirnforsch* 25:285–290.
- Rodrigues, P. G. 2011. Reconstituições digitais do encéfalo e da orelha interna de *Brasilitherium riograndensis* Bonaparte *et al.*, 2003, e considerações sobre a evolução neurológica e sensorial na transição entre cinodontes não-mamalianos e mamíferos. Dissertação de Doutorado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, 217 pp.
- Rodrigues, P. G., I. Ruf, e C. L. Schultz. 2013. Digital reconstruction of the otic region and inner ear of the non-mammalian cynodont *Brasilitherium riograndensis* (Late Triassic, Brazil) and its relevance to the evolution of the mammalian ear. *Journal of Mammalian Evolution* DOI 10.1007/s10914-012-9221-2.
- Rodrigues, P. G., I. Ruf, e C. L. Schultz. 2014. Study of a digital cranial endocast of the non-mammaliaform cynodont *Brasilitherium riograndensis* (Late Triassic, Brazil) and its relevance to the evolution of the mammalian brain. *Paläontologische Zeitschrift* 88:329–352.
- Romer, A. S. 1922. The locomotor apparatus of certain primitive and mammal-like reptiles. *Bulletin of American Museum of Natural History* 46:517–606.
- Romer, A. S. 1967. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. III. Two new gomphodonts, *Massetognathus pascuali* and *M. terugii*. *Breviora* 264:1–25.
- Romer, A. S. 1969. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. V. A new chiniquodontidae cynodont, *Probelesodon lewisi*. *Cynodont ancestry*. *Breviora* 333:1–24.
- Roth, J. J., E. C. Roth, e N. Hotton. 1986. The parietal foramen and eye: their function and fate in therapsids. In N. Hotton, P. D. MacLean, J. J. Roth, and E. C. Roth (eds.), *The Ecology and Biology of Mammal-like Reptiles*, 173–184. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Romer, A. S. 1973. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XVIII. *Probelesodon minor*, a new species of carnivorous cynodont; family Probainognathidae nov. *Breviora* 401:1–4.
- Rowe, T. B. 1988. Definition, diagnosis, and origin of Mammalia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 8:241–264.

- Rowe, T. B. 1996. Coevolution of the mammalian middle ear and neocortex. *Science* 273:651–654.
- Rowe, T. B. 2017. The Emergence of Mammals; pp. 1–52 in: Kaas, J (ed.), *Evolution of Nervous Systems*. Elsevier Science Publishing Co Inc, São Diego, Califórnia.
- Rubidge, B. S., e C. A. Sidor. 2001. Evolutionary Patterns among Permo-Triassic Therapsids. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32:449–480.
- Sá-Teixeira, A. M. 1982. Um novo cinodonte carnívoro (*Probelesodon kitchingi* sp. nov.) do Triássico do Rio Grande do Sul, Brasil. *Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS* 24:1–31.
- Sidor, C. A. 2003. Evolutionary trends and the origin of the mammalian lower jaw. *Paleobiology* 29: 605–640.
- Sigurdsen, T., A. K. Huttenlocker, S. P. Modesto, T. B. Rowe, e R. Damiani. 2012. Reassessment of the morphology and paleobiology of the therocephalian *Tetracynodon darti* (Therapsida), and the phylogenetic relationships of Baurioidea. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32:1113–1134.
- Simpson, G. G. 1927. Mesozoic Mammalia: the brain of jurassic mammals. *American Journal of Science* 214:259–268.
- Simpson, G. G. 1937. Skull structure of the Multituberculata. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 73:727–763.
- Soares, M. B., C. L. Schultz, e B. L. D. Horn. 2011. New information on *Riograndia guaibensis* Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 2001 (Eucynodontia, Trithelodontidae) from the Late Triassic of Southern Brazil: anatomical and biostratigraphic implications. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 83:329–354.
- Sutton, M. D. 2008. Tomographic techniques for the study of exceptionally preserved fossils. *Proceedings of the Royal Society B series* 275:1587–1593.
- Ulinski, P. 1986. Neurobiology of the therapsid-mammal transition; pp. 149–171 in N. Hotton, P. D. MacLean, J. J. Roth, and E. C. Roth (eds.), *The Ecology and Biology of Mammal-like Reptiles*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Watson, D. M. S. 1911. The skull of *Diademodon* with notes on those of some other cynodonts. *Annals and Magazine of Natural History* 8:293–299.
- Watson, D. M. S. 1913. Further notes on the skull, brain, and organs of special sense of *Diademodon*. *Annals and Magazine of Natural History* 12:217–228.
- Winter, W., e C. E. Oxnard. 2001. Evolutionary radiations and convergences in the structural organization of mammalian brains. *Nature* 409:710–714.

