



**NOVA**

NOVA SCHOOL OF  
SCIENCE & TECHNOLOGY

DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS DA TERRA



ANA SORAYA RIBEIRO DA CUNHA MARQUES

Licenciada em Biologia

# UM NOVO CRÂNIO DE DICINODONTE DA FORMAÇÃO K5 DO GRABEN DE METANGULA

DESCRIÇÃO ANATÓMICA, ANÁLISE FILOGENÉTICA E ANÁLISE  
DOS TECIDOS MOLES COM RECURSO A RADIAÇÃO DE  
SINCROTRÃO

MESTRADO EM PALEONTOLOGIA

Universidade NOVA de Lisboa

Setembro, 2024



# UM NOVO CRÂNIO DE DICINODONTE DA FORMAÇÃO K5 DO GRABEN DE METANGULA

DESCRIÇÃO ANATÓMICA, ANÁLISE FILOGENÉTICA E ANÁLISE  
DOS TECIDOS MOLES COM RECURSO A RADIAÇÃO DE  
SINCROTRÃO

**ANA SORAYA RIBEIRO DA CUNHA MARQUES**

Licenciada em Biologia

**Orientador:** Ricardo Miguel Nóbrega de Araújo  
Investigador, Universidade de Lisboa, Lisboa

**Co-orientadores:** Lígia Nunes de Sousa Pereira de Castro  
Professora Auxiliar, Universidade Nova de Lisboa  
Teresa Paula Gonçalves Cruz  
Professora Associada, Universidade de Évora

## **Júri:**

**Presidente:** Doutor Paulo Alexandre Rodrigues Roque  
Legoinha,

Professor Associado com agregação, DCT/NOVA FCT

**Arguente:** Doutor Paulo Manuel Carvalho Fernandes,  
Professor Auxiliar, Universidade do Algarve

**Orientador:** Doutor Ricardo Araújo,  
Investigador Contratado, Instituto de Plasmas e Fusão Nuclear, IST

**Um Novo Crânio de Dicinodonte da Formação K5 do Graben de Metangula: Descrição Anatômica, Análise Filogenética e Análise dos Tecidos Moles com Recurso a Radiação de Sincrotrão.**

Copyright © <Ana Soraya Ribeiro da Cunha Marques>, Faculdade de Ciências e Tecnologia, Universidade NOVA de Lisboa.

A Faculdade de Ciências e Tecnologia e a Universidade NOVA de Lisboa têm o direito, perpétuo e sem limites geográficos, de arquivar e publicar esta dissertação através de exemplares impressos reproduzidos em papel ou de forma digital, ou por qualquer outro meio conhecido ou que venha a ser inventado, e de a divulgar através de repositórios científicos e de admitir a sua cópia e distribuição com objetivos educacionais ou de investigação, não comerciais, desde que seja dado crédito ao autor e editor



Aos que me ensinaram que o verdadeiro caminho não está na chegada, mas na jornada. À minha família e amigos, meu ponto de partida e abrigo. Àqueles que, silenciosamente, iluminaram os meus dias mais escuros. E a mim mesma, por ter encontrado sentido no silêncio e na busca constante pelo desconhecido.



## AGRADECIMENTOS

Gostaria de expressar a minha profunda gratidão pelos meus orientadores Ricardo Araújo, Lúcia Castro e Teresa Cruz. As suas orientações, paciência e valiosas contribuições foram fundamentais para a realização deste trabalho. Apesar dos desafios ao longo do caminho, vejo cada momento como uma oportunidade de aprendizagem, e o apoio contínuo de todos foi essencial para a conclusão deste trabalho. À Professora Lúcia Castro, um agradecimento especial, sua delicadeza, energia, paciência e o carinho com que sempre me guiou fizeram toda a diferença neste percurso. A sua maneira atenciosa e acolhedora tornou cada etapa mais leve e inspiradora, e sou profundamente grata por ter tido o privilégio de aprender ao seu lado.

Agradeço também a Zanildo Macungo, investigador moçambicano, por sua ajuda inestimável, sempre pronto a oferecer apoio quando precisei. Agradeço a Bruno Camilo por me ter disponibilizado os recursos necessários para o desenvolvimento deste trabalho na Sociedade de História Natural, e ao meu colega e amigo Victor Carvalho, que esteve ao meu lado em diversos momentos. Meu sincero reconhecimento pela amizade e disponibilidade.

Aos meus familiares e amigos, Luena Silva, Priscilla Marques, Sara Marques, André Russo que me proporcionaram um companheirismo constante e apoio moral, e ao meu companheiro Ricardo Nepomuceno Pereira, que me ofereceu suporte incondicional, paciência e palavras de encorajamento nos momentos mais difíceis, o meu mais profundo agradecimento. Este trabalho reflecte o apoio, a compreensão e a generosidade que sempre recebi de todos vocês.

Por fim, expresso também a minha gratidão ao projeto PaleoAngola e aos Professores Louis Jacobs, Mike Polcyn e Anne Schulp, que me proporcionaram o meu primeiro contacto com a paleontologia. As oportunidades que me ofereceram e o exemplo que sempre representaram foram uma fonte constante de inspiração ao longo deste caminho. O impacto dessas experiências foi essencial para moldar o meu caminho e a minha paixão por esta área, e sou profundamente grata.



“Se quiseres conhecer um lugar fala com os ausentes. Se quiseres conhecer uma pessoa  
escuta-lhe os sonhos.”

Mia Couto.

## RESUMO

Este estudo aborda a descrição anatômica e a análise filogenética de dois novos crânios de dicinodonte do final do Pérmico (PPM2019-47Z e PPM2019-105R) recolhidos na Formação K5 do Graben de Metangula, Moçambique, durante a expedição de campo do Projeto PaleoMoz em 2019.

Através do uso de radiação de sincrotrão, foi possível criar modelos tridimensionais dos crânios, o que permitiu a identificação de características morfológicas não observáveis quando recorridos aos métodos tradicionais de preparação de fósseis.

Este trabalho visa abordar a lacuna existente no conhecimento sobre a diversidade morfológica e taxonômica dos dicinodontes na região. A análise filogenética, realizada a partir dos dados morfológicos obtidos, sugere uma relação próxima a *Dicynodontoides* e uma possível inclusão dos espécimes à espécie *Kingoria nowacki*, inferindo sobre uma geobiodiversidade maior do que anteriormente se pensava. Adicionalmente, a análise palinológica do sedimento circundante a um dos espécimes revelou a presença de palinórfos que indicam um ambiente deposicional caracterizado por vegetação densa e condições de humidade grandes. Contudo, a análise palinológica foi limitada pela disponibilidade de uma única amostra, restringindo a interpretação do contexto paleoambiental. Os resultados deste estudo têm implicações importantes para a compreensão da evolução e diversidade dos dicinodontes no contexto da Formação K5. A identificação de uma diversidade mais ampla pode indicar a adaptação a diferentes nichos ecológicos na região. Além disso, o uso de técnicas de imagem avançadas demonstrou o valor de abordagens não destrutivas nesta área.

**Palavras chave:** Dicinodonte, Formação K5, Moçambique, Sincrotrão, Segmentação, Palinologia.

## ABSTRACT

This study addresses the anatomical description and phylogenetic analysis of two new dicynodont skulls from the late Permian (PPM2019-47Z and PPM2019-105R) collected from the K5 Formation of the Metangula Graben, Mozambique, during the 2019 field expedition of the PaleoMoz Project.

Using synchrotron radiation, it was possible to create three-dimensional models of the skulls, which allowed the identification of morphological features not otherwise not observable with traditional fossil preparation methods.

This work aims to address the existing gap in knowledge regarding the morphological and taxonomic diversity of dicynodonts in this region. The phylogenetic analysis, based on the morphological data obtained, suggests a close relationship to *Dicynodontoides* and a possible inclusion of the specimens in the species *Kingoria nowacki*, implying a greater geobiodiversity than previously thought. Additionally, the palynological analysis of the sediment surrounding one of the specimens revealed the presence of palynomorphs indicating a depositional environment characterized by dense vegetation and high humidity conditions. However, the palynological analysis was limited by the availability of a single sample, restricting the interpretation of the paleoenvironmental context.

The results of this study have implications for understanding the evolution and diversity of dicynodonts in the context of the K5 Formation. The identification of a broader diversity may indicate adaptation to different ecological niches in the region. Furthermore, the use of advanced imaging techniques demonstrated the value of non-destructive approaches in this field.

**Keywords:** Dicynodont, K5 Formation, Mozambique, Radiation, Segmentation, Palynology

# ÍNDICE

1	INTRODUÇÃO .....	1
1.1	Contexto histórico.....	2
1.2	Localização.....	3
1.3	Contexto Geológico .....	4
1.3.1	Graben de Metangula .....	4
1.3.2	Formação K5 .....	6
1.4	Aspetos Gerais de Palinologia.....	7
1.4.1	Palinomorfos.....	8
1.4.1.1	Palinofácies .....	9
1.5	Motivação, enquadramento e problemática do tema .....	10
1.6	Objetivos .....	10
1.7	Revisão bibliográfica.....	11
1.8	Resumo das Metodologias Utilizadas.....	11
1.9	Apresentação dos Resultados Principais.....	12
1.10	Sinopse da Tese .....	12
2	METODOLOGIA.....	13
2.1	Tomografia por Radiação por Sincrotrão .....	14
2.2	Segmentação e Pós-Processamento de Imagem .....	15
2.3	Análise Filogenética.....	18

2.4	Preparação de Amostras para Análise Palinológica.....	19
2.4.1	Amostragem .....	19
2.4.2	Tratamento Químico.....	19
2.4.3	Montagem de Lâminas Delgadas .....	21
2.4.4	Análise Qualitativa .....	21
2.4.5	Análise Quantitativa .....	22
3	RESULTADOS.....	24
3.1	Descrição Anatômica Comparativa .....	24
3.1.1	Região do Teto Craniano .....	25
3.1.2	Região Palatal.....	30
3.1.3	Região Occipital e Zigomática .....	38
3.1.4	Região Mandibular.....	51
3.2	Análise Filogenética.....	56
3.3	Análise Palinológica .....	65
3.3.1	Abundância Relativa de Palinomorfos .....	66
3.3.2	Descrição de Palinomorfos.....	76
4	DISCUSSÃO .....	78
4.1	Identificação Taxonômica .....	79
4.1.1	Características Diagnósticas do espécime PPM2019-105R .....	79
4.1.2	Características Diagnósticas do espécime PPM2019-47Z.....	79
4.2	Discussão Taxonômica .....	80
4.2.1	Família Kingoriidae .....	81
4.2.1.1	Gênero <i>Thliptosaurus</i> .....	82
4.2.1.1.1	<i>Thliptosaurus imperforatus</i> .....	82
4.2.1.2	Gênero <i>Kingoria</i> .....	83
4.2.1.2.1	<i>Kingoria nowacki</i> .....	84
4.2.1.2.2	<i>Kingoria sakamensis</i> .....	86

4.2.1.3	Género <i>Kombuisia</i> .....	87
4.2.1.3.1	<i>Kombuisia frerensis</i> .....	88
4.2.1.3.2	<i>Kombuisia antarctica</i> .....	90
4.2.1.4	Género <i>Dicynodontoides</i> .....	90
4.2.1.4.1	<i>Dicynodontoides recurvidens</i> .....	91
4.2.1.4.2	<i>Dicynodontoides parringtoni</i> .....	92
4.3	Afinidades taxonómicas dos espécimes.....	93
4.4	Ouvido interno.....	95
4.5	Discussão Palinológica.....	98
5	CONCLUSÃO.....	100

## ÍNDICE DE FIGURAS

FIGURA 1.1 - LOCALIZAÇÃO GEOGRÁFICA DO GRABEN DE METANGULA, SÍTIO EM ESTUDO. FONTES <i>GOOGLE EARTH</i> E <i>PNGALL.COM</i> , MODIFICADO POR MARQUES (2024). A, LOCALIZAÇÃO DE MOÇAMBIQUE EM ÁFRICA; B, APROXIMAÇÃO SOBRE MOÇAMBIQUE E C, PROVÍNCIA DE NIASSA, ONDE SE LOCALIZA O GRABEN DE METANGULA. ....	4
FIGURA 2.1- CONCREÇÃO HEMATÍTICA CONTENDO O PPM2029-105R .....	13
FIGURA 2.2- A-ILUSTRAÇÃO DA SELEÇÃO DOS COMANDOS NO SOFTWARE DRAGONFLY DURANTE A FASE DE PREPARO DA TOMOGRAFIA ANTES DE INICIAR O PROCESSO DE SEGMENTAÇÃO. MAIN- WINDOW LEVELING, INTERANGINDO COM OPACITY/ GAMMA PARA AJUSTE DE CONTRASTE PARA DIFERENCIAR OS MATERIAIS MATRIZ/OSSO; SCENE'S VIEW PROPERTIES- LIGHTING PARA AJUSTE DE LUMINOSIDADE E LAYOUT PARA SELECIONAR O MODO DE VISTA DO ECRÃ E B- ILUSTRAÇÃO DA SELEÇÃO DOS COMANDOS NO SOFTWARE DRAGONFLY PARA SUBSEQUENTE SEGMENTAÇÃO. SEGMENT- ROI TOOLS- NEW PARA CRIAR UMA NOVA CAMADA OU REGIÃO DE INTERESSE, SEGUIDA DA NOMEAÇÃO E SELEÇÃO DA COR PRETENDIDA; RANGE- DEFINE RANGE PARA DEFINIR UMA ESCALA DE VALORES, PARA QUE VALORES FORA DA FAIXA SELECIONADA NÃO SEJAM AFETADOS PELA OPERAÇÃO DE COLORAÇÃO; ROI PAINTER- 2D VIEW TOOLS- SINGLE SLICE/MULTI SLICE- ROUND BRUSH PARA PINTAR AS TOMOGRAFIAS DE FORMA SINGULAR OU MÚLTIPLA. ....	16
FIGURA 2.3- A- CORES ATRIBUÍDAS A CADA UM DOS OSSOS VISÍVEIS EM 3D NO <i>SOFTWARE DRAGONFLY</i> . PARA CADA COR FOI CRIADA UMA NOVA CAMADA DE FORMA A SEPARAR CADA ELEMENTO DO CRÂNIO E SER POSSÍVEL A VISUALIZAÇÃO DE CADA UM DELES DE FORMA INDIVIDUAL E B- ILUSTRAÇÃO DA SELEÇÃO DOS COMANDOS NO <i>SOFTWARE DRAGONFLY</i> PARA VISUALIZAÇÃO DOS OSSOS EM 3D COM MAIOR DEFINIÇÃO. <i>DATA PROPERTIES AND SETTINGS- 3D PRESETS- PRESETS- BONES 4</i> . ....	17
FIGURA 2.4- ILUSTRAÇÃO DO CRÂNIO CORRESPONDENTE A CADA UM DOS ESPÉCIMES DENTRO DA CONCREÇÃO HEMATÍTICA. A, PPM2019-47Z E B, PPM2019-105R EM VISTAS ANTERIOR, POSTERIOR,	

DORSAL, VENTRAL, LATERAL DIREITA E LATERAL ESQUERDA. FOTOGRAFIAS OBTIDAS ATRAVÉS DO SOFTWARE DRAGONFLY. .... 18

FIGURA 2.5- METODOLOGIA E ALGUNS MATERIAIS USADOS DESDE A DESAGREGAÇÃO MECÂNICA DA AMOSTRA ATÉ A MONTAGEM DAS DUAS LÂMINAS RESULTANTES DE 30G DE SEDIMENTO RETIRADOS DA CONCREÇÃO HEMATÍTICA. A, BALANÇA, ESPÁTULA E MARTELO; B, SEDIMENTO DESAGREGADO POR FORÇA MECÂNICA; C, DECANTAÇÃO DA ÁGUA DESTILADA; D, AGITADOR À ESQUERDA, COPOS CONTENDO SEDIMENTO EM TRATAMENTO QUÍMICO À DIREITA E SUBSTÂNCIAS QUÍMICAS HCL E HF AO FUNDO, DENTRO DA HOTTE; E, COPOS DE TEFLON, ÁLCOOL E PAPEL; F, CRIVO DE MALHA DE 15 µM CONTENDO RESÍDUO PRETENDIDO; G, FRASCO DE AMOSTRA PREPARADO; H, LÂMINAS DELGADAS PREPARADAS EM BAIXO E GLICERINA DERRETIDA EM CIMA.....23

FIGURA 3.1- MODELO 3D DOS ESPÉCIMES SEGMENTADOS. A, PPM2019-47Z E B, PPM2019-105R EM VISTAS DORSAL, VENTRAL, LATERAL DIREITA, LATERAL ESQUERDA, ANTERIOR E POSTERIOR. DIFERENÇA NA COLORAÇÃO ASSOCIADA A CADA UM DOS OSSOS APRESENTADOS NA DESCRIÇÃO ANATÔMICA.....25

FIGURA 3.2- REGIÃO DO TETO CRANIANO. A, PPM2019-47Z E B, PPM2019-105R NAS DIFERENTES VISTAS ANATÔMICAS. F- FRONTAL; L- LACRIMAL; N- NASAL; PAR- PARIETAL; PF- PRÉ-FRONTAL; PO- PÓS-ORBITAL.26

FIGURA 3.3- REGIÃO PALATAL DO PPM2019-47Z. A, VISTA VENTRAL; B, VISTA DORSAL; C, VISTA LATERAL DIREITA; D, VISTA LATERAL DIREITA; E, VISTA LATERAL ESQUERDA; F, VISTA DORSAL E VISTA VENTRAL DO PTERIGÓIDE; G, PTERIGÓIDE E BASISFENÓIDE EM VISTA VENTRAL; H, VISTA LATERAL DIREITA DO ETMÓIDE, VÓMER, PTERIGÓIDE, PARASFENÓIDE, EPIPTERIGÓIDE E BASISFENÓIDE. I- VISTAS LATERAL DIREITA E ESQUERDA DO EPIPTERIGÓIDE. J- VISTA POSTERIOR E VISTA ANTEROLATERAL ESQUERDA DO ETMÓIDE. K- VISTA DORSAL E VISTA LATERAL ESQUERDA DO PARASFENÓIDE. L- VISTA LATERAL DIREITA DO PTERIGÓIDE E DO PARASFENÓIDE. M- VISTA DORSAL E VISTA VENTRAL DO BASISFENÓIDE. BSH- BASISFENÓIDE; CO- CRISTA OESÓFOGA; CPMX- PROCESSO CANIFORME DA MAXILA; ECPT- ECTOPTERIGÓIDE; EPPT- EPIPTERIGÓIDE; ETH- ETMÓIDE; IPV- CAVIDADE INTERPTERIGÓIDE; MPPT- PLACA MEDIANA DO PTERIGÓIDE; MX- MAXILA; PAL- PALATINOS; PMX- PRÉ-MAXILA; PPMX- PROCESSO POSTERIOR DA MAXILA; PRPT- RAMO PALATAL DO PTERIGÓIDE; PSH- PARASFENÓIDE; PT- PTERIGÓIDE; QRPT- RAMO QUADRÁTICO DO PTERIGÓIDE; SMX- SEPTO-MAXILA; V- VÓMER;

