

Fósseis e Transição: Sinápsidos, um Longo Caminho até o Surgimento dos Mamíferos

*Fernando Abdala**

Os primeiros amniotas que apareceram no registro fóssil são conhecidos desde o Período Carbonífero da Era Paleozóica, por volta de 300-310 milhões de anos. Os amniotas são animais cuja reprodução atingiu uma independência do ambiente aquático, representando assim uma grande mudança evolutiva (ABDALA, 2000a). Praticamente ao mesmo tempo que se tem o registro dos primeiros amniotas, já são reconhecidas dentro desse grupo duas linhagens que irão evoluir de forma independente. Numa delas, a dos sinápsidos, se pode testemunhar uma infinidade de mudanças morfológicas que culminaram com o aparecimento dos mamíferos. A transição dos sinápsidos basais até os mamíferos está representada por um dos registros fósseis mais completos e contínuos, que se estende desde o Carbonífero Superior até o Triássico Superior, o que acontece num espaço temporal de 75 a 100 milhões de anos (KEMP, 1982; SIDOR & HOPSON, 1998). A característica distintiva dos sinápsidos é a presença de uma abertura inferior na região temporal do crânio, limitada pelos ossos esquamosal e jugal por baixo e pós-orbital e esquamosal acima (Fig. 1A). Esta abertura se apresenta em posição dorsal em representantes tardios desta linhagem, tais como cinodontes não mamalianos ou mesmo mamíferos (Fig. 1B), como consequência de notáveis modificações

* Laboratório de Paleontologia, Museu de Ciências e Tecnologia, PUCRS.

na musculatura da oclusão da boca. Entretanto, a delimitação da mesma pelo esquamosal e jugal indica que a abertura foi originariamente de posição inferior.

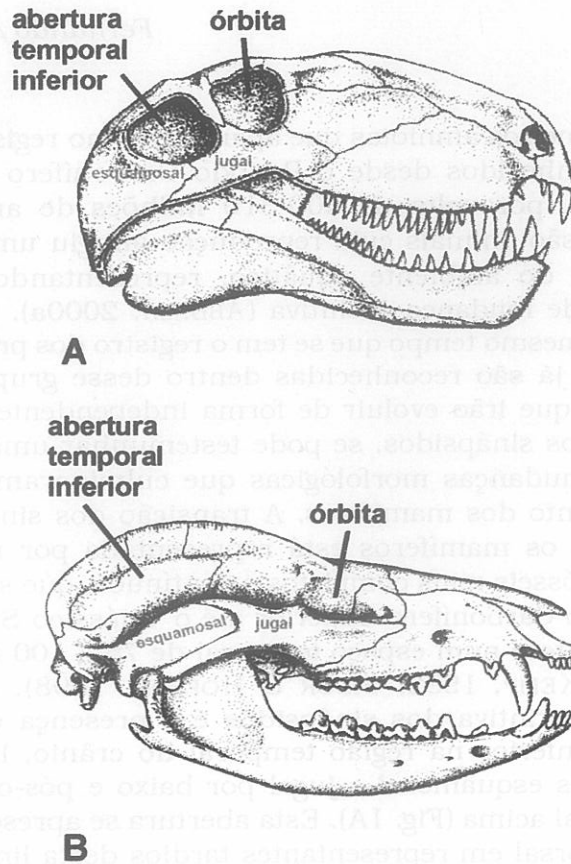


Figura 1 – Vista lateral do crânio de: **A.** um sinápsido basal, o esfenacodóntido *Dimetrodon*; **B.** um sinápsido tardio, o marsupial gambá. Note-se a posição da abertura temporal lateral em *Dimetrodon* e dorsal no gambá (figuras modificadas de CARROLL, 1988).

Ao longo do tempo se observam modificações estruturais nos representantes dos sinápsidos que vão culminar no aparecimento das características típicas dos mamíferos. As mudanças mais importantes nesta transição se relacionam com o aparelho mastigatório, especialmente a oclusão dentária (CROMPTON, 1972; CROMPTON & HYLANDER, 1986; CROMPTON, 1995), que representa um processo de grande importância na biologia dos mamíferos. Porém, ocorreram mudanças também na audição (ALLIN, 1975; 1986; ALLIN & HOPSON, 1992) e locomoção (JENKINS, 1971). Entre as mais importantes, podemos mencionar:

- A **heterodontia** ou seja, a diferenciação dos dentes em incisivos, caninos e pós-caninos; estes últimos vem a diferenciar-se ainda em pré-molares e molares nos mamíferos (Fig. 2A).
- O côndilo occipital, que articula o crânio com vértebras do pescoço, passa a ser duplo (Fig. 2A).
- A maioria dos múltiplos ossos da mandíbula reduzem de tamanho, porém, um deles, o **dentário**, aumenta cada vez mais o seu tamanho tornando-se o único osso a permanecer na mandíbula dos mamíferos (Fig. 2B).
- Acompanhando o grande aumento do osso dentário aparecem processos da mandíbula como o coronóide e o angular (Fig. 2B).
- Alteração da articulação mandibular, originalmente entre os ossos quadrado-articular, passando por uma condição de articulação dupla: quadrado-articular e supra-angular-esquamosal (Fig. 2A) para chegar a condição dos mamíferos: dentário-esquamosal.
- Incorporação de alguns dos ossos do crânio e mandíbula (quadrado, articular e angular) ao ouvido médio (bigorna, martelo e tímpanico respectivamente; Fig. 3A).

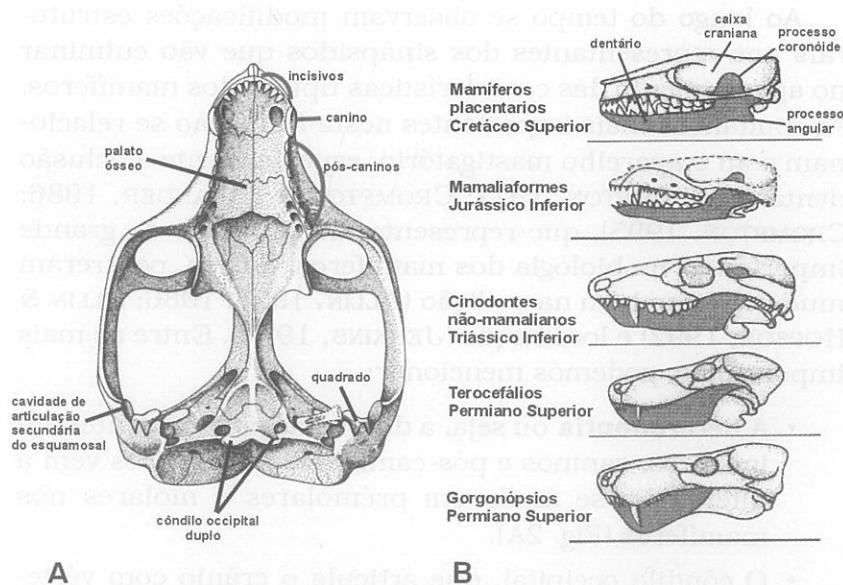


Figura 2 – Modificações estruturais em sinápsidos. **A.** vista ventral do cinodonte não-mamaliano *Probainognathus* do Triássico Médio da Argentina (modificado de ROMER, 1970); **B.** modificações no crânio e mandíbula nos sinápsidos. Em marrom aparece marcado o osso dentário (modificado de STANLEY, 1999).

- A raiz dentária dos pós-caninos, inicialmente simples, passa a ser dupla ou múltipla.
- Desenvolvimento do palato ósseo secundário separando o canal digestivo do respiratório (Fig. 2A).
- Os membros mudam passando por uma postura semi-ereta até atingir uma postura ereta com ambos membros abaixo do corpo.
- A coluna vertebral se divide em regiões: cervical, dorsal, lombar, sacral e caudal (Fig. 3B).