Zerfass, H., E. L. Lavina, C. L. Schultz, A. J. V. Garcia, U. F. Faccini, e F. Chemale Jr.  
2003. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of southernmost Brazil:  
a contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate.  
*Sedimentary Geology* 161:85–105.

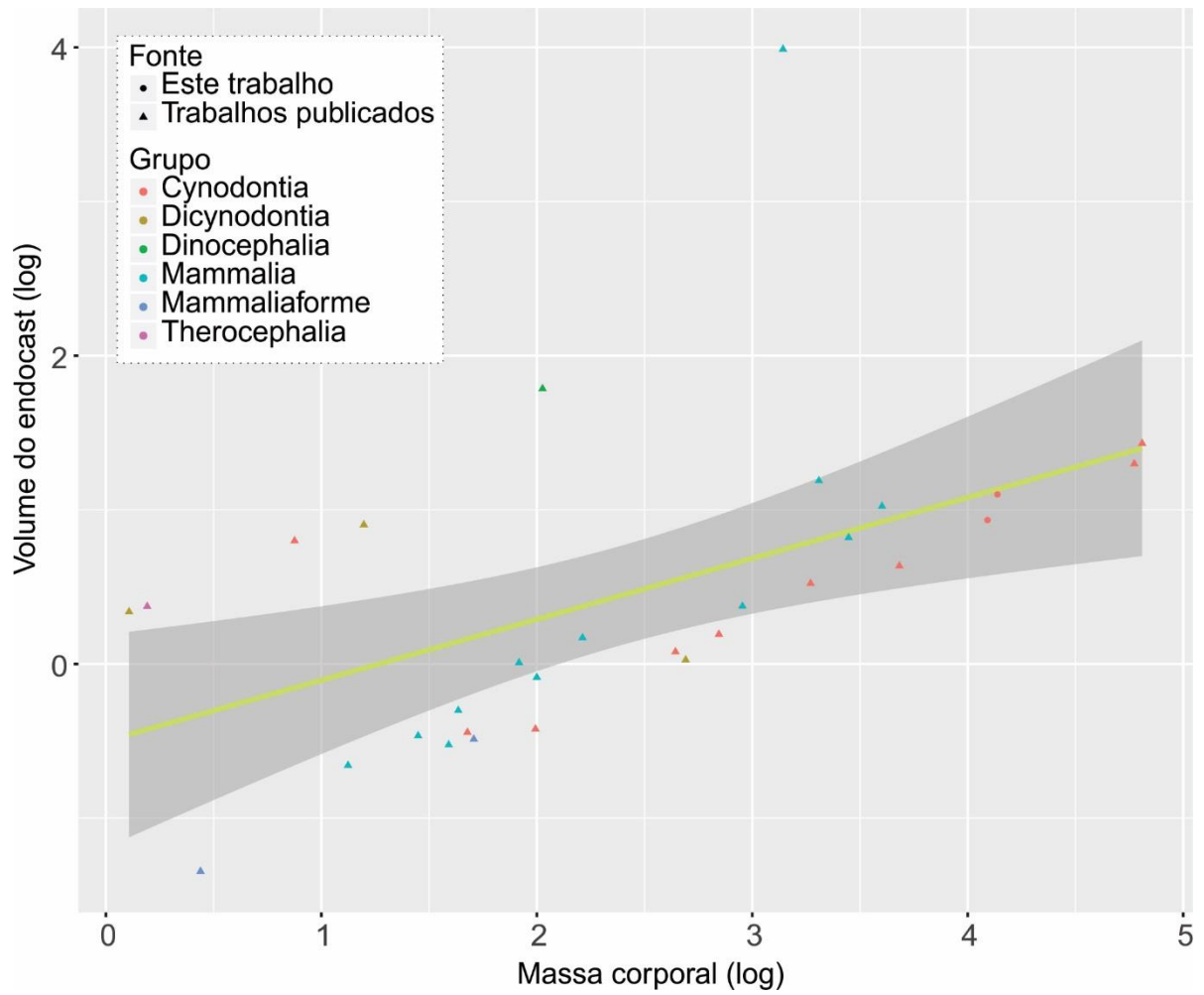
## ANEXOS



**Anexo 1:** relação entre o comprimento do crânio e o comprimento do corpo em Synapsida em escala logarítmica.  $L = 4S$ .

