

RÉPTEIS VERSUS MAMÍFEROS: uma batalha de 250 milhões de anos

César L. Schultz

***P**ara grande parte das pessoas, parece lógico pensar que os mamíferos, com seus milhares de tipos diferentes, ocupando quase todos os ambientes, predominam sobre os répteis, hoje praticamente restritos às tartarugas, crocodilos, cobras e lagartos. Uma simples contagem do número de espécies existentes em cada grupo revela, entretanto, que esta supremacia não é verdadeira. Ocorre que a idéia comum de que os mamíferos são os senhores do planeta tem um forte componente antropocêntrico: afinal, se nós humanos somos mamíferos, é lógico pensar que este grupo seja melhor ou mais evoluído que os répteis. Segundo alguns, tal afirmativa tem até o respaldo científico, com base na comparação entre aspectos anatômicos de um e de outro. Cabe, então, a pergunta: por que os mamíferos, com todas as suas vantagens, só passaram a ser o grupo dominante após a extinção dos dinossauros?*

O surgimento dos répteis

Um dos principais eventos na história evolutiva dos vertebrados ocorreu com o surgimento do chamado ovo amniótico, no qual o embrião é envolvido por três diferentes membranas, que lhe proporcionam alimentação, respiração e proteção. A novidade permitiu que, a partir daí, a reprodução destes animais pudesse se dar fora da água, ao contrário do que até então ocorria (e até hoje ocorre) com peixes e anfíbios. Os primeiros vertebrados a desenvolver o novo tipo de ovo foram denominados *répteis*, sendo que tudo isto ocorreu na passagem do período Carbonífero Inferior para o Carbonífero Superior, cerca de 340 milhões de anos atrás. Entretanto, dentre os animais atuais, os répteis não são os únicos vertebrados que se reproduzem através de um ovo amniótico. O chamado grupo dos *amniotas* inclui igualmente as aves e os mamíferos.

A época do surgimento dos répteis coincide também com um dos episódios geológicos mais importantes da História da Terra: o momento da união de todas as placas tectônicas em um único Supercontinente, denominado Pangea, que marca o limite entre o Carbonífero Inferior e o Superior (Figura 1). Antes disso, havia uma grande placa ao sul, denominada *Gondwana*, composta basicamente pelas atuais América do Sul, África, Austrália, Antártica e Índia, e várias placas menores ao norte, que foram progressivamente se juntando para formar a chamada *Laurásia*.

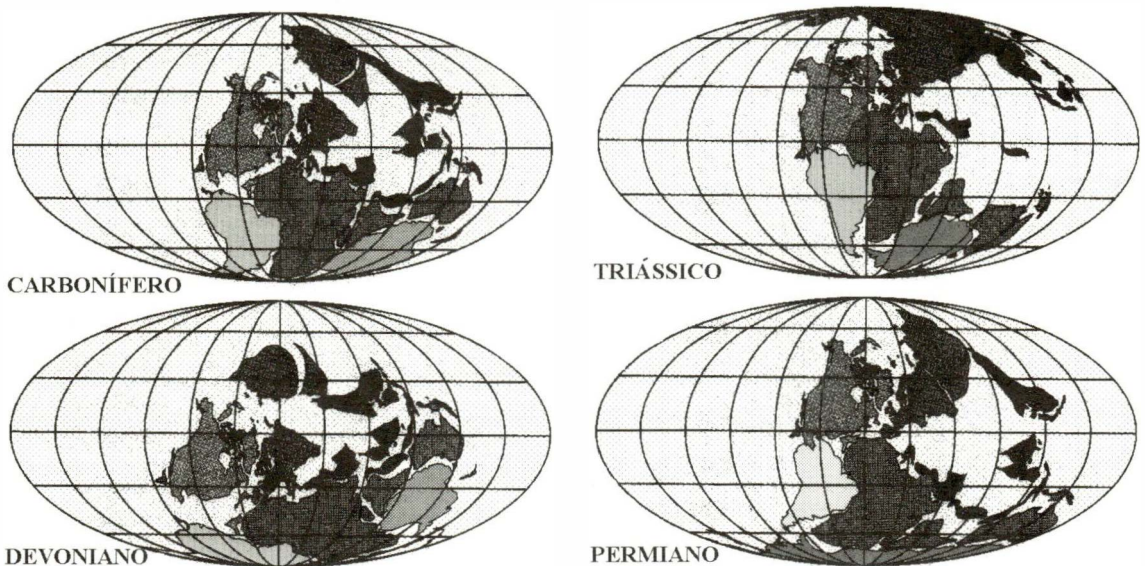


Figura 1. A formação do Pangea. No período Devoniano, a grande placa do sul, chamada Gondwana, estava sobre o Pólo Sul. Com o passar do tempo, deslocou-se para o norte e se juntou às demais placas que ali se aglutinavam, formando assim um único Supercontinente.

Antes do choque da Laurásia com o Gondwana para a formação do Pangea, portanto, havia entre ambas uma área coberta por mar. Isso explica porque os primeiros anfíbios e répteis (que surgiram na Laurásia) não ocorrem em rochas do Gondwana antes do final do Carbonífero: simplesmente não havia como atravessar de uma placa a outra por terra. Além disso, mesmo que a passagem fosse possível, a posição geográfica do Gondwana, muito próxima do Pólo Sul, determinava que as condições climáticas ali existentes fossem muito desfavoráveis para aqueles organismos.

A análise dos fósseis de vertebrados mostra que, no Carbonífero Superior (há mais ou menos 310 milhões de anos atrás e, portanto, na Laurásia), ocorreu uma divisão dos répteis em três grandes grupos: um que iria dar origem – muitos milhões de anos depois – aos mamíferos, um segundo, que deu origem às tartarugas e um terceiro, que originou os demais répteis atuais (cobras, lagartos, crocodilos, etc.) e as aves (Figura 2).

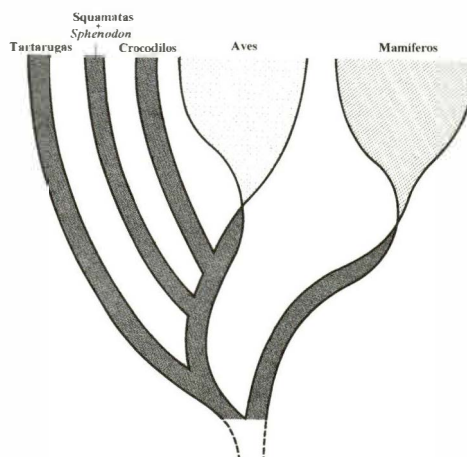


Figura 2. Esquema simplificado mostrando as relações entre os grandes grupos de vertebrados e a separação que existiu, desde o início, entre o grupo que veio dar origem aos mamíferos e os demais. (Modificado de Carroll, 1988).*

* Ver fontes bibliográficas das ilustrações no final do artigo.

Os mamíferos e seus ancestrais (denominados répteis mamalianos) formam o ramo denominado “amniotas mamalianos”, enquanto os demais constituem um grupo denominado “amniotas não-mamalianos”. Este último pode ser subdividido em outros dois, um incluindo as tartarugas e seus ancestrais e outro contendo os crocodilos, aves, cobras, lagartos e seus ancestrais. A característica mais notável que identifica os ancestrais do último subgrupo é a presença, na metade posterior do crânio, de quatro aberturas (duas em cada lado), chamadas fenestras, destinadas à fixação da musculatura responsável pela movimentação da mandíbula. Esta característica determinou que os componentes desse grupo fossem denominados *Diápsidos* (Figura 3c). Já as tartaru-

gas e seus ancestrais, por não possuírem nenhuma abertura no crânio para a fixação de tais músculos, receberam a denominação de *Anápsidos* (Figura 3a). Os répteis mamaliformes e os mamíferos, por seu turno, possuem apenas uma abertura de cada lado do crânio, atrás das órbitas, o que lhes conferiu a denominação de *Sinápsidos* (Figura 3b).

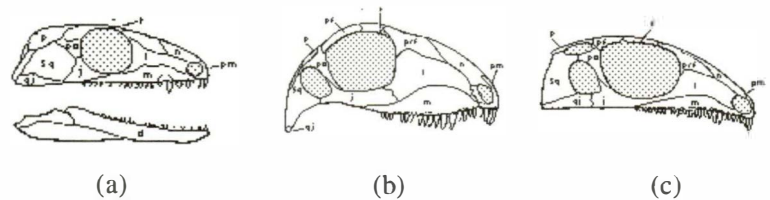


Figura 3. Tipos básicos de crânios de vertebrados.

a) *Anápsido*: sem nenhuma abertura na região posterior (fenestra) para alojar músculos; b) *sinápsido*: com uma fenestra, situada postero-lateralmente; c) *diápsido*: com duas fenestras. (Modificado de Carroll, 1988).

Os mais antigos répteis conhecidos, *Hylonomus* (Figura 4) e *Paleothyris*, eram pequenos, menores que a média dos anfíbios então existentes, mas, à medida em que foram progressivamente aumentando em quantidade e explorando e ocupando o ambiente terrestre, diversificaram-se rapidamente em formas e tamanhos.

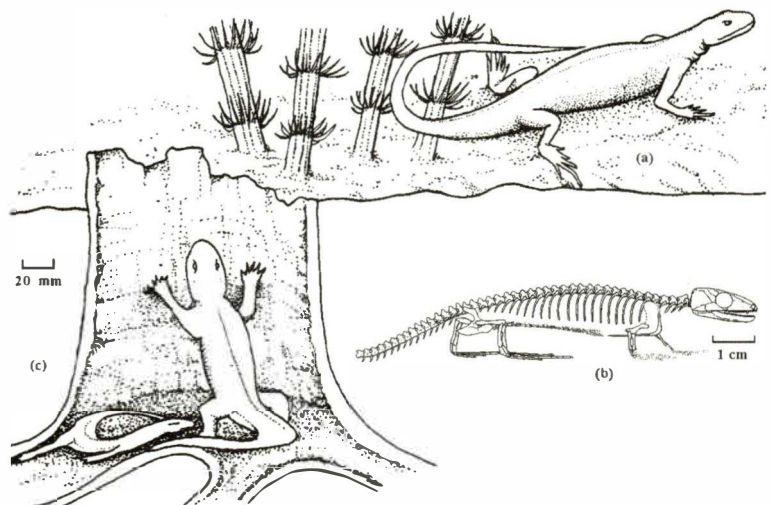


Figura 4. *Hylonomus*, um dos primeiros répteis.

a) Reconstituição; b) esqueleto; c) reconstituição de como foram encontrados os primeiros esqueletos de *Hylonomus* e *Paleothyris*. Ao que tudo indica, os animais ficaram aprisionados ao cair dentro de troncos ocos de árvores mortas. (“a” e “c” modificados de Benton, 1990; “b” modificado de Carroll, 1988).

Os répteis mamaliformes largam na frente

Os mais antigos ancestrais dos mamíferos já são encontrados logo acima das camadas que contêm os primeiros répteis, indicando que a separação entre as duas grandes linhagens se deu quase que imediatamente após o surgimento do ovo amniótico. A passagem dos primeiros répteis para os mamíferos propriamente ditos envolveu, no entanto, drásticas modificações em todas as partes do organismo daqueles. Uma boa parte dessas alterações ficou registrada, direta ou indiretamente, nos fósseis desses animais, de modo que é possível, hoje, tentar reconstituir esta história, que durou cerca de 150 milhões de anos.

Na maior parte desse tempo foram os *sinápsidos* que predominaram amplamente sobre os *diápsidos*, tendo perdido a posição, ironicamente, quando surgiram os mamíferos. A chamada *Subclasse Synapsida* é usualmente dividida em duas ordens que se sucedem temporalmente: a *Ordem Pelycosauria*, que ocorre da base do Carbonífero Superior até o Permiano Superior, e a *Ordem Therapsida*, que surge na metade do Permiano e vai até a metade do Jurássico.