30

FIGURA 3.4- REGIÃO PALATAL DO PPM2019-105R. A, VISTAS DORSAL E VENTRAL. B, VISTA LATERAL ESQUERDA. C, VISTA POSTEROLATERAL ESQUERDA E D, VISTAS ANTERIOR E POSTERIOR DO ETMÓIDE EM CIMA E PALATINOS E VÓMER EM BAIXO. CPMX- PROCESSO CANIFORME DA MAXILA; ETH- ETMÓIDE; J- JUGAL; MX- MAXILA; MXA- ATRIUM MAXILAR; PAL- PALATINOS; PMX- PRÉ-MAXILA; PPMX- PROCESSO POSTERIOR DA MAXILA; SMX- SEPTO-MAXILA; V- VÓMER.....31

FIGURA 3.5- VISTAS DORSAL E VENTRAL DO PTERIGÓIDE. CO- CRISTA OESÓFOGA; IPV- CAVIDADE INTERPTERIGÓIDE; MPPT- PLACA MEDIANA DO PTERIGÓIDE; PRPT- RAMO PALATAL DO PTERIGÓIDE; QRPT- RAMO QUADRÁTICO DO PTERIGÓIDE. ....	36
FIGURA 3.6- REGIÃO OCCIPITAL E ZIGOMÁTICA DO PPM2019-47Z. A, VISTA ANTERIOR; B, VISTA POSTERIOR; C, VISTA LATERAL DIREITA; D, VISTA LATERAL ESQUERDA; E, VISTA DORSAL; F, VISTA VENTRAL. BO- BASIOCCIPITAL; BSH- BASISFENÓIDE; DPSQ- PROCESSO DORSAL DO ESQUAMOSO; EO- EXOCCIPITAL; FO- FENESTRA OVALIS; FM- FÓRAMEN MAGNO; IP- INTERPARIETAL; J- JUGAL; OP- OPISTÓTICO. ....	39
FIGURA 3.7- VISTA VENTRAL DE OSSOS QUE COMPÕEM A REGIÃO OCCIPITAL NO PPM2019-47Z; BOC- CÔNDILO BASIOCCIPITAL; BOT- BASIOCCIPITAL TUBERA; ICGQ- SULCO INTERCONDILAR DO QUADRATO; LCQ- CÔNDILO LATERAL DO QUADRATO; MCQ- CÔNDILO MEDIAL DO QUADRATO; Q- QUADRATO; QJ- QUADRATOJUGAL; ST- STAPES. ....	41
FIGURA 3.8- VISTA POSTEROLATERAL DIREITA DA REGIÃO OCCIPITAL DO PPM2019-47Z. BO- BASIOCCIPITAL; CP- CÔNDILOS DO QUADRATO; EC- CÔNDILOS DO EXOCCIPITAL; EO- EXOCCIPITAL; FM- FÓRAMEN MAGNO; IP- INTERPARIETAL; OP- OPISTÓTICO; PVOP- PROCESSO VENTROMEDIAL DO OPISTÓTICO; Q- QUADRATO; QJ- QUADRATOJUGAL; SO- SUPRAOCCIPITAL; ST- STAPES. ....	45
FIGURA 3.9- LABIRINTO ÓSSEO DO PPM2019-47Z NAS VISTAS ANATÓMICAS A, ANTERIOR; B, POSTERIOR; C, LATERAL ESQUERDA; D, LATERAL DIREITA; E, VENTRAL; F, DORSAL. ....	47
FIGURA 3.10- VÉRTEBRAS CERVICAIS DO PPM2019-47Z. A, VISTA POSTERIOR; B, VISTA VENTRAL E C, VISTA DORSAL. ....	50
FIGURA 3.11- REGIÃO MANDIBULAR NAS DIFERENTES VISTAS ANATÓMICAS. A, DORSAL; B, VENTRAL; C, LATERAL DIREITA; D, LATERAL ESQUERDA; E, ANTERIOR; F, POSTERIOR. ANG- ANGULAR; AR- ARTICULAR; D- DENTÁRIO; LDS- PLATAFORMA DENTÁRIA LATERAL; MF- FENESTRA MANDIBULAR; SUR- SURANGULAR; RLANG- LÂMINA REFLECTIDA DO ANGULAR; SPL- SPLENIAL. ....	52
FIGURA 3.12- OSSOS INDIVIDUALIZADOS DA REGIÃO MANDIBULAR. A, DENTÁRIOS EM VISTA 1- DORSAL; 2- VENTRAL; 3- LATERAL ESQUERDA. B, SPLENIAL EM VISTA 1-DORSAL; 2- VENTRAL; 3- POSTERIOR. C, ANGULAR EM VISTA 1- DORSAL; 2- VENTRAL; 3- LATERAL ESQUERDA. D, SURANGULAR EM VISTA 1- DORSAL; 2- VENTRAL; 3- LATERAL DIREITA; E, ARTICULAR EM VISTA 1- DORSAL; 2- LATERAL DIREITA. ....	53
FIGURA 3.13- ILUSTRAÇÃO DOS CARACTERES DISCRETOS CORRESPONDENTES AOS ESPÉCIMES PPM2019-47Z E PPM2019-105R MARCADOS A AMARELO, ADICIONADOS À MATRIZ NO SOFTWARE MESQUITE. ....	58
FIGURA 3.14- REPRESENTAÇÃO DE MEDIÇÕES DE CARACTERES MORFOMÉTRICOS CONTÍNUOS EM DIFERENTES VISTAS DE ESTRUTURAS ÓSSEAS. OS NÚMEROS DE 1 A 9 REFEREM-SE AOS RESPECTIVOS CARACTERES	

DESCRITOS NA TABELA 1 SUPRACITADA. AS MEDIÇÕES SÃO INDICADAS POR LINHAS QUE REFLETEM A RELAÇÃO ENTRE DIFERENTES PONTOS DAS ESTRUTURAS, ORGANIZADAS CONFORME A DISPOSIÇÃO MORFOLÓGICA ESPECÍFICA DE CADA UMA. ....	61
FIGURA 3.15- REPRESENTAÇÃO DE MEDIÇÕES DE CARACTERES MORFOMÉTRICOS CONTÍNUOS EM DIFERENTES VISTAS DE ESTRUTURAS ÓSSEAS. OS NÚMEROS DE 10 A 16 REFEREM-SE AOS RESPECTIVOS CARACTERES DESCRITOS NA TABELA 1 SUPRACITADA. AS MEDIÇÕES SÃO INDICADAS POR LINHAS QUE REFLETEM A RELAÇÃO ENTRE DIFERENTES PONTOS DAS ESTRUTURAS, ORGANIZADAS CONFORME A DISPOSIÇÃO MORFOLÓGICA ESPECÍFICA DE CADA UMA. ....	62
FIGURA 3.16- CLADOGRAMA GERAL ILUSTRANDO A POSIÇÃO E AS RELAÇÕES FILOGENÉTICAS ENTRE 131 TÁXONS, INCLUINDO OS ESPÉCIMES PPM2019-47Z E PPM2019-105R DESTACADOS COM SETAS. ....	65
FIGURA 3.17- APROXIMAÇÃO DOS ESPÉCIMES SOBRE O CLADOGRAMA RESULTANTE DA ANÁLISE FILOGENÉTICA ATRAVÉS DO TNT, INDICANDO A POSIÇÃO FILOGENÉTICA DAS ESPÉCIMES PPM2019-47Z E PPM2019-105R, COM ALTOS VALORES DE SUPORTE <i>BREMER</i> (91) E <i>BOOTSTRAP</i> (98). ....	65
FIGURA 3.18- ABUNDÂNCIA DE PALINOMORFOS OBSERVADA EM DUAS LÂMINAS DELGADAS RESULTANTES DE SEDIMENTO (30G) CORRESPONDENTES AO BLOCO HEMATÍTICO DO ESPÉCIME PPM2019-105R. ....	66
FIGURA 3.19- PALINOMORFOS OBSERVADOS NA LÂMINA 1. A1- CUTÍCULA; A2- MEMBRANA; A3- FITOCLASTO OPACO; A4- QUATRO ESPOROS AGREGADOS; A5- HÍFAS; A6- MEMBRANA E FITOCLASTOS OPACOS; A7- MATÉRIA ORGÂNICA AMORFA; A8- FITOCLASTO OPACO E HÍFAS; A9- CUTÍCULA; A10- MATÉRIA ORGÂNICA AMORFA; A11- ESPORO. ....	67
FIGURA 3.20- PALINOMORFOS OBSERVADOS NA LÂMINA 2. A1- HÍFAS; A2- FITOCLASTO PERFURADO NÃO-OPACO; A3- MEMBRANA; A4- HÍFA; A5- FITOCLASTO PERFURADO NÃO-OPACO. ....	68
FIGURA 3.21- PALINOMORFOS OBSERVADOS NA LÂMINA 2. B1- FITOCLASTO OPACO; B2- FITOCLASTO PERFURADO NÃO- OPACO E ESPOROS AGREGADOS; B3- FITOCLASTOS PERFURADOS NÃO-OPACOS; B4- ESPORO; B5- HÍFAS; B6- MEMBRANA; B7- MEMBRANA. ....	69
FIGURA 3.22- PALINOMORFOS OBSERVADOS NA LÂMINA 2. C1- FITOCLASTO PERFURADO NÃO-OPACO; C2- FITOCLASTO OPACO; C3- MEMBRANA; C4- HÍFA; C5- HÍFA; C6- MEMBRANA, HÍFAS E FITOCLASTOS PERFURADOS NÃO-OPACOS; C7- ESPORO; C8- ESPORO; C9- FITOCLASTO PERFURADO NÃO- OPACO. ....	70
FIGURA 3.23- PALINOMORFOS OBSERVADOS NA LÂMINA 2. D1- FITOCLASTO PERFURADO NÃO-OPACO; D2- CUTÍCULA; D3- ESPOROS AGREGADOS; D4- MEMBRANA; D5- HÍFAS; D6- FITOCLASTO OPACO; D7- FITOCLASTO; D8- FITOCLASTO OPACO; D9- FITOCLASTO; D10- ESPORO. ....	71

FIGURA 3.24- PALINOMORFOS OBSERVADOS NA LÂMINA 2. E1- FITOCLASTOS PERFURADOS NÃO- OPACOS; E2- MEMBRANA; E3- CUTÍCULA; E4- FITOCLASTO SEMI-OPACO; E5- FITOCLASTO PERFURADO NÃO- OPACO; E6- FITOCLASTO PERFURADO NÃO- OPACO; E7- HÍFA; E8- FITOCLASTO SEMI-OPACO; E9- FITOCLASTO PERFURADO NÃO- OPACO; E10- AGREGAÇÃO DE HÍFAS E ESPOROS.....	72
FIGURA 3.25- PALINOMORFOS OBSERVADOS NA LÂMINA 2. F1- HÍFAS; F2- FITOCLASTO PERFURADO NÃO- OPACO; F3- HÍFAS; F4- MEMBRANA; F5- FITOCLASTO OPACO.....	73
FIGURA 3.26- PALINOMORFOS OBSERVADOS NA LÂMINA 2. G1- CUTÍCULA; G2- MEMBRANA; G3- ESPORO E HÍFA CORRESPONDENTE; G4- HÍFAS; G5- HÍFAS.....	74
FIGURA 3.27- PALINOMORFOS OBSERVADOS NA LÂMINA 2. H1- FITOCLASTO OPACO; H2- CUTÍCULA; H3- FITOCLASTO PERFURADO NÃO- OPACO; H4- MEMBRANA; H5- CUTÍCULA E HÍFA; H6- HÍFAS E MEMBRANA; H7- HÍFAS. ....	75
FIGURA 4.1- COMPARAÇÃO ENTRE <i>THLIPTOSAURUS IMPERFORATUS</i> (A) E ESPÉCIMES PPM2019-47Z (B) E PPM2019-105R (C). A-VISTA DORSAL, A1-VISTA VENTRAL, A2-VISTA POSTERIOR, A3-VISTA LATERAL ESQUERDA; B-VISTA DORSAL, B1-VISTA VENTRAL, B2-VISTA POSTERIOR, B3-VISTA LATERAL ESQUERDA E C-VISTA DORSAL, C1 VISTA VENTRAL, C2-VISTA LATERAL ESQUERDA. IMAGENS A, A1, A2 E A3 ADAPTADAS DE KAMMERER (2019).....	83
FIGURA 4.2- COMPARAÇÃO EM VISTA DORSAL DE <i>K. NOWACKI</i> (A) E ESPÉCIMES PPM2019-47Z (B) E PPM2019-105R (C). IMAGEM A ADAPTADA DE KAMMERER <i>ET AL.</i> (IN PRESS).....	84
FIGURA 4.3- COMPARAÇÃO ENTRE <i>KINGORIA NOWACKI</i> (A)E ESPÉCIMES PPM2019-47Z (B) E PPM2019-105R (C) EM VISTA DORSAL A1, B1 E C1 EM VISTA VENTRAL; A2, B2 E C2 EM VISTA LATERAL DIREITA E ESQUERDA. IMAGENS A, A1 E A2 ADAPTADAS DE KAMMERER <i>ET AL.</i> (IN PRESS).....	85
FIGURA 4.4- COMPARAÇÃO ENTRE <i>K. SAKAMENSIS</i> (A) E OS ESPÉCIMES PPM2019-47Z (B) E PPM2019-105R (C) EM VISTA DORSAL; A1, B1 E C1 EM VISTA VENTRAL; A2, B2 E C2 EM VISTA LATERAL ESQUERDA. IMAGENS A, A1, A2 E A3 ADAPTADAS DE KAMMERER <i>ET AL.</i> (IN PRESS).....	87
FIGURA 4.5- COMPARAÇÃO DE <i>KOMBUISIA FRERENSIS</i> (A) E ESPÉCIME PPM2019-47Z (B). A-VISTA DORSAL, A1-VISTA VENTRAL, A2-VISTA POSTERIOR; B-VISTA DORSAL, B1-VISTA VENTRAL, B2-VISTA POSTERIOR. IMAGENS A, A1 E A2 ADAPTADAS DE FROBISCH (2007).....	89
FIGURA 4.6- COMPARAÇÃO ENTRE <i>KONBUISIA ANTARCTICA</i> (A) E ESPÉCIMES PPM2019-47Z (B) E PPM2019-105R (C). A-VISTA DORSAL, A1-VISTA VENTRAL; B-VISTA DORSAL, B1-VISTA VENTRAL E C-VISTA DORSAL, C1 VISTA VENTRAL. IMAGENS A E A1 ADAPTADAS DE FROBISCH (2010).....	90

FIGURA 4.7- COMPARAÇÃO ENTRE *DICYNODONTOIDES RECURVIDENS* (A) E OS ESPÉCIMES PPM2019-47Z (B) E PPM2019-105R (B) EM VISTA DORSAL. A1,B1 E C1 EM VISTA VENTRAL E A2, B2 E C2 EM VISTA LATERAL ESQUERDA. IMAGENS A, A1 E A2 ADAPTADAS DE KAMMERER *ET AL.* (IN PRESS).....92

FIGURA 4.8- COMPARAÇÃO ENTRE *DICYNODONTOIDES PARRINGTONI* (A) E OS ESPÉCIMES PPM2019-105R (A) E PPM2019-47Z (B) EM VISTA DORSAL. A1, B1 E C1 EM VISTA VENTRAL E A2, B2 E C2 EM VISTA LATERAL ESQUERDA. IMAGENS A, A1 E A2 ADAPTADAS DE KAMMERER *ET AL.* IN (PRESS).....93

## ÍNDICE DE TABELAS

TABELA 1- DESCRIÇÃO DOS CARACTERES MORFOMÉTRICOS CONTÍNUOS UTILIZADOS DAS MEDIÇÕES DAS ESTRUTURAS ÓSSEAS. CADA NÚMERO DE CARACTER CORRESPONDE ÀS MEDIDAS APRESENTADAS NAS FIGURAS INFRA-CITADAS, REPRESENTANDO A RELAÇÃO ENTRE DIFERENTES REGIÕES DO CRÂNIO. ....	58
TABELA 2- RESULTADOS OBTIDOS PELAS MEDIÇÕES DOS CARACTERES MORFOMÉTRICOS CONTÍNUOS DA TABELA 1 APLICADOS AOS ESPÉCIMES.....	60



## INTRODUÇÃO

Os dicinodontes são um grupo extinto de sinapsídeos predominantemente herbívoros que viveram desde o Pérmico ao Triásico, aproximadamente 270-201 Ma, dominando os ecossistemas terrestres (Surkov & Benton, 2004). Fazem parte dos Therapsida, que é o grupo de sinapsídeos que inclui os mamíferos. O termo dicinodonte significa “dois dentes de cão”, uma referência aos dois grandes caninos que muitas espécies possuem na maxila. Para além de possuírem estas presas caninas, eram caracterizados por possuírem um bico queratinoso, semelhante ao das tartarugas, corpos robustos e membros fortes, alguns adaptados tanto para suportar grandes massas quanto para a vida subterrânea (Elder, 2000).

A estrutura craniana e mandibular, juntamente com o bico queratinoso, sugere uma adaptação a uma dieta extremamente especializada composta por plantas duras (Surkov & Benton, 2004; Benton, 1983; Cox, 1998). Habitavam uma ampla variedade de ambientes, variando desde florestas densas a regiões semiáridas, o que é evidenciado pela vasta distribuição dos seus fósseis, encontrados em diversas regiões, incluindo América do sul, Índia, Antártica, Europa, Ásia, América do Norte e em África, com ocorrências notáveis nas bacias sedimentares do Karoo (King, 1992; Angielczyk & Kurkin 2003). De facto, o registo fóssil de dicinodontes mais abundante e melhor estudado desde o final do Pérmico até ao Triásico médio é o da Bacia do Karoo na África do Sul (Cox, 1965; Angielczyk & Kurkin, 2003), contudo, o Graben de Metangula, uma bacia sedimentar com sedimentos contemporâneos aos do Supergrupo Karoo na África do Sul, rica em fósseis, localizada no norte de Moçambique, tem se destacado pela sua produtividade, preservando uma sequência sedimentar que se expande desde o Pérmico até ao Jurássico Inferior (Araújo *et al.*, 2020).

O número crescente de descobertas de dicinodontes na Bacia do Karoo em Moçambique tornou o Graben de Metangula um local importante para a compreensão dos dicinodontes nos últimos anos (Maharaj *et al.*, 2024, Kammerer *et al.*, 2021b; Araújo *et al.*, 2020). Esses estudos recentes fornecem novas informações sobre a anatomia, utilizando técnicas não destrutivas, como a radiação por sincrotrão e subsequente segmentação.