	Classificação	CC	L
<i>Oligokyphus</i>	Cynodontia	7,2	28,8
<i>Massetognathus pascuali</i>	Cynodontia	9	37
<i>Thrinaxodon</i>	Cynodontia	6,86	27,44
<i>Cynognathus crateronotus</i>	Cynodontia	43,4	156,8
<i>Diademodon</i>	Cynodontia	28,8	115,2
<i>Pascualgnathus polanskii</i>	Cynodontia	11,5	48
<i>Exaeretodon</i>	Cynodontia	39	157
<i>Probelesodon lewisi</i>	Cynodontia	15	52
<i>Massetognathus ochagaviae</i>	Cynodontia	17,19	68,76
<i>Probelesodon kitchingi</i>	Cynodontia	16,6	66,4
<i>Therioherpeton cargnini</i>	Cynodontia	3,1	12,4
<i>Tritylodon</i>	Cynodontia	14,06	56,24
<i>Microgomphodon</i>	Therocephalia	8,32	33,28
<i>Ericiolacerta parva</i>	Therocephalia	4,6	18
<i>Tetracynodon</i>	Therocephalia	7,5	30
<i>Stahleckeria potens</i>	Dicynodontia	69,4	262,4
<i>Placerias gigas</i>	Dicynodontia	50	190
<i>Niassodon</i>	Dicynodontia	6,3	25,2
<i>Kannemeyeria</i>	Dicynodontia	46,5	186,5
<i>Pristerodon</i>	Dicynodontia	7,8	32,2
<i>Lystrosaurus</i>	Dicynodontia	18	72
<i>Titanophoneus potens</i>	Dinocephalia	40	153
<i>Moschops capensis</i>	Dinocephalia	34	136
<i>Jankeria</i>	Dinocephalia	70,2	377
<i>Hadrocodium wui</i>	Mammaliaforme	12	48
<i>Didelphis virginiana</i>	Mammalia	10,96	48,84
<i>Kryptobaatar dashzevegi</i>	Mammalia	2,6	10,4
<i>Chulsanbaatar vulgans</i>	Mammalia	0,21	0,84
<i>Vincelestes</i>	Mammalia	6,3	25,2

**Anexo 2:** dados utilizados no gráfico de comprimento do crânio X comprimento corporal em Synapsida (Anexo 1). CC = comprimento do crânio (em cm); L = comprimento do corpo (em cm).