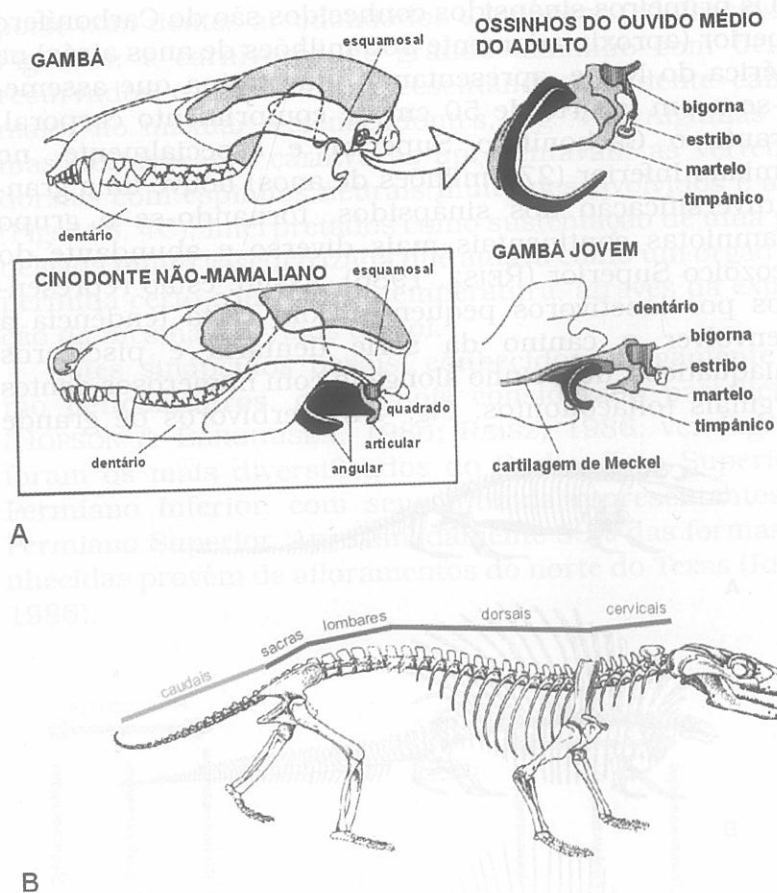


Figura 3 – Modificações estruturais em sinápsidos. **A.** Mudanças na região do ouvido médio. O gambá apresenta a articulação mandibular entre o dentário-esquamosal, no cinodonte não mamaliano a mesma é entre o quadrado-articular. O detalhe do ouvido médio do gambá com os ossinhos auditivos se apresenta ampliado. A vista interna da mandíbula de um gambá jovem mostra como os ossinhos do ouvido médio estão articulados ao dentário no desenvolvimento inicial. Mesmos padrões indicam ossos homólogos (modificado de HOPSON, 1987); **B.** Esqueleto do cinodonte não-mamaliano *Massetognathus*, do Triássico Médio do Brasil e da Argentina mostrando as diferentes zonas vertebrais. Nota-se a posição para frente dos joelhos e para atrás do cotovelo (modificado de CARROLL, 1988).

Os primeiros sinápsidos conhecidos são do Carbonífero Superior (aproximadamente 300 milhões de anos atrás) na América do Norte, apresentando uma forma que assemelha-se a um lagarto de 50 cm de comprimento corporal. Durante o Carbonífero Superior e especialmente, no Permiano Inferior (270 milhões de anos) houve uma grande diversificação dos sinápsidos, tornando-se o grupo de amniotas continentais mais diverso e abundante do Paleozóico Superior (REISZ, 1986). Assim, estão representados por insetívoros pequenos, com certa tendência a desenvolver o canino da série dentária e piscívoros semiaquáticos, de focinho alongado com numerosos dentes marginais (ofiacodontos, Fig. 4A); herbívoros de grande

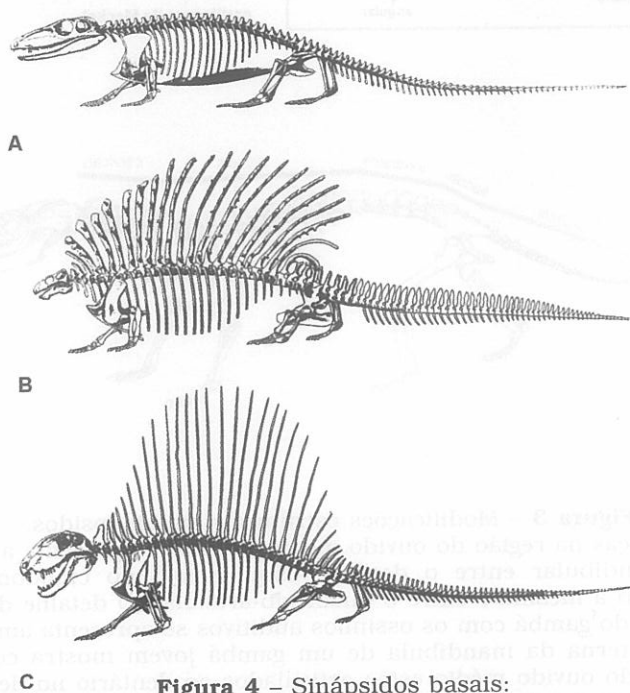


Figura 4 – Sinápsidos basais:
A. Ofiacodonto *Varanosaurus*, comprimento corporal aproximado 1 m;
B. Edafosaurio *Edaphosaurus*, comprimento corporal aproximado 3,5 m;
C. Esfenacodônto *Dimetrodon*, comprimento corporal aproximado 3 m. Notar a diferença de tamanho do crânio do *Dimetrodon* com o de *Edaphosaurus*. Todas as figuras modificadas de KEMP (1982).

porte com dentes arredondados e bulbosos (edafossauros, Fig. 4B); e carnívoros de grande tamanho com dentes recurvados e cortantes, apresentando um dente canino maior no maxilar (esfenacodontes, Fig. 4C). Algumas formas herbívoras e carnívoras apresentavam as vértebras dorsais com espinhos neurais muito desenvolvidos e altos (Figs. 4B, 4C), interpretados como sustentação de uma pele delgada muito vascularizada que atuava como um órgão que permitia certo controle da temperatura, através da exposição da mesma aos raios do sol.

Estes sinápsidos basais, conhecidos antigamente como **pelicossauros**, grupo hoje considerado parafilético, (HOPSON & BARGHUSEN, 1986; REISZ, 1986; ver Fig. 5A) foram os mais diversificados do Carbonífero Superior e Permiano Inferior, com seus últimos representantes no Permiano Superior. Aproximadamente 90% das formas conhecidas provêm de afloramentos do norte do Texas (REISZ, 1986).

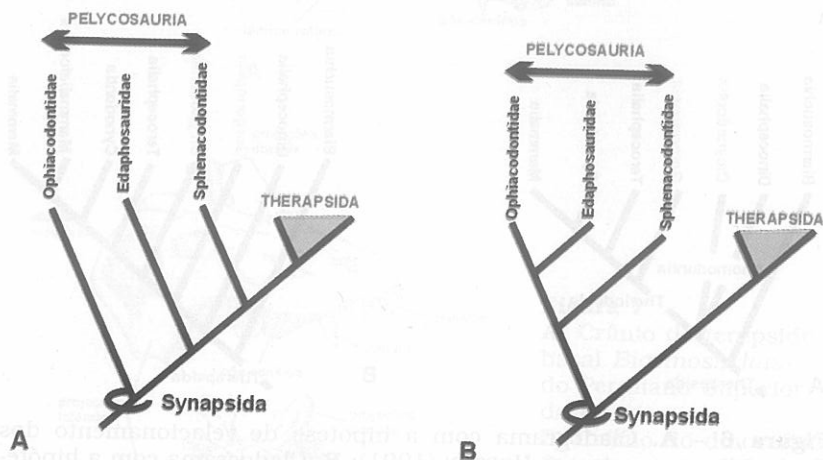


Figura 5 - **A.** cladograma mostrando a relação das formas basais de sinápsidos, os pelicossauros, com os terápsidos. Nota-se a parafilia dos pelicossauros; **B.** cladograma fictício, mostrando como seria uma hipótese com os pelicossauros como grupo monofilético.