Fragmentos de Pelicossauros (Figura 5) já são encontrados nas primeiras camadas do Carbonífero Superior, sendo que, no final desse período, já constituíam por volta de 50% do conteúdo de répteis existentes nas rochas. Com base nesses materiais, é possível ter uma idéia da forma e das proporções dos animais: lembravam as atuais iguanas no aspecto geral, embora os membros fossem proporcionalmente mais curtos. As proporções, alcançadas entre a metade e o final do Carbonífero Superior, fizeram com que os pelicossauros atingissem praticamente o dobro do tamanho dos demais répteis que com eles coexistiam, e o aumento do tamanho corporal continuou através do Permiano. O crânio tornou-se proporcionalmente maior em relação ao tamanho total, os dentes caninos se acentuaram e os demais dentes também aumentaram de tamanho. A conjunção de mudanças es-

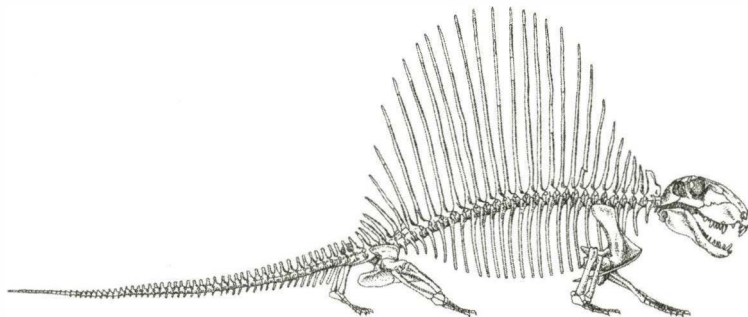


Figura 5. *Dimetrodon*, um típico Pelicossauro do Permiano Inferior da América do Norte, com aproximadamente 3 m de comprimento. (Modificado de Carroll, 1988).

tava relacionada ao surgimento de uma nova e terrível forma alimentar: os pelicossauros se tornaram os primeiros carnívoros (não todos, é verdade, pois algumas formas eram herbívoras).

Mas essas não foram as únicas novidades apresentadas pelos pelicossauros. Várias mudanças ocorreram na forma, tamanho e quantidade de ossos no crânio e mandíbula, e outras tão ou mais espetaculares ocorreram na coluna e nos membros dos animais. As patas se tornaram mais fortes, com áreas maiores e mais complexas para a fixação da musculatura, enquanto as vértebras mudaram de formato para se adequar a um novo arranjo da musculatura do tronco. Por seu turno, as cinturas escapular e pélvica tornaram-se mais solidamente constituídas. Todo esse rearranjo morfológico foi necessário para que os pelicossauros pudessem suportar o progressivo aumento de seu peso corporal. Desse modo, apesar de maiores e mais pesados, os pelicossauros desenvolveram mecanismos que os auxiliaram a melhorar sua capacidade de locomoção, fator fundamental na vida de qualquer animal carnívoro que necessita perseguir e capturar suas presas.

A mais impressionante novidade anatômica apresentada pelos pelicossauros, no entanto, foi o desenvolvimento, em alguns deles, de uma estrutura em forma de leque (ou de uma vela de barco – que lhes valeu o apelido de “répteis à vela”), situada sobre a coluna vertebral e formada pelo alongamento das espinhas neurais das vértebras. As espinhas, bastante alongadas, provavelmente estariam unidas por uma fina membrana de pele contendo um grande número de vasos sanguíneos, cuja função, segundo a maioria dos cientistas, seria a de funcionar como um “coletor solar”, isto é, os pelicossauros, que ainda teriam um metabolismo tipicamente reptiliano (de sangue frio), mediante a orientação adequada de suas “velas”, poderiam se aquecer ao sol muito mais rapidamente que os demais répteis. Esta adaptação se torna duplamente interessante se lembrarmos o fato de que eles eram muito maiores que os outros répteis (portanto, tinham um volume corporal maior para ser aquecido) e que as áreas habitadas pelos mesmos no Carbonífero e Permiano eram florestas de clima relativamente frio. Nessas condições, com a chegada da noite, todos os répteis daquela época, tal como fazem os atuais, deveriam restringir sua atividade metabólica a um nível mínimo, aguardando pelo sol do dia seguinte para retomar seu ritmo normal. Os pelicossauros, em função de seus “coletores solares” conseguiriam atingir o ponto ideal de temperatura provavelmente *antes* dos demais, o que lhes conferiria (especialmente aos carnívoros) uma enorme vantagem no momento de sair à procura de suas presas, as quais estariam apenas começando a sair de sua letargia noturna.

Os pelicossauros, portanto, foram o grupo dominante de répteis terrestres durante todo o Carbonífero Superior e o Permiano Inferior, perfazendo um total de aproximadamente 70 milhões

de anos, sendo os seus restos encontrados em rochas da América do Norte e Europa (que formavam a porção oeste da antiga Laurásia), com alguns registros ainda no sul da África e na Rússia.

A ascensão dos terápsidos

O choque do Gondwana com a Laurásia, como já vimos, marca o limite entre o Carbonífero Inferior e o Superior. Após o choque, devido ao maior tamanho do Gondwana, que se deslocava de sul para norte, todo o Pangea moveu-se lentamente para Norte, até parar completamente no final do Permiano, numa posição em que o Equador praticamente dividia ao meio as massas de terra. Como decorrência dessa movimentação, a porção sul do supercontinente (o Gondwana), que antes se encontrava próxima ao pólo sul, foi-se afastando lentamente da região polar. Em consequência, o clima predominante nesta região do Pangea alterou-se de modo gradativo, passando de um padrão glacial com grandes geleiras no Permiano Inferior (as marcas da passagem das geleiras podem ser encontradas em vários locais, inclusive no Rio Grande do Sul, nos municípios de Cachoeira do Sul e São Gabriel) para outro mais quente e seco no Permiano Superior. As mudanças climáticas corresponderam também a uma mudança faunística, com o declínio dos pelicossauros e a ascensão de um outro grupo de répteis mamaliformes, que manteve o domínio dos sinápsidos: os *terápsidos*.

Alguns restos muito fragmentários atribuídos a terápsidos foram encontrados em camadas do final do Permiano Inferior (260 m.a.) nos Estados Unidos, mas os restos mais antigos que podem com certeza ser atribuídos a este grupo pertencem às camadas basais do Permiano Superior da Rússia Européia. Nelas já são encontrados vários tipos de terápsidos diferentes, o que sugere que o grupo deveria existir há um bom tempo, mas seu registro fóssil não ficou preservado ou não foi ainda descoberto. Os primeiros terápsidos eram bastante diferentes dos pelicossauros e as relações de origem e parentesco entre os grupos, um tanto controversas.

Os mais antigos terápsidos coexistiram no tempo com os últimos pelicossauros, mas foram encontrados em localidades geográficas diferentes, o que sugere que deveriam ter hábitos de vida bastante distintos.

Os terápsidos podem ser divididos em *primitivos* e *avançados*, sendo que, em ambas as divisões, existem tanto formas carnívoras quanto herbívoras. Dentre os carnívoros primitivos, podemos citar *Biarmosuchus*, do Permiano Superior da Rússia (Figura 6), cujo crânio guarda ainda muita semelhança com o dos pelicossauros. Na região do palato (Figura 6b), os ossos palatinos (pa) e pterigóides (pt) apresentam-se arqueados medialmente,

sugerindo já uma estreita passagem de ar acima do palato. Entre os herbívoros, um dos mais conhecidos é *Moschops*, que ocorria na África do Sul (Figura 7) e alcançava um comprimento de mais de três metros. Os chamados terápsidos avançados – que são os que nos interessam mais diretamente porque ocorrem nas camadas sedimentares do Rio Grande do Sul – dividem-se em *anomodontes* (herbívoros) e *theriodontes* (carnívoros).

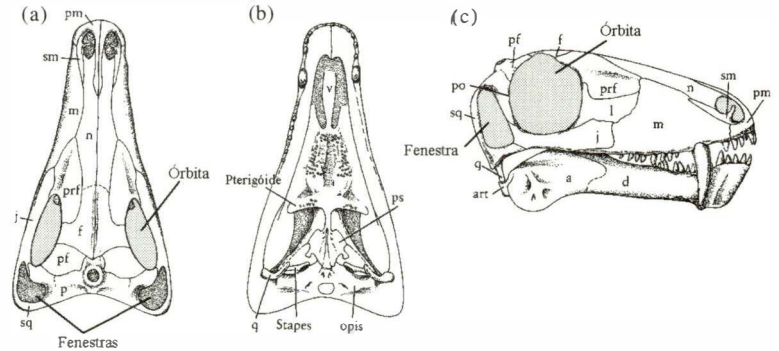


Figura 6. Crânio de *Biarmosuchus*, um dos primeiros terápsidos carnívoros. a) Vista dorsal; b) vista palatal; c) vista lateral. (Modificado de Carrol, 1988).

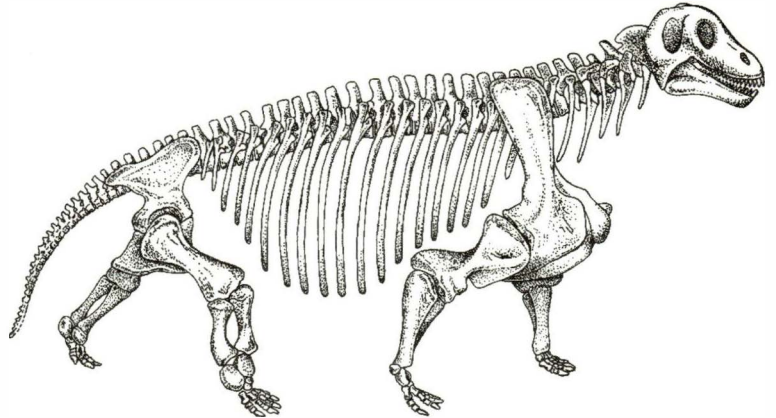


Figura 7. Esqueleto de *Moschops*, um dos primeiros terápsidos herbívoros, com aproximadamente 5m de comprimento. (Modificado de Carrol, 1988).

Dentre os anomodontes, o grupo mais importante é o dos *dicinodontes*, representados no Rio Grande do Sul, entre outros, por *Dinodontosaurus* e *Stahleckeria* (Figura 8a,b). Os dicinodontes constituíram o mais abundante grupo de herbívoros entre o final do Permiano e o terço inferior do Triássico, refletindo, por sua ampla distribuição geográfica e pouca variação morfológica, a situação de uniformidade climática e continuidade territorial que se instalou no planeta a partir da formação do Pangea. O nome dicinodonte reflete o estágio final de uma tendência evolutiva

apresentada pelos componentes do grupo no sentido de uma progressiva redução dentária, culminando com o desaparecimento de todos os dentes, exceto os dois caninos superiores (*di* = dois + *cino* = cão + *odontos* = dentes) ou mesmo destes, em algumas formas mais avançadas. Os ossos onde deveriam estar os dentes – maxilas (m), premaxilas (pm) e dentário (d) – apresentam-se intensamente vascularizados, tal como se observa em tartarugas e aves, sugerindo que, também nos dicinodontes, uma cobertura córnea estivesse presente.

Os primeiros dicinodontes, no final do Permiano, eram formas pequenas. Tinham o corpo e as patas curtos e fortes, cuja morfologia sugere hábitos escavadores, como o das atuais toupeiras. Já as formas do Triássico Médio podiam atingir por volta de quatro metros de comprimento e pesar cerca de uma tonelada, possuindo uma postura esquelética curiosa, na qual os membros posteriores posicionavam-se erguidos e praticamente paralelos ao plano de simetria do corpo, enquanto os anteriores, ao contrário, ficavam bem abertos em relação ao volumoso tronco, com o úmero – curto e muito alargado – posicionado praticamente na horizontal. As unhas das patas, grandes e achatadas, indicam que estes animais mantiveram a aptidão, presente em seus ancestrais permianos, para escavar o solo, agora não mais para viver sob a terra, mas ainda para procurar ali o seu alimento.