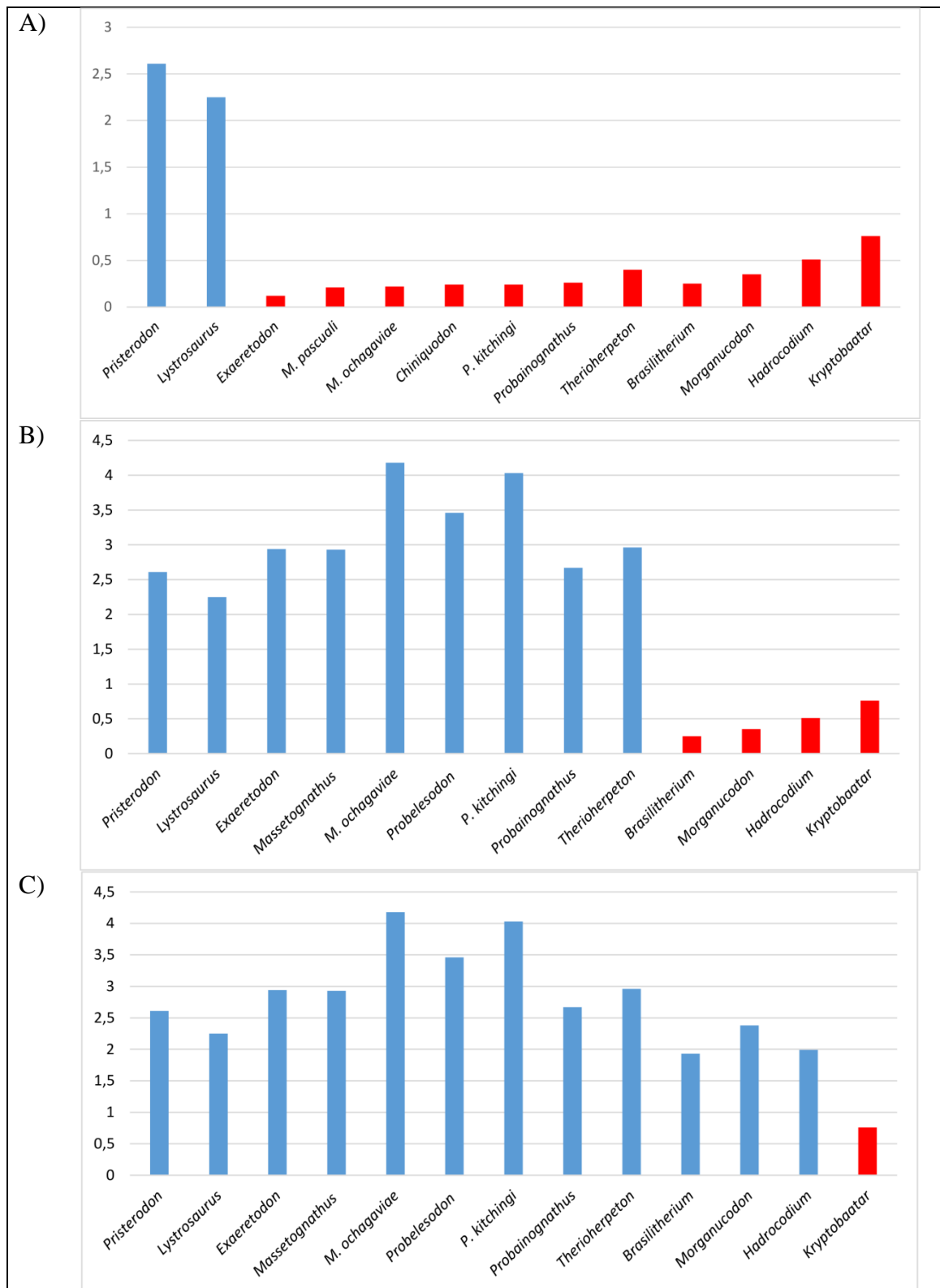
**Anexo 3:** gráfico de relação entre o volume do *endocrânio* e a massa corporal em Synapsida.

	Classificação	VE	M
<i>Asioryctes nemegetensis</i>	Mammalia	0,5	43,2
<i>Chulsanbaatar vulgaris</i>	Mammalia	0,22	13,3
<i>Dasypus novemcinctus</i>	Mammalia	10,546	4000
<i>Kennalestes gobiensis</i>	Mammalia	0,299	39
<i>Kryptobaatar dashzevegi</i>	Mammalia	0,342	28,12
<i>Triconodon</i>	Mammalia	0,82	100
<i>Obdurodon dicksoni</i>	Mammalia	15	2,038
<i>Ornithorhynchus anatinus</i>	Mammalia	9,732	1389
<i>Zalambdalestes lechei</i>	Mammalia	1,02	82,69
<i>Ptilodus</i>	Mammalia	1,48	163
<i>Vincelestes neuquenianus</i>	Mammalia	2,371	900
<i>Hadrocodium wui</i>	Mammaliaforme	0,04515	2,75
<i>Morganucodon</i>	Mammaliaforme	0,325	51
<i>Diademodon</i>	Cynodontia	26,971	64497
<i>Exaeretodon</i>	Cynodontia	19,91	59286
<i>Massetognathus</i>	Cynodontia	3,33	1865
<i>Massetognathus ochagaviae</i>	Cynodontia	12,59	13731
<i>Probainognathus jenseni</i>	Cynodontia	1,2	440
<i>Probelesodon</i>	Cynodontia	4,33	4815
<i>Probelesodon kitchingi</i>	Cynodontia	8,58	12350
<i>Therioherpeton cargini</i>	Cynodontia	0,36	47,66
<i>Thrinaxodon liorhinus</i>	Cynodontia	1,559	700
<i>Bresilitherium riograndensis</i>	Cynodontia	0,3784	98,57
<i>Tritylodon</i>	Cynodontia	6,3	7,512
<i>Lystrosaurus</i>	Dicynodontia	8,00	15,746
<i>Priesterodon</i>	Dicynodontia	2,18	
<i>Niassodon</i>	Dicynodontia	1,062	491
<i>Microgomphodon</i>	Therocephalia	2,36	1,555
<i>Moschops capensis</i>	Dinocephalia	62,12	106,29