Em termos de importância paleontológica, os dicinodontes têm grande interesse devido à sua diversidade e sucesso evolutivo, fornecendo uma melhor compreensão sobre a evolução dos sinapsídeos e representam os passos evolutivos dos primeiros grandes herbívoros terrestres (Sullivan & Reisz, 2005). Os espécimes foram recolhidos pela equipa do projeto PaleoMoz em 2019, na Formação K5 do Graben de Metangula em Moçambique.

## 1.1 Contexto histórico

Moçambique tem demonstrado uma contribuição importante no estudo dos dicinodontes, nomeadamente no Graben de Metangula, localizado a norte do país. Estas descobertas têm facilitado uma compreensão mais aprofundada sobre a diversidade e a distribuição geográfica deste grupo de terapsídeos (Maharaj *et al.*, 2024, Kammerer *et al.*, 2021b; Araújo *et al.*, 2020).

As primeiras descobertas notáveis paleontológicas de Moçambique remontam ao período colonial e estão documentadas em relatórios de Estratigrafia e Paleontologia dos Serviços Geológicos de Moçambique entre 1882 e 1954 (Verniers *et al.*, 1989). Em 1940, Domingos Rocha identificou os primeiros dicinodontes durante uma campanha geológica (Araújo *et al.*, 2018). Entre 1952 e 1959 Teixeira C. e Gonçalves F. publicaram fósseis previamente identificados por Borges do Serviço de Geologia e Minas. Em 1962, Barradas estudou os fósseis anteriormente mencionados por Borges *et al.* (1954). Esses espécimes foram posteriormente analisados em maior detalhe por Antunes em 1975 (Verniers *et al.*, 1989). Novos resultados foram publicados em 1983, como parte de um projeto com duração de quatro anos conduzido entre 1977 e 1981 pelos Serviços Geológicos de Moçambique (Verniers *et al.*, 1989).

A partir de 2009, com o surgimento do projeto PalNiassa, posteriormente renomeado PaleoMoz, a Paleontologia em Moçambique começou a ganhar um impulso mais sistemático onde foram realizadas expedições de campo, que resultaram na recolha e no estudo de novo material paleontológico, sobretudo dicinodontes. Este projeto consiste numa colaboração

entre investigadores moçambicanos, portugueses e de outras nacionalidades, cujas publicações têm revelado ocorrência de novas espécies e contribuído significativamente para o conhecimento sobre o Graben de Metangula e o património fóssil de Moçambique.

Em 2013 a equipa do projecto PaleoMoz anunciou a descoberta de *Niassodon mfumukasi*, um novo género e espécie (Castanhinha *et al.*, 2013). Este achado é particularmente relevante por representar um fóssil relativamente completo de dicinodonte de uma família com poucos representativos, fornecendo informações importantes sobre a anatomia e estrutura interna do crânio desses animais (Castanhinha *et al.*, 2013). Além disso, a descoberta de fósseis de dicinodontes em Moçambique tem tido impactos positivos, fornecendo dados essenciais sobre a diversidade e evolução, e ampliando o conhecimento e a distribuição destes animais.

Adicionalmente, este avanço envolve e capacita cientistas moçambicanos, promovendo o desenvolvimento da Paleontologia no país, ressaltando a importância do património fossilífero de Moçambique e incentivando a conservação e o interesse público sobre a Paleontologia local e sobretudo, contribuindo para o aumento do conhecimento sobre a história natural do país.

## 1.2 Localização

Moçambique contém fósseis de dicinodontes do Lopingiano (259,5-251,9 Ma) e estes ocorrem nos arenitos e argilitos do Graben de Metangula (Macungo *et al.*, 2019a), que se encontra localizado na Bacia do Lago Niassa, estendendo-se ao longo da estrada Metangula-Cóbue no distrito do Lago, na província de Niassa, a NW do país (Araújo *et al.*, 2022). O Graben de Metangula é a ponta mais a SW e está ladeado a uma bacia do Pré-Câmbrico (Verniers *et al.*, 1989).



Figura 1.1 - Localização geográfica do Graben de Metangula, sítio em estudo (*Google Earth e pngall.com (2024), modificado*). A- Localização de Moçambique em África; B- Moçambique e C- Província de Niassa, onde se localiza o Graben de Metangula.

## 1.3 Contexto Geológico

### 1.3.1 Graben de Metangula

O Graben de Metangula é uma depressão tectónica formada por um regime distensivo, caracterizado por falhas normais e subverticais que delimitam a bacia sedimentar (Paulino, 2009; Catuneanu, 2005). A sua estrutura, com orientação NE-SW, segue o alinhamento do

Cinturão de Moçambique resultante do reajustamento de antigas estruturas pré-câmblicas, sugerindo a formação de um rift embrionário pré-Karoo (Paulino, 2009). Essas falhas separaram os terrenos pré-câmblicos dos sedimentos do Karoo, criando condições favoráveis para a sedimentação (Afonso, 1986; Paulino *et al.*, 2010). Estudos palinológicos de De Bock e Verniers (1984) indicam que o desenvolvimento tectónico da Bacia está associado à abertura do Vale de Rift, cujo processo se intensificou no Cenozóico, moldando a configuração atual da Bacia (Verniers *et al.*, 1989).

As formações sedimentares da bacia variam desde o Pérmico Inferior ao Jurássico Inferior, e incluem camadas de carvão concentradas no sul da Bacia. Essas formações desenvolveram-se num contexto distensivo, com falhas normais paralelas ao eixo principal do Graben (Paulino, 2009).

Os sedimentos da bacia do Graben de Metangula incluem rochas sedimentares continentais como arenitos, argilitos e conglomerados, depositados em ambientes fluviais, lacustres e deltaicos. Estes depósitos que abrangem os períodos Pérmico e Triásico, contêm uma variedade de fósseis, incluindo plantas, invertebrados e vertebrados, sobretudo dicinodontes. As camadas fossilíferas são compostas principalmente por arenitos e argilitos (Araújo *et al.*, 2020).

A organização estratigráfica dos sedimentos do Graben de Metangula está subdividida em três grupos principais, com depósitos associados à grande Bacia do Karoo. Estes grupos incluem o Karoo inferior representado pelo Grupo Ecca e representado por três formações: K4, K3 e K2; o Karoo médio, que corresponde ao Grupo Beaufort e inclui as formações K5 e K6; e o Karoo superior, com formações como Monte Lilonga e Fúbuè, Formação Mecondece, Formação de Tende e Formação de Lipirichi (Verniers *et al.*, 1989) (Fig. 1.2).

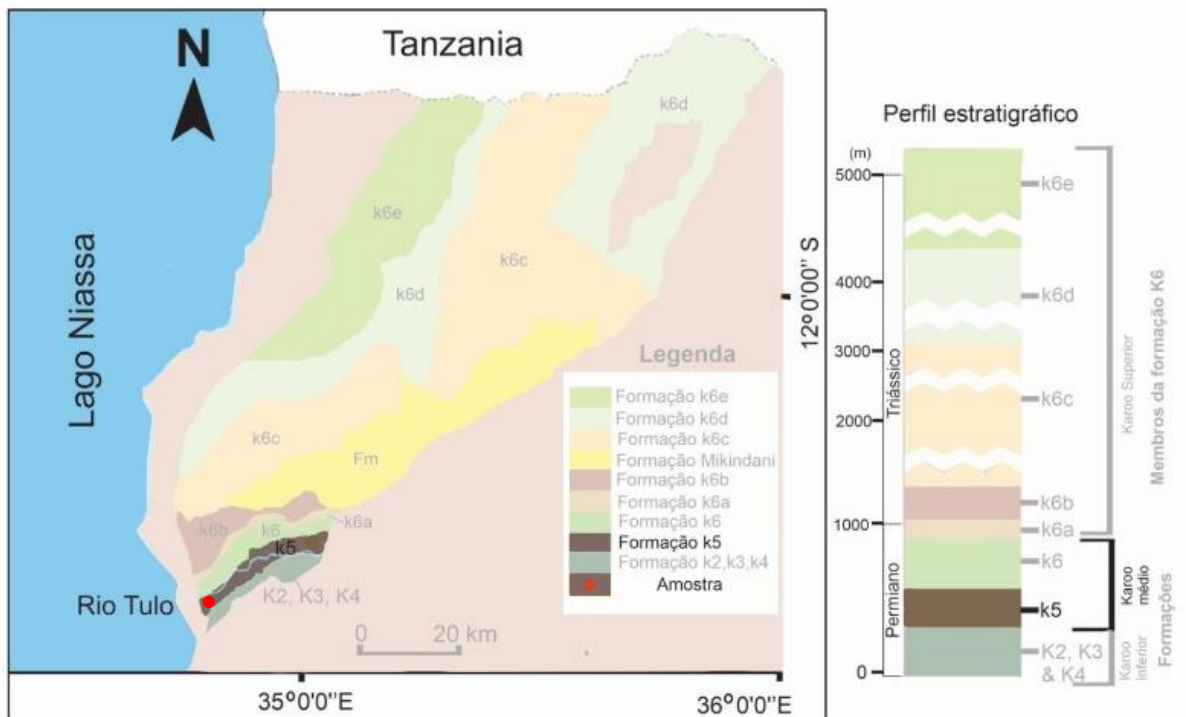


Figura 1.2- Geologia da Bacia de Metangula e perfil estratigráfico (adaptado de Verniers *et al.*, 1989).

### 1.3.2 Formação K5

Localizada no Graben de Metangula, Lago Niassa, constitui uma sequência de sedimentos continentais depositados durante o Pérmico.

Esta unidade do Karoo médio é predominantemente composta por arenitos, argilitos e conglomerados inclui três membros designados K5a, K5b e K5c, devido as diferenças litológicas entre os mesmos (Verniers *et al.*, 1989; Araújo *et al.*, 2020) (Fig. 1.2).

Os arenitos da Formação K5 são de granulometria média a fina, sugerindo deposição em canais fluviais e deltaicos. Estes sedimentos são frequentemente bem estratificados, exibindo estruturas sedimentares como laminação cruzada, que indicam a presença de fluxos de transporte.

Os conglomerados ocorrem esporadicamente, indicando episódios de alta energia, tais como fluxos de detritos ou depósitos de leques fluviais (Araújo *et al.*, 2020).

O membro inferior K5a é constituído por siltitos e arenitos vermelho-acinzentados, de granulometria fina e com níveis carbonáceos diferentes. Na base deste membro ocorrem algumas camadas de arenito e siltito acinzentados com manchas esverdeadas e por vezes acastanhadas. O paleoambiente consiste numa área bem drenada, com muita vegetação,

geralmente com lençóis freáticos elevados que sustentam corpos de água parada. Até ao momento, apenas troncos fósseis de palmeiras foram recuperados deste membro pela equipa do projeto PaleoMoz (Araújo *et al*/2020).

O membro intermédio K5b é apresenta siltitos de granulometria variada, entre grãos finos, intermédios e grossos, com uma tonalidade escura esverdeada-acinzentada, que é finamente estratificada transversalmente, e alguns níveis com raras rochas carbonáceas. Aqui verificam-se vários horizontes com ossos de terapsídeos (Verniers *et al.*, 1989; Araújo *et al.*, 2020). A interpretação do ambiente deposicional é de planície aluvial com lagoas, lagos e ilhas com vegetação (Araújo *et al.*, 2020).

O membro superior K5c é formado por uma extensa coluna de rochas sedimentares com sequências fluviais cíclicas, sobretudo arenitos intercalados de grão avermelhado escuro e siltitos, com eventual presença de argilitos e conglomerados e no topo deste membro com vários horizontes finos de nódulos ricos em ferro, alguns dos quais contendo terapsídeos (Verniers *et al.*,1989). A interpretação paleoambiental sugere uma planície de inundação de rio com vegetação e com lagoas alimentadas por água subterrânea de variação sazonal em profundidade e salinidade. Fósseis confirmados desta unidade incluem crânio e elementos do esqueleto de *Endothiodon* (Verniers *et al.*, 1989), dicinodontes de pequeno e médio porte como o *Niassodon mfumukasi* (Araújo *et al.*, 2020), um crânio parcial de gorgonopsídeo (Verniers *et al.*, 1989), bivalves não marinhos e fragmentos de tronco de árvore. No nível mais baixo, "Rocha em 1961 recolheu ossos de répteis, onde Antunes (1975) denominou de" Zona *Endothiodon*" (Verniers *et al.*, 1989). O membro K5c corresponde ao membro mais produtivo e compreende a idade Lopingiano (259,5-251,9 Ma), enquanto que, os membros K5b e Ka correspondem à idade do Guadalupiano (273,01-259,51 Ma) (Araújo *et al.*, 2020). Os espécimes PPM2019-105R e PPM2019-47Z foram recolhidos neste membro.

## 1.4 Aspetos Gerais da Palinologia

O presente ponto apresenta informação complementar relativamente à Palinologia, e, a abundância relativa de palinomorfos, bem como a determinação de palinofácies que serão usados como uma ferramenta para se compreender o contexto ambiental sobre o qual os espécimes estudados estiveram envolvidos, bem como a relação entre os palinomorfos e o seu ambiente deposicional. Para determinar as palinofácies, serão utilizados diagramas baseados em Tyson (1995), uma vez que a sua aplicação permite distinguir uma variedade de ambientes.

A palavra "Palinologia" deriva do grego e tem relação com a palavra latina *pollen*, "pó fino" (Castro, 2006). Foi utilizada para designar o estudo de pólenes e esporos fósseis e atuais (Jansonius & Mcgregor, 1996).

A Palinologia é um ramo da Paleontologia que estuda os palinomorfos que incluem pólenes, esporos, dinoflagelados, quitinozoários e acritarcas. O estudo depende essencialmente da preparação laboratorial (Castro, 2006). Para a sua observação é aplicado um processo de maceração com recurso aos ácidos clorídrico, fluorídrico e nítrico (Jansonius & Mcgregor, 1996; Tyson, 1995; Carvalho, 2001).

O estudo dos palinomorfos fósseis constitui a Paleopalinologia, que estuda o resíduo orgânico obtido por solubilização e eliminação da fase mineral dos sedimentos, parcialmente constituído por palinomorfos, que inclui restos de grupos heterogêneos e de diversos ambientes (bactérias, algas, plantas vasculares, invertebrados e fungos) (Shumilovskikh *et al.*, 2021; Castro, 2006).

Palinofácies compreende o estudo de ambientes deposicionais com base na montagem total de partículas de matéria orgânica (Tyson, 1985).

A análise de palinofácies constitui uma abordagem interdisciplinar, uma vez que todo o conteúdo orgânico da lâmina é analisado e as partículas são vistas como componentes sedimentares que refletem as condições originais na área-fonte e os ambientes deposicionais (Castro, 2006).

### **1.4.1 Palinomorfos**

Palinomorfo é um termo generalizado que compreende microorganismos ou estruturas de parede orgânica, normalmente composta por esporopolenina, quitina ou pseudoquitina, com dimensões aproximadas entre 5 a 500 µm. A esporopolenina, principal componente das paredes dos palinomorfos é, provavelmente, um dos compostos orgânicos mais inertes quimicamente. Os palinomorfos incluem os pólenes, esporos, microorganismos planctônicos, e bentônicos com revestimento celular não mineralizado como os dinoflagelados, algas coloniais, acritarcas, quitinozoários, escolecodontes e fungos (Castro, 2006).

Normalmente recorre-se às características que estes organismos possuem, sobretudo os pólenes e esporos por apresentarem grande resistência à degradação, devido à presença de esporopolenina, o que facilita a preservação enquanto fósseis; possuem dimensões normalmente inferiores a 200 µm, que possibilitam o transporte e a deposição em conjunto

com sedimentos finos; complexidade morfológica como a forma, a estrutura e ornamentação, o que permite distinguir e caracterizar diferentes formas; produção em elevado número, o que facilita a recolha e a elaboração de estudos estatísticos significativos (Tschudy & Scott, 1969; Castro, 2006).

Os palinomorfos podem ser incluídos em três grupos: zoomorfos e fitoclastos, zooclastos e matéria orgânica amorfa. Os zoomorfos e fitoclastos são estruturados e incluem detritos de foraminíferos, fungos e estruturas de plantas como pólen, esporos, cutículas de folhas, estruturas celulares, membranas, fibras ou estruturas com fossos e detritos de algas de baixa reflectância.

A matéria orgânica amorfa não tem estrutura e os zooclastos incluem material não-palinomorfo fragmentário de derivação animal tal como exoesqueleto de artrópodes e graptólitos (Tyson, 1995; Carvalho, 2001).

#### **1.4.1.1 Palinofácies**

O termo “palinofácies” foi inicialmente proposto por Combaz (1964) para descrever a imagem microscópica dos componentes orgânicos total (Carvalho, 2001). Palinofácies compreende o estudo palinológico de toda a matéria orgânica contida num sedimento e que é removida da matriz mineral recorrendo tradicionalmente ao tratamento químico pelo ácido fluorídrico (HF), ácido clorídrico (HCl) e nítrico (HNO<sub>3</sub>) (Riding & Kyffin-Hughes, 2004). Através deste estudo é possível fazer uma caracterização de associações e determinar ambientes através da contagem do material contido em uma amostra de sedimento. Além disso, é possível determinar o grau de alteração e maturação térmica, o potencial de geração de hidrocarbonetos da matéria orgânica, a natureza do ambiente deposicional, como o tipo de acarreio terrestre e condições redox, bem como tendências de transgressão/regressão. De facto, fornece informações diretas sobre a origem e carácter da maior parte das partículas de matéria orgânica (Tyson, 1995).

A palinofácies representa o aspeto da fácies orgânicas que pode ser determinada por estudos palinológicos da matéria orgânica. O conceito de fácies orgânicas abrange todo o conteúdo orgânico de uma rocha sedimentar (Mendonça Filho, 1999). Constitui toda a associação de constituintes orgânicos contidos em um sedimento após a remoção da matriz sedimentar mineral por meio de processos por acidificação (Mendonça Filho *et al.*, 2009). Tyson (1995) definiu como sendo um corpo de sedimento contendo uma associação distinta de

matéria orgânica palinológica que reflete um grupo específico de condições ambientais, podendo ser associada ao potencial de geração de hidrocarbonetos característico.

O estudo de palinofácies será utilizado para identificar tendências de distribuição do conteúdo orgânico bem como distinguir e caracterizar o paleoambiente deposicional da Formação K5.