No Permiano Superior (250 milhões de anos) apareceram novas formas conhecidas como **terápsidos**, que incluem também os mamíferos (Fig. 6). Os primeiros terápsidos são conhecidos na Rússia e na África do Sul e desde seu primeiro registro estão diferenciados em vários grupos, razão pela qual se estima uma origem ainda mais antiga. Os terápsidos apresentaram grandes radiações e alcançaram rapidamente uma diversidade maior que a de seus antecessores (KEMP, 1982). Já no Permiano Superior eram conhecidos cinco grupos diferentes. Os terápsidos basais são formas carnívoras da Rússia conhecidas como **biarmosuquídeos** (Fig. 7A), (KEMP, 1982; SIGOGNEAU-RUSSELL, 1989). Neste grupo, a abertura temporal é maior que a dos pelicossauros, apresentando um único canino muito desenvolvido e a lâmina reflexa do angular (que vai originar o osso timpânico nos mamíferos) começa a aparecer como uma estrutura lateral ao osso angular (KEMP, 1982). Outros terápsidos conhecidos no Permiano Superior, os **dinocefálios**, representam um caso assombroso de

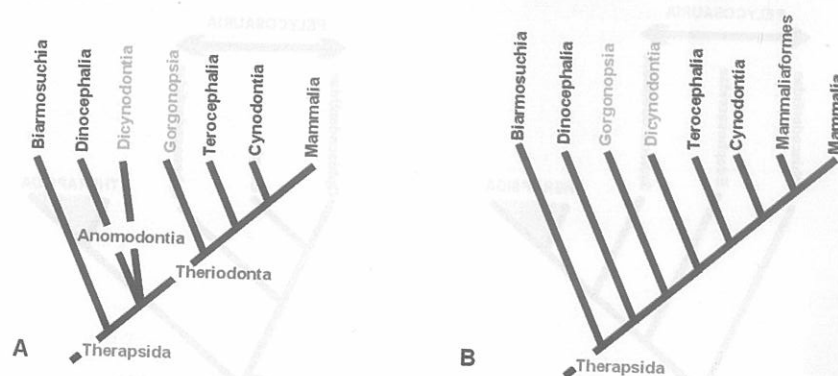


Figura 6 - **A.** Cladograma com a hipótese de relacionamento dos Terápsidos proposta por HOPSON (1991); **B.** Cladograma com a hipótese de relacionamento dos Terápsidos proposta por ROWE (1988). Táxons terminais em cores são para indicar diferente posição nas duas hipóteses. Notar que na hipótese de ROWE os mamíferos basais de outros autores (incluindo HOPSON na hipótese A), são considerados como mamaliaformes (ver no texto).

surgimento, diversificação e desaparecimento repentino. Toda a história deste grupo se restringe ao Permiano Superior, com uma diversidade de pelo menos vinte gêneros na África do Sul (RUBIDGE *et al.*, 1995), mais outros tantos na Rússia e a recente descoberta de dentes destas formas no Brasil (LANGER, 2000). O grupo apresenta uma grande heterogeneidade e, sem dúvida, alguns representantes são as formas mais bizarras conhecidas entre os terápsidos (ver Fig. 7B). A grande maioria dos dinocéfálios eram herbívoros de grande tamanho, com o crânio podendo atingir até 80 cm de comprimento (KING, 1988). Alguns deles apresentavam uma diferenciação marcada de incisivos, caninos e pós-caninos (Fig. 7B). Outros, porém, apresentavam todos

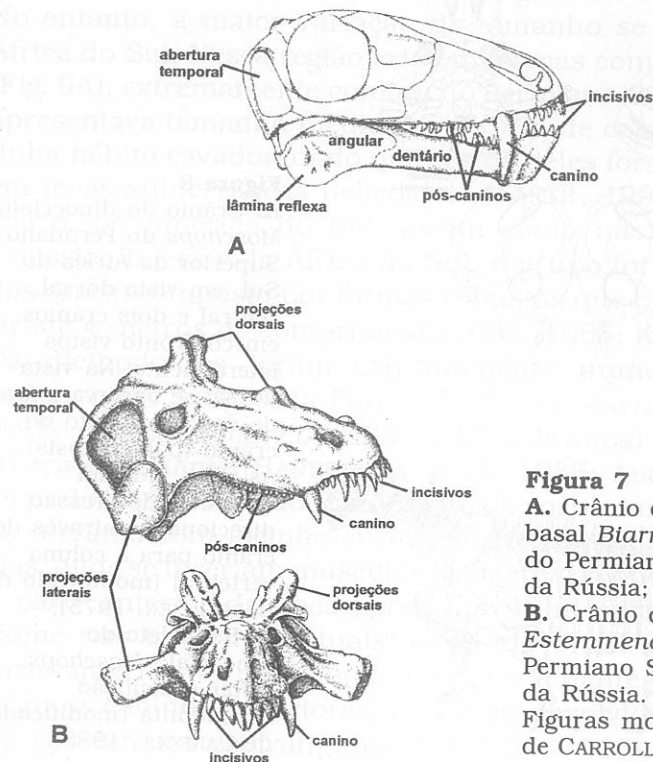
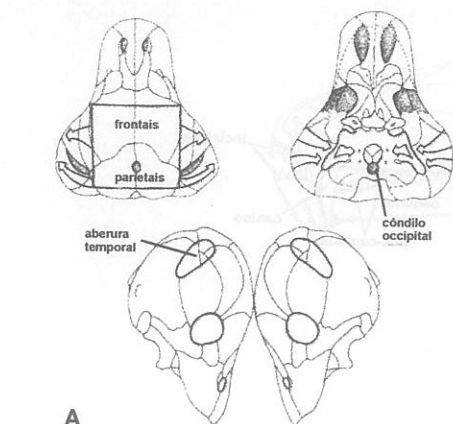
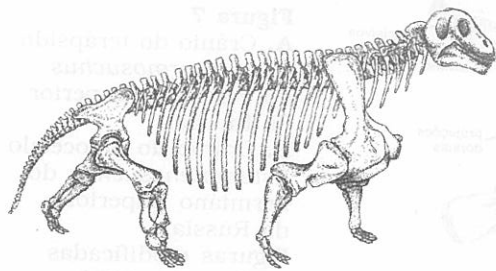


Figura 7
A. Crânio do terápsido basal *Biarmosuchus* do Permiano Superior da Rússia;
B. Crânio do dinocéfalo *Estemmenosuchus* do Permiano Superior da Rússia.
 Figuras modificadas de CARROLL, 1988.

os dentes formando uma série sem diferenciação, apenas diminuindo o tamanho nos dentes pós-caninos (Fig. 8B). Um notável engrossamento nos ossos frontais e parietais do crânio conhecido como paquiostose (BARGHUSEN, 1975) se desenvolvia em alguns dinocéfálios. Dessa forma, a parte frontal do crânio chegava a apresentar grande espessura e resistência para permitir o combate entre representantes da mesma espécie ou defesa contra os predadores (Fig. 8A). Um pequeno grupo de dinocéfálios eram carnívoros, de caninos superiores muito desenvolvidos e uma série de pós-caninos pequenos com borda cortante (KING, 1988).



A



B

Figura 8

A. Crânio do dinocéfalo *Moschops* do Permiano Superior da África do Sul, em vista dorsal, ventral e dois crânios em confronto vistos lateralmente. Na vista dorsal se observa a área de engrossamento do crânio (paquiostosis). As setas indicam correntes de pressão direcionadas através do crânio para a coluna vertebral (modificado de BARGHUSEN, 1975);

B. Esqueleto do dinocéfalo *Moschops*. Notar a dentição homodonta (modificado de CARROLL, 1988).

Outro grupo que aparece no Permiano Superior da África do Sul são os **dicinodontes**, entretanto, ao contrário dos dinocéfalos, este grupo sobrevive ao Permiano e chega a atingir uma ampla distribuição mundial no Triássico. Os dicinodontes foram particularmente abundantes no Permiano Superior e Triássico Inferior, mas tiveram um grande declínio no Triássico Médio e especialmente no Triássico Superior (KING, 1988, 1990). Na África do Sul existem vinte e dois gêneros de dicinodontes, com uma explosão de diversidade no Permiano (onze gêneros), porém apenas quatro gêneros subsistiram no Triássico (RUBIDGE *et al.*, 1995). Os dicinodontes são conhecidos ainda no leste da África, Rússia, China e também estão bem diversificados na América do Sul. Este grupo apresenta tamanho extremamente variável: desde o de um gato até o de um boi. No entanto, a maior variação de tamanho se registra na África do Sul. Nessa região existem formas como *Diictodon* (Fig. 9A), extremamente comum no Permiano Superior, que apresentava tamanho médio com 50 cm de comprimento e tinha hábito cavador, dado que restos deles foram achados em tocas subterrâneas helicoidais (SMITH, 1993). Ao contrário, na América do Sul, assim como nas formas do Triássico Inferior da África do Sul, o grupo foi na maioria dos casos, composto por formas robustas que podiam atingir até 4 metros de comprimento (COX, 1965; KING, 1990). Os dicinodontes foram extremamente numerosos nas faunas mais antigas da Formação Santa Maria (Triássico Médio; aproximadamente 235 milhões de anos) onde o grupo era dominante (BARBERENA *et al.*, 1985; ABDALA *et al.*, no prelo). As formas do Brasil eram de corpo curto e robusto, o crânio com focinho curto e aberturas temporais amplas, onde se inseriam músculos oclusores da boca (Fig. 9B). A parte anterior da boca apresentava um epitélio córneo (como nas tartarugas atuais) cobrindo o pré-maxilar e a parte anterior da mandíbula. Os únicos dentes existentes eram os caninos superiores, muito desenvolvidos, os dentes pós-caninos estavam ausentes (COX, 1965). É interes-