**Anexo 4:** dados utilizados no gráfico volume do *endocast* X massa corporal (Anexo 3).  
VE = volume do *endocast*; M = massa corporal (em g).

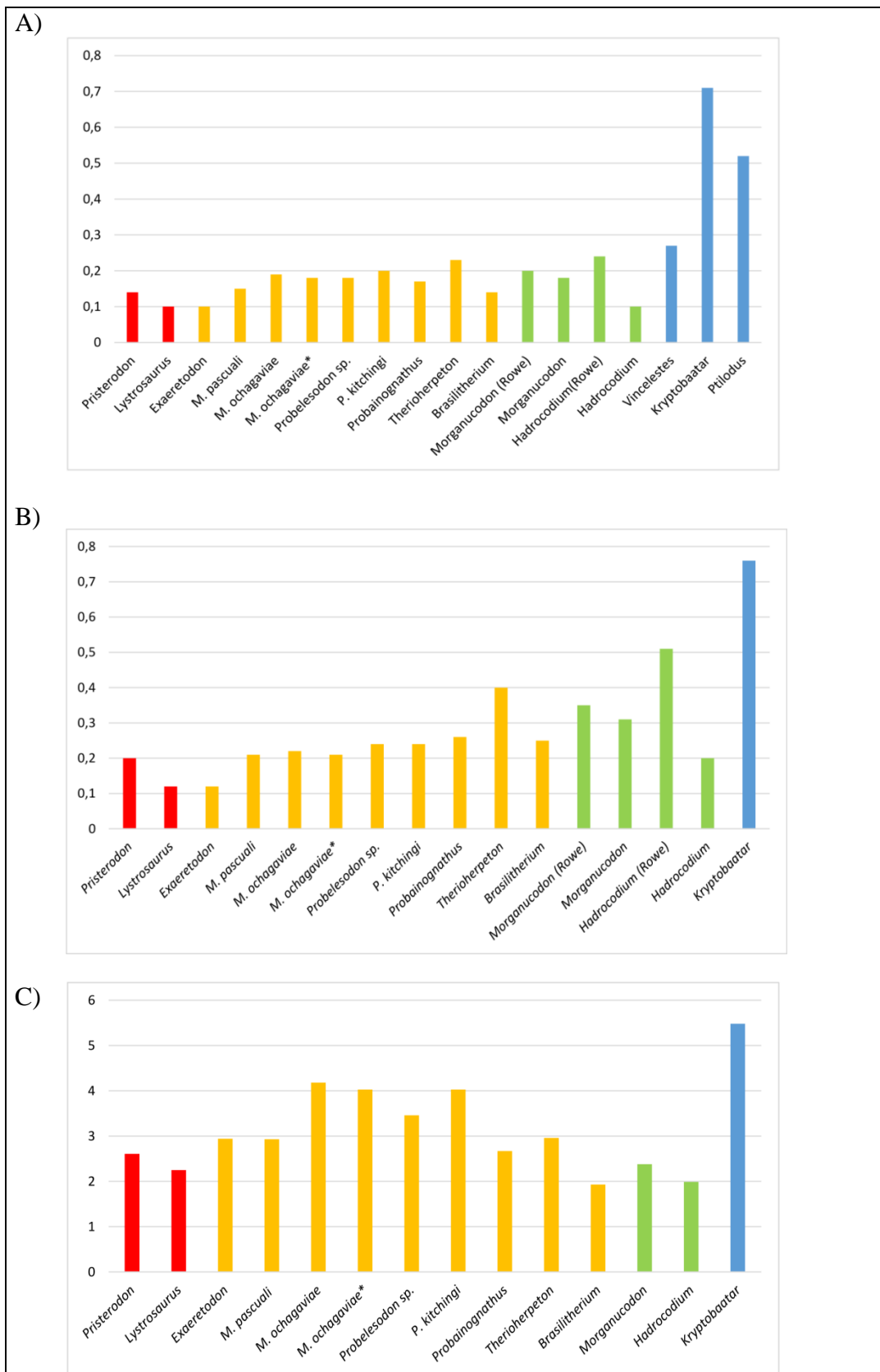
	Quocientes de Encefalização							
	Jerison	Eisenberg	Manger	Hurlburt	Jerison*	Eisenberg*	Manger*	Hurlburt*
<i>P. kitchingi</i> <sup>a</sup>	0,20	0,19	0,24	4,03	0,18	0,17	0,22	3,66
<i>P. kitchingi</i> <sup>b</sup>	0,14	0,13	0,16	3,02	0,12	0,12	0,15	2,74
<i>M. ochagaviae</i> <sup>a</sup>	0,27	0,26	0,33	5,59	0,24	0,23	0,29	5,01
<i>M. ochagaviae</i> <sup>b</sup>	0,19	0,18	0,22	4,18	0,17	0,16	0,20	3,75