## **1.5 Motivação, enquadramento e problemática do tema**

Nesta secção é apresentada a relevância em estudar os dicinodontes da Formação K5 do Graben de Metangula, uma região de Moçambique com potencial paleontológico, mas ainda pouco explorada. A motivação central do estudo surge da necessidade de compreender melhor a diversidade morfológica e taxonómica destes sinapsídeos extintos. Embora o registo fóssil de dicinodontes seja abundante em várias regiões das Bacias do Karoo, sobretudo na África do Sul, há ainda pouco conhecimento sobre a fauna presente em Moçambique, particularmente na Formação K5, com fósseis contemporâneos aos do Karoo. O enquadramento do estudo considera o aumento recente de descobertas de fósseis na região, impulsionadas por projetos como o PaleoMoz, que identificou novas espécies e forneceu uma visão mais detalhada sobre a anatomia e filogenia dos dicinodontes. Este avanço permitiu o uso de novas tecnologias, como a radiação de sincrotrão, e técnicas de tomografia, também utilizadas neste trabalho, o que amplia o conhecimento sobre as características morfológicas desses animais. A problemática reside na escassez de informações paleoambientais e na falta de uma caracterização mais detalhada dos processos de deposição que influenciaram a preservação destes fósseis. Além disso, as condições ecológicas que permitiram a diversidade de dicinodontes na região ainda são pouco compreendidas. Este trabalho propõe preencher algumas dessas lacunas através da análise filogenética com recurso a técnicas de segmentação e análise palinológica, que ajudarão a entender a relação entre a fauna de dicinodontes e o paleoambiente.

## **1.6 Objetivos**

Esta dissertação centra-se no estudo de dois novos crânios de dicinodonte recolhidos em 2019 pelo projeto PaleoMoz, na Formação K5 do Graben de Metangula, um dos membros do Supergrupo do Karoo na província de Niassa. Os espécimes, PPM2019-105R e PPM2019-

47Z, foram submetidos a tomografia por radiação de sincrotrão para posterior segmentação, descrição anatômica, identificação taxonômica e análise filogenética. Fez-se também a análise palinológica, de forma a caracterizar o ambiente deposicional e propor uma interpretação paleoambiental dos sedimentos que constituem a Formação K5.

Simultaneamente, obtendo resultados palinológicos positivos, e considerando que tal domínio representaria um complemento valioso devido a inexistência de informação paleoambiental do geossítio, foi feito o estudo das palinofácies.

## **1.7 Revisão bibliográfica**

A revisão bibliográfica concentrou-se na análise de fontes científicas incluindo artigos científicos, livros, teses de Doutorado e dissertações de Mestrado. A pesquisa concentrou-se em estudos relacionados com a geologia da Formação K5, anatomia, biologia e filogenia de dicinodontes, bem como em estudos relacionados com a Palinologia e em como aplicar a metodologia de acordo com o tipo de amostra existente. Esta recolha bibliográfica forneceu uma base para a compreensão das características anatômicas do crânio dos espécimes, permitindo a identificação taxonômica e análise filogenética subsequente.

## **1.8 Resumo das Metodologias Utilizadas**

O presente estudo faz a descrição anatômica comparativa de dois crânios PPM2019-105R e PPM2019-47Z, seguida da determinação taxonômica através de técnicas de segmentação, com recurso à radiação de sincrotrão. O processo de segmentação permitiu a diferenciação das estruturas ósseas ao atribuir cores distintas para cada osso, facilitando a visualização e destacando as diferentes partes anatômicas. Além disso, o ajuste de contraste e luminosidade realçou a separação entre os ossos e a matriz envolvente, permitindo que o software identificasse e distinguisse com maior precisão essas estruturas. O estudo foi complementado com uma análise palinológica do sedimento de um dos espécimes, sendo que três fases foram considerados respetivamente à amostragem, consistindo na retirada de sedimento com o uso de um micromartelo pneumático, seguido da preparação laboratorial, que consistiu na desagregação mecânica da amostra com um martelo, eliminação da fração mineral através de tratamentos químicos, limpeza, concentração de resíduo orgânico e

crivagem, e por último, a montagem de lâminas delgadas para observação e estudo ao microscópio ótico.

## **1.9 Apresentação dos Resultados Principais**

Os principais resultados deste estudo incluem a criação de um modelo 3D dos espécimes PPM2019-47Z e PPM2019-105R, utilizando dados de tomografia por radiação de sincrotrão, o que permitiu identificar características anatômicas dos crânios não observáveis através da tradicional observação anatômica exterior. A análise filogenética demonstrou que ambos os espécimes estão intimamente relacionados ao gênero *Dicynodontoides*, com um alto valor de suporte Bremer (91) e Bootstrap (98%), que reflete a robustez da relação inferida. O valor de Bootstrap indica que, em 98% das repetições do processo de resampling, a mesma afinidade filogenética foi sustentada, sugerindo uma elevada confiança na afinidade com gênero *Dicynodontoides* e na família *Kingoriidae*. Além disso, a análise palinológica do sedimento identificou 328 partículas orgânicas com contagens até 200 resíduos orgânicos ou até à observação de duas lâminas delgadas, através de processos padrão de tratamento palinológico, indicando um ambiente deposicional caracterizado por vegetação densa e condições de grande humidade.

## **1.10 Sinopse da Tese**

Nos capítulos seguintes, a dissertação baseia-se na descrição detalhada dos métodos utilizados para obtenção dos resultados, incluindo a segmentação anatômica do crânio dos espécimes e procedimentos utilizados durante a fase laboratorial da preparação das amostras palinológicas (Capítulo 2). No Capítulo 3 são apresentados os resultados das análises, nomeadamente a descrição anatômica, resultados da análise filogenética, discutindo-se a sua taxonomia, e explora os resultados da análise palinológica, interpretando os achados no contexto do ambiente deposicional da Formação K5. Por fim, as conclusões do estudo são expostas no Capítulo 5, destacando as contribuições na área e propondo direções para futuras pesquisas.

## METODOLOGIA

Os espécimes estão envolvidos numa concreção hematítica (Fig. 2.1) e para se perceber a sua morfologia interna, foram submetidos a um scan por radiação de sincrotrão evitando danos potenciais durante a preparação mecânica e proporcionando assim um procedimento não-destrutivo para compreender a anatomia dos ossos dentro da concreção. Isto deve-se à natureza delicada dos espécimes e à matriz densa que consiste numa concreção de óxido de ferro.



10mm

Figura 2.1- Concreção hematítica contendo o espécime PPM2029-105R.

Posteriormente, recorreu-se ao software de processamento de imagens Dragonfly e o resultado obtido foi um modelo em 3D de cada um dos espécimes. Foi atribuída uma coloração diferente de forma arbitrária, de modo a distinguir-se cada uma das estruturas segmentadas. Os ossos partilhados entre os espécimes têm o mesmo código de cores padronizadas. Para

estruturas adjacentes, foram selecionadas cores com maior contraste entre si, de forma a otimizar a sua visualização. As fotografias geradas ao longo deste trabalho foram feitas utilizando o mesmo software e as pranchas de figuras, utilizando o Adobe Illustrator 2020 versão CC 27.0.

Recorreu-se à análise filogenética pelo TNT e o Mesquite foi usado para organizar e analisar dados comparativos. O TNT é usado para encontrar a árvore filogenética mais parcimoniosa, ou seja, a árvore com o menor número de mudanças evolutivas, de forma a perceber as relações evolutivas dos espécimes estudados e determinar a sua taxonomia.

Para complementar o estudo, recorreu-se à análise palinológica, na qual foram retiradas 30g de sedimento da concreção hematítica contendo o PPM2019-105R. A amostra de sedimento foi processada em laboratório para concentrar os palinóforos. Esse processo envolveu a remoção de minerais e matéria orgânica indesejada. Foi usado tratamento químico com ácido fluorídrico e ácido clorídrico para dissolver e desagregar os elementos que incluem minerais e matéria orgânica indiferenciada. A concentração dos palinóforos conseguida pode diferir significativamente do conteúdo e da concentração original da rocha, uma vez que há perdas ao longo dos processos de preparação das amostras (Castro, 2006). Técnicas de filtração e centrifugação foram usadas para separar o resíduo orgânico da matriz sedimentar e na sequência, foram montados em lâminas delgadas para observação microscópica.

O material orgânico foi identificado e contado através do uso do microscópio ótico, e a sua identificação foi baseada na morfologia dos grãos como o tamanho, forma, ornamentação da superfície e estrutura das paredes. Os dados obtidos foram interpretados para inferir aspetos sobre caracterização de associações baseadas em Tyson (1995).

## 2.1 Tomografia por Radiação por Sincrotrão

Os crânios foram scaneados no European Synchrotron and Radiation Facility, Grenoble, França, na linha de feixe BM18 (Duhamel et al., 2025a), uma nova linha de feixe de microtomografia de amplo campo (Tafforeau et al., 2021). A configuração da linha de feixe foi para tomografia micro-computadorizada de raios X de sincrotrão com contraste de fase de propagação, com um feixe branco filtrado, com o tamanho de voxel e energia otimizados no diâmetro e densidade do crânio para alcançar a resolução ideal para a imagem completa dos crânios. Além disso, os fósseis foram scaneados em tetra-aquisição, onde o centro de rotação foi deslocado duas vezes para criar quatro imagens de radiografia sobrepostas para aumentar o tamanho das imagens reconstruídas finais (Carlson et al., 2011). O PPM2019-105R e o

PPM2019-47Z foram scaneados na BM18 num tamanho de voxel isotrópico de 23.08  $\mu\text{m}$  a 148.8 keV (Cau et al., 2017).

## 2.2 Segmentação e Pós-Processamento de Imagem

O software utilizado para a segmentação e processamento das imagens foi o Dragonfly (versão 2022.2, Build 1409). Os modelos tridimensionais resultantes foram segmentados manualmente e foram atribuídas cores para destacar diferentes estruturas e volumes. A primeira camada atribuída automaticamente onde deve ser preparada a imagem, de maneira a que seja possível diferenciar o osso da matriz, através da identificação e classificação dos pixels da imagem, com base no material que este representa. No menu "Main", o submenu window leveling (Fig. 2.2) foi usado para retirar o ruído da tomografia como um todo e ajustar o contraste e a luminosidade para destacar recursos importantes das tomografias, ajustando entre Opacity e Gamma de forma a arranjar um equilíbrio no contraste e melhorar a diferenciação entre a matriz e os ossos. No submenu layout (Fig. 2.2) foi possível selecionar o tipo de vista de quatro ecrãs de maneira a visualizar diretamente a imagem 3D em simultâneo com os ecrãs de segmentação nos diferentes planos de orientação X, Y e Z.

Passando a segmentação, fora do ecrã 3D, clicando em um dos ecrãs de segmentação 2D à escolha, foi selecionado o menu "Segment", seguindo para o submenu ROI Tools- Basic- New (New Region of Interest) (Fig.2.3) para a atribuição de novas camadas com diferentes cores, representando diferentes ossos. Ainda no mesmo submenu ROI Tools- Range- Define range (Fig. 2.3) para isolar e destacar o material para a coloração. Este comando é indispensável para dar sequência à segmentação, uma vez que define uma escala de intensidade sobre a visualização 2D dos valores de dados de imagem selecionados, sendo destacado numa cor constante, normalmente destacada a vermelho, significando que, qualquer voxel que corresponda a um valor fora da faixa não será selecionável ou afetado por qualquer operação aplicada. No submenu ROI Painter- 2D view tools foi selecionado Single slice e Multi Slice em alternância sobre o Round brush (Fig.2.3) para pintar efetivamente e obter uma segmentação mais rápida e eficiente tanto em múltiplas camadas, como em camadas singulares. Esta configuração permite pintar múltiplas tomografias em simultâneo ou corrigir peças finais de transições abruptas. Para uma visualização dos ossos em 3D com maior definição e realismo foi selecionado o 3D presets- Presets- Bones 4 do submenu Data Properties and Settings (Fig. 2.4).

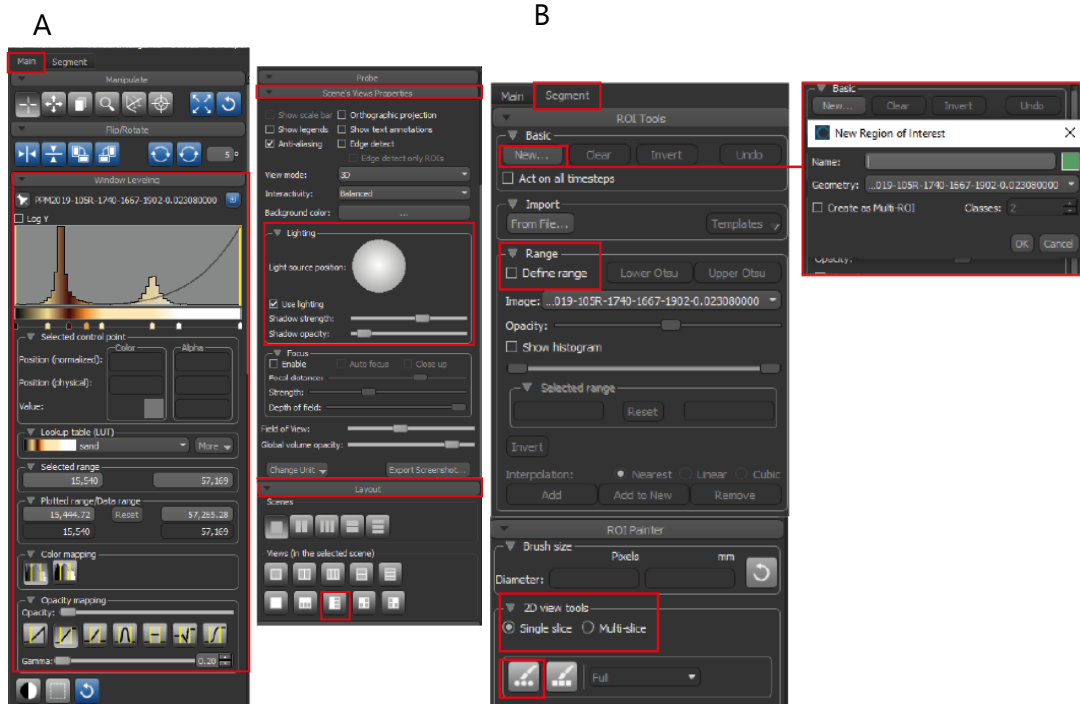


Figura 2.2- Ilustração da seleção dos comandos no software Dragonfly durante a fase de preparo da tomografia antes de iniciar o processo de segmentação. A- Main- Window leveling, interagindo com Opacity/ Gamma para ajuste de contraste para diferenciar os materiais matriz/osso; Scene's View Properties- Lighting para ajuste de luminosidade e Layout para selecionar o modo de vista do ecrã e B- seleção dos comandos para subsequente segmentação. Segment- ROI Tools- New para criar uma nova camada ou região de interesse, seguida da nomeação e seleção da cor pretendida; Range- Define range para definir uma escala de valores, para que valores

fora da faixa selecionada não sejam afetados pela operação de coloração; ROI Painter- 2D View tools- Single slice/Multi Slice- Round brush para pintar as tomografias de forma singular ou múltipla.

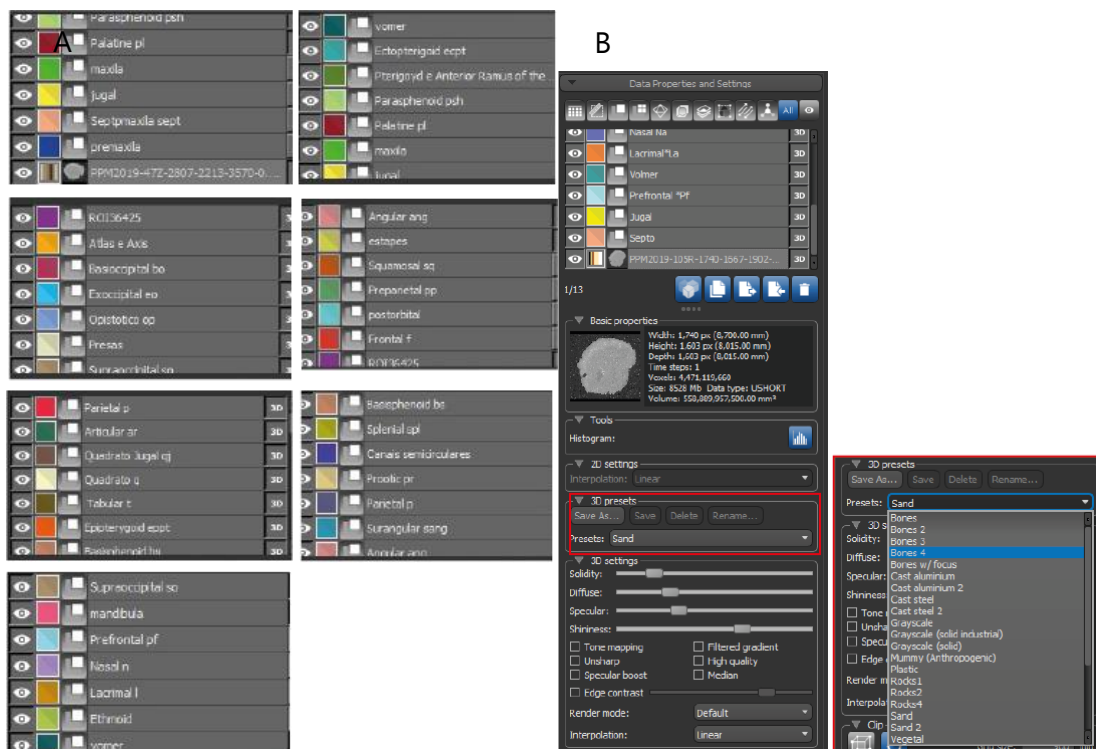


Figura 2.3- A- Cores atribuídas a cada um dos ossos visíveis em 3D no *software Dragonfly*. Para cada cor foi criada uma nova camada de forma a separar cada elemento do crânio e ser possível a visualização de cada um deles de forma individual e B- Ilustração da seleção dos comandos no *software Dragonfly* para visualização dos ossos em 3D com maior definição. *Data Properties and Settings- 3D presets- Presets- Bones 4*.