sante mencionar que existem espécies, incluindo uma do Brasil, que não apresentam o canino superior, nesse caso a maxila produz uma projeção bem forte que simula a forma do canino (HUENE, 1935-42). Tanto os fortes caninos como a projeção da maxila nas formas sem caninos eram empregadas para lutas individuais na definição de território ou conquista de fêmeas e para defesa contra os predadores (KING, 1990). Alguns dicinodontes da África do Sul, assim como o único representante do Permiano do Brasil, apresentam fileiras de diminutos dentes pós-caninos (BARBERENA *et al.*, 1985; KING, 1988). Além do Brasil, dicinodontes também são conhecidos na Argentina (BONAPARTE, 1997), nas faunas que vão do Triássico Inferior (244 milhões de anos) ao Triássico Superior (228 milhões de anos).

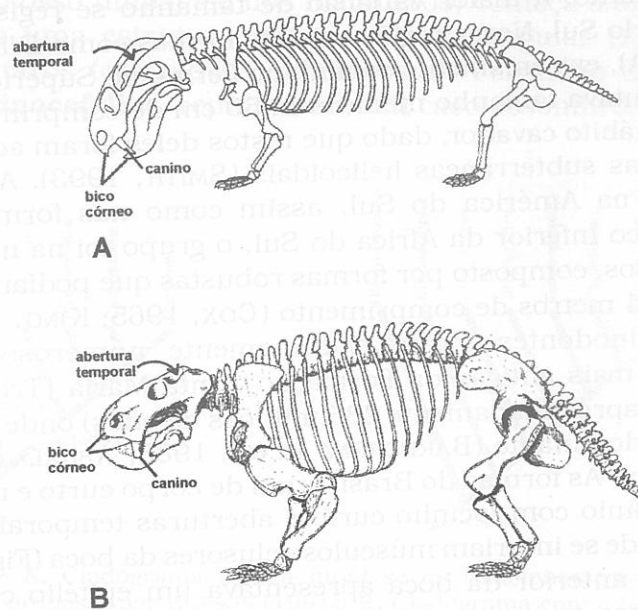


Figura 9 - **A.** Esqueleto do dicinodonte *Diictodon* do Permiano Superior da África do Sul. Comprimento corporal aproximado meio metro (modificado de SMITH, 1993); **B.** Esqueleto do dicinodonte *Dinodontosaurus* do Triássico Médio do Brasil. Comprimento corporal aproximado 3,5 metros (modificado de Cox, 1965).

Os **Teriodontos** formam um grupo mais tardio de sinápsidos, onde começa a surgir os caracteres que marcam com maior clareza a transição até os mamíferos. Os teriodontos mais basais, conhecidos como **gorgonópsios**, estão restritos principalmente ao Permiano Superior da África do Sul, onde se conhece dez e oito gêneros, mas também com alguns representantes na Rússia (SIGOGNEAU-RUSSEL, 1989; RUBIDGE *et al.*, 1995). Eram animais relativamente grandes, atingindo até 45 cm de comprimento craniano numa espécie da Rússia, possivelmente o maior terápsido carnívoro conhecido. O focinho é comprido e arredondado, com um grande desenvolvimento do canino e poucos dentes pós-caninos (Fig. 10A). As aberturas temporais têm, ainda, um desenvolvimento moderado, porém, o arco zigomático inicia um curvamento lateral para acomodar a musculatura oclusora. Paralelamente, começa a esboçar-se o processo coronóide no osso dentário da mandíbula (Fig. 10A).

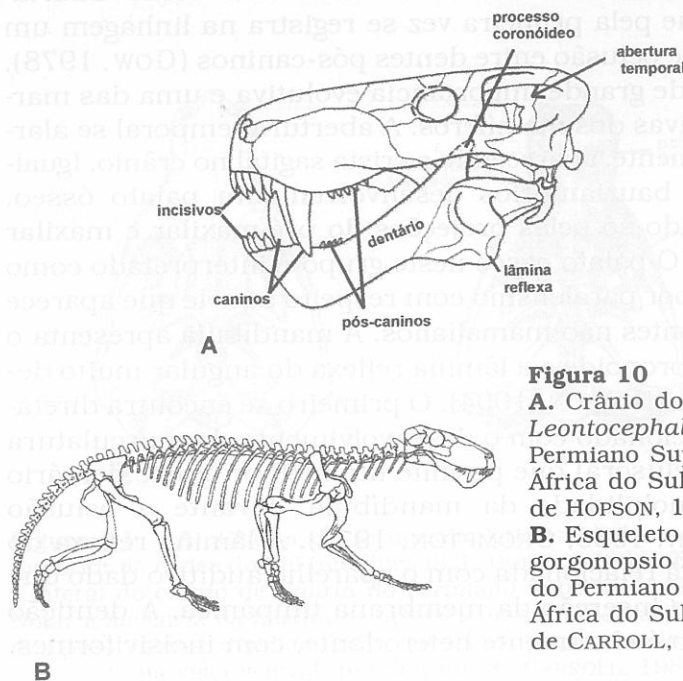


Figura 10

A. Crânio do gorgonopsio *Leontocephalus* do Permiano Superior da África do Sul (modificado de HOPSON, 1994);

B. Esqueleto do gorgonopsio *Lycaenops* do Permiano Superior da África do Sul (modificado de CARROLL, 1988).

Na Figura 10B se pode observar o esqueleto do *Lycaenops*, um gorgonópsio comum no Permiano Superior da África do Sul, que atingiu até um metro de comprimento. As extremidades deste animal apresentavam ossos alongados e, ainda, o úmero disposto ao lado do corpo (COLBERT, 1948; KEMP, 1982). Os gorgonópsios foram, sem dúvida, os grandes predadores do Permiano Superior.

Outras formas também conhecidas desde o Permiano Superior, com poucos representantes alcançando o Triássico Inferior, são os **terocefálios**. Este grupo novamente fez o maior sucesso na África do Sul, onde se conhecem vinte e nove gêneros (RUBIDGE *et al.*, 1995), no entanto na China se registram cinco e na Rússia apenas um. São, na maioria, carnívoros de tamanho médio (Fig. 11A), ainda que existam formas notavelmente pequenas, possivelmente insetívoras, e outras com os pós-caninos alargados transversalmente, possivelmente herbívoras ou omnívoras (Fig. 11B). É nestas formas herbívoras, conhecidas como bauriamorfos, que pela primeira vez se registra na linhagem um processo de oclusão entre dentes pós-caninos (Gow, 1978), fenômeno de grande importância evolutiva e uma das marcas distintivas dos mamíferos. A abertura temporal se alarga notavelmente, aparecendo a crista sagital no crânio. Igualmente, os bauriamorfos desenvolvem um palato ósseo, mas formado só pelas projeções do pré-maxilar e maxilar (Fig. 11B). O palato ósseo neste grupo é interpretado como originado por paralelismo com respeito àquele que aparece nos cinodontes não mamalianos. A mandíbula apresenta o processo coronóide e a lâmina reflexa do angular muito desenvolvidos (HOPSON, 1994). O primeiro se encontra diretamente relacionado com o desenvolvimento da musculatura adutora (oclusora) que permite um melhor ajuste dentário e maior mobilidade da mandíbula durante a oclusão (BARGHUSEN, 1968; CROMPTON, 1972). A lâmina reflexa do angular está relacionada com o aparelho auditivo dado que é o local de inserção da membrana timpânica. A dentição neste grupo é claramente heterodonte, com incisiviformes,

caninos e pós-caninos que podem ser reduzidos em número e/ou tamanho (Fig. 11A) ou estar bem desenvolvidos, sendo elementos muito importantes na mastigação. Uma característica particular deste grupo é a presença de uma fossa na base da ala do pterigóide (Fig. 11B), cuja importância não é ainda bem compreendida (KEMP, 1982).