Em termos de pós-crânio, os dicinodontes não apresentaram mudanças significativas no que se refere a incrementos no processo de locomoção. No crânio, entretanto, algumas feições morfológicas são dignas de registro, especialmente no que concerne ao hábito herbívoro. Os dicinodontes diferem dos anomodontes primitivos pelo alongamento da região temporal e aumento da área do osso esquamosal (Figura 9d), resultando na formação

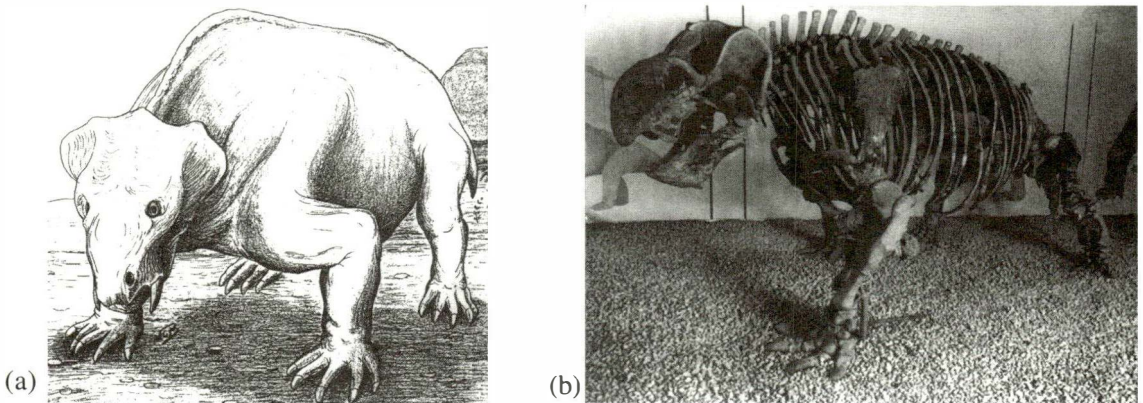


Figura 8. Dicinodontes do Triássico do Rio Grande do Sul. a) Reconstituição de *Dinodontosaurus* (Desenho de M.C. Barberena); b) esqueleto de *Stahleckeria*, em exposição no Museu de Tübingen, Alemanha, com cerca de três metros e meio de comprimento. (Modificado de Westphal, 1988).

de uma larga e forte aba óssea na região postero-lateral do crânio, com o aspecto de uma “orelha” óssea. Todo esse reforço na estrutura, especialmente na região posterior do crânio, sugere que ali deveriam ocorrer grandes esforços, provavelmente relacionados à mastigação. No mesmo sentido, as avantajadas fenestras indicam a presença de uma grande massa muscular. A “prioridade” referente ao reforço da estrutura craniana envolveu até mesmo a participação do osso da columela (*stapes*), o qual, na maioria dos tetrápodes, não é fixo e funciona como transmissor das vibrações sonoras entre o tímpano e o ouvido interno.

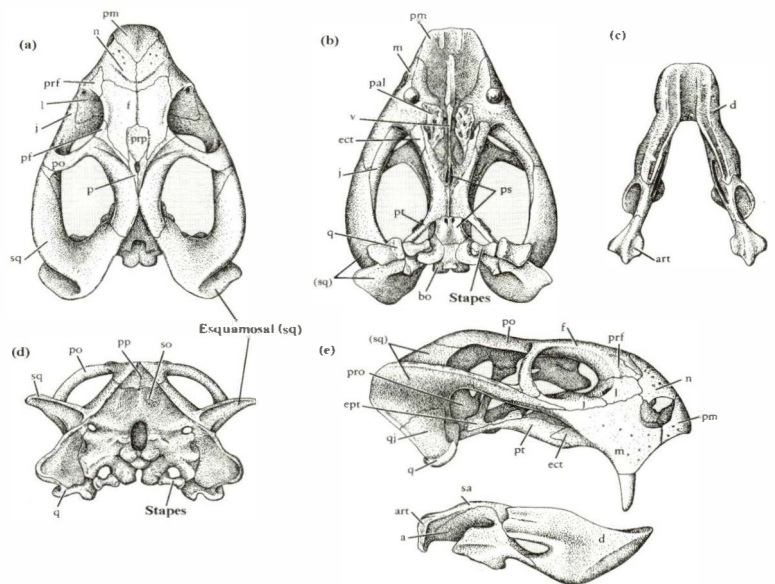


Figura 9. Morfologia do crânio e da mandíbula de um dicinodonte típico. a) Crânio em vista dorsal; b) crânio em vista ventral; c) mandíbula em vista dorsal; d) crânio em vista posterior; e) crânio e mandíbula em vista lateral. Escala aproximada x 1/5. (Modificado de Carrol, 1988).

Desse modo, a audição dos dicinodontes deveria ser bastante rudimentar e estaria restrita apenas aos sons mais intensos e de baixa frequência.

O palato apresenta características avançadas, iniciando pela sutura firme entre os pterigóides (pt) e o neurocrânio, sem o contato móvel que existia entre os anomodontes primitivos. Além disso, as premaxilas (pm), maxilas (m) e palatinos (p) já formam um longo palato secundário, permitindo separar a respiração da alimentação dentro da boca. A mecânica de movimentação antero-posterior da mandíbula, um dos aspectos mais interessantes da

morfologia funcional dos dicinodontes (Figura 10a-d), destinava-se a promover o corte dos caules e folhas de vegetais que lhes serviam de alimento, num movimento parcialmente semelhante ao que fazem hoje muitos roedores. Entretanto, tendo em vista que os dentes foram sendo progressivamente eliminados ao longo da evolução do grupo no triássico, os dicinodontes não promoviam a trituração dos alimentos – como fazem os roedores – mas somente o corte dos mesmos em partes cada vez menores, por meio do contato entre as bordas afiadas das coberturas córneas que existiam nas porções anteriores do crânio e da mandíbula. Para permitir o funcionamento deste inédito padrão de mastigação, muito mais eficiente do que qualquer outro até então existente, foi determinante o desenvolvimento de um crânio mais sólido e robusto, especialmente na região posterior, onde se fixava toda a musculatura que “puxava” a mandíbula para trás após o fechamento da boca. É interessante observar que, tanto entre os dicinodontes primitivos, que eram pequenos, provavelmente fósso-riais e providos de dentes, quanto entre os avançados, que perderam os dentes, aumentaram muito de volume e já não se enter-ravam, o padrão de movimentação da mandíbula e a morfologia geral do crânio não se alteraram em mais de vinte milhões de anos ao longo dos quais este grupo existiu.

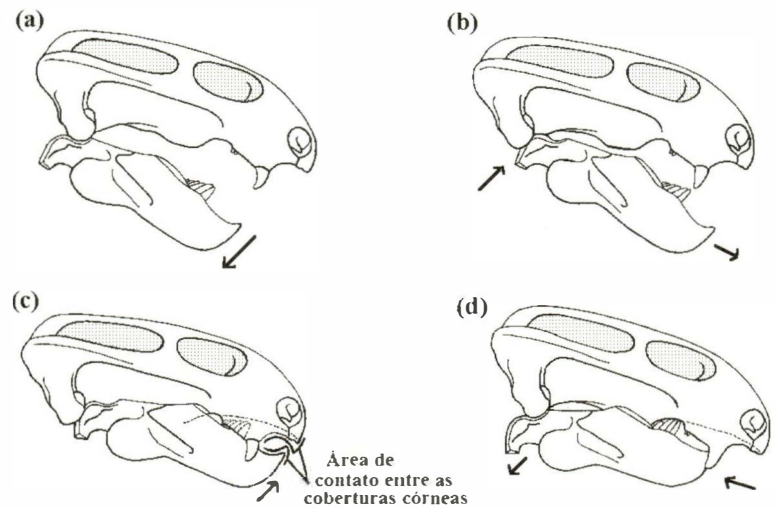


Figura 10. A complexa movimentação da mandíbula dos dicinodontes. a) Início da abertura da boca, a articulação da mandíbula encontra-se na posição 1; b) com a boca aberta, a mandíbula desliza para a frente e a articulação passa para a posição 2; c) mantendo a articulação na posição 2, a boca se fecha, proporcionando o contato cortante entre os bordos anteriores da maxila e mandíbula; d) a mandíbula desliza para trás, voltando à posição 1. Nesse movimento, ocorre o atrito entre os bordos laterais da maxila e mandíbula, proporcionando também o corte do alimento. (Modificado de Carrol, 1988).

No Rio Grande do Sul ocorrem abundantes registros de dicinodontes, especialmente entre as cidades de São Pedro do Sul e Mata, na região denominada Chiniquá, e nas cercanias do município de Candelária. Num dos afloramentos dessa última área foram descobertos os restos de dez filhotes de *Dinodontosaurus*, todos do mesmo tamanho e embolados de tal forma que se torna impossível separá-los um a um (Figura 11). Esta ocorrência abre espaço para algumas especulações interessantes, tais como: por que dez filhotes, longe de serem recém-nascidos, estavam ainda juntos em um mesmo local? Fariam parte de uma mesma ninhada e morreram todos juntos, vitimados por alguma catástrofe? Isto já poderia ser um indício de que estes animais, tal como fazem hoje os mamíferos, já andavam em grupos e tinham cuidados com a prole, que permanecia unida por um bom tempo após o nascimento? Como vimos, os dicinodontes fazem parte do ramo evolutivo que deu origem aos mamíferos, mas pouco se pode dizer quanto aos seus hábitos de vida ou modo de reprodução. Até o momento, apesar da grande quantidade e distribuição geográfica destes animais, não foram encontrados ovos fossilizados, mas também não existe qualquer evidência de que já fossem vivíparos.

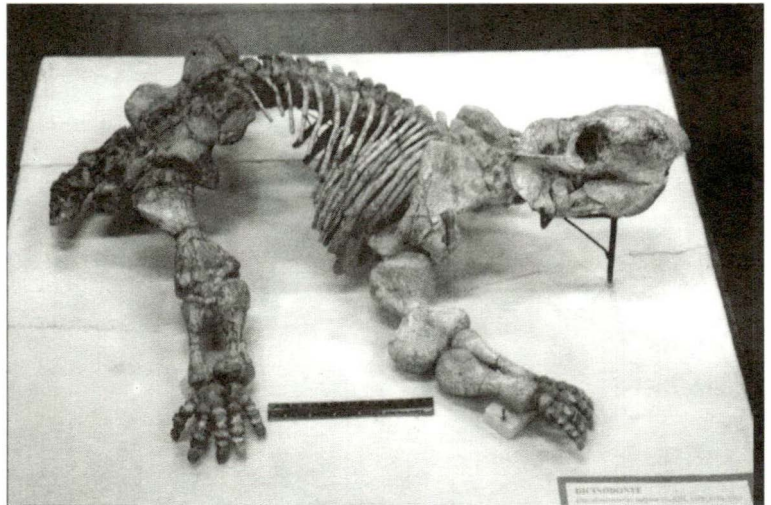


Figura 11. Um dos dez filhotes de *Dinodontosaurus* encontrados juntos nas camadas triássicas do Rio Grande do Sul. (Foto do autor).

Os terápsidos carnívoros avançados e a origem dos mamíferos

Entre os estudiosos da evolução não existe nenhuma dúvida de que os mamíferos se originaram dos terápsidos carnívoros avançados, representados pelos *gorgonópsios*, *terocefálios* e

cinodontes, todos provavelmente derivados de formas primitivas que deviam se assemelhar a *Biarmosuchus* (ver Figura 6).

Os gorgonópsios, como *Lycaenops* (Figura 12), viveram apenas no final do Permiano Superior, sendo seus restos encontrados principalmente na África do Sul e na Rússia. Possuíam um crânio grande e maciço, que chegava a 45 cm em algumas formas, e caninos muito desenvolvidos. Existem descritos mais de vinte gêneros, o que faz dos gorgonópsios os principais carnívoros do final do Permiano. O esqueleto pós-craniano lembra superficialmente o de muitos mamíferos atuais, mas a postura dos membros anteriores era ainda primitiva, com o úmero posicionado horizontalmente.

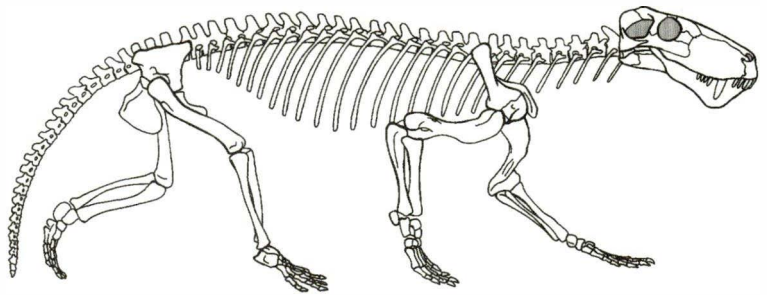


Figura 12. Esqueleto de *Lycaenops*, um dos mais conhecidos gorgonópsios, com cerca de 1m de comprimento. (Modificado de Carroll, 1988).

Também no final do Permiano, conforme registros na Rússia e na África do Sul, surgiram os mais avançados de todos os terápsidos carnívoros: os terocefálios e os cinodontes. A origem e as eventuais relações entre estes dois grupos ainda não estão bem determinadas, mas ambos parecem ter evoluído separadamente a partir dos terápsidos carnívoros primitivos.