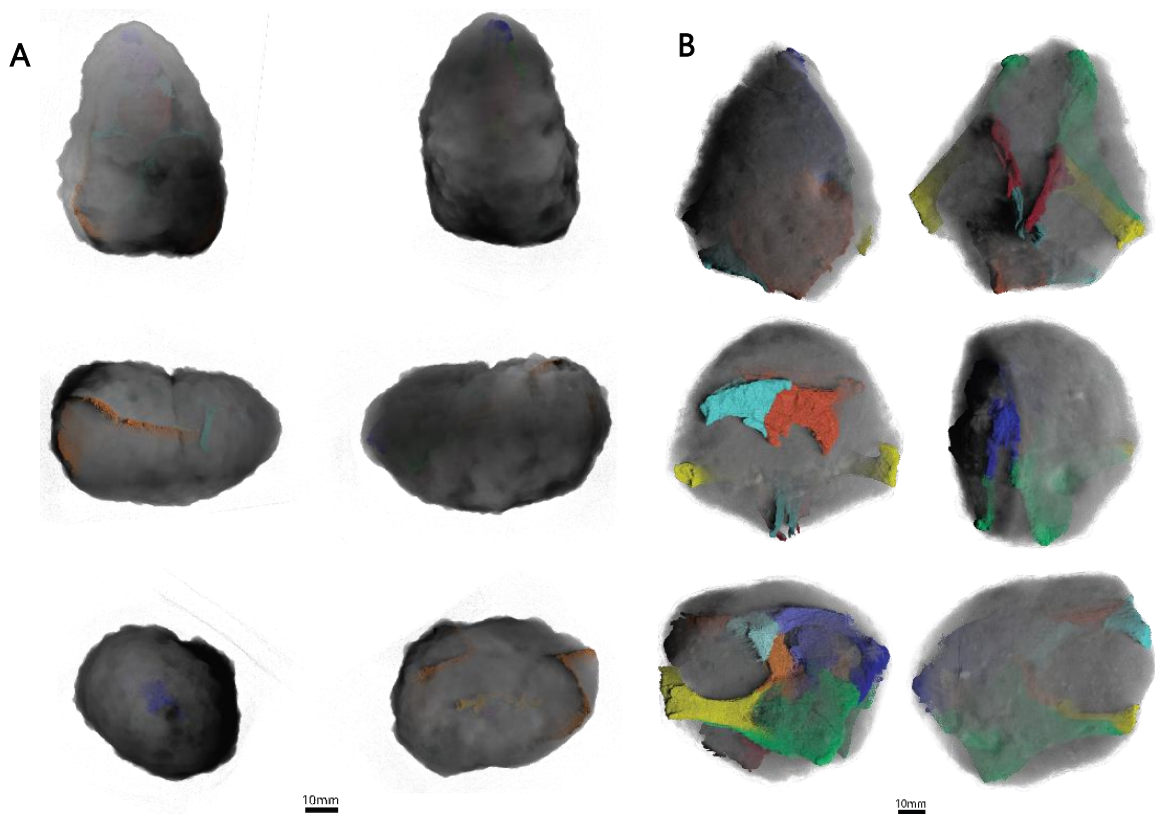


Figura 2.4- Ilustração do crânio correspondente a cada um dos espécimes dentro da concreção hematítica. A- PPM2019-47Z e B- PPM2019-105R em vistas anterior, posterior, dorsal, ventral, lateral direita e lateral esquerda. Fotografias obtidas através do software Dragonfly.

## 2.3 Análise Filogenética

A análise filogenética foi efetuada pela adição de caracteres discretos e contínuos correspondentes aos espécimes PPM2019-105R e PPM2019-47Z à matriz pré-existente recente de Kammerer e Ordoñez (2021) ao conjunto de dados de Liu (2021), Angielczyk *et al.*, (2021) e de Macungo *et al.*, (2023) por meio da codificação de 200 caracteres discretos e 16 caracteres morfométricos contínuos. Os caracteres discretos são definidos por um conjunto de estados-caracter, sendo que, a sua codificação (0, 1 ou outros números naturais) é determinada a partir da presença ou ausência de características morfológicas (ou condições diferentes no caso do estado-caracter ser diferente de 0 ou 1). Em situações onde há ausência, má preservação do espécime ou dificuldade na determinação do estado-caracter específico, utilizou-se um "?" para codificar e indicar incerteza sobre determinada característica (Kitching *et al.*, 2003). Os caracteres morfométricos contínuos foram determinados através de medições feitas nos ossos (Kitching *et al.*, 2003). Para a adição e edição dos caracteres na matriz foi utilizado o software Mesquite (versão 2.75, Build 564). Em seguida, a análise filogenética foi

conduzida no software TNT (Tree Analysis Using New Technology) para obter a árvore filogenética mais parcimoniosa, através do cálculo de suporte utilizando o método de resampling (Goloboff *et al.*, 2008).

Os valores de suporte de grupo e o índice Bremer, que mede a robustez dos nós numa árvore filogenética, foram calculados utilizando o script "aquickie.run" no TNT. Esse script fornece informações sobre a robustez dos cálculos da árvore filogenética. Um valor de Bremer mais alto indica que mais passos são necessários para fazer colapsar um nó, o que sugere maior estabilidade e significa que o nó é estável e resistente a pequenas mudanças nos dados filogenéticos (Bremer, 1994). Além disso, o método de Resampling também foi utilizado para reamostrar os dados e verificar a robustez dos nós (Felsenstein, 1985).

## **2.4 Preparação de Amostras para Análise Palinológica**

### **2.4.1 Amostragem**

Foram retirados 30 g de sedimento do bloco hematítico que continha o PPM2019-105R, com um micro-martelo pneumático HW 322. A bancada e todo o material de trabalho foi preparado sob condições de assepsia para garantir a integridade dos resultados sem que houvesse contaminação.

Houve necessidade de quebrar o sedimento com um martelo (Fig. 2.5- A e B) através da desagregação mecânica, de forma a obter-se uma granulometria mais fina, garantindo que os ácidos penetrassem para além da camada exterior da matriz. De seguida, o sedimento foi pesado numa balança.

### **2.4.2 Tratamento Químico**

As etapas do tratamento laboratorial efetuadas no laboratório de Paleontologia no DT Nova FCT, seguiram-se com o objetivo de desagregar a amostra, remover a fase mineral, limpar e concentrar os palinórfos, e preparar para a análise e observação ao microscópio, tendo-se como propósito isolar os palinórfos da matriz e então concentrá-los e apresentá-los em condições pristinas, evitando quaisquer modificações de forma, tamanho, preservação e contaminação (Riding & Kyffin-Hughes, 2004).

O sedimento foi transferido para um copo de plástico e adicionado ácido clorídrico a 37% (HCl), de forma a eliminar a componente mineral da amostra, sobretudo os carbonatos. Este procedimento inicial serve para testar, através de reações químicas, se a amostra contém

ou não carbonatos. Uma vez identificados, são eliminados por efervescência (Castro, 2006). Neste caso o ácido clorídrico foi adicionado a um sedimento que continha carbonatos, levando à ocorrência de uma reação química, que resultou na liberação de dióxido de carbono e na dissolução de minerais carbonatados. Uma vez que a amostra fez efervescência perante adição de ácido clorídrico, foi deixada em repouso por uma hora, e durante esse tempo adquiriu uma tonalidade avermelhada resultante do óxido de ferro. O óxido de ferro é indicador de má preservação e, havendo oxidação, há também decomposição da matéria orgânica, ou seja, pouca preservação de palinóforos (Meyers, 2007).

Foi realizada uma lavagem com a adição de água destilada. Após quatro horas, o sedimento depositando-se no fundo do copo, e, de seguida, foi realizada a primeira decantação. O ácido clorídrico também previne contra a proliferação de fungos e bactérias.

Foi realizada a mudança do copo de plástico para um copo de teflon, resistentes ao ácido fluorídrico, para a adição de 51-55% de ácido fluorídrico (HF). O HF é utilizado para eliminar os silicatos, ou seja, a componente mineral derivada do quartzo e outros minerais siliciosos (Castro, 2006), deixando a matéria orgânica intacta. O efeito do HF teve duração de aproximadamente quatro horas, tempo de assentamento do sedimento na base do copo.

A finalidade deste tratamento intercalado entre HCl e HF serviu para que a componente mineral não obstruísse a visualização de palinóforos ao microscópio, ou seja, enquanto que estes componentes eliminam a matéria mineral, não danificam significativamente a matéria orgânica, permitindo a observação detalhada das partículas orgânicas. Durante todo o procedimento laboratorial, o tratamento da amostra foi feito estritamente com equipamento de proteção individual nomeadamente, luvas de borracha, óculos de proteção, máscara, bata e roupa de mangas compridas, manipulação em hotte e algumas medidas de segurança, tal como dar a conhecer a alguém que a utilização de HF estava a ser feita, por ser altamente corrosivo, tóxico e poder causar queimaduras severas e profundas, além de ser perigoso por inalação.

De seguida, o copo foi colocado no agitador durante quatro horas, facilitando a desagregação do material e libertando o sedimento para a coluna de água. Posteriormente foi feita a decantação do HF e mais uma adição de HCL, esperou-se uma hora e repetiu-se o processo de adição de água destilada seguida da decantação até que o resíduo estivesse neutralizado para que não houvesse contaminação. Sucessivas lavagens foram feitas com decantação de quatro em quatro horas até a eliminação total dos ácidos, de forma a obter-se a transparência da água.

O processo seguinte foi a crivagem do material em crivos de malha 125  $\mu\text{m}$  e de 15  $\mu\text{m}$  de forma a selecionar partículas de tamanho idêntico, remover impurezas e outras partículas indesejadas, nomeadamente argilas e pequenos fragmentos vegetais inferiores a 15  $\mu\text{m}$  e megasporos superiores a 125  $\mu\text{m}$ , e dessa forma garantir que a amostra fosse mais homogênea. Todas as partículas que caíssem no crivo de malha 125  $\mu\text{m}$  para o copo eram as aproveitadas e todas as partículas que ficassem dentro no crivo de malha 15  $\mu\text{m}$  eram as guardadas. No crivo de malha 125  $\mu\text{m}$  o que se obteve foram fitoclastos, ou seja, restos de raízes, membranas grandes e restos vegetais que ficaram no crivo e posteriormente eliminados. No crivo de malha 15  $\mu\text{m}$  foram eliminadas as argilas, silicatos e todo o material de pequena dimensão. Antes da transferência de um crivo para o outro e após cada utilização, tanto os crivos como os copos foram limpos numa panela de ultrassons durante 10 minutos.

No final desta fase, houve necessidade de se recorrer a mais uma lavagem para eliminar a restante argila acumulada.

### **2.4.3 Montagem de Lâminas Delgadas**

Na primeira parte deste processo, as lâminas e as lamelas foram limpas com papel higiénico humedecido em álcool, de forma a retirar toda a gordura contida. De seguida usou-se sobre uma placa de aquecimento a aproximadamente 50°C para eliminar os líquidos. Posteriormente, foram colocadas algumas gotas do resíduo resultante do processo anterior sobre uma lâmina com a ajuda de uma pipeta descartável para evitar contaminações posteriores. Espalhou-se o resíduo com a pipeta e deixou-se secar sobre a placa de aquecimento. De seguida utilizou-se um goblet de glicerina derretida a priori para colar a lâmina à lamela, conferindo ao mesmo tempo uma cor transparente com um índice de refração adequado à fotografia e microscopia, e por possuir substância antifúngica e antibiótica, que impede a proliferação de fungos e bactérias. Posteriormente, depois das lâminas serem retiradas da placa de aquecimento e arrefecerem, o excedente da glicerina foi escovado com uma escova de dentes humedecida em água e as preparações definitivas foram seladas com verniz transparente nas bordas da lamela para a fixação da mesma à lâmina.

### **2.4.4 Análise Qualitativa**

A análise quantitativa consistiu na identificação e registo da matéria orgânica das duas lâminas delgadas. Uma vez preparadas e devidamente etiquetadas, recorreu-se à observação

das mesmas no microscópio ótico Leica DM 2500 Led com anexação de câmera Flexa Cam C3 no Departamento de Ciências da Terra, Campus da Caparica, Universidade Nova de Lisboa.

### **2.4.5 Análise Quantitativa**

A análise quantitativa teve como base a contagem padrão de 200 palinórfos para cada lâmina. Esta análise serviu de base para determinar a distribuição dos palinórfos. O número de palinórfos a ser contado é um tema controverso e alguns autores seguem as diretrizes propostas por Chang (1967), que demonstrou estatisticamente que, quanto maior o número de indivíduos contados, mais representativa é a amostra. No entanto, como observado por outros autores (Lana, 1997; Hashimoto, 1995), “quando mais de 100 palinórfos são contados, a variação padrão não é significativamente afetada”. Além disso, de acordo com Chang (1967), o número mínimo de indivíduos a serem contados por amostra é de 30, portanto, utilizarei essa abordagem neste estudo.

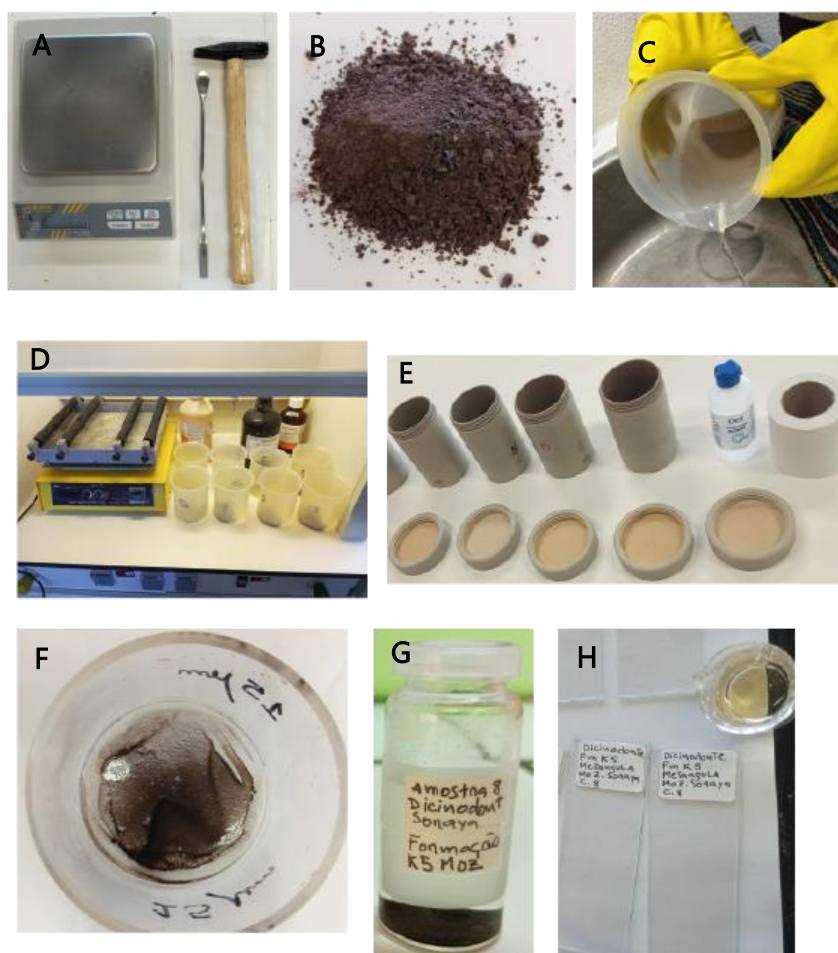


Figura 2.5- Metodologia e alguns materiais usados desde a desagregação mecânica da amostra até a montagem das duas lâminas resultantes de 30g de sedimento retirados da concreção hematítica. A, balança, espátula e martelo; B, sedimento desagregado por força mecânica; C, decantação da água destilada; D, agitador à esquerda, copos contendo sedimento em tratamento químico à direita e substâncias químicas HCL e HF ao fundo, dentro da hotte; E, copos de teflon, álcool e papel; F, crivo de malha de 15 µm contendo resíduo pretendido; G, frasco de amostra preparado; H, lâminas delgadas preparadas em baixo e glicerina derretida em cima.

## RESULTADOS

### 3.1 Descrição Anatômica Comparativa

A descrição anatômica consiste na identificação de determinadas características e acidentes ósseos que possam ser usadas como referência, de acordo com a localização, morfologia, orientação, relevo e contactos com outros ossos (Cox, 1959). Estas características são descritas com base nos planos anatómicos: sagital, coronal e horizontal, bem como a sua posição anatômica: dorsal, ventral, posterior, anterior, lateral direito e esquerdo.

A descrição anatômica que se segue corresponde aos espécimes PPM2019-105R que compreende a porção anterior do crânio e, PPM2019-47Z que compreende o crânio completo e mandíbula, bem preservado e articulado.

Em termos de conservação, o PPM2019-105R encontra-se muito bem preservado, apesar de apenas a parte anterior do crânio se encontrar presente e a parte lateral direita estar em falta, o que impossibilita a análise de alguns caracteres diagnósticos observáveis apenas na parte medial e posterior do crânio. O PPM2019-47Z compreende um crânio completo com grau de preservação bom, embora com baixa densidade óssea em algumas zonas, nomeadamente na zona do processo zigomático e na parte anterior do crânio, na pré-maxila, maxila e septomaxila. Este espécime exhibe também um alto grau de coossificação nas zonas do palato, na parte posterior da mandíbula entre o articular, o quadrado e o quadratojugal, em toda a parte anterodorsal do basicrânio, entre os tabulares, interparietal, parietal, e no contacto entre o pós-orbital e o escamoso, e na porção anteroposterior, nomeadamente o proótico, opistótico e exoccipital.

O elevado grau de coossificação aliado à pouca densidade óssea dificultam a observação precisa de algumas suturas, depressões ou saliências e podem comprometer, por vezes, a interpretação da morfologia do espécime no modelo 3D e a sua taxonomia. Além disso, o

PPM2019-47Z apresenta um moderado grau de deformação postmortem em toda a região dorsal, com uma angulação mediolateral que também pode comprometer a interpretação de algumas estruturas anatómicas (Fig. 3.1-A e B).