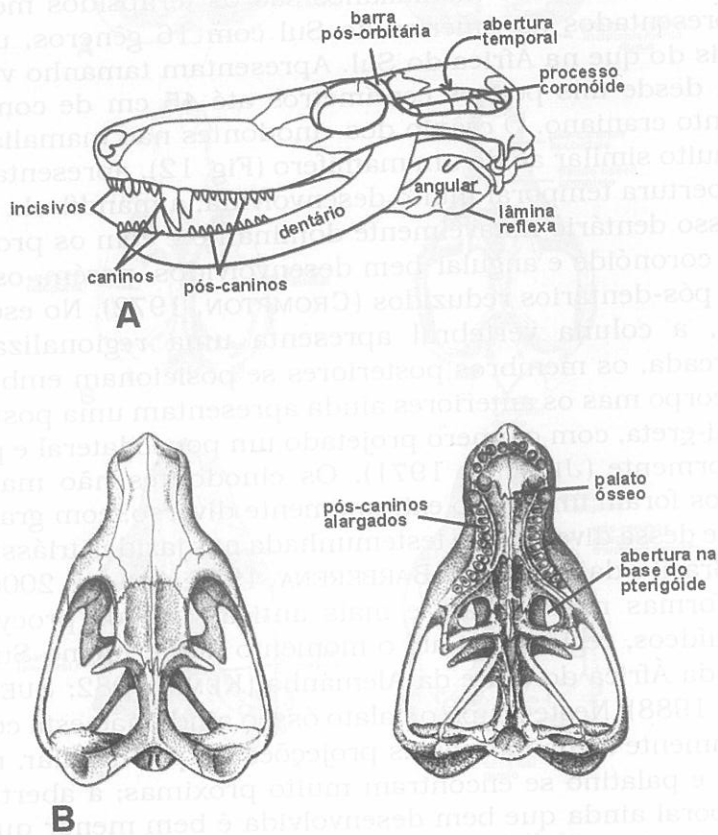


Figura 11 – **A.** Crânio do terocefalo *Ictidosuchoides* do Permiano Superior da África do Sul (modificado de HOPSON, 1994); **B.** Vista dorsal e lateral do crânio de *Bauria* do Permiano Superior da África do Sul. Notar a ausência da barra pós-orbitária na vista dorsal, o alargamento dos pós-caninos, o palato ósseo e a abertura na base dos pterigóides na vista ventral. (modificado de CARROLL, 1988).

Os **cinodontes não mamalianos** formam o grupo mais estreitamente relacionado com os mamíferos e é neles que se produzem as principais alterações morfológicas até alcançar a condição característica dos mamíferos (HOPSON & BARGHUSEN, 1986; HOPSON, 1994). Este grupo se encontra representado em todos os continentes exceto Austrália, sendo muito importantes na América do Sul e na África do Sul. Os cinodontes não mamalianos são os terápsidos melhor representados na América do Sul com 16 gêneros, um a mais do que na África do Sul. Apresentam tamanho variável, desde uns poucos centímetros até 45 cm de comprimento craniano. O crânio dos cinodontes não mamalianos é muito similar ao de um mamífero (Fig. 12), apresentando a abertura temporal muito desenvolvida, a mandíbula com o osso dentário notavelmente dominante e com os processos coronóide e angular bem desenvolvidos, porém, os ossos pós-dentários reduzidos (CROMPTON, 1972). No esqueleto, a coluna vertebral apresenta uma regionalização marcada, os membros posteriores se posicionam embaixo do corpo mas os anteriores ainda apresentam uma postura semi-ereta, com o úmero projetado um pouco lateral e posteriormente (JENKINS, 1971). Os cinodontes não mamalianos foram um grupo extremamente diverso, com grande parte dessa diversidade testemunhada nas jazidas triássicas do Brasil e da Argentina (BARBERENA, 1987; ABDALA, 2000b). As formas mais basais e mais antigas são os procynosuquídeos, registrados até o momento no Permiano Superior da África do Sul e da Alemanha (KEMP, 1982; SUES & BOY, 1988). Neste grupo o palato ósseo ainda não está completamente fechado, mas as projeções do pré-maxilar, maxilar e palatino se encontram muito próximas; a abertura temporal ainda que bem desenvolvida é bem menor que a dos cinodontes não mamalianos mais tardios e o côndilo occipital apresenta uma bifurcação incipiente (Fig. 12A). Entre os cinodontes não mamalianos mais tardios se pode reconhecer grosseiramente pelo estrutura dos pós-caninos, formas com dentes setoriais (Fig. 12B), ou seja, com uma

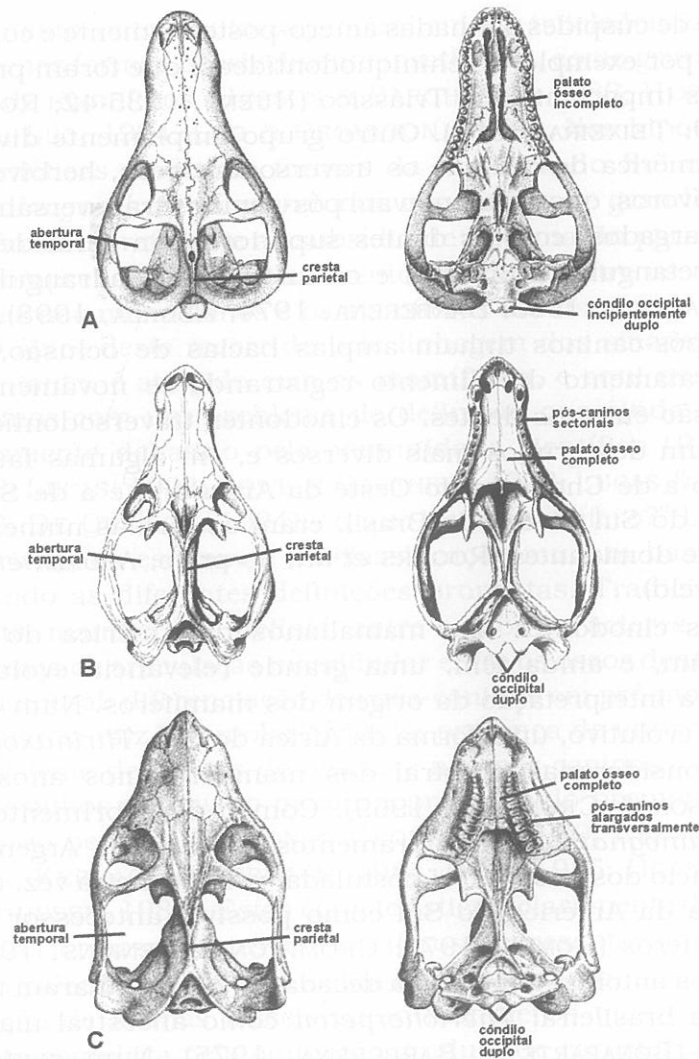


Figura 12 – Vista dorsal e ventral de:

- A.** crânio do cinodonte não mamaliano basal *Procynosuchus* do Permiano Superior da África do Sul (modificado de CARROLL, 1988);
B. crânio do cinodonte chiniquodôntido *Probelesodon kitchingi* do Triássico Médio do Brasil (modificado de TEIXEIRA, 1982);
C. crânio do cinodonte traversodôntido *Massetognathus pascuali* do Triássico Médio da Argentina (tomado de ROMER, 1967).

série de cúspides alinhadas ântero-posteriormente e cortantes, (por exemplo, os chiniquodontídeos) que foram predadores importantes no Triássico (HUENE, 1935-42; ROMER, 1969; TEIXEIRA, 1982). Outro grupo amplamente diverso na América do Sul são os traversodontídeos, herbívoros/omnívoros, que apresentavam pós-caninos transversalmente alargados, com os dentes superiores em geral de forma retangular (Fig. 12C) e os inferiores quadrangulares (BONAPARTE, 1963; BARBERENA, 1974; ABDALA, 1998). Esses pós-caninos tinham amplas bacias de oclusão, para tratamento do alimento registrando-se novamente a oclusão entre os dentes. Os cinodontes traversodontídeos são um dos grupos mais diversos e, em algumas faunas como a de Chañares do Oeste da Argentina e a de Santa Cruz do Sul no Sul do Brasil, eram as formas numericamente dominantes (ROGERS *et al.*, no prelo; ABDALA *et al.*, no prelo).