Os terocefálios foram muito mais diversificados do que os gorgonópsios, pois incluíam entre seus membros formas pequenas (provavelmente insetívoras), alguns herbívoros (Figura 13a,b) e grandes carnívoros (Figura 13c,d). Ultrapassaram o limite Permiano-Triássico, sendo seus restos conhecidos na China, Antártica, Rússia e África.

Tal como os gorgonópsios, os terocefálios tinham crânios massivos e caninos proeminentes. Um palato secundário quase completo já estava presente e, nas formas herbívoras, os dentes pós-caninos possuíam coroas alargadas para moer e triturar alimentos, à semelhança do que se observa nos mamíferos herbívoros. O pós-crânio tinha uma estrutura mais leve, com membros relativamente longos, costelas lombares reduzidas e cauda muito encurtada.

Embora gorgonópsios e terocefálios possuam algumas características que inegavelmente os aproximam dos mamíferos,

não há como negar que, na morfologia geral, os *cinodontes* (Figura 14), que também surgiram no final do Permiano, são os ancestrais mais próximos daqueles, não só pelas características osteológicas mas, principalmente, pelos aspectos metabólicos que se pode inferir a partir da observação dos ossos.

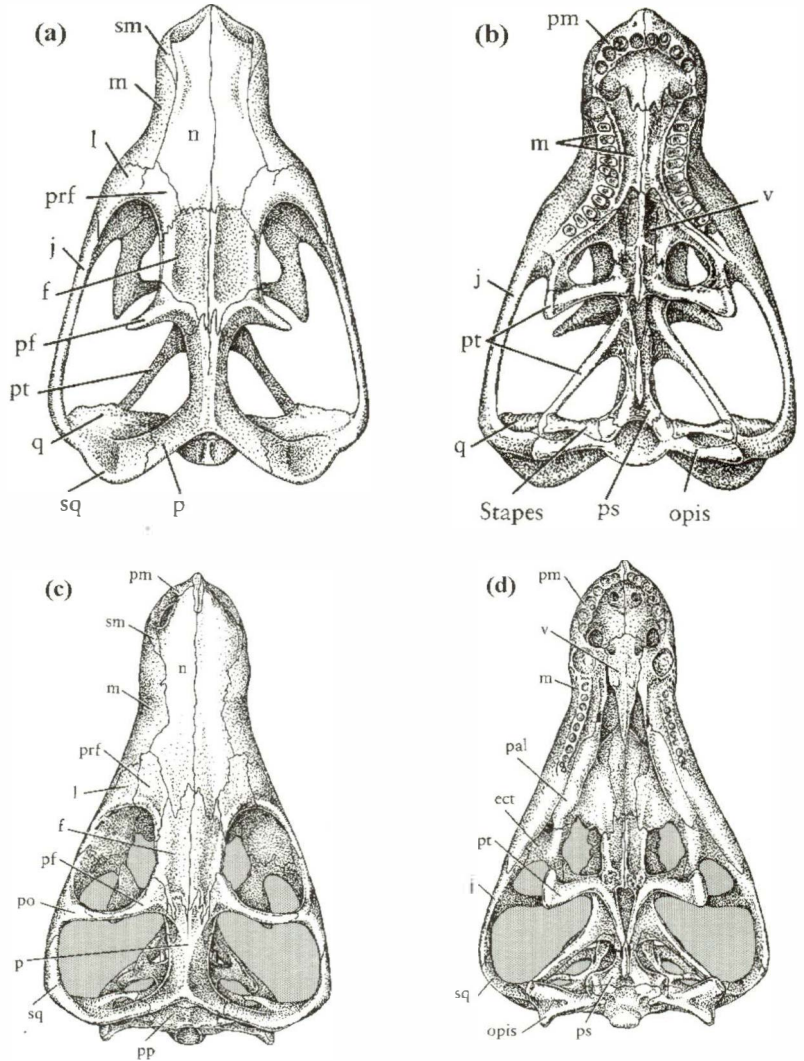


Figura 13. A diversidade dos terocefálios:
 a) e b) crânio de *Bauria*, uma forma herbívora, em vistas dorsal e ventral, respectivamente, escala aproximada x 1/4; c) e d) crânio de *Regisaurus*, uma forma carnívora, também em vistas dorsal e ventral, escala aproximada x 1/5. (Modificados de Carroll, 1988).

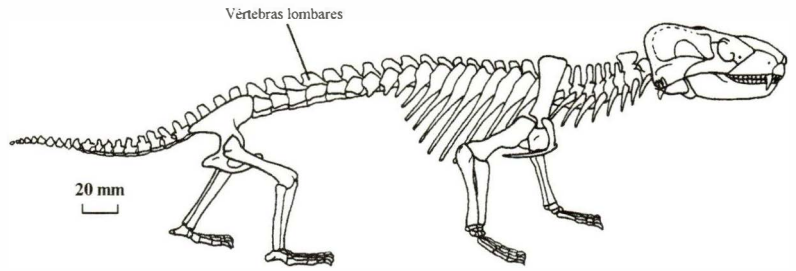


Figura 14. *Thrinaxodon*, um dos mais conhecidos cinodontes. (Modificado de Carrol, 1988).

Atualmente, tendemos a pensar no tamanho do cérebro e na reprodução placentária como os principais diferenciais entre os mamíferos e os outros vertebrados. Entretanto, estas características só surgiram muito mais tarde na evolução do grupo. Um outro fator, muito mais relevante, e que teve seu início com os cinodontes, ainda no Permiano, refere-se à alta taxa metabólica dos mamíferos, que faz com que necessitem de até dez vezes mais comida e oxigênio que répteis atuais de mesmo tamanho. O alto custo energético é compensado pela possibilidade de manter uma temperatura interna alta e constante, independente das oscilações do meio.

Um metabolismo desse tipo implica mudanças significativas em todo o organismo, a começar pelos músculos, onde a troca das reações anaeróbicas – típicas dos répteis – por oxidantes (e aí a necessidade de uma respiração mais eficiente) permite que os músculos dos mamíferos trabalhem por longos períodos a plena força, ao contrário dos répteis, que, após um período de esforço – no máximo 1 ou 2 minutos – quedam-se prostrados por várias horas devido ao acúmulo de ácido láctico nos tecidos musculares.

Sendo assim, quanto mais um esqueleto fóssil apresentar postura ereta (como a dos mamíferos) e membros e articulações com capacidade de executar movimentos coordenados de passo e mesmo de corrida (como os dos mamíferos), devemos concluir que os músculos daquele animal deveriam estar mais adaptados para manter este esqueleto em movimento, provavelmente por longos períodos de tempo (como os mamíferos). A análise dos esqueletos pós-cranianos nos mostra então que: os biarmossuquídeos já deviam ter uma taxa metabólica mais alta que a dos pelicossauros e outros amniotas primitivos; os gorgonópsios deviam tê-la mais alta que os biarmossuquídeos; os terocefálios a teriam ainda mais alta que os gorgonópsios; e os cinodontes já eram virtualmente indistinguíveis dos mamíferos. Uma evidência osteológica neste sentido é dada pela comparação entre os tecidos ósseos dos dois grupos, especialmente nas extremidades dos ossos longos, próximo às articulações. Cinodontes e mamíferos apresentam um padrão praticamente idêntico, onde se salienta a intensa vascularização do tecido ósseo, indicando intensa atividade metabólica.

Para manter esse sistema em funcionamento, é necessário um alto – e constante – consumo de energia, ou seja, o animal precisará ingerir mais alimento e, especialmente, transformá-lo em energia de modo mais rápido. Em outras palavras, a sua digestão terá de ser mais eficiente, sob pena de causar um colapso energético. Uma maneira de acelerar o processo digestivo é fazer com que os alimentos cheguem ao estômago nas menores dimensões possíveis, pois assim serão mais rapidamente decompostos em seus componentes químicos essenciais. Para isso, é fundamental o trabalho desempenhado pelos dentes. Os cinodontes, tal como os mamíferos, apresentavam nítida diferenciação dentária, tendo os incisivos, caninos e pós-caninos formas complexas e funções específicas e bem definidas no processamento do alimento. Mudanças na forma e na função dos dentes, no entanto, não seriam por si só suficientes se não fossem acompanhadas de um incremento na musculatura responsável pelo movimento da mandíbula, que se tornou mais complexo.

Por outro lado, a necessidade de mais alimento era acompanhada, como já vimos, da necessidade de mais oxigênio, isto é, a respiração tinha de ser mais rápida e mais eficiente. Desse modo, tornar a respiração independente da deglutição – a função do palato secundário – foi outro importante (e necessário) processo evolutivo que se iniciou com os sinápsidos primitivos, mas que se consolidou definitivamente com os cinodontes.

Os primeiros cinodontes, encontrados no Permiano Superior da Rússia e África do Sul, foram os *procynosuquídeos*, representados por *Procynosuchus* (Figura 15). Possuíam um palato secundário bem desenvolvido e dentes pós-caninos complexos. En-

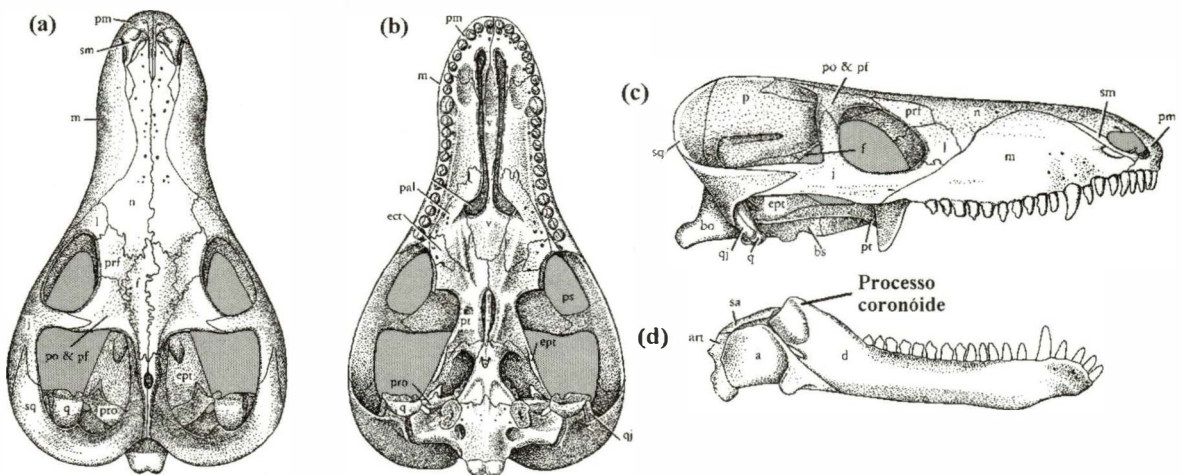


Figura 15. *Procynosuchus*, um dos mais antigos cinodontes: a) vista dorsal; b) vista ventral; c) vista lateral; d) vista interna da mandíbula. Escala aproximada x 1/4. (Modificado de Carrol, 1988).

tretanto, não havia ainda oclusão e desgaste entre os dentes superiores e inferiores, sendo que todos eram continuamente repostos, à maneira da maioria dos répteis. Mudanças na mandíbula e região temporal indicam um estágio inicial de reorganização da musculatura mandibular na direção de um padrão de mamífero (Figura 16).

As aberturas temporais são enormes, indicando a presença de poderosos músculos. Diferentemente dos outros grupos de terápsidos, a barra temporal inferior, ou *arco zigomático*, estende-se lateralmente, de modo que o crânio fica bem mais largo que a mandíbula. A extensão lateral permitiu a inserção de novos grupos musculares na superfície lateral da mandíbula, aumentando a força e a precisão da mordida. O dentário apresenta, em correspondência, um processo coronóide alto, com recesso lateral para a fixação dessa nova musculatura.

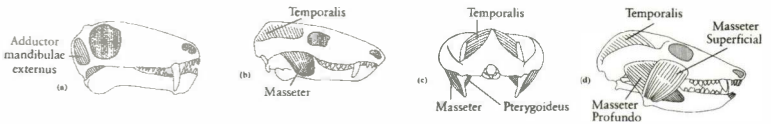


Figura 16. Evolução da musculatura relacionada ao fechamento da mandíbula. a) Em *Biarmosuchus*, existe apenas um músculo, que se fixa à porção posterior da mandíbula; b) e c) nos cinodontes primitivos como *Thrinaxodon*, o arco zigomático se expande lateralmente e o músculo se divide, sendo que a porção mais superficial do mesmo (*Masseter*) se fixa agora à face lateral da mandíbula; d) nos cinodontes mais avançados como *Probainognathus*, o próprio *Masseter* se divide em dois, de modo a expandir anteriormente a área de atuação. (Modificado de Carrol, 1988).