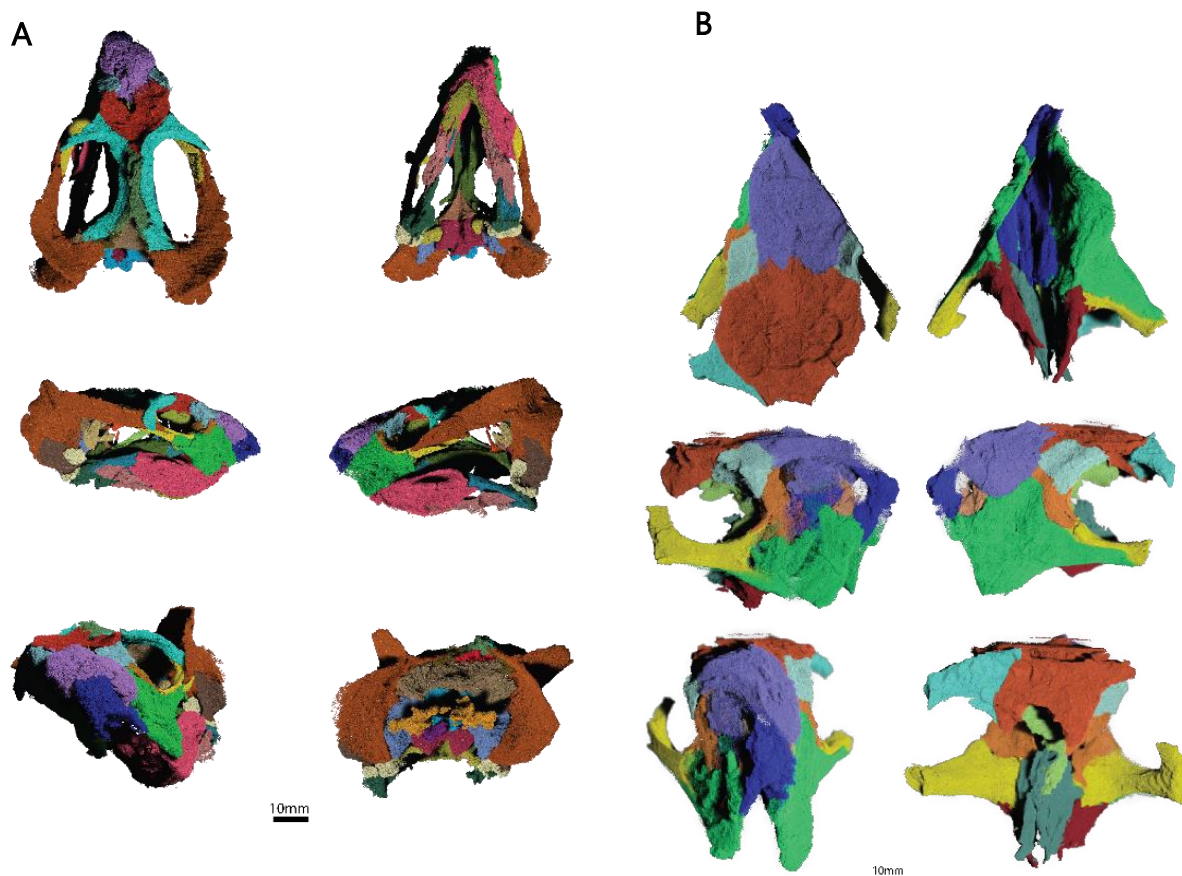


Figura 3.1- Modelo 3D dos espécimes segmentados. A, PPM2019-47Z e B, PPM2019-105R em vistas dorsal, ventral, lateral direita, lateral esquerda, anterior e posterior. Diferença na coloração associada a cada um dos ossos apresentados na descrição anatómica.

### 3.1.1 Região do Teto Craniano

Abaixo segue a descrição anatómica da região do teto craniano (Fig. 3.2) incluindo a localização, preservação, morfologia, contactos entre os ossos, bem como os processos e estruturas associadas.

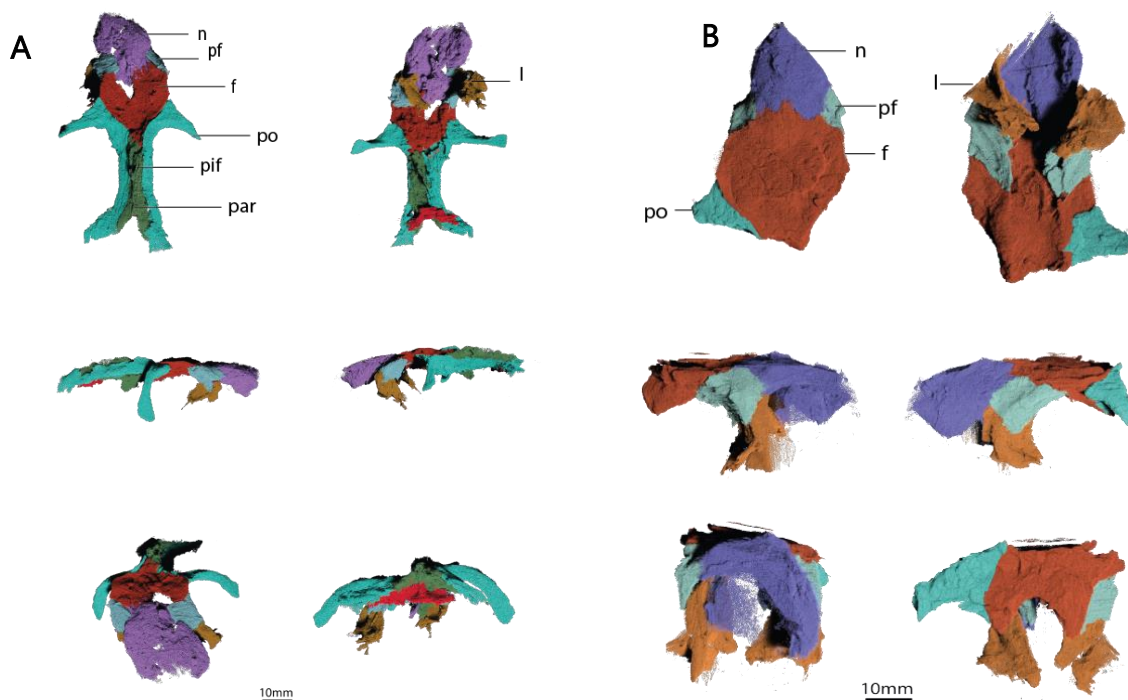


Figura 3.2- Região do teto craniano. A, PPM2019-47Z e B, PPM2019-105R nas diferentes vistas anatômicas. f- frontal; l- lacrimal; n- nasal; par- parietal; pf- pré-frontal; po- pós-orbital.

### Nasal

O nasal (na) é um osso com uma forma oval em vista dorsal e representa um dos ossos que compõem o teto do crânio anteriormente, posterior ao processo ascendente da pré-maxila (pm), limitado pelo pré-frontal (pf) lateralmente. Conecta posteriormente com o frontal (f) através de uma sutura interdigitada e contacta com a maxila (m) nas suas margens ventrolaterais. Os dois espécimes apresentam bossas nasais pouco proeminentes, formando apenas uma pequena elevação que ocorre ao longo da superfície dorsal, que não se destaca de forma significativa, tal como no *Dicynodontoides recurvidens* e *Kingoria nowacki*, com elevações pequenas ao longo do osso nasal, onde essas estruturas são pouco salientes. Isto contrasta com, por exemplo, *Oudenodon bainii* com bossas nasais pareadas arredondadas e salientes (Angielczyk *et al.*, 2013; Siteo, 2023). No PPM2019-47Z o nasal encontra-se muito distorcido e com uma fratura bem visível na zona medial em vista dorsal, enquanto que no PPM2019-105R esse elemento encontra-se bem preservado, com exceção da lateral direita, mas ainda assim, possibilitando a observação desta estrutura.

### Pré-frontal

O pré-frontal (pf) é um osso que se projeta a partir da região anterior do crânio, com uma aparência de “asa” e faz parte da superfície lateral do crânio em vista dorsal, contribuindo para a margem anterior da órbita. Contacta o nasal anterolateralmente, o frontal posterolateralmente e o lacrimal na superfície ventrolateral do crânio em vista lateral, contribuindo para a formação do limite superior da cavidade ocular. Apresenta uma margem proeminente e angulada na sua extremidade lateral observável nos dois espécimes, formando uma crista subtil ao longo da margem da órbita, bem visível em vista posterolateral. Esta estrutura é semelhante à observada em *Kingoria nowacki*, também com uma contribuição significativa para a margem da órbita, apresentando, no entanto, a projeção lateral menos acentuada comparativamente aos espécimes. Em *Kingoria nowacki* a projeção é mais suave e a transição para o frontal é menos abrupta, criando uma aparência mais arredondada nas bordas da órbita. Esta característica no pré-frontal pode, no entanto, estar parcialmente relacionada à deformação tafonómica ou à compressão litostática sofrida pelos espécimes, particularmente o PPM2019-47Z, que apresenta deformação mediolateral do crânio. Essas forças podem ter alterado a morfologia original do osso, acentuando a sua angulação, considerando-se a possibilidade de que essas projeções não sejam completamente anatómicas. Em comparação a *K. nowacki*, o pré-frontal exibe algumas semelhanças estruturais, com uma margem lateral proeminente, mas com uma projeção lateral menos pronunciada, resultando numa órbita com bordas mais suaves, ao passo que, em *Dicynodontoides recurvidens*, o pré-frontal é mais estreito e menos angulado, formando uma faixa menos definida.

### **Lacrimal**

O lacrimal (la) é um osso que, juntamente com o pré-frontal, forma a margem anterior e ventral da cavidade orbital e está localizado na porção anterodorsal da órbita. Apresenta uma forma côncava, mas não muito significativa, que contribui para a formação da estrutura da órbita. Normalmente, este elemento é composto por dois processos, um que se estende anteriormente e um que se estende posteriormente e são essas projeções que formam parte da margem anterior da órbita. No caso dos espécimes em estudo, essas projeções não são muito proeminentes, tal como observado em outros membros da família Kingoriidae, sobretudo *Kingoria nowacki* (Cox, 1959), *Dicynodontoides recurvidens* e *Dicynodontoides parringtoni* que apresentam uma estrutura mais simplificada, onde o osso não é caracterizado por extensões complexas.

No PPM2019-105R apresenta-se melhor preservado na sua extensão lateral esquerda. Este elemento conecta-se ao jugal em vista posterior no interior da órbita e constitui parte do teto do átrio da maxila, conectando-se com a mesma ventrolateralmente e o pré-frontal dorsalmente. Apresenta um fóramen lacrimal bem visível na sua extensão dorsomedial, junto ao contacto com o pré-frontal tanto no PPM2019-105R como no PPM2019-47Z.

### **Frontal**

O frontal (fr), juntamente com o nasal, é um dos ossos que compõem a maior parte do teto craniano. Em vista dorsal, possui uma forma afunilada que se dirige posteriormente, no sentido do contacto com o parietal (p). Esta característica é semelhante ao observado em *Kingoria nowacki*. A borda posterior que delimita o frontal e o pós-orbital é bem visível em ambos os espécimes. Em comparação com *Kingoria nowacki*, o frontal dos espécimes parece ter uma margem lateral mais angulada, sendo mais provavelmente relacionado com as deformações tafonómicas sofridas durante a fossilização. Na sua extensão lateral, contribui para a formação do bordo dorsal das órbitas, anteriormente contacta com o nasal, está limitado lateralmente com o pós-orbital e ventralmente com o etmóide. No PPM2019-105R é possível observar a sutura entre o nasal e o frontal, que no PPM2019-47Z aparenta estar fundida. Nos dois espécimes a borda posterior que delimita o frontal e o pós-orbital é bem visível e ligeiramente encristada.

### **Pós-orbital**

O pós-orbital (po) é o elemento que delimita duas aberturas importantes no crânio dos dicinodontes, nomeadamente a órbita posteriormente e a temporal anterior medialmente (Angielczyk & Kammerer, 2017). Esta contribuição do pós-orbital nas duas aberturas, consiste em dois processos distintos: a barra pós-orbital anterior, e um processo direcionado posteriormente que contribui para a região intertemporal do crânio a barra temporal (Angielczyk *et al.*, 2017). Enquanto que a barra pós-orbital desce verticalmente para contactar o jugal e o ramo zigomático do escamoso, a barra temporal estende-se anteroposteriormente para contactar o parietal. O processo direcionado posteriormente contacta o parietal lateralmente e forma a margem medial da fossa temporal. Este processo intertemporal que contribui para o teto do crânio é ligeiramente elevado em forma de crista e no meio destas, encontra-se o parietal na zona mediana. No PPM2019-105R apenas está preservada a parte anterior deste osso, no sentido posterior ao frontal. Nem a barra pós orbital anterior, nem a barra temporal se encontram preservadas enquanto que no PPM2019-47Z, o

pós-orbital assenta no jugal no lado lateral esquerdo, sobrepondo-se ao processo dorsal do jugal, e devido a compressão, no lado lateral direito, este osso encontra-se desviado da sua orientação, para fora do crânio, na matriz. Neste espécime, a superfície dorsal do pós-orbital contribui para uma crista suave que estende-se ao longo da margem medial da fossa temporal. Esta crista pode ser robusta e ornamentada, como observado no *Dicynodon lacerticeps* (Keyser, 1973), no entanto, a morfologia do pós-orbital do PPM2019-47Z, apesar de distorcida, alinha-se com a morfologia observada no *Kingoria nowacki*, também com uma barra temporal menos desenvolvida ou uma estrutura robusta.

### **Parietal**

O parietal (par) é um osso localizado na região intertemporal do crânio, afunilado na sua extremidade anterior e bifurcado na sua extremidade posterior. Contacta com o frontal anteriormente e lateralmente com as barras intertemporais do pós-orbital. A barra intertemporal apresenta uma exposição mediana estreita semelhante a uma crista do parietal cercada por órbitas estreitamente compridas e expandidas transversalmente, com o fóramen pineal saliente dentro da crista, aproximadamente no centro do parietal. Ao redor do fóramen pineal, os parietais formam cristas laterais em forma de "lábio".

O parietal estende-se ventralmente e forma o teto da cavidade craniana. O foramen está localizado na zona anterior deste elemento, e entende-se que tenha uma forma oval, mas encontra-se muito deformado, no entanto, observando-se ainda uma estrutura saliente ao redor do foramen. Em vista lateral o parietal tem continuidade vertical de sentido descendente e forma a parte anterior da parede da caixa craniana (Cox, 1958). Em vista ventral contacta com o processo ascendente do epipterygoid, contactando o supraoccipital posteriormente. Durante o processo de segmentação, esta foi uma zona extremamente desafiante e complexa, com fragmentação e grau de ossificação alto entre o pré-parietal, parietal, interparietal, tabulares pós-orbital e epipterygóide, dificultando a distinção dos limites de cada um dos ossos. Tal como *Dicynodontoides* (Cox, 1959, 1958), o parietal do PPM2019-105R não se encontra exposto em vista occipital. De forma semelhante ao observado por Cox (1959), ao redor do fóramen pineal, os parietais formam cristas laterais proeminentes, descritas como "em forma de lábio", uma característica presente em *Kingoria*. Cox (1959) descreveu uma fusão entre o pré-parietal e o parietal, uma característica que também é observada no espécime PPM2019-47Z. A fusão do pré-parietal com o parietal tem sido observada em outros dicinodontes, como *Dicynodon* (Cox, 1965), sendo uma adaptação comum em dicinodontes mais derivados e essa fusão contribui para a estabilidade estrutural do crânio, sobretudo na região intertemporal.

### 3.1.2 Região Palatal

A descrição da anatomia da região palatal é apresentada abaixo (Fig. 3.3 e 3.4) abordando os pontos: localização, preservação, morfologia, contactos entre os ossos, processos e/ou estruturas associadas.

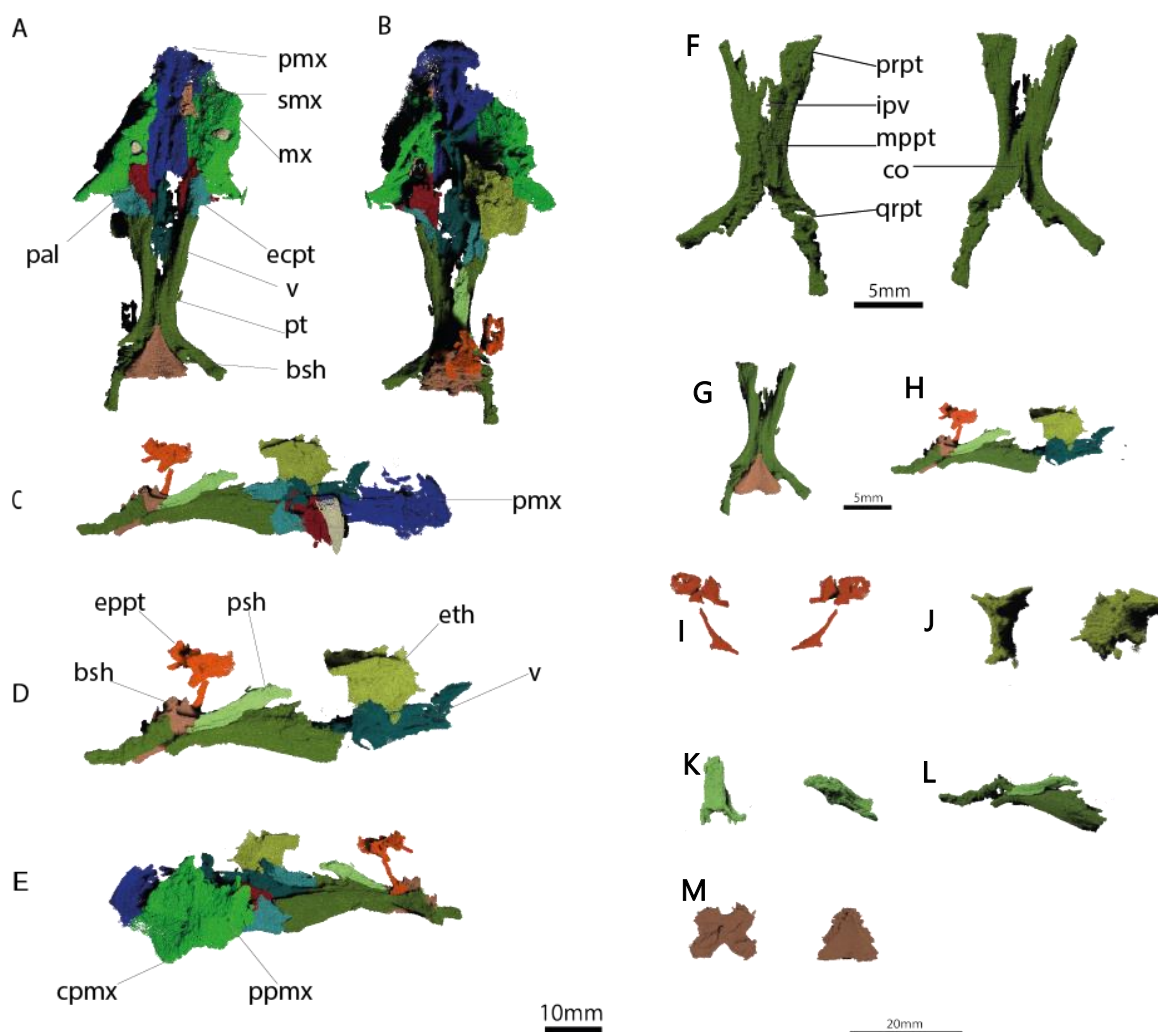


Figura 3.3- Região Palatal do PPM2019-47Z. A, vista ventral; B, vista dorsal; C, vista lateral direita; D, vista lateral direita; E, vista lateral esquerda; F, vista dorsal e vista ventral do pterigóide; G, pterigóide e basisfenóide em vista ventral; H, vista lateral direita do etmóide, vómer, pterigóide, parasfenóide, epipterigóide e basisfenóide. I- vistas lateral direita e esquerda do epipterigóide. J- vista posterior e vista anterolateral esquerda do etmóide. K- vista dorsal e vista lateral esquerda do parasfenóide. L- vista lateral direita do pterigóide e do parasfenóide. M- vista dorsal e vista ventral do basisfenóide. bsh- basisfenóide; co- crista oesófoga; cpmx- processo caniforme da maxila; ecpt- ectopterigóide; eppt- epipterigóide; eth- etmóide; ipv- cavidade interpterigóide; mppt- placa mediana do pterigóide; mx- maxila; pal- palatinos; pmx- pré-maxila; ppmx- processo posterior da maxila; prpt- ramo palatal

do pterigóide; psh- parasfenóide; pt- pterigóide; qrpt- ramo quadrático do pterigóide; smx- septo-maxila; v- vómer.