Os cinodontes não mamalianos da América do Sul tiveram, e ainda têm, uma grande relevância evolutiva para a interpretação da origem dos mamíferos. Num contexto evolutivo, uma forma da África do Sul, *Thrinaxodon*, foi considerada ancestral dos mamíferos nos anos 60 (HOPSON & CROMPTON, 1969). Com o descobrimento de *Probainognathus* em afloramentos do oeste da Argentina no início dos anos 70 foi postulada, pela primeira vez, uma forma da América do Sul como possível antecessor dos mamíferos (ROMER, 1970; CROMPTON & JENKINS, 1979). Outros autores, também na década de 70, postularam uma forma brasileira: *Therioherpeton* como ancestral mamaliano (BONAPARTE & BARBERENA, 1975). Num contexto cladístico, já na década de 80, pelo menos duas alternativas foram propostas, por um lado se postularam os tritilodontídeos (grupo conhecido em vários continentes, e representado por fragmentos pós-cranianos de atribuição duvidosa na Argentina) como grupo-irmão dos mamíferos basais (KEMP, 1982, 1983; ROWE, 1988, 1993; WIBLE, 1991).

No entanto, outros autores propunham aos triteledontídeos, pequenas formas possivelmente insetívoras, como grupo-irmão de mamíferos (HOPSON & BARGHUSEN, 1986; HOPSON, 1991; LUO, 1994; LUO & CROMPTON, 1994). Nas hipóteses filogenéticas cladistas, formas da América do Sul como *Probainognathus* e *Exaeretodon* resultaram de grande importância no referente ao subsídio de informação para tentar compreender o relacionamento existente entre os cinodontes não mamalianos e os mamíferos basais.

O ápice deste recorrido pela linhagem dos sinápsidos, no entanto, é atingido com os **mamíferos**, e aqui nos deparamos com um problema de definição que ainda é intensamente debatido pela comunidade científica (ROWE, 1988; LUCAS, 1992; ROWE & GAUTHIER, 1992; LUCAS & LUO, 1993; DE QUEIROZ, 1994): "o que é um mamífero?" Longe do trivial, os esquemas de classificação mudam bastante segundo as diferentes definições propostas. Tradicionalmente, mamífero se definia, entre outros caracteres, pela presença de articulação mandibular entre os ossos dentário-esquamosal; diferenciação dos pós-caninos em pré-molares e molares; raiz dos molares dupla; presença de um padrão consistente de facetas de desgaste nos pós-caninos; cadeia de ossinhos do ouvido médio; e presença do promontório no osso petroso (HOPSON & CROMPTON, 1969; CROMPTON, 1974; KERMACK & KERMACK, 1984; GOW, 1985; HOPSON & BARGHUSEN, 1986). Estas características, claramente distintas das formas viventes de mamíferos, representavam o critério paleontológico para defini-los. No entanto, a caracterização de formas fósseis como mamíferos mostrou ser muito complexa pela aquisição gradual de caracteres. Por exemplo, *Morganucodon*, considerado tradicionalmente como um dos mamíferos mais antigos apresentava junto com a articulação mandibular entre o dentário e o esquamosal, ossos pós-dentários na mandíbula (KERMACK *et al.*, 1973). ROWE (1988, 1993) propõe um modo diferente de definir esse grupo: a partir da ancestralidade das for-

mas ainda viventes de mamíferos, ou seja, para ROWE (1988) mamíferos vem a ser por definição os três grupos ainda viventes (monotremados, e térios [marsupiais e placentários]), e o ancestral comum dessas formas. A principal base desta proposta seria que a classificação baseada na ancestralidade promoveria maior precisão taxonômica e estabilidade para o termo mamífero que o emprego de caracteres arbitrários. Na proposta de ROWE (1988, 1993), as formas que outros autores consideram como mamíferos, por exemplo *Morganucodon* do Jurássico Inferior da Inglaterra e da China (KERMACK *et al.*, 1974; 1981) ou *Adelobasileus* do Triássico Superior da América do Norte (LUCAS & LUO, 1993), são conhecidos como Mamaliaformes (ver Fig. 6).

Os mamaliaformes (ou "mamíferos basais") conhecidos desde o Triássico Superior (importante salientar que aparecem contemporaneamente com os dinossauros) são no geral animais de tamanho muito pequeno. *Morganucodon*, com descrições detalhadas do crânio e mandíbula (KERMACK *et al.*, 1973, 1981, Fig. 13A), como do pós-crânio (JENKINS & PARRINGTON, 1976), apresenta uns 3 cm de comprimento craniano e possivelmente 15 a 20 cm de corporal (Fig. 13B), enquanto que *Sinoconodon* do Jurássico Inferior da China com um comprimento craniano de 5 cm (CROMPTON & SUN, 1985) estaria entre as formas basais de maior tamanho.

Para que todas estas mudanças morfológicas culminassem com o surgimento de um grupo novo de animais com as suas características peculiares transcorreu aproximadamente um terço (100 milhões de anos) da história dos sinápsidos (Fig. 14). Mamaliaformes para uns, mamíferos para outros. Ainda que não exista consenso em chamar esse grupo, todos os estudiosos concordam em apontar o surgimento do mesmo como um fenômeno de grande importância na história dos amniotas, ainda quando a espetacularidade durante a Era Mesozóica tende a associar-se com os midiáticos dinossauros.

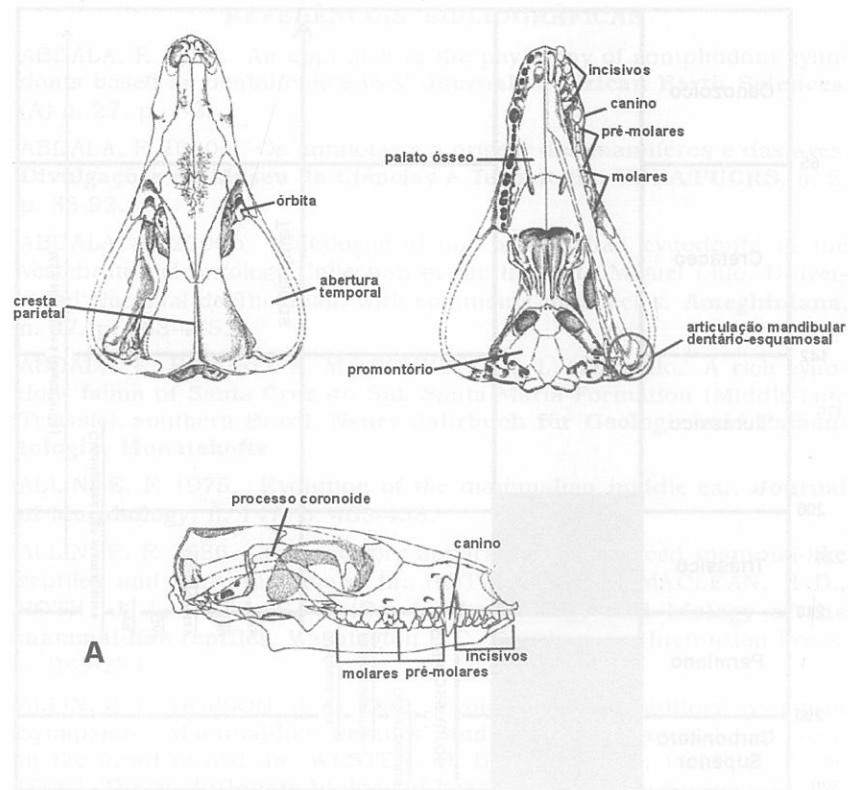


Figura 13 – **A.** Vista dorsal, ventral e lateral do crânio do *Morganucodon* do Jurássico Inferior da Inglaterra e China (modificado de KERMACK *et al.*, 1981). O círculo vermelho mostra articulação dentário-esquamosal; **B.** reconstituição do *Morganucodon* (tomado de CARROLL, 1988).