Os procinossuquídeos foram sucedidos, no início do Triássico, pelos *Galessaurídeos*, sendo *Thrinaxodon* (Figura 17) o mais conhecido deles.

Na comparação com *Procynosuchus*, o palato secundário de *Thrinaxodon* já era mais solidamente ossificado e a dentição mais complexa. Os pós-caninos possuíam coroas lateralmente comprimidas e marcadas por uma série de cúspides alinhadas, mas ainda não havia um padrão definido de oclusão dentária e os dentes continuavam a ser regularmente substituídos. A mandíbula, formada quase em sua totalidade pelo dentário, possuía um processo coronóide tão alto que ultrapassava a altura do arco zigomático. Os ossos quadrado e quadradojugal ainda participavam da articulação com a mandíbula, mas eram bastante reduzidos e posicionavam-se frouxamente encaixados numa reentrância existente na base do esquamosal.

Concomitantes às mudanças desenvolvidas no crânio, *Thrinaxodon* também mostra os estágios iniciais de importantes mudanças no esqueleto pós-craniano, entre as quais se encontra o desenvolvimento do complexo atlas-axis (Figura 18), que regula as possibilidades de movimento entre o pescoço e o crânio. Nos diápsidos e nos sinápsidos primitivos, os movimentos da cabeça

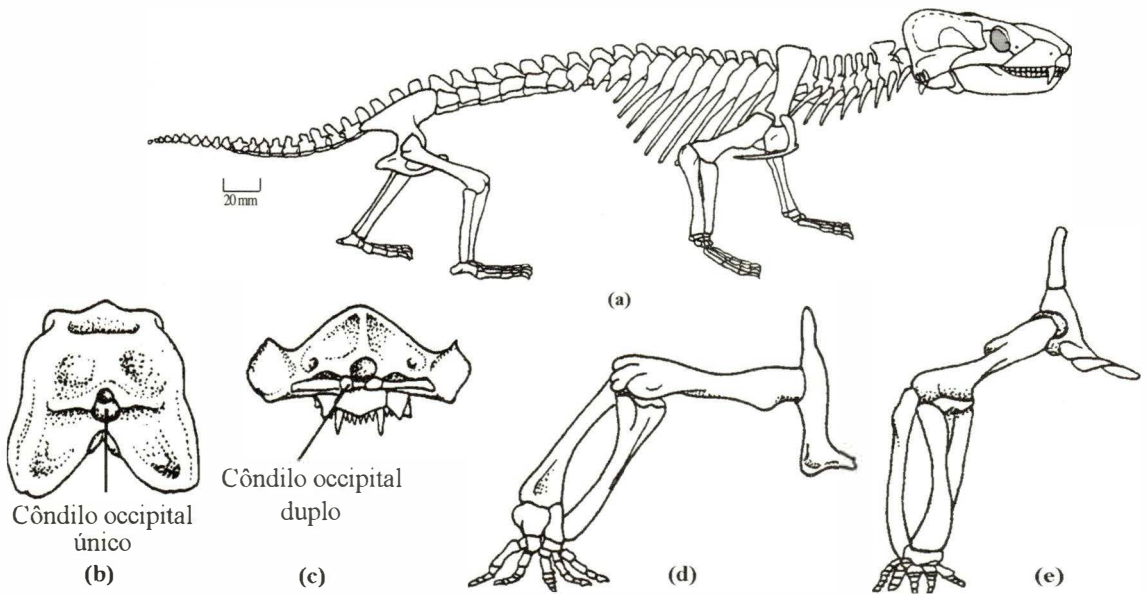


Figura 17. *Thrinaxodon* e a evolução rumo aos mamíferos.

a) Esqueleto mostrando a redução das costelas na região lombar, onde nos mamíferos se localiza o diafragma. Esta modificação morfológica é importante tanto para a respiração quanto para a reprodução dos mamíferos; b) crânio de Pelicossauro em vista posterior, apresentando um único côndilo (condição primitiva); c) crânio de *Thrinaxodon* em vista posterior, mostrando os dois côndilos articulares, condição avançada típica de mamífero, ligada ao desenvolvimento do complexo atlas-axis; d) pata traseira de pelicossauro, ainda com postura primitiva; e) pata traseira de *Thrinaxodon*, capaz de realizar o movimento de passo, característico dos mamíferos, sem oscilação lateral do corpo. (Modificado de Carroll, 1988).

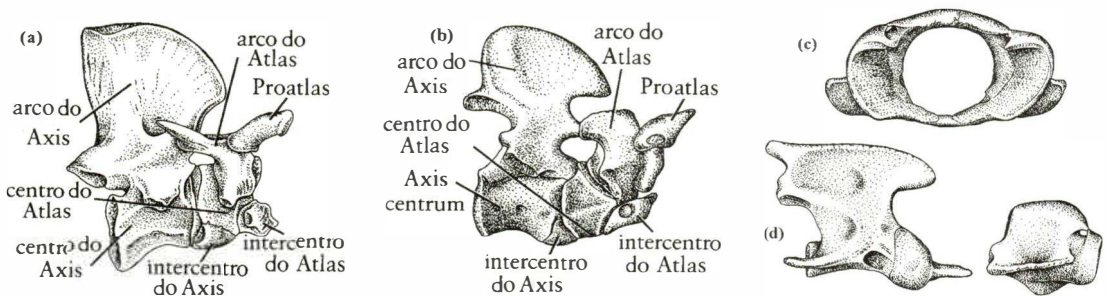


Figura 18. A evolução da articulação entre o crânio e o pescoço nos sinápsidos.

a) Nos pelicossauros, havia possibilidade de movimentação vertical entre a primeira vértebra (atlas) e a segunda (axis), porém a maior parte do movimento, especialmente a rotação da cabeça, se dava entre o crânio, que possuía um único côndilo occipital, redondo, e o atlas. b) Em *Thrinaxodon*, a articulação entre o atlas e o axis se simplifica, permitindo algum movimento de rotação, enquanto que, com a divisão do côndilo occipital em duas partes, o movimento entre o atlas e o crânio se torna agora predominantemente vertical. c) Num mamífero atual, o atlas gira quase livremente ao redor de um processo anterior do axis, permitindo nesse ponto o movimento de rotação da cabeça. Já o encaixe entre o atlas e os côndilos, ainda mais afastados que em *Thrinaxodon*, concentra ali todo o movimento vertical. (Modificado de Carroll, 1988).

(de rotação e de flexão para cima e para baixo) concentravam-se em um único ponto, entre o crânio e a primeira vértebra, característica morfológica com alguns inconvenientes na medida em que o côndilo occipital do crânio pode pressionar a medula, especialmente durante a flexão vertical. Com a divisão do côndilo em duas partes, a medula passa *entre* eles durante o movimento de flexão, sem ser pressionada, ampliando as possibilidades desse movimento. Por outro lado, esta mudança praticamente acaba com a possibilidade de rotação da cabeça. Para compensar a perda, houve a simplificação do encaixe entre o atlas e o axis, de modo que todo o movimento de rotação passou a ser realizado entre as duas vértebras.

Outra mudança morfológica iniciada com os cinodontes foi a troca da ondulação lateral da coluna durante a marcha, típica dos répteis, pela flexão no plano vertical, característica dos mamíferos. Esta transformação está intimamente relacionada com a modificação da postura dos membros, já citada (Figura 17d,e), e implica total reformulação nas posições das áreas de encaixe entre as vértebras, ao longo de toda a coluna. A nova forma de movimentar a coluna e os membros, todos paralelos ao plano sagital do corpo, ficou tão profundamente marcada nos mamíferos que, mesmo naqueles que adquiriram posteriormente hábitos aquáticos e formas hidrodinâmicas (baleias, golfinhos, etc.) e passaram a usar a cauda como meio de propulsão, como os peixes, o movimento da coluna e da cauda continua sendo vertical, ao invés de voltar a ser lateral como na origem dos vertebrados.

Outra consequência das mudanças estruturais, nos cinodontes e posteriormente nos mamíferos, foi a diminuição da importância da cauda como fator de equilíbrio durante a marcha. Nos répteis (incluindo os dinossauros – os primeiros bípedes), enquanto a coluna ondula para um dos lados, a cauda, geralmente longa e pesada, ondula para o outro, de modo a equilibrar os esforços a proporcionar um movimento harmônico. Nos cinodontes e mamíferos a função de “contrapeso” passa a ser desnecessária (existem exceções, como os guepardos, que usam suas caudas longas e grossas para ajudar a estabilizar o corpo e fazer curvas “fechadas” quando em perseguição a uma presa) e por isso a cauda encurtou e tornou-se mais fina.

Os cinodontes foram também os primeiros sinápsidos a apresentar uma clara diferenciação entre as regiões torácica e lombar do tronco, mudança diretamente relacionada ao incremento da atividade respiratória decorrente das altas taxas metabólicas. Nos répteis, a expiração do ar se dá mediante a compressão dos pulmões por meio da musculatura torácica. Quando a pressão muscular é relaxada, os pulmões voltam ao seu tamanho normal entrando o ar. Nos mamíferos, o diafragma atua na respiração contraindo e relaxando o abdômen, fazendo com que a quantidade de ar inspirado seja muito maior do que nos répteis. Para que a

movimentação do abdômen fosse possível foi necessária a redução das costelas naquela região do tronco. Por outro lado, tal redução poderia causar um enfraquecimento da estrutura de sustentação do corpo, situação compensada com a formação de uma rígida “placa costal” resultante da expansão lateral e imbricação das curtas costelas lombares. Desse modo, esta região da coluna não possuía praticamente nenhum movimento vertical ou lateral, mas podia sustentar o peso do abdômen sem vergar ou romper. A falta de movimento seria problemática num animal rastejante, mas não trazia prejuízos para animais que já adotavam a postura ereta.

Finalmente, a liberação da área do abdômen propiciou também aos mamíferos (e, quem sabe, aos cinodontes?) o espaço necessário para abrigar, dentro do próprio corpo das fêmeas, os filhotes em gestação, que (também eles com altas taxas metabólicas) podiam, desse modo, receber o suprimento constante de alimento e manter a temperatura inalterada de que necessitavam.

Os cinodontes foram progressivamente se diversificando ao longo do Triássico, especialmente em função da complexificação das funções dos dentes, que propiciou a existência de uma ampla variedade de hábitos alimentares entre os componentes do grupo. Nos cinodontes, pela primeira vez na história dos vertebrados, passou a existir uma clara diferenciação de forma e função entre os dentes incisivos, caninos e pós-caninos. Nos últimos, desenvolveu-se um inédito sistema de encaixe e atrito entre os dentes maxilares e mandibulares, de modo a permitir a trituração e a moagem dos alimentos, que podiam, assim, ser mais rapidamente absorvidos pelo organismo. Em consequência, os dentes passaram a ser permanentes ao longo da vida do animal, pois a reposição já não podia mais ser contínua, como a dos répteis. Ao mesmo tempo, a diferenciação dentária abriu a possibilidade, para várias espécies de cinodontes, de utilizarem uma variada gama de alimentos para sua subsistência, ou seja, surgiram os primeiros vertebrados onívoros da história. No Rio Grande do Sul, *Exaeretodon* (Figura 19), que

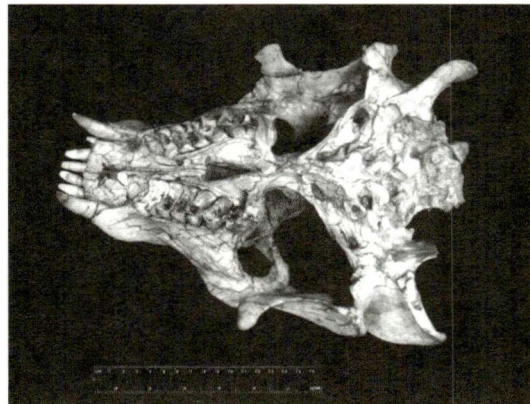


Figura 19. Crânio de *Exaeretodon*, proveniente de Candelária, RS, mostrando a diferenciação dentária característica dos cinodontes onívoros. (Foto do autor).

ocorre nos níveis superiores da formação Santa Maria e está representado por restos excepcionalmente bem preservados, é um bom exemplo deste tipo de dentição. Mesmo nos cinodontes carnívoros, nos quais não existiam dentes molariformes trituradores, os pós-caninos também foram se tornando progressivamente mais sofisticados, com o surgimento de diferentes padrões de cúspides alinhados com funções de corte cada vez mais eficientes.