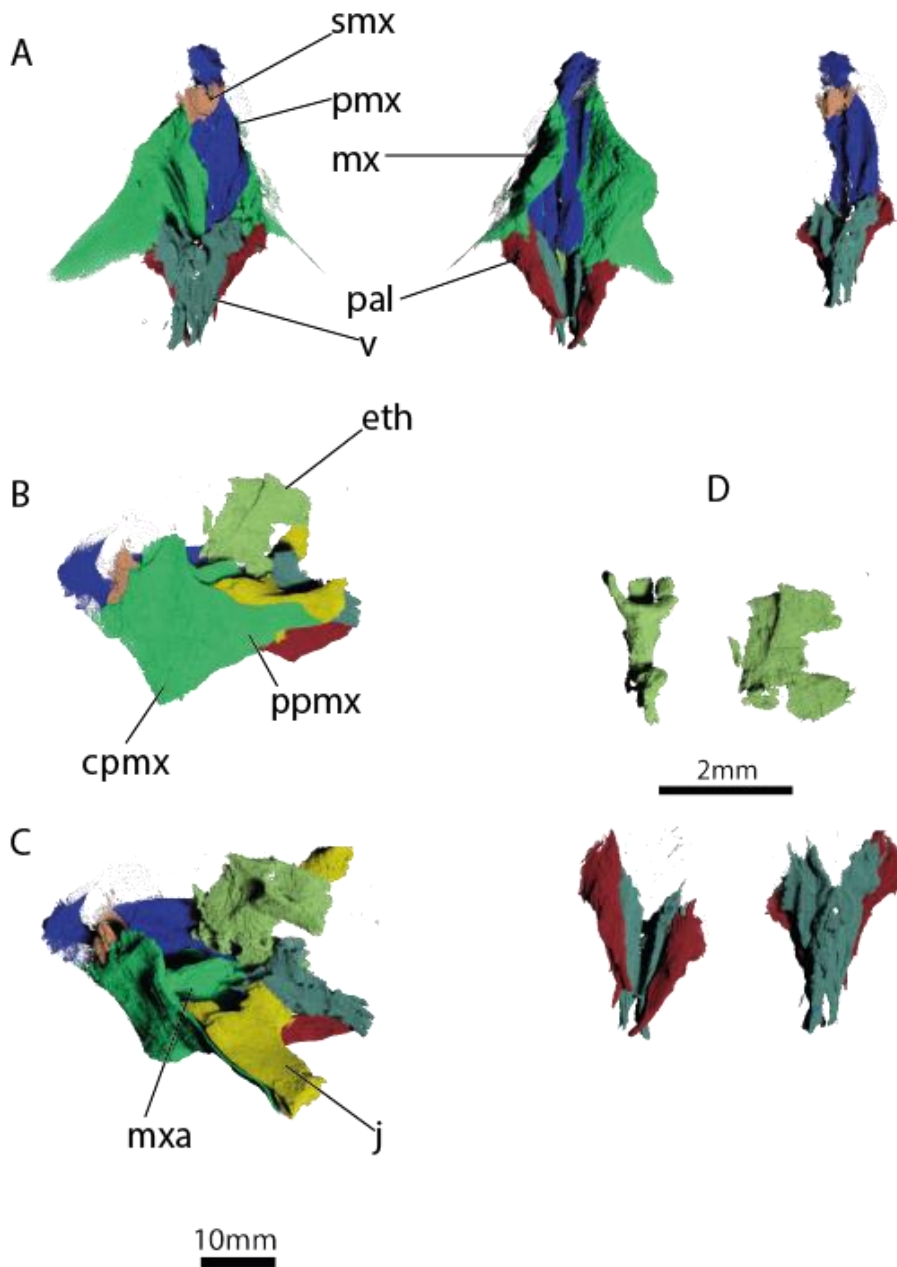


Figura 3.4- Região palatal do PPM2019-105R. A, Vistas dorsal e ventral. B, vista lateral esquerda. C, vista posterolateral esquerda e D, vistas anterior e posterior do etmóide em cima e palatinos e vómer em baixo. cpmx- processo caniforme da maxila; eth- etmóide; j- jugal; mx- maxila; mxa- atrium maxilar; pal- palatinos; pmx- pré-maxila; ppmx- processo posterior da maxila; smx- septo-maxila; v- vómer.

### Pré-maxila

A pré-maxila (pmx) forma a extremidade mais anterior do palato, do focinho e do crânio em geral. É composta por uma placa alongada ventral que contacta o vómer e os palatinos posteriormente, e um processo ascendente dorsal que contacta o nasal. Observa-se uma proeminência em vista lateral até ao contacto com o nasal. Em vista dorsal a pré-maxila contacta o nasal e em vista ventrolateral contacta com a maxila. Na margem anterodorsal do lado esquerdo a pré-maxila entra em contacto com a septomaxila seguindo metade da curvatura nasal, dentro da cavidade nasal. Em vista ventral, na sua na superfície posterior, é marcada por uma crista mediana (cpxpmx), ladeada por duas bordas pareadas (cpalat) (Fig. 10B). Nenhum dos espécimes possui dentes neste elemento, diferenciando-se de *Niassodon mfumukasi*, que apresenta dentes na superfície pré-maxilar (Castanhinha *et al.*, 2013). A pré-maxila articula-se como o vómer e os palatinos, assim como observado em *Kingoria nowacki*.

### **Septo-maxila**

A septo-maxila (smx) consiste numa placa muito fina em forma de “C”, que se observa em vista lateral e encontra-se em forma de placa internarinal ascendente. Contacta com a pré-maxila anteroventralmente e ventralmente com a maxila, enquanto que se estende dorsalmente para contactar o nasal. Encontra-se melhor preservada no PPM2019-105R, e portanto, é possível observar que tem uma forma côncava anteriormente, enquanto que na segmentação do espécime PPM2019-47Z é quase impercetível, apenas sendo possível a observação no lado lateral esquerdo, ou seja, observa-se este elemento de forma muito limitada. A coossificação com a pré-maxila costuma ser frequente para este elemento, devido a sua natureza esponjosa e fina (Macungo *et al.*, 2023), explicando a má preservação no PPM2019-47Z. Em *Oudenodon bainii*, por exemplo, a septo-maxila pode ser observada com uma morfologia semelhante a que foi observada no PPM2019-105R mas diferenciando-se no contacto entre a prémaxila e septo-maxila, uma vez que *Oudenodon* não apresenta este contacto (Keyser, 1975). Por outro lado, em *Kingoria nowacki*, a septo-maxila frequentemente não se encontra preservada (King, 1981) e em alguns casos como em *Cistecephalus microrhinus*, nem há indícios da sua presença (Macungo *et al.*, 2023).

### **Maxila**

A maxila (mx) é formada pelo 1) processo que contacta o nasal e o lacrimal, ou seja, a componente facial (fcpmx), 2) um processo posterior que se estende para contactar o jugal no arco zigomático, ou seja, o ramo posterolateral (plrmx) e 3) o processo caniforme direcionado ventralmente (pcmx) (Macungo *et al.*, 2023). As presas caniformes estão erupcionadas no

PPM2019 47Z, mas ausentes no PPM2019-105R, onde apenas a maxila direita está bem preservada. Nos dois espécimes observa-se que as superfícies facial e ventral da maxila apresentam vários fóramens vasculares bem desenvolvidos, conferindo uma superfície rugosa, que podem estar associados à presença de um bico queratinoso (Castanhinha *et al.*, 2013). No PPM2019-105R, apenas a maxila direita encontra-se bem preservada e os fóramens vasculares podem ser melhor observados tanto vista ventral como em vista lateral. Posteriormente, ocorre processo posterior (ppmx) que contacta o jugal, formando o assoalho da órbita e a base do arco zigomático (Angielczyk & Kammerer, 2017). Encontra-se bem preservada no PPM2019-105R e acomoda o jugal. Em vista lateral a maxila apresenta uma forma triangular (Fig.3.4-B.). Dorsalmente é sobreposta pelo lacrimal e nasal, anteriormente a maxila e pré-maxila estão separadas por uma depressão lateral onde se encontra localizada a fossa nasal (fn). Na fossa nasal, a maxila contacta a septomaxila anterodorsalmente. Anteriormente a maxila contacta a pré-maxila, medialmente contacta o lacrimal e os palatinos e posteriormente contacta o jugal e os ectopterigóides. A forma triangular da maxila observada em vista lateral nos espécimes também é encontrada em *Kingoria nowacki*, o que aproxima os espécimes a este táxon. Além disso, a presença ou ausência de presas caniformes em *Kingoria nowacki* é variável (Keyser, 1973), o que é consistente com a observação feita para os espécimes PPM2019-47Z com pós caninos e PPM2019-105R sem nenhum tipo de dentição. A ausência de dentes torna o PPM2019-105R diferente de endotiodontídeos, como por exemplo *Endothiodon* e *Niassodon mfumukasi* (Macungo *et al.*, 2020; Castanhinha *et al.*, 2013), possuindo vários dentes e até mesmo apresentando fileiras de dentes implantadas na maxila.

### **Vómer**

O vómer (v) é um osso alongado e fino que se localiza na linha mediana do palato que compreende duas componentes anatómicas- a placa vomerina médioventral e o processo cultriforme do vómer (Araújo *et al.*, 2022). A zona ventral está dividida em duas placas fundidas, formando um único elemento.

Articula anteriormente com a crista palatal da pré-maxila na sua extensão posterior (cpppmx), lateralmente contacta com o ectopterigóide e encaixa-se entre os palatinos, e contacta posterolateralmente com o pterigóide, formando a margem posterior da cavidade interpterigoidal. No PPM2019- 105R, o vómer encontra-se bem preservado, e apesar de não se encontrar completo, observa-se uma crista mediada um tanto pronunciada que se estende longitudinalmente. Enquanto que no PPM2019 47Z há continuidade dessa crista até a zona posterior, apesar de o osso se encontrar muito fragmentado. Interpreta-se também um

contacto entre a parede medial do vómer e o ramo anterior do pterigóide na cavidade interpterigóide. Este padrão de articulação entre o vómer, o pterigóide posteriormente, e o palato secundário anteriormente, é consistente com a morfologia de outros dicinodontes, como *Dicynodontoides recurvidens* e *Kingoria nowacki* (Araújo *et al.*, 2022).

### **Palatinos**

Os palatinos (pal) formam parte do palato e estão localizados na região posterolateral do palato. Apresentam uma forma laminar e alongada, com uma superfície inferior lisa e superior levemente rugosa. Nos dois espécimes PPM2019-105R e PPM2019-47Z, os palatinos contribuem para a formação do teto da cavidade bucal. A superfície superior nos dois espécimes apresenta alguma rugosidade. Não é visível em nenhum dos espécimes algum tipo de fóramen, como descrito por Cox (1959), talvez devido à deformação e todo o estado de preservação da zona do palato em geral. Anteriormente os palatinos articulam-se com a maxila por meio de suturas interdigitadas e posteriormente, contactam o pterigóide. Medialmente, unem-se na linha mediana, formando a parte central do palato secundário e têm contacto dorsoventral com o vómer. No PPM2019-105R os palatinos são alongados posteriormente, enquanto que no PPM2019 47Z os palatinos têm uma forma mais arredondada e menos uniforme. Por outro lado, a forma laminar e a localização na região posterolateral do palato são características que compartilham com *Kingoria nowacki*, assim como o contacto com a maxila e o pterigóide. Entretanto, a forma dos palatinos em *K. nowacki* é mais uniformemente alongada, com menor variação em comparação ao que foi observado nos espécimes. Em alguns espécimes de *Kingoria* como BP/1/3933 e BP/1/4249 (Keyser, 1973), os palatinos apresentam uma superfície superior lisa e pouco rugosa, contrastando levemente com a rugosidade superficial observada nos espécimes em estudo.

### **Ectopterigóide**

O ectopterigóide (ecpt) é um elemento curto, em forma de placa que compreende a região anteromedial do palato. A sua margem anterior contacta o processo posterior da maxila e a margem anterolateral contacta os palatinos através de suturas interdigitadas. Possui uma pequena exposição na margem lateral anterior ao pterigóide, na extremidade anterior do crânio em vista ventral. Também na sua margem anterior contacta o jugal, participando no conjunto de ossos que compõem a extremidade posterior do assoalho da órbita. Posteriormente, envolve a margem anterior do ramo palatal do pterigóide. No ectopterigóide de *Niassodon mfumukasi* é observado um pequeno fóramen – o fóramen lateral palatal –

localizado na região medial, no contacto com os palatinos (Castanhinha *et al.*, 2013), diferenciando-se dos espécimes em estudos nesta característica, onde não é observado este fóramen em nenhum deles.

### **Pterigóide**

O pterigóide (pt) é um elemento bem definido no PPM2019-47Z, em forma de "X" em vista ventral, localizado na zona ventral do crânio e compõe as paredes lateral e posterior do palato. É um osso alongado e ocupa grande parte do palato, com múltiplas projeções. Possui ramos que se projectam em direcções opostas- um par de ramos palatais (prpt), que se estendem anteriormente para contactar os ectopterigóides e um par de ramos quadráticos (qrpt), que se estendem posteriormente a partir da placa mediana (mppt). A placa mediana é a terceira estrutura sub-anatómica do pterigóide, que separa o palato do basicrânio, conectando-se com o basisfenóide e parasfenóide (Macungo *et al.*, 2023). De uma forma geral, articula-se anteriormente com os palatinos e ectopterigóides e medialmente com o vómer.

Posteriormente, o pterigóide conecta-se com o basisfenóide e parasfenóide na base do crânio. O ramo palatal forma duas lâminas delgadas e achatadas e apresenta algumas estrias e uma quilha que converge com a crista oesofaga na placa mediana. O ramo quadrático é consideravelmente mais fino e em forma de cilindro, e no sentido posterior tocam a superfície medial do quadrado e as stapes. Os ramos surgem dos cantos posterolaterais da placa mediana e estão ligeiramente deformados. O ramo direito apresenta uma fractura na sua zona medial. A placa medial situa-se posteriormente em relação à cavidade interpterigóide e é aqui onde os pterigóides encontram-se fundidos. A cavidade interpterigóide (ipv) é pequena e apresenta alguma deformação, mas mantém uma forma em lágrima tal como descrita por Castanhinha *et al.* (2013). Compreende ainda na placa medial, uma crista que se projeta tanto em sentido dorsal, como em sentido ventral, que contacta o parasfenóide dorsalmente e o basisfenóide no seu sentido posterior. Esta é denominada de crista oesófaga (co) (Araújo *et al.*, 2022) e possui um pequeno processo posterior agudo na face ventral.

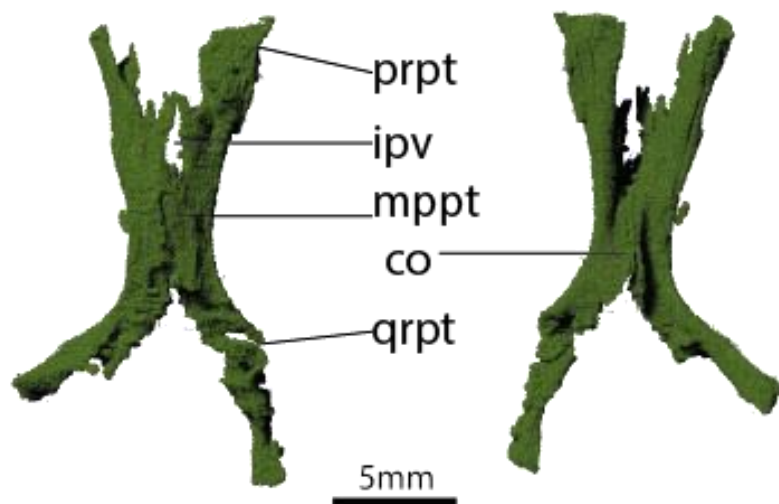


Figura 3.5- Vistas dorsal e ventral do pterigóide. co- crista oesófoga; ipv- cavidade interpterigóide; mppt- placa mediana do pterigóide; prpt- ramo palatal do pterigóide; qrpt- ramo quadrático do pterigóide.

### Epipterigóide

O epipterigóide (eppt) é um osso pequeno, mas complexo, de aspeto tubular, com algumas superfícies de articulação e processos. Apenas o epipterigóide direito encontra-se preservado e compreende duas partes, 1) o ramo ascendente e 2) a placa basal (Castanhinha *et al.*, 2013). O ramo ascendente é fino, alongado e encontra-se fragmentado na sua extensão dorsal. Este ramo estende-se anterodorsalmente para contactar o processo descendente dos parietais, enquanto que a placa basal espande-se anteroposteriormente (Kammerer, 2019). A placa basal é alongada no sentido anteroposterior e repousa sobre a superfície dorsal da placa medial do ramo posterior do pterigóide (ramo quadrato), semelhante ao observado em *Kembawacela* (Macungo *et al.*, 2022). No entanto, observa-se uma diferença em relação à porção anterior da placa basal do PPM2019-47Z que é proporcionalmente mais curta do que em espécimes como no *Compsodon helmoedi* (Angielczyk & Kammerer, 2017). Possui um processo ascendente muito delicado que se inclina anterodorsalmente. A sua extremidade dorsal expande-se no sentido anteroposterior onde se encontra com a aba descendente dos parietais. A superfície anterior do epipterigóide articula com o pterigóide e a superfície posterior articula-se com a pila atónica do proótico e com o basisfenóide. Em comparação com *Dicynodon angielczyki* (Kammerer, 2019), o ramo ascendente no PPM2019-47Z aparenta ser mais delicado e menos robusto.

### Parasfenóide

O paraesfenóide (psh) é uma placa óssea alongada e achatada com uma estrutura relativamente fina, que se estende longitudinalmente ao longo da placa mediana do pterigóide no sentido anterior. Localiza-se na porção medial do crânio em vista lateral e a sua base sobrepõe o pterigóide dorsalmente e o basisfenóide posteriormente. Apresenta uma forma de lâmina, sendo mais afinado na região anterior, alargando gradualmente em direcção à base, na parte posterior. A superfície ventral é côncava para acomodar a parte dorsal da crista oesófaga do pterigóide. Apresenta um pequeno processo lateral que oferece um suporte estrutural adicional para assentar no pterigóide. Na descrição de *Niassodon mfumukasi* apresentada por Castanhinha *et al.*, (2013), o parasfenóide também faz parte do complexo basicraniano, apresentando uma posição central na base do crânio, estando parcialmente fundido ao basisfenóide e tanto *Niassodon* como PPM2019-47Z partilham a característica de um osso laminar, alongado e afinado anteriormente, situado na porção medial do crânio, estendendo-se ao longo da linha média do pterigóide além de estruturas relacionadas à articulação com o pterigóide e outras estruturas do crânio. Comparando com *Cistecephalus* (Macungo *et al.*, 2023) observam-se algumas diferenças morfológicas, sendo este osso descrito como mais robusto e curto em relação à forma laminar do PPM2019-47Z e os processos laterais de *Cistecephalus* são geralmente mais pronunciados.