**Anexo 5:** resultados de EQ obtidos para MCP 1600 PV *P. kitchingi* e MCP 3871 PV *M. ochagaviae*. <sup>a</sup>valores referentes a Massa A; <sup>b</sup>valores referentes a Massa B;  
\*utilizando volumes sem os bulbos olfatórios.

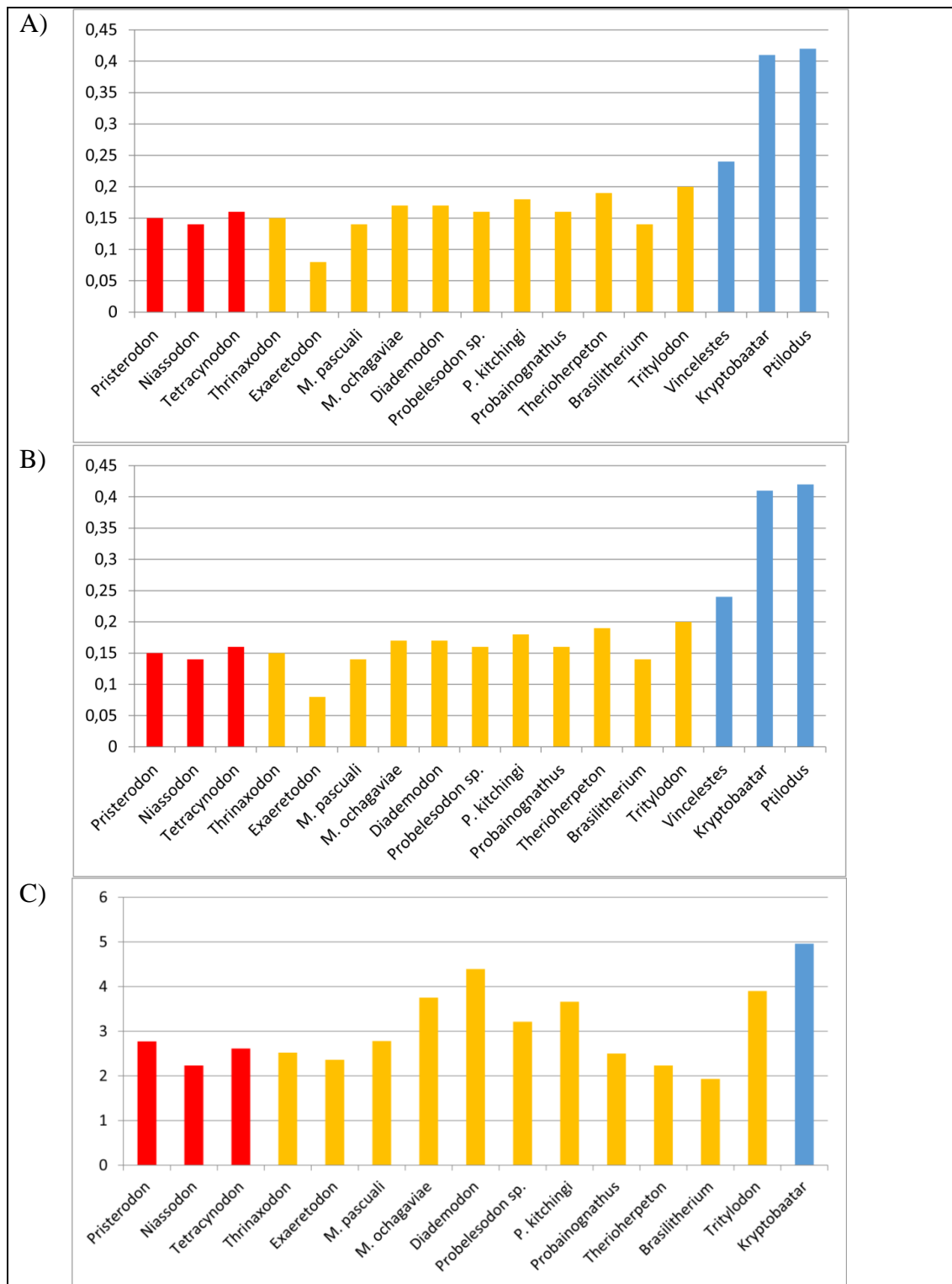


**Anexo 6:** análise comparativa entre os modelos empregados para testar a possibilidade de uso combinado entre as diferentes fórmulas para cálculo de EQs em Synapsida. (A) Modelo A; (B) Modelo B; (C) Modelo C. Azul: EQ de Hurlburt; Vermelho: EQ de Manger.