Dentre as várias famílias de cinodontes (Figura 20), a que apresenta a morfologia geral mais parecida com a dos mamíferos (Trithelodontidae ou Ictidosauria) é composta por formas carnívoras pequenas e delicadas. Nestas, encontra-se claramente

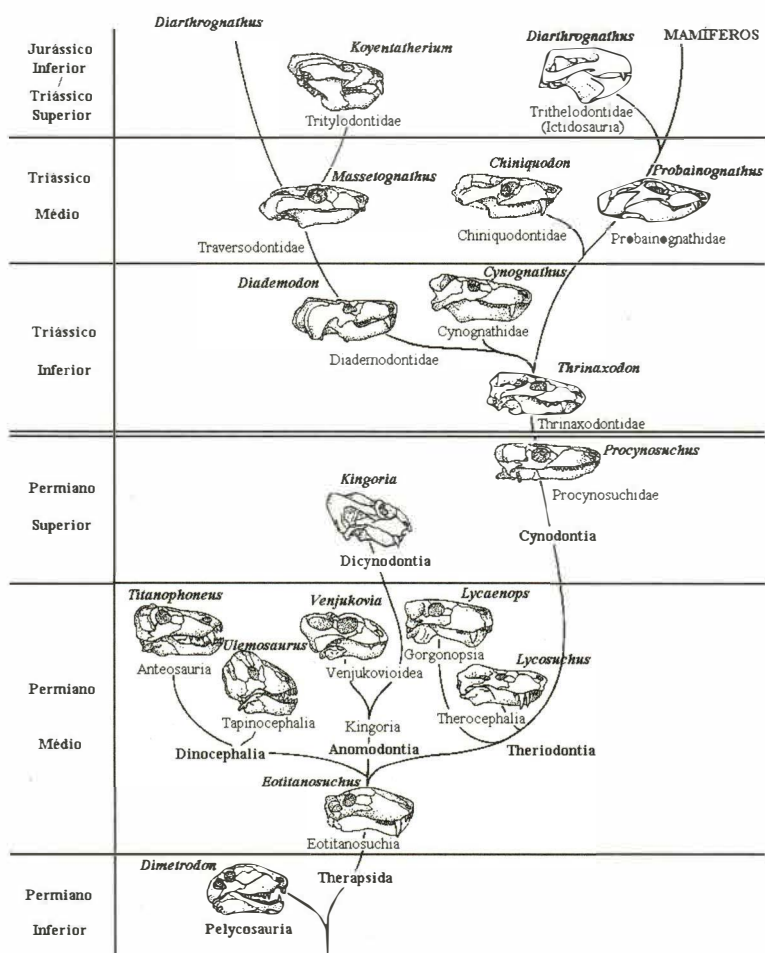


Figura 20. Quadro esquemático da evolução dos sinápsidos ao longo do Permiano e Triássico, iniciando com os pelicosaurios e chegando até os mamíferos a partir dos cinodontes herbívoros. (Modificado de Benton, 1993).

delineada a característica osteológica mais distintiva entre os mamíferos e os outros amniotas: a presença de três ossículos no ouvido médio, o martelo, a bigorna e o estribo (Figura 21). O fato de possuírem maior número de ossos não significa, no entanto, que os mamíferos ouçam melhor que os outros. As aves, por exemplo, possuem apenas um osso (*stapes*) que executa a mesma função dos três existentes nos mamíferos e ouvem tão bem quanto estes. O que ocorreu com os sinápsidos foi que, em virtude da tendência para reforçar a porção posterior do crânio, de modo a sustentar o aumento da massa muscular destinada à mastigação,

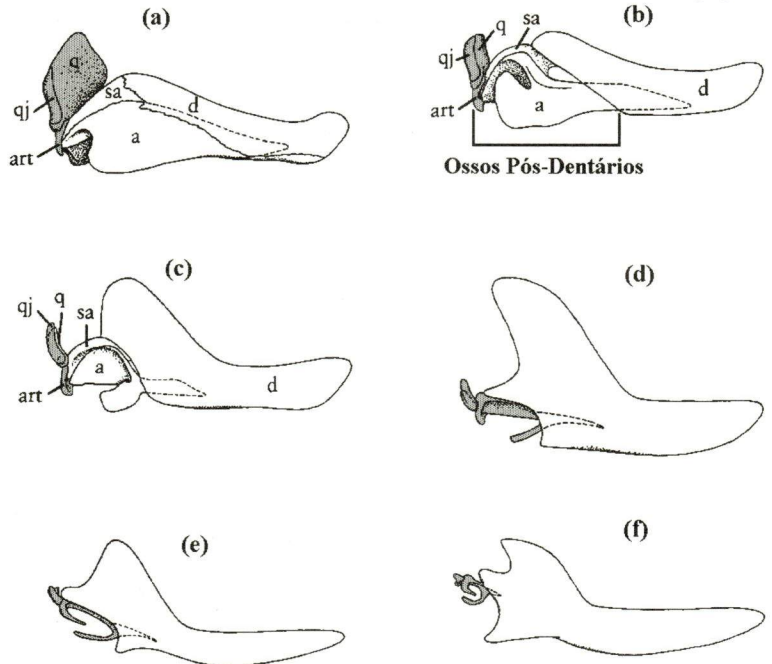


Figura 21. Evolução do ouvido médio nos sinápsidos.

a) Nos *Pelicossauros*, embora o dentário (d) já seja francamente predominante sobre os demais elementos, a mandíbula é composta por vários ossos, que estão firmemente suturados entre si. b) Nos terocefálios, os ossos pós-dentários ainda são grandes, mas sua sutura com o dentário já não é tão firme. A articulação entre crânio e mandíbula ainda é feita, respectivamente, entre os ossos quadrado e articular, como em todos os amniotas não-mamíferos; a partir de *Thrinaxodon*, (c) passando por *Probainognathus*, (d) observa-se uma progressiva redução dos ossos pós-dentários na mandíbula e dos ossos quadrado (q) e quadradojugal (qj) no crânio. e) No primeiro mamífero, *Morganucodon*, e nos subseqüentes mamíferos jurássicos (f), a articulação entre o crânio e a mandíbula passa a se dar, respectivamente, entre os ossos esquamosal e dentário, característica exclusiva dos mamíferos, enquanto os demais ossos se soltam completamente e migram para o ouvido médio. O quadrado e o quadradojugal fundem-se para formar o martelo, a columela (*stapes*) passa a ser o estribo e o articular torna-se a bigorna. (Modificado de Carrol, 1988).

o *stapes* passou a ter a função de servir como mais um ponto de reforço na estrutura, ao invés de ficar livre para transmitir as vibrações sonoras ao tímpano como nos demais amniotas. Desse modo, os mais antigos ancestrais dos mamíferos não possuíam um tímpano, e provavelmente só eram capazes de ouvir sons de baixa frequência, transmitidos preferencialmente através do solo.

A primeira evidência de uma estrutura potencialmente capaz de abrigar um tímpano, nos sinápsidos, surgiu em alguns pelicossauros, mas, curiosamente, não no crânio e sim na mandíbula, por meio de uma projeção lateral do osso angular, denominada lâmina reflexa (Figura 21a,c). Posteriormente, o afrouxamento do contato entre o dentário e os ossos pós-dentários propiciou a possibilidade de que estes últimos constituíssem um sistema mais eficiente de captação de vibrações. O progressivo crescimento do dentário, que concentrou em si as tarefas de articulação com o crânio e de servir como área de ancoragem para toda a musculatura mastigatória, permitiu a liberação dos ossos pós-dentários para a tarefa de transmissão das vibrações sonoras. No crânio dos cinodontes, a redução e o afrouxamento dos contatos do quadrado e do quadradojugal, também relacionados ao aumento do potencial de captação de vibrações, fez com que o *stapes*, que a eles se ligava para fazer a “ponte” entre o neurocrânio e os ossos da parte externa, deixasse de ter papel na sustentação da estrutura do crânio e se tornasse novamente um elemento solto, como nos amniotas primitivos. Ao final, os mamíferos acabaram desenvolvendo um sistema auditivo que não difere fundamentalmente daquele das aves e dos répteis, mas precisaram seguir um caminho evolutivo diferente para chegar até ele, terminando por possuírem três ossos para executar a mesma função que, em aves e répteis, é executada por apenas um.

O avanço dos diápsidos

Enquanto se desenrolava a história evolutiva dos sinápsidos, no outro grande grupo de répteis também ocorriam mudanças espetaculares, com o surgimento de novos e cada vez mais diversificados grupos. Os diápsidos incluem atualmente todos os répteis vivos, à exceção das tartarugas. Logo após o seu surgimento no início do Mesozóico, entretanto, os primeiros diápsidos já se dividiram em dois grandes sub-grupos: um deles (*Lepidosauromorpha*) vindo a dar origem aos atuais lagartos e cobras e outro (*Archosauromorpha*), no qual se incluem dinossauros, pterossauros (répteis voadores) e crocodilos.

O mais antigo diápsido conhecido é *Petrolacosaurus*, do Carbonífero Superior do Kansas, um animal pequeno (Figura 22) de cerca de 20 cm (fora a cauda) com membros alongados e aspecto geral delicado. À exceção de quatro caninos superiores,

possuía dentes pequenos e iguais, que não estavam dentro de alvéolos, mas ao longo de um sulco raso que percorria os bordos internos da maxila e mandíbula. Provavelmente insetívoros, poderiam predar também outros répteis. Não possuíam um sistema auditivo desenvolvido e nem mesmo uma reentrância na lateral do crânio que pudesse alojar um tímpano. Na comparação com os répteis anápsidos ancestrais, não parece ter havido mudanças significativas na musculatura mandibular. Desse modo, o surgimento dos dois pares de fenestras cranianas que caracterizam os diápsidos devem ter surgido como uma maneira de distribuir melhor os esforços e, ao mesmo tempo, de tornar o crânio mais leve. As evidências osteológicas do pós-crânio indicam que o padrão básico de locomoção não diferia muito dos anápsidos, seus ancestrais (especialmente se comparado com os protrotirídeos).

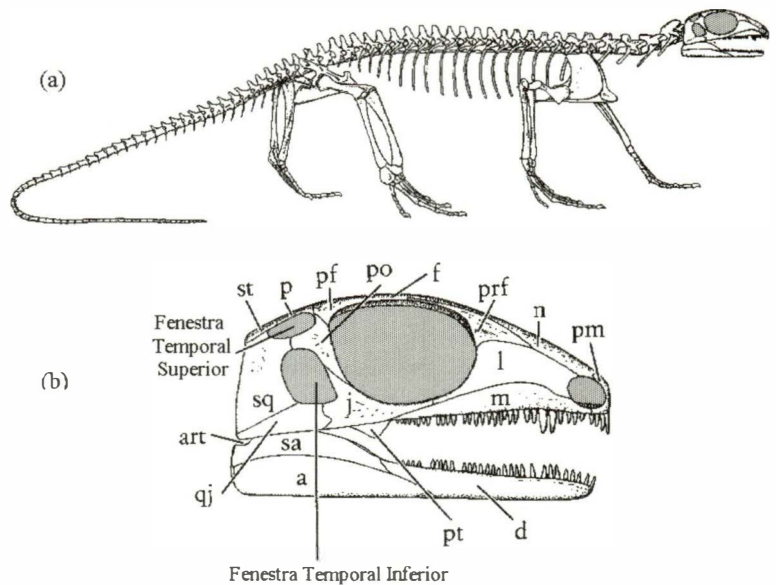


Figura 22. *Petrolacosaurus*, o mais antigo diápsido conhecido: a) esqueleto; b) detalhe do crânio mostrando as duas fenestras na região posterior. (Modificado de Carroll, 1988).