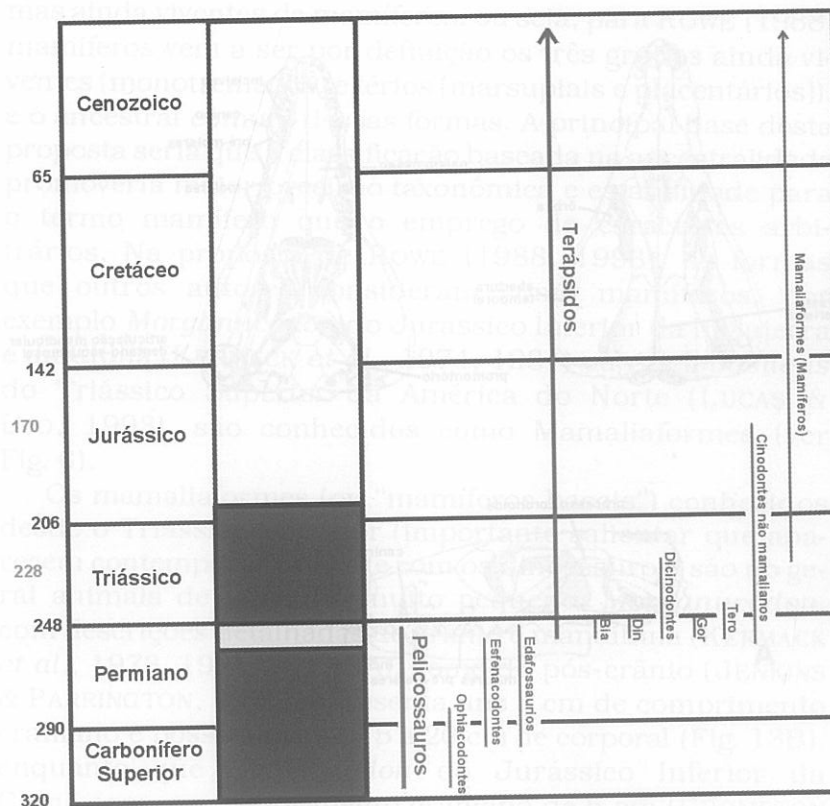


Figura 14 – Escala temporal e Sinápsidos. Em verde se apresenta a duração da transição dentro dos sinápsidos aqui relatada (aproximadamente um terço da história completa da linhagem). Em amarelo, marca-se o momento da maior diversidade e abundância na história dos sinápsidos, o Permiano Superior, prévio à grande extinção Permo-Triássica. As idades representadas em amarelo correspondem ao registro do último cinodonte não mamaliano (170 milhões de anos) e do primeiro mamaliaforme (ou mamífero basal – 228 milhões de anos). **Bia**, biarmosuíquios; **Din**, dinocéfalos; **Gor**, gorgonópsios; **Tero**, terocéfalos. Escala temporal segundo GRADSTEIN & OGG (1996).

AGRADECIMENTOS

Pela leitura e inúmeras sugestões sobre o português a Ana Maria Ribeiro, Annie Schmaltz Hsiou, Janete Schmaltz, Maria Claudia Malabarba, Patricia Alano Perez e Silvia Farret.

Divul. Mus. Ciênc. Tecnol.-UBEA/PUCRS, Porto Alegre, n° 6, p.1-151, ago. 2001

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABDALA, F. 1998. An approach to the phylogeny of gomphodont cynodonts based on dental characters. **Journal of African Earth Sciences**, (A) n. 27, p. 1-2.
- ABDALA, F. 2000a. Os amniotas e a origem dos mamíferos e das aves. **Divulgações do Museu de Ciências e Tecnologia, UBEA/PUCRS**, n. 5, p. 83-92.
- ABDALA, F. 2000b. Catalogue of non-mammalian cynodonts in the Vertebrate Paleontology Collection of the Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, with comments on species. **Ameghiniana**, n. 37, p. 463-475.
- ABDALA, F.; RIBEIRO, A. M.; SCHULTZ, C. L. no prelo. A rich cynodont fauna of Santa Cruz do Sul, Santa Maria Formation (Middle-Late Triassic), southern Brazil. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte**.
- ALLIN, E. F. 1975. Evolution of the mammalian middle ear. **Journal of Morphology**, n. 147, p. 403-438.
- ALLIN, E. F. 1986. The auditory apparatus of advanced mammal-like reptiles and early mammals. In: HOTTON III, N., MACLEAN, P. D., ROTH, J. J.; ROTH, E. C. (Eds.). **The ecology and biology of the mammal-like reptiles**. Washington D.C.: Smithsonian Institution Press. p. 283-294.
- ALLIN, E. F.; HOPSON, J. A. 1992. Evolution of the auditory system in Synapsida ("Mammal-like Reptiles" and primitive Mammals) as seen in the fossil record. In: WESTER, D. B., FAY, R. R.; POPPER, A. N. (Eds.). **The evolutionary biology of hearing**. New York: Springer Verlag. p. 587-614.
- BARBERENA, M. C. 1974. **Contribuição ao conhecimento dos cinodontes gonfodontes (Cynodontia-Tritylodontoidea) do Brasil**. Ministério de Educação e Cultura, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Tese Livre Docente. 194 p.
- BARBERENA, M. C. 1987. Cinodontes e rincossauros no sul do Brasil. **Ciência Hoje**, v. 6, n. 34, p. 44-50.
- BARBERENA, M. C.; ARAUJO, D. C.; LAVINA, E. L. 1985. Late Permian and Triassic tetrapods of southern Brazil. **National Geographic Research**, n. 1, p. 5-20.
- BARGHUSEN, H. B. 1968. The lower jaw of cynodonts (Reptilia, Therapsida) and the evolutionary origin of mammal-like adductor jaw musculature. **Postilla**, n. 116, p. 1-49.
- BARGHUSEN, H. B. 1975. A review of fighting adaptations in dinoccephalians (Reptilia, Therapsida). **Paleobiology**, n. 1, p. 295-311.

- BONAPARTE, J. F. 1963. La Familia Traversodontidae (Terapsida-Cynodontia). *Acta Geológica Lilloana*, n. 4, p. 163-194.
- BONAPARTE, J. F. 1997. **El Triásico de San Juan-La Rioja, Argentina y sus dinosaurios**. 190 p.
- BONAPARTE, J. F.; BARBERENA, M. C. 1975. A possible mammalian ancestor from the Middle Triassic of Brazil (Therapsida-Cynodontia). *Journal of Paleontology*, n. 49, p. 931-936.
- CARROLL, R. L. 1988. **Vertebrate Paleontology and Evolution**. New York: W. H. Freeman. 698 p.
- COLBERT, E. H. 1948. The mammal-like reptile *Lycaenops*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, n. 89, p. 357-404.
- COX, B. C. 1965. New Triassic dicynodonts from South America, their origins and relationships. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, n. 248, p. 457-516.
- CROMPTON, A. W. 1972. The evolution of the jaw articulation of cynodonts. In: JOYSEY, K. A.; KEMP, T. S. (Eds.). **Studies in vertebrate evolution**. Edinburg: Oliver & Boyd. p. 231-253.
- CROMPTON, A. W. 1974. The dentitions and relationships of the Southern African Triassic mammals, *Erythrotherium parringtoni* and *Megazostrodon rudnerae*. *Bulletin of the British Museum of Natural History (Geol.)*, n. 24, p. 399-437.
- CROMPTON, A. W. 1995. Masticatory function in nonmammalian cynodonts and early mammals. In: THOMASON, J. J. (Ed.). **Functional morphology in vertebrate paleontology**. Cambridge; New York; Melbourne: Cambridge University Press. p. 55-75.
- CROMPTON, A. W.; HYLANDER, W. L. 1986. Changes in mandibular function following the acquisition of a dentary-squamosal jaw articulation. In: HOTTON III, N. C., MACLEAN, P. D., ROTH, J. J.; ROTH, E. C. (Eds.). **The ecology and biology of the mammal-like reptiles**. Washington: Smithsonian Institution Press. p. 263-282.
- CROMPTON, A. W.; JENKINS JR., F. A. 1979. Origin of mammals. In: LILLEGRAVEN, J. A.; KIELAN-JAWOROWSKA, Z.; CLEMENS, W. A. (Eds.). **Mesozoic mammals: the first two third of mammalian history**. Berkeley; Los Angeles; London: University of California Press. p. 59-73.
- CROMPTON, A. W.; SUN, A. 1985. Cranial structure and relationships of the Liassic mammal *Sinoconodon*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, n. 85, p. 99-119.
- DE QUEIROZ, K. 1994. Replacement of an essentialistic perspective on taxonomic definitions as exemplified by the definition of "mammalia". *Systematic Biology*, n. 43, p. 497-510.
- GOW, C. E. 1978. The advent of herbivory in certain reptilian lineages during the Triassic. *Paleontologia africana*, n. 21, p. 133-141.