**Anexo 7:** análise comparativa entre os EQs obtidos com os métodos aplicados neste trabalho para uma amostra de Synapsida, com os bulbos olfatórios. (A) Jerison; (B) Manger (C) Hurlburt. **Vermelho:** Dicynodontia; **amarelo:** Cynodontia basal; **verde:** Mammaliaformes basais; **azul:** Mammalia. \**M. ochagaviae* sem o volume do corpo pineal.



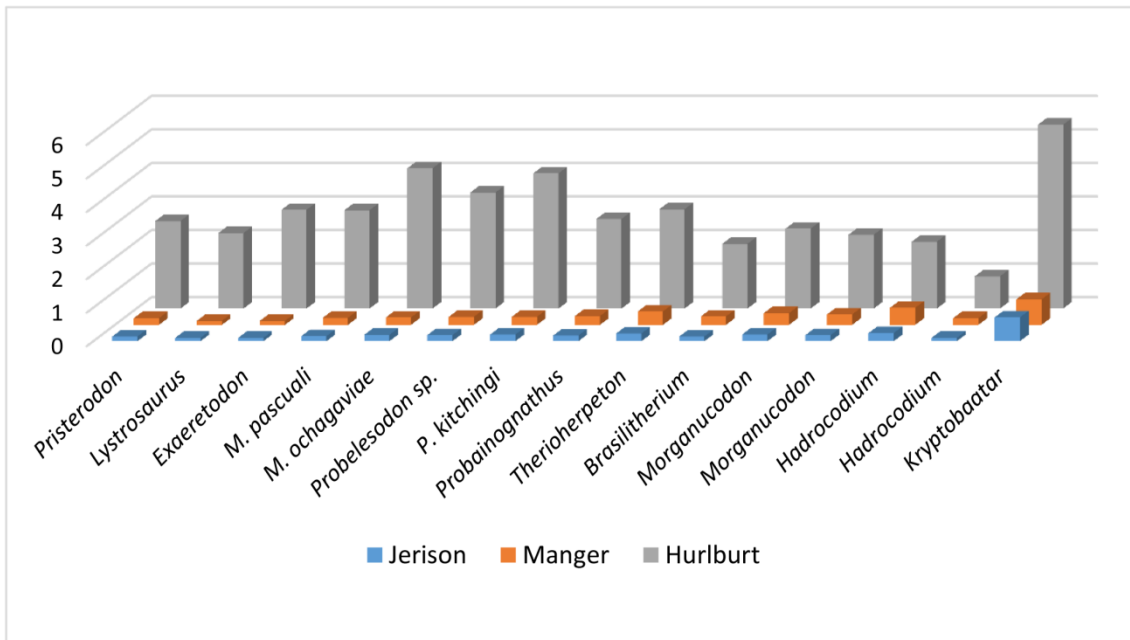
**Anexo 8:** análise comparativa entre os EQs obtidos com os métodos aplicados neste trabalho para uma amostra de Synapsida, sem os bulbos olfatórios. (A) Jerison; (B) Manger (C) Hurlburt. **Vermelho:** Dicynodontia; **amarelo:** Cynodontia basal; **azul:** Mammalia.