A partir de *Petrolacosaurus*, *Araeoscelis* e outros diápsidos primitivos, iniciou-se a divisão do grupo em lepidossauromorfos e arcossauromorfos, sendo que o principal critério de distinção entre ambos baseia-se nos respectivos padrões de postura e locomoção. Lepidossauromorfos (por exemplo, os lagartos atuais) mantiveram o padrão primitivo de implantação lateral dos membros e andar rastejante e ondulante. Arcossauromorfos (por exemplo, os dinossauros), ao contrário, experimentaram uma progressiva redução na ondulação lateral da coluna como elemento principal na locomoção, em troca da adoção de uma postura mais

verticalizada dos membros, especialmente os posteriores. É bastante significativo que, no Triássico, especialmente em sua segunda metade, vários grupos diferentes de répteis, sem nenhum parentesco entre si, tenham desenvolvido adaptações morfológicas relacionadas à adoção de uma postura mais ereta dos membros. Os exemplos mais significativos desse processo foram os sinápsidos cinodontes e, dentre os diápsidos, os chamados arcossauros, como veremos adiante. Além disso, arcossaumorfos possuem dentes em alvéolos (condição tecodonte) e um ouvido médio rudimentar, com a presença de um tímpano e de um osso situado perpendicularmente (a columela ou *stapes*), que transmite as vibrações para o interior.

Devido ao fato de não haver, até o momento, registro de lepidossaumorfos para o Triássico do Rio Grande do Sul, daremos ênfase apenas aos arcossaumorfos, répteis que incluem os dinossauros e que “enfrentaram” os mamíferos no final do Triássico.

Dentre os arcossaumorfos, os dinossauros, pterossauros, fitossauros e crocodilos constituem um grupo chamado de *Arcossauros*. Além destes, existem ainda três outros grupos, chamados de arcossaumorfos primitivos, os protossauros, rincossauros e trilofossaurídeos (Figura 23), com destaque para os rincossauros (Figura 23d) que desempenharam importante papel na “disputa” com os répteis mamaliformes, especialmente no Rio Grande do Sul, onde foram abundantes.

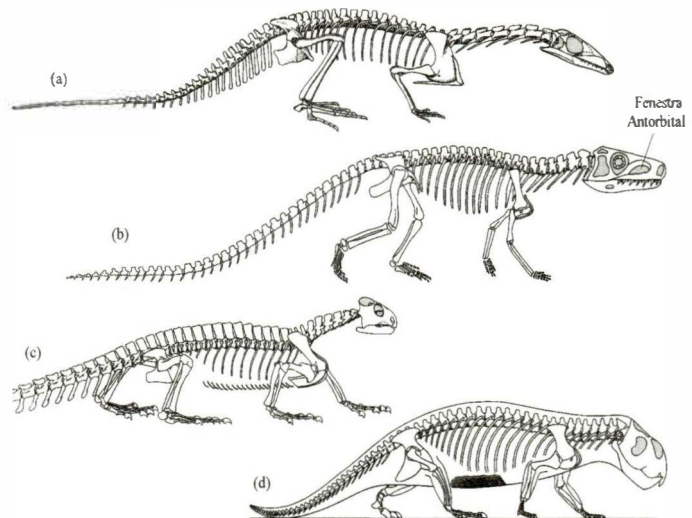


Figura 23. Os quatro tipos básicos de Arcossaumorfos: a) Protossauro (*Prolacerta*), com cerca de 1m de comprimento; b) Arcossauro (*Euparkeria*), com cerca de 1/2m de comprimento; c) Trilofossaurídeo (*Trilophosaurus*), medindo 2 m de comprimento; d) Rincossauro (*Paradapedon*), com aproximadamente 1,5 m de comprimento. (Modificado de Carrol, 1998).

Répteis quadrúpedes, baixos e atarracados, os rincossauros atingiram tamanho máximo de aproximadamente três metros de comprimento, incluindo uma cauda razoavelmente longa. A sua inclusão entre os arcossaumorfos primitivos deve-se à postura de seus membros ainda bastante horizontalizada. As principais características morfológicas que distinguem os rincossauros estão localizadas no crânio, robusto e com um formato triangular, sendo que o vértice anterior do triângulo constituía-se num “bico” semelhante ao das aves, no qual os dois ossos pré-maxilares, extremamente alongados, formavam uma ponta com encaixe entre outras duas, projetadas a partir das extremidades anteriores das mandíbulas (Figura 24). Além disso, as maxilas dos rincossauros eram cobertas por várias fileiras de pequenos dentes, separadas por um ou dois profundos sulcos longitudinais (Figura 25), nos quais se encaixavam cristas afiadas existentes na mandíbula, resultando num mecanismo mastigatório tipo “tesoura”, que não encontra similar em nenhum outro grupo fóssil ou vivente. Este complexo aparato destinava-se, ao que tudo indica, a permitir uma alimentação à base de frutos e sementes muito resistentes, que seriam apanhados com o “bico”, posicionados na boca e cortados com as lâminas mandibulares, de modo a possibilitar a retirada da porção nutritiva, situada no interior dos mesmos.

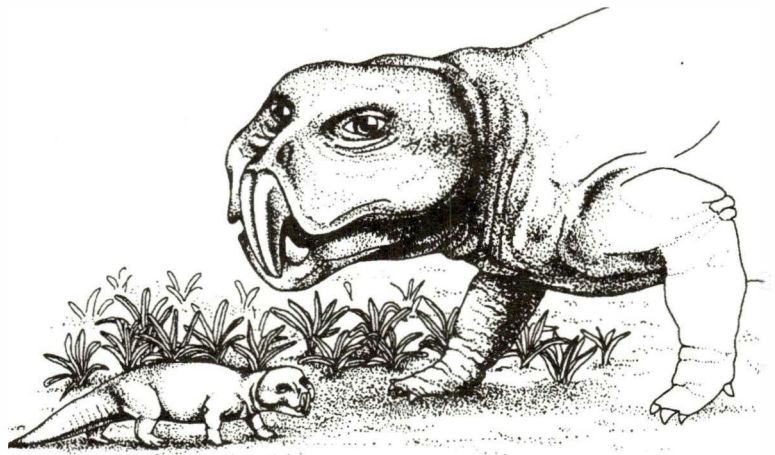


Figura 24. Reconstituição de um rincossauro adulto e de um filhote. (Modificado de Benton & Kirkpatrick, 1989).

Os rincossauros surgiram e se extinguíram no período Triássico (entre 245 e 205 milhões de anos atrás). Neste “curto” período de tempo, porém, tiveram uma trajetória muito marcante, chegando a constituir, num determinado momento (no final do Triássico Médio, para ser mais preciso), o grupo de herbívoros mais abundante do planeta, ocorrendo em quase todos os cantos do Pangea. Nas camadas superiores do Triássico Médio do Rio

Grande do Sul, especialmente naquelas que ocorrem em Santa Maria e arredores, os rincossauros chegam a constituir mais de 90% do total de fósseis conhecidos.

Entretanto, no início do Triássico, os rincossauros eram formas pequenas e praticamente inexpressivas no contexto geral da paleofauna de herbívoros dominada pelos terápsidos (dicinodontes e cinodontes). A ascensão vertiginosa dos rincossauros ocorreu somente após um lento declínio dos terápsidos ao longo do Triássico Inferior e início do Triássico Médio, fato que correspondeu, como veremos adiante, a outra mudança que estava ocorrendo em escala global, qual seja, a mudança da flora dominante, em função das alterações climáticas.

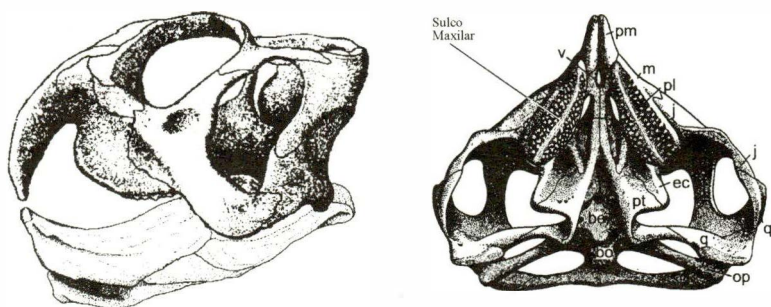


Figura 25. Crânio de rincossauro: a) vista lateral, mostrando o “bico” e o conjunto em forma de tesoura (desenho de M.C. Langer); b) vista ventral, mostrando os dentes maxilares e o sulco para o encaixe da mandíbula. Escala aproximada x 1/4. (Modificado de Huene, 1935-42).

Paralelamente ao declínio dos terápsidos e à ascensão dos rincossauros, também entre os carnívoros, os diápsidos começaram a ocupar, progressivamente, maior espaço no cenário do Pangea, por meio dos arcossauros. Enquanto os rincossauros se extinguíram no Triássico, os arcossauros continuaram irradiando-se e diversificando-se ao longo de todo o Mesozóico, atingindo o máximo de “dominação” da fauna justamente com os dinossauros, no Jurássico e no Cretáceo.

Os arcossauros do Triássico podem ser todos incluídos numa única ordem, chamada Thecodontia, sendo o nome derivado do fato destes animais possuírem todos os dentes dentro de alvéolos (ou *tecas*). Apesar de dar o nome ao grupo, a característica, entretanto, não é exclusiva desses animais, pois existe em alguns grupos de lepidossauiromorfos e também entre alguns répteis mamaliformes e mamíferos. O que realmente distingue o crânio dos arcossauros (e seus descendentes, dinossauros e aves) dos demais arcossauiromorfos, é a presença das *fenestras antorbitais* (Figura 23b), isto é, mais duas aberturas situadas, uma em cada lado do focinho, entre a órbita e a narina, que serviriam para alojar uma glândula, provavelmente associada ao olfato.

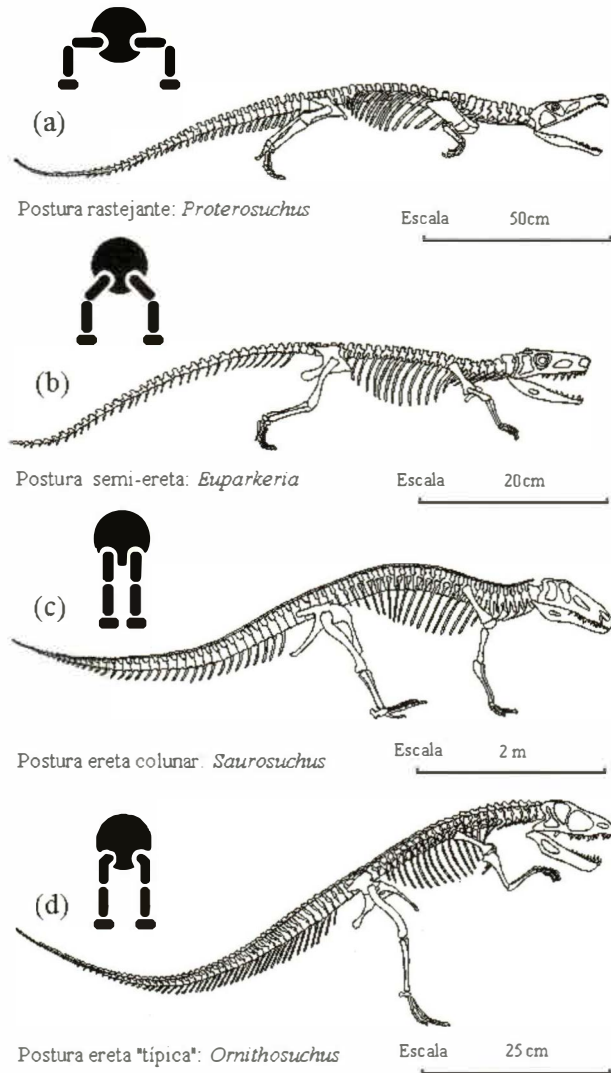


Figura 26. Os vários tipos de posturas dos membros posteriores nos arcossauros. (Modificados de Benton, 1993).

Entretanto, as principais feições morfológicas que caracterizam os arcossauros, utilizadas inclusive na classificação interna do grupo, estão relacionadas com o aparelho locomotor, especialmente com os membros posteriores (Figura 26). Ocorreram no grupo, pelo menos de quatro maneiras diferentes e independentes, modificações que afetaram a orientação de todas as articulações destes animais, desde os tornozelos, passando pelos joelhos e chegando às cinturas. Os proterussuquídeos e eritrossuquídeos, representados na Figura 25a por *Proterosuchus*, representam os arcossauros mais primitivos, dos quais se originaram todos os

demais. São os mais primitivos justamente porque ainda não tinham desenvolvido mudanças significativas na sua postura e forma de locomoção – a implantação dos membros ainda se fazia paralela ao corpo e o andar era lateralmente ondulante. *Euparkeria*, por sua vez, possuía uma postura que se convencionou chamar de semi-ereta. A forma dos ossos e das articulações dos fósseis desse *taxon* são muito parecidas com a dos crocodilos atuais, daí se concluindo que deveriam ter um modo semelhante de locomoção. Os crocodilos rastejam e ondulam lateralmente quando caminham devagar, mas quando querem imprimir velocidade à marcha, erguem-se do chão, assumindo a postura ilustrada na Figura 26b.