- GOW, C. E. 1985. Apomorphies of the mammalia. **South African Journal of Science**, n. 81, p. 558-560.
- GRADSTEIN, F. M.; OGG, J. 1996. A phanerozoic time scale. **Episodes**, n. 19, p. 3-5.
- HOPSON, J. A. 1987. The mammal-like reptiles. A study of transitional fossils. **The American Biology Teacher**, v. 49, n. 1, p. 16-26.
- HOPSON, J. A. 1991. Systematics of the nonmammalian Synapsida and implications for patterns of evolution in synapsids. In: SCHULTZE, H.-P.; TRUEB, L. (Eds.). **Origin of the higher groups of tetrapods, Controversy and consensus**. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press. p. 635-693.
- HOPSON, J. A. 1994. Synapsid evolution and the radiation of non-eutherian mammals. In: SPENCER, R. S. (Ed.). **Major features of vertebrate evolution**. Tennessee: The University of Tennessee, Knoxville Publication. p. 190-219.
- HOPSON, J. A.; BARGHUSEN, H. R. 1986. An analysis of therapsid relationships. In: HOTTON III, N. C.; MACLEAN, P. D.; ROTH, J. J.; ROTH, E. C. (Eds.). **The ecology and biology of the mammal-like reptiles**. Washington: Smithsonian Institution Press. p. 83-106.
- HOPSON, J. A.; CROMPTON, A. W. 1969. Origin of mammals. **Evolutionary biology**, n. 3, p. 15-72.
- HUENE, F. Von. 1935-1942. **Die Fossilen Reptilen des Südamerikanischen Gondwanalandes**. München: C.h. Beck'sche Verlag. 332 p.
- JENKINS JR., F. A. 1971. The postcranial skeleton of African cynodonts. **Bulletin Peabody Museum of Natural History**, n. 36, p. 1-216.
- JENKINS JR., F. A.; PARRINGTON, F. R. 1976. The postcranial skeleton of the Triassic mammals *Eozostrodon*, *Megazostrodon* and *Erythrotherium*. **Philosophical Transactions of the Royal Society**, n. 273, p. 387-431.
- KEMP, T. S. 1982. **Mammal-like reptiles and the origin of mammals**. London: Academic Press. 363 p.
- KEMP, T. S. 1983. The relationships of mammals. **Zoological Journal of the Linnean Society**, n. 77, p. 353-384.
- KERMACK, D. M.; KERMACK, K. A. 1984. **The evolution of mammalian characters**. London: Cross Helm. 149 p.
- KERMACK, K. A.; MUSSETT, F.; RIGNEY, H. W. 1973. The lower jaw of *Morganucodon*. **Zoological Journal of the Linnean Society**, n. 53, p. 87-175.
- KERMACK, K. A.; MUSSETT, F.; RIGNEY, H. W. 1981. The skull of *Morganucodon*. **Zoological Journal of the Linnean Society**, n. 71, p. 1-158.

- KING, G. M. 1988. Anomodontia. **Encyclopedia of Paleoherpétology**. Stuttgart; New York: Gustav Fischer Verlag. 174 p.
- KING, G. 1990. **The dicynodonts. A study in paleobiology**. Chapman and Hall. 233 p.
- LANGER, M. C. 2000. The first record of dinocephalians in South America: Late Permian (Rio do Rasto Formation) of the Paraná basin, Brazil. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abh.**, n. 215, p. 69-95.
- LUCAS, S. G. 1992. Extinction and the definition of the class mammalia. **Systematic Biology**, n. 41, p. 370-371.
- LUCAS, S. G.; LUO, Z. 1993. *Adelobasileus* from the Upper Triassic of west Texas: the oldest mammal. **Journal of Vertebrate Paleontology**, n. 13, p. 309-334.
- LUO, Z. 1994. Sister-group relationships of mammals and transformation of diagnostic mammalian characters. In: FRASER, N.C.; SUES, H.-D. (Eds.). **In the shadow of the dinosaurs: early Mesozoic tetrapods**. Cambridge: Cambridge University Press. p. 98-128.
- LUO, Z.; CROMPTON, A. W. 1994. Transformation of the quadrate (incus) through the transition from non-mammalian cynodonts to mammals. **Journal of Vertebrate Paleontology**, n. 14, p. 341-374.
- REISZ, R. R. 1986. Pelycosauria. **Encyclopedia of Paleoherpétology**. Stuttgart; New York: Gustav Fischer Verlag. 102 p.
- ROGERS, R. R., et al. no prelo. Paleoenvironment and Taphonomy of the Chañares Formation Tetrapod Assemblage (Middle Triassic), North-western Argentina: Spectacular Preservation in Volcanogenic Concretions. **Palaios**.
- ROMER, A. S. 1967. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. III. Two new gomphodonts. *Massetognathus pascuali* and *M. teruggii*. **Breviora**, n. 264, p. 1-25.
- ROMER, A. S. 1969. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. V. A new chiniquodontid cynodont. *Probelesodon lewisi*-Cynodont ancestry. **Breviora**, n. 333, p. 1-24.
- ROMER, A. S. 1970. The Chañares (Argentina) Triassic Reptile Fauna. VI. A chiniquodontid cynodont with an incipient squamosal-dentary jaw articulation. **Breviora**, n. 344, p. 1-18.
- ROWE, T. 1988. Definition, diagnosis, and origin of mammalia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, n. 8, p. 241-264.
- ROWE, T. 1993. Phylogenetic systematics and the early history of mammals. In: SZALAY, F. S.; NOVACEK, M. J.; MCKENNA, M. C. (Eds.). **Mammal Phylogeny. Mesozoic Differentiation, Multituberculates, Mammotremes, Early Therians, and Marsupials**. Springer Verlag. p. 129-145.

- ROWE, T.; GAUTHIER, J. 1992. Ancestry, paleontology, and definition of the name mammalia. **Systematic Biology**, n. 41, p. 372-378.
- RUBIDGE, B. S., et al. 1995. An introduction to the biozonation of the Beaufort Group. In: RUBIDGE, B. S. (Ed.). **Biostratigraphy of the Beaufort Group (Karoo Supergroup)**. Biostratigraphic Series 1. South African Committee for Stratigraphy. p. 1-2.
- SIDOR, C. A.; HOPSON, J. A. 1998. Ghost lineages and "mammalness": assessing the temporal pattern of character acquisition in the Synapsida. **Paleobiology**, n. 24, p. 254-273.
- SIGONEAU-RUSSELL, D. 1989. **Theriodontia I. Phthinosuchia, Biarmosuchia, Eotitanosuchia, Gorgonopsia**. Encyclopedia of Paleoherpertology. Stuttgart: New York: Gustav Fischer Verlag. 127 p.
- SMITH, R. M. H. 1993. Vertebrate taphonomy of Late Permian floodplain deposits in the southwestern Karoo basin of South Africa. **Palaios**, n. 8, p. 45-67.
- STANLEY, S. M. 1999. **Earth system history**. New York: W. H. Freeman. 615 p.
- SUES, H.-D.; BOY, J. A. 1988. A procynosuchid cynodont from central Europe. **Nature**, n. 131, p. 523-524.
- TEIXEIRA, A. M. S. 1982. Um novo cinodonte carnívoro (*Probelesodon kitchingi* sp. nov.) do Triássico do Rio Grande do Sul, Brasil. **Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS**, n. 24, p. 1-31.
- WIBLE, J. R. 1991. Origin of Mammalia: the craniodental evidence reexamined. **Journal of Vertebrate Paleontology**, n. 11, p. 1-28.