	Classificação	Quocientes de Encefalização		
		Jerison	Manger	Hurlburt
<i>Pristerodon</i>	Dicynodontia	0,14	0,20	2,61
<i>Lystrosaurus</i>	Dicynodontia	0,1	0,12	2,25
<i>Exaeretodon</i>	Cynodontia	0,1	0,12	2,94
<i>Massetognathus</i>	Cynodontia	0,15	0,21	2,93
<i>M. ochagaviae</i>	Cynodontia	0,19	0,22	4,18
<i>M. ochagaviae*</i>	Cynodontia	0,18	0,21	4,03
<i>Probelesodon</i>	Cynodontia	0,18	0,24	3,46
<i>P. kitchingi</i>	Cynodontia	0,2	0,24	4,03
<i>Probainognathus</i>	Cynodontia	0,17	0,26	2,67
<i>Therioherpeton</i>	Cynodontia	0,23	0,4	2,96
<i>Brasilitherium</i>	Cynodontia	0,14	0,25	1,93
<i>Morganucodon</i>	Mammaliaforme	0,2	0,35	2,38
<i>Morganucodon</i>	Mammaliaforme	0,18	0,31	2,2
<i>Hadrocodium</i>	Mammaliaforme	0,24	0,51	1,99
<i>Hadrocodium</i>	Mammaliaforme	0,1	0,2	0,96
<i>Vincelestes</i>	Mammalia	0,27	---	---
<i>Kryptobaatar</i>	Mammalia	0,71	0,76	5,48
<i>Ptilodus</i>	Mammalia	0,52	---	---

**Anexo 9:** dados para os gráficos de EQs com os bubos olfatórios (Anexo 7).

	Classificação	Quocientes de Encefalização		
		Jerison	Manger	Hurlburt
<i>Pristerodon</i>	Dicynodontia	0,15	0,23	2,77
<i>Niassodon</i>	Dicynodontia	0,14	0,22	2,23
<i>Tetracynodon</i>	Dicynodontia	0,16	0,21	2,61
<i>Thrinaxodon</i>	Cynodontia	0,15	0,23	2,52
<i>Exaeretodon</i>	Cynodontia	0,08	0,09	2,36
<i>Massetognathus</i>	Cynodontia	0,14	0,2	2,78
<i>M. ochagaviae</i>	Cynodontia	0,17	0,2	3,75
<i>Diademodon</i>	Cynodontia	0,17	0,19	4,39
<i>Probelesodon</i>	Cynodontia	0,16	0,22	3,21
<i>P. kitchingi</i>	Cynodontia	0,18	0,22	3,66
<i>Probainognathus</i>	Cynodontia	0,16	0,24	2,5
<i>Therioherpeton</i>	Cynodontia	0,19	0,32	2,23
<i>Brasilitherium</i>	Cynodontia	0,14	0,25	1,93
<i>Tritylodon</i>	Cynodontia	0,2	0,25	3,9
<i>Vincelestes</i>	Mammalia	0,24	0,69	4,96
<i>Kryptobaatar</i>	Mammalia	0,41	0,23	2,77
<i>Ptilodus</i>	Mammalia	0,42	---	---

**Anexo 10:** dados para os gráficos de EQs sem os bulbos olfatórios (Anexo 8).



**Anexo 11:** análise comparativa entre os métodos de cálculo de quocientes de encefalização utilizados neste trabalho. Notar a diferença de escala entre os resultados de Hurlburt em comparação a Jerison e Manger.



Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul  
Pró-Reitoria de Graduação  
Av. Ipiranga, 6681 - Prédio 1 - 3º. andar  
Porto Alegre - RS - Brasil  
Fone: (51) 3320-3500 - Fax: (51) 3339-1564  
E-mail: [prograd@pucrs.br](mailto:prograd@pucrs.br)  
Site: [www.pucrs.br](http://www.pucrs.br)