Vários crocodilos do Triássico, como por exemplo *Saurosuchus* (Figura 26c), no entanto, aperfeiçoaram este “design” e chegaram a atingir uma postura totalmente ereta das patas traseiras, chamada de “colunar”, na qual o fêmur se encaixava verticalmente, numa cintura pélvica posicionada horizontalmente. Nas camadas triássicas do Rio Grande do Sul encontramos espetacular exemplo de um arcossáurio desse tipo. Trata-se de *Prestosuchus* (Figura 27), um gigantesco carnívoro que atingia mais de seis metros de comprimento.

Os arcossauros *Ornitossúquios*, representados na Figura 26d por *Ornithosuchus*, desenvolveram outro tipo de postura ereta bastante semelhante à dos humanos: os ossos da cintura pélvica e o fêmur posicionam-se verticalmente, mas o fêmur possui uma projeção lateral esférica (chamada de “cabeça”) em sua extremidade proximal, que se encaixa lateralmente na concavidade correspondente (o acetábulo) na bacia. Este tipo de postura alcançou sua plenitude, entre os diápsidos, com os dinossauros (e suas descendentes, as aves).

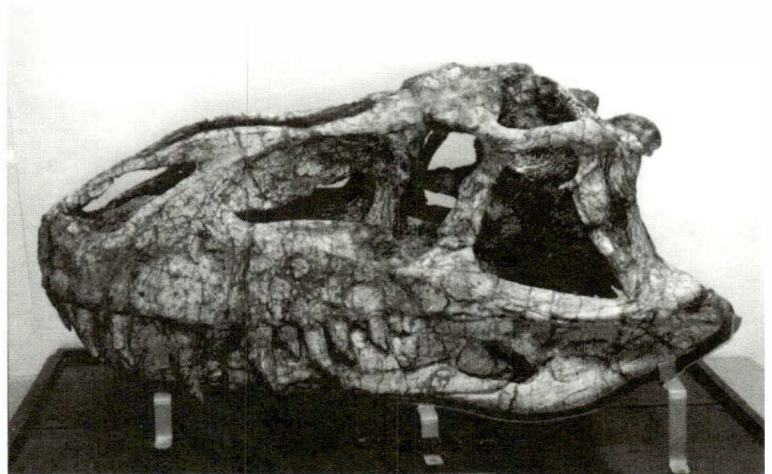


Figura 27. Crânio de *Prestosuchus*, um grande arcossáurio que atingia por volta de 7 m de comprimento. O exemplar foi encontrado nas cercanias de Candelária, Rio Grande do Sul. (Foto do Autor).

O surgimento dos dinossauros

A diferenciação entre os dinossauros e outros arcosauros é tão sutil quanto a que existe entre cinodontes e mamíferos (ou ainda entre dinossauros e aves), uma vez que estamos tratando com *taxons* muito próximos e intimamente relacionados. Se é certo que todos os dinossauros compartilham várias características avançadas que não estão presentes nos demais arcosauros, também é verdade que quase todas elas (ao menos as mais importantes) estão relacionadas à postura e locomoção. Assim sendo, pode-se pensar nos dinossauros (e suas adaptações) como o passo seguinte ao dado pelos ornitossúquios no processo de mudança de postura e locomoção, iniciando com animais quadrúpedes e rastejantes e chegando a bípedes e eretos. E se seguirmos na mesma linha de raciocínio, podemos concluir que os dinossauros (ou pelo menos parte deles) levaram essa tendência adiante, até atingir um novo patamar: simplesmente saíram do chão e ocuparam o céu (Figura 28), onde, por sinal, permanecem senhores absolutos até hoje.

Porque os dinossauros “venceram”

Como vimos, ao longo do Triássico, tanto os sinápsidos quanto os diápsidos desenvolveram espetaculares adaptações morfológicas, especialmente no que se refere à capacidade locomotora. Se, por um lado, os dinossauros incrementaram enormemente o processo de locomoção por meio do bipedalismo, os cinodontes, numa impressionante conjugação de fatores, não ficaram atrás, pois, mesmo permanecendo quadrúpedes, reformularam toda a postura de vértebras, cinturas e membros, tornando-se tão ágeis quanto aqueles, sem contar todas as outras novidades decorrentes da adoção de altas taxas metabólicas. Assim sendo, por que os dinossauros predominaram sobre a face da terra du-

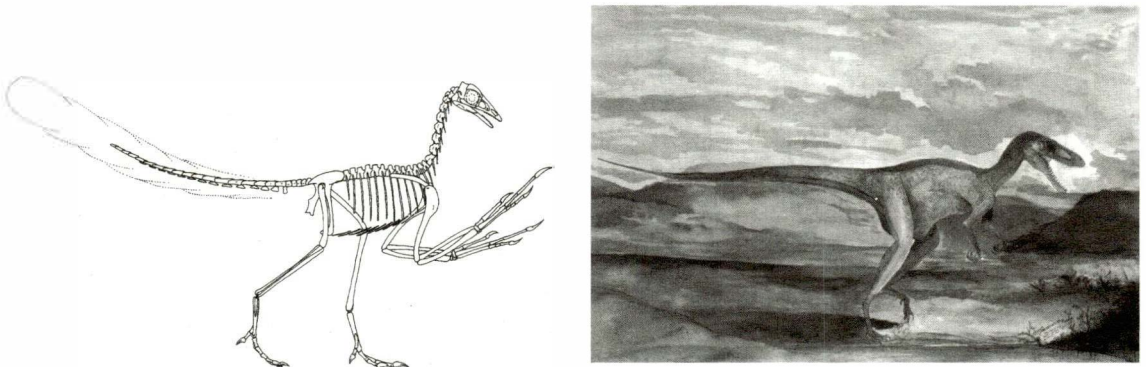


Figura 28. As semelhanças evidentes entre a) esqueleto de *Arqueopteryx* (escala aproximada x 1/3), uma das primeiras aves (modificado de Carrol, 1988) e b) *Staurikosaurus*, um dos primeiros dinossauros, encontrado em Santa Maria, RS. (Foto a partir de aquarela de J. E. F. Dornelles).

rante os cento e cinquenta milhões de anos que se seguiram, enquanto os incríveis cinodontes, com seu arsenal de novidades, extinguíram-se e os mamíferos, recém-surgidos, permaneceram pequenos, frágeis e escondidos em suas tocas (Figura 29)?



Figura 29. Esqueleto (à esquerda) e reconstrução de *Morganucodon*, o mais antigo mamífero conhecido, com cerca de 10 cm de comprimento.

Na verdade, não foram os dinossauros, por competição, os responsáveis pela derrocada dos cinodontes e mamíferos. A balança começou a pender para o lado dos diápsidos bem antes, e só foi acentuando o seu desnível ao longo do Triássico.

Vimos anteriormente que os sinápsidos, primeiramente com os pelicossauros e posteriormente com os dicinodontes, foram os herbívoros dominantes ao longo de todo o Permiano Superior e Triássico Inferior. Entretanto, no decorrer do Triássico Médio, os terápsidos entraram em franco declínio até que, no início do Triássico Superior, os dicinodontes estavam praticamente extintos, passando os até então inexpressivos rincossauros a constituir o grupo de herbívoros mais abundante. Paralelamente, entre os carnívoros, os dinossauros aumentaram de diversidade enquanto os cinodontes diminuíram. Conforme os dados que apresentamos, os respectivos aparelhos mastigatórios de dicinodontes e rincossauros eram tão diferentes entre si que é impossível imaginá-los competindo por um mesmo tipo de alimento, até que um vencesse. É muito mais simples imaginar (e os dados paleobotânicos referendam esta hipótese) que houve, isto sim, uma grande e progressiva mudança na *flora* dominante no planeta e que os dicinodontes, altamente especializados e morfológicamente conservadores, não conseguiram se adaptar ao câmbio florístico e declinaram, também progressivamente, até a extinção. A chamada *flora Glossopteris*, composta por um conjunto de vários tipos de plantas, das quais se alimentavam os dicinodontes, foi progressivamente dando lugar à *flora Dicroidium*, que possuía um padrão morfológico bastante distinto, especialmente no que se refere às frutificações, que constituiriam o alimento dos rincossauros.

Mas, por que o lugar dos herbívoros dominantes não foi ocupado pelos cinodontes, especialmente os onívoros, que poderiam mais facilmente se adaptar às mudanças da flora e eram muito mais ágeis que os desajeitados e lerdos rincossauros?

BIBLIOGRAFIA

- BENTON, M.; KIRKPATRICK, R. Heterochrony in a fossil reptile: juveniles of the rhynchosaur *Scaphonyx fisheri* from the Late Triassic of Brazil. *Paleontology*, 32 (2): 335-353, 1989.
- BENTON, M. J. *Vertebrate Paleontology, Biology and Evolution*. London: HarperCollins Academic, 1990.
- BENTON, M. J. Cuatro pies en el suelo. In: GOULD, S. J. (Ed.) *El libro de la Vida*. Barcelona: Critica, 1993.
- CARROL, R. L. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. New York: W. H. Freeman & Co., 1988.
- HUENE, F. von. *Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes*. München: C. H. Beck, 1935-42.
- KARDONG, K. V. *Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution*. Dubuque: WCB Publishers, 1995.
- WESTPHAL, F. *Die Säuger-ähnlichen Reptilien im Geologischen Institut der Eberhard-Karls-Universität Tübingen*. Attempto Verlag Tübingen GmbH, 1988.

César L. Schultz é professor do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Ironicamente, o que pode ter determinado a derrocada dos cinodontes e mamíferos foi justamente aquilo que parecia ser o seu maior trunfo: a homeotermia!

Como já referimos, ao longo do Permiano, o Pangea, após o choque entre o Gondwana e a Laurásia, foi-se deslocando lentamente para o Norte até parar completamente no Triássico, dividido quase ao meio pela linha do Equador. O clima, que era inicialmente temperado a frio, proporcionando vantagens aos pelicossauros, foi-se tornando progressivamente mais quente e seco. Nesse intervalo de tempo, a tendência da busca da regulação térmica pelos sinápsidos, iniciada com os pelicossauros, prosseguiu até culminar com a aquisição da homeotermia, com os cinodontes. O conjunto de adaptações deve ter-se constituído numa conquista altamente vantajosa para o grupo, até o momento em que o clima passou a ficar quente *demais*, fazendo com que a produção de calor dentro do organismo e a existência de uma cobertura de pêlos que se destinava justamente a *reter* o calor se tornassem problemas insolúveis.

Para os dinossauros (e para os “pobres répteis” atuais), ao contrário, as altas temperaturas e a uniformidade climática que se instalaram em todo o planeta a partir do Triássico representaram condições excepcionalmente favoráveis, de modo que rapidamente se expandiram e diversificaram, até ocupar todo o planeta.

Por seu turno, os sinápsidos sobreviventes (os mamíferos), agora vítimas de suas altas taxas metabólicas, passaram a viver sob a terra e adotando hábitos noturnos para fugir do calor.

A situação de uniformidade climática e predomínio de climas quentes só foi modificar-se depois de cento e cinquenta milhões de anos, quando o Pangea se partiu novamente e o regime de circulação atmosférica começou a mudar. Coincidentemente, os dinossauros começaram a declinar, mas não se sabe até que ponto iria o declínio, nem se os sinápsidos iriam inexoravelmente “voltar ao comando”, se um fortuito acidente interplanetário não tivesse interferido decisivamente na História. A queda de um gigantesco asteróide sobre a Terra, ao final do Período Cretáceo, decretou o fim dos dinossauros e abriu caminho para que os sinápsidos (isto é, os mamíferos) voltassem a reinar sobre a superfície. Ao que tudo indica, a nuvem de poeira levantada pelo choque teria impedido a passagem dos raios solares por vários meses (ou anos), fazendo com que um repentino e intenso período de frio assolasse o planeta. Tais condições teriam sido fatais para aqueles organismos que não tivessem alguma maneira de suportar as baixas temperaturas (provavelmente, a maioria dos dinossauros). Salvaram-se, entre os tetrápodes, os crocodilos, as tartarugas e alguns anfíbios (todos viventes na água e capazes de reduzir seu metabolismo a níveis mínimos por longos períodos), e as aves e os mamíferos, com seus respectivos cobertores de penas e pêlos para enfrentar o frio.