### **Basisfenóide**

O basisfenóide (bs) é um osso robusto e apresenta uma estrutura maciça, com várias projeções e superfícies articulatórias. No PPM2019-47Z, a estrutura é aproximadamente cúbica, semelhante ao observado em outros dicinodontes, como *Dicynodontoides* e *Kombuisia*. No entanto, ao comparar *Endothiodon* e *Compsodon helmoedi* (Angielczyk & Kammerer, 2017), o basisfenóide no PPM2019-47Z parece ser proporcionalmente mais compacto. Possui uma superfície ventral relativamente plana e triangular, projetando-se para o interior da placa mediana do pterigóide, na crista oesófaga, tal como descrito por Angielczyk & Kammerer (2017). A superfície dorsal apresenta sulcos e depressões que contribuem para o assoalho da cavidade craniana, no entanto, as superfícies laterais, que articulam com o ramo quadrato do pterigóide, são menos pronunciadas quando comparadas com *Compsodon* (Kammerer, 2019).

Está localizado na região central da base do crânio. Anteriormente, conecta-se com a placa mediana do pterigóide e continua posteriormente de forma a contactar o basioccipital na tuberosidade basioccipital. Nesta zona o basisfenóide compõe a margem anterior das fenestras ovais (Kammerer, 2019). As tuberosidades basioccipitais formam uma depressão entre elas, e é nesta zona onde passa a sutura entre o basisfenóide e basioccipital. Esta sutura

segue uma orientação perpendicular ao eixo principal do crânio. Ainda na superfície ventral o basisfenóide aparece pareado pelos pequenos fóramens das carótidas internas de forma oval, imediatamente posterior à crista oesofágea (Angielczyk & Kammerer, 2017). Ainda no PPM2019-47Z, a conexão entre o basisfenóide e o basioccipital, formando a margem anterior das fenestras ovais, é proporcionalmente menor em comparação com *Dicynodon angielczyki*, com as tuberosidades basioccipitais menos pronunciadas e a sutura entre esses dois ossos segue a mesma orientação perpendicular ao eixo do crânio, como observado noutros dicinodontes, mas a depressão entre as tuberosidades é menos acentuada (Angielczyk & Kammerer, 2017).

### **Etmóide**

O etmóide (eth) ou placa anterior é uma placa que resulta da fusão de vários ossos, localizados na região anterior do palato. Posiciona-se medialmente entre o vômer e o frontal e tem uma forma laminada que se alarga dorsalmente para uma cavidade orientada anteroposteriormente, semelhante à observada em outros dicinodontes (Castanhinha *et al.*, 2013). Esta placa resulta da fusão do mesetmóide, o elemento mais anterior, que co-ossifica com o orbitosfenóide (as asas) e presfenóide (o processo vertical) (Fig. 3.4-D) (Macungo *et al.*, 2023). A placa anterior contacta o vômer e os palatinos ventralmente e o frontal dorsalmente (Castanhinha *et al.*, 2013), formando uma concavidade em forma de tubo entre estes ossos, a fossa dorsal. No PPM2019-47Z, essa placa segue um padrão similar descrito em espécimes como *Compsodon helmoedi*, mas difere pela menor robustez dessas co-ossificações e o contacto entre a placa anterior e o vômer, palatinos ventralmente e o frontal dorsalmente é consistente com outros dicinodontes, como mencionado por Macungo *et al.* (2023), no entanto, no PPM2019-47Z, a fossa dorsal formada entre esses ossos é menos profunda e a concavidade em forma de tubo é mais estreita em relação a espécimes como *Endothiodon*.

### **3.1.3 Região Occipital e Zigomática**

Abaixo é feita a descrição anatômica da região occipital e zigomática (Fig. 3.6, 3.7, 3.8, 3.9 e 3.10) abordando os seguintes elementos: localização, preservação, morfologia, contactos entre os ossos, processos e outras estruturas associadas.

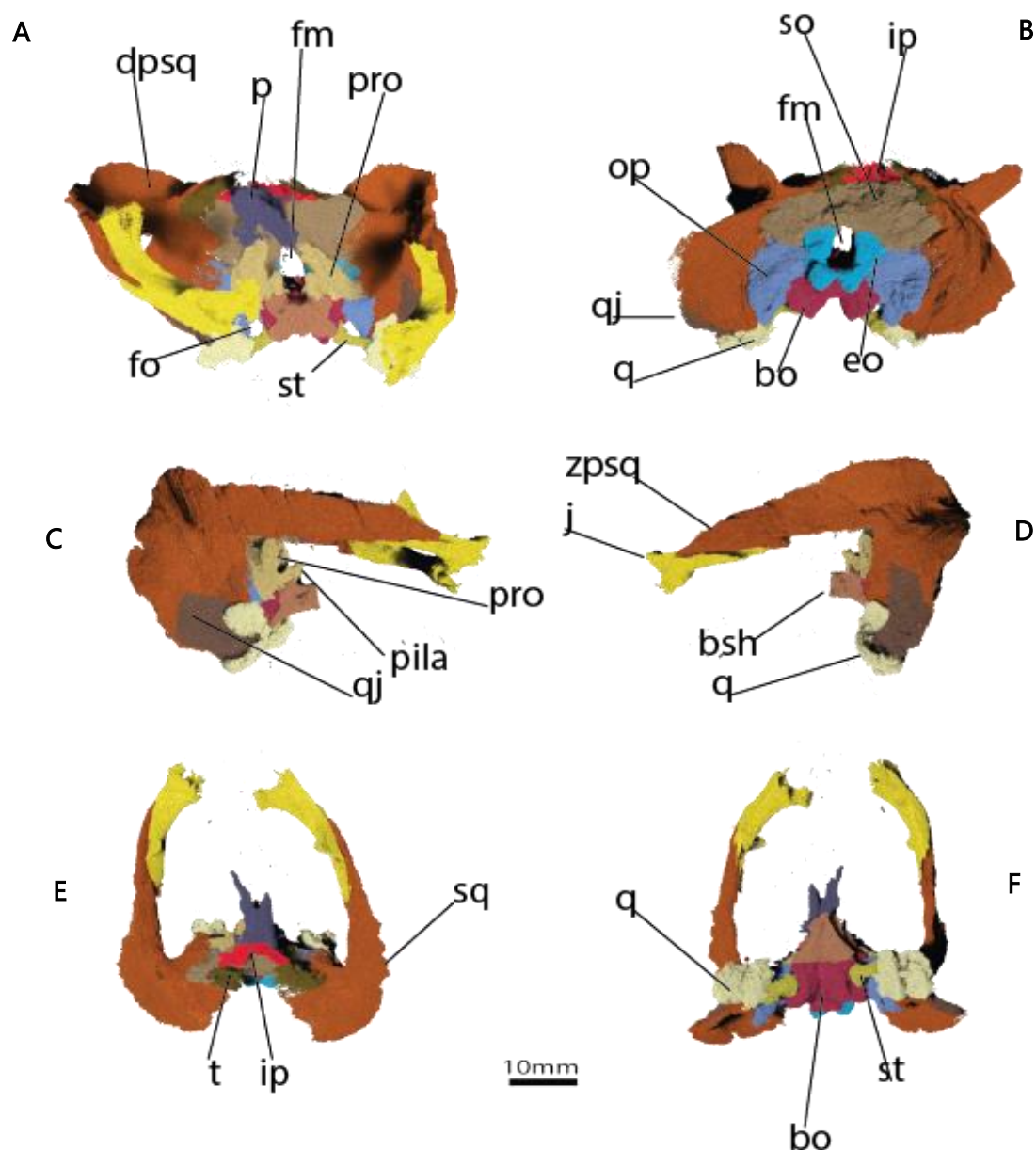


Figura 3.6- Região occipital e zigomática do PPM2019-47Z. A, vista anterior; B, vista posterior; C, vista lateral direita; D, vista lateral esquerda; E, vista dorsal; F, vista ventral. bo- basioccipital; bsh- basisfenóide; dpsq- processo dorsal do esquamoso; eo- exoccipital; fo- fenestra ovalis; fm- fóramen magno; ip- interparietal; j- jugal; op- opistótico.

### Basioccipital

O basioccipital (bo) constitui a margem ventral do côndilo occipital e está localizado na região posterior da base do crânio. Posiciona-se medialmente entre os côndilos do exoccipital e forma a parte central da base do crânio na região occipital (keyser, 1975).

É um osso robusto e maciço. Articula-se com o basisfenóide anteriormente através de uma sutura transversal e com este formam basisfenóide-basioccipital tubera (basitubera), formando a característica mais proeminente da superfície ventral (Angielczyk & Kammerer, 2017), o opistótico na margem posterolateral e na margem anterolateral, o exoccipital dorsalmente e juntos contribuem para a formação do foramen magno, as stapes ventrolateralmente e o proótico anterodorsalmente.

O basioccipital pode ser dividido em três subunidades anatómicas: 1) a porção basioccipital do côndilo occipital posteriormente, que consiste numa protuberância projetada posteriormente, 2) a tubera basioccipital anterolateralmente, que consiste em dois botões laterais, que entram em contacto com os opistóticos e bordeiam a parede medial da fenestra ovalis (Macungo *et al.*, 2022 e 2023). A *fenestra ovalis* está presente e dispostas lateralmente, uma em cada lado e separadas medialmente por uma pequena 3) concavidade mediana.

A sutura dorsal do côndilo basioccipital que interseta os côndilos do exoccipital é quase impercetível devido ao grau de cossificação entre estes dois ossos. Em vista lateral, está presente uma concavidade nas paredes laterais do basioccipital denominada de vestíbulo do ouvido interno. Essa estrutura é bem côncava e escava a face lateral do basioccipital, formando bordas encristadas e bem demarcadas, abrindo-se ventralmente com a janela oval (Macungo *et al.*, 2023). Conectadas aos vestíbulos estão localizadas as columelas. A presença de uma concavidade que se conecta ao ouvido interno é uma característica comum, também observada em *Compsodon helmoedi*, *Dicynodon angielczyki* (Angielczyk & Kammerer, 2017) e *Kingoria nowacki* (Cox, 1958).

### **Columela**

As columelas são pequenos ossículos situados entre os quadrados e as fenestras ovais que se encaixam dentro do vestíbulo.

A extremidade distal das columelas é mais curta do que a proximal e está comprimida contra a crista que constitui o processo estapedial do quadrado. Essa morfologia é similar em *Dicynodontoides* e *Kingoria*, porém a estrutura da columela no PPM2019-47Z parece ser mais fina e menos robusta. Esta é uma estrutura plana e está disposta num plano horizontal, com a face posterior da extremidade distal mais longa que a anterior. A parte plana deste osso inclina-se ligeiramente para cima anteriormente. Em *Endothiodon*, a columela aparenta ser menos curvada, com uma inclinação anterior menos acentuada. A extremidade proximal da columela no PPM2019-47Z cobre a borda da fenestra oval e possui uma faceta anterior mais longa no sentido dorsal que, em oposição à faceta posterior tem uma forma mais arredondada,

parecida à uma cabeça de um cogumelo. Essa estrutura arredondada da faceta proximal apresenta uma menor espessura em comparação a *Kingoria nowacki* (Cox, 1958). O corpo é alongado e com a forma de cilindro, em vista anterior tem ângulo reto, mas em vista posterior tem ângulo obtuso com aproximadamente 160° de abertura. Este corpo alongado e cilíndrico no PPM2019-47Z é consistente com outros dicinodontes, porém, comparando com espécimes de maior porte como *Compsodon helmoedi*, essa abertura é menos pronunciada, ou seja, possui uma menor robustez e um desenvolvimento mais suave das extremidades, podendo indicar uma menor capacidade de ampliação sonora ou uma adaptação a um padrão auditivo menos sofisticado (Clack, 2002; Angielczyk & Kammerer, 2017).

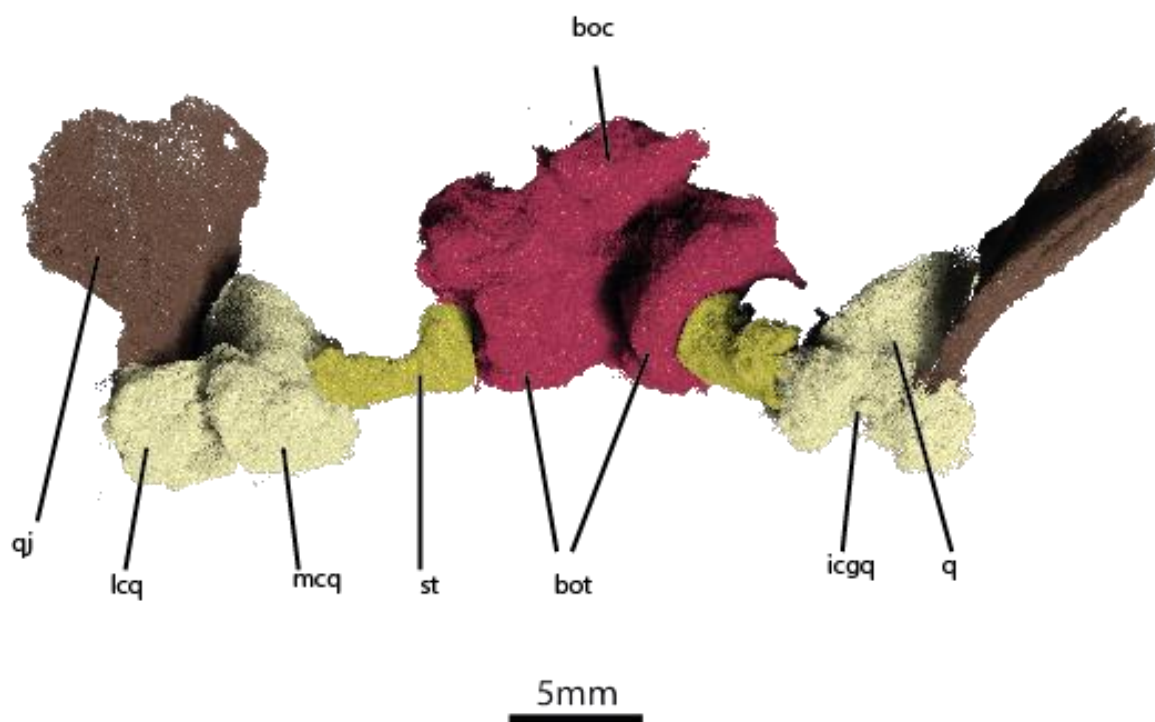


Figura 3.7- Vista ventral de ossos que compõem a região occipital no PPM2019-47Z; boc- côndilo basioccipital; bot- basioccipital tubera; icgq- sulco intercondilar do quadrato; lcq- côndilo lateral do quadrato; mcq- côndilo medial do quadrato; q- quadrato; qj- quadratojugal; st- stapes.

### Exoccipital

O exoccipital (eo) é um dos elementos que compõem a parte posterior do crânio, formando a maior parte das paredes laterais do foramen magno (fm) através do qual a medula espinal passa para conectar-se com o cérebro (Macungo *et al.*, 2023). No PPM2019-47Z. O exoccipital é descrito como tendo duas componentes principais formadas pelos 1) côndilos exoccipitais (eoc), que sobrepõem o basioccipital e 2) a componente dorsal (eodc) que bordeia o foramen

magno (Macungo *et al.*, 2022). Este elemento também contribui para a formação das superfícies articulares que se conectam às vértebras cervicais, nomeadamente atlas e axis, através das superfícies articulares dos côndilos occipitais deste osso.

O Exoccipital contacta o basioccipital ventralmente, o supraoccipital dorsolateralmente, e o opistótico lateralmente. O bordo ventral do exoccipital forma parte do foramen jugular, juntamente com o basioccipital e o opistótico ventrolateralmente (Macungo *et al.*, 2023).

No PPM2019 47Z o exoccipital está co-ossificado com o opistótico, o supraoccipital dorsolateralmente, e o proótico anteriormente, tornando difícil a segmentação e definição dos limites de cada elemento na zona occipital. É possível observar a linha medial acima do côndilo basioccipital, que separa os dois exoccipitais. Comparativamente a *dicynodontoides* e *Kombuisia*, o exoccipital do espécime parece menos robusto, especialmente na formação dos côndilos exoccipitais que sobrepõem o basioccipital. Em espécimes como *Endothiodon*, os côndilos são mais desenvolvidos.

### **Opistótico**

O opistótico (op) é um osso localizado na região occipital do crânio, contribui para a formação da borda ventral da fenestra pós-temporal, contribui para a porção posterior da fenestra oval e bordeia anteriormente o foramen jugular (Castanhinha *et al.*, 2013). No PPM2019 47Z apresenta uma superfície robusta e irregular, com uma projeção arredondada distalmente, apoiando-se no quadrato, nas columelas e no escamoso. Cox (1959) refere-se a esta projeção como sendo o processo timpânico. A outra projeção está situada medialmente e articula com os ossos adjacentes, nomeadamente o exoccipital e o basioccipital. É formado pelo 1) corpo principal que se estende desde o exoccipital até ao escamoso, e 2) pelo processo ventromedial que descende ventralmente para contactar o basioccipital (Macungo *et al.*, 2022) e com este, participar na delimitação da fenestra oval, formando a cavidade que conecta o vestíbulo na superfície anteromedial do opistótico (Macungo *et al.*, 2022). Neste contacto há também uma face ventral do opistótico que articula com a base das columelas.

Articula com o proótico anteriormente, supraoccipital dorsalmente, o exoccipital, o basioccipital medialmente e o escamoso lateralmente. Internamente estes ossos estão co-ossificados, tornando muito difícil a segmentação. O opistótico também participa na formação das bordas do fóramen jugular. Apresenta um grande grau de coossificação com o proótico anteriormente, mas, no entanto, a segmentação foi possível devido à diferença da orientação das trabéculas entre os dois ossos. Apresenta uma fenda no contacto lateral com o quadrado esquerdo e não apresenta a fenestra pós-temporal que se forma na margem dorsal do

opistótico junto ao contacto com o supraoccipital e o escamoso, tal como descrito por (Macungo *et al.*, 2022; Kammerer *et al.*, 2015 e Castanhinha *et al.*, 2013.).

Este elemento é bastante semelhante ao de *Kingoria* em termos da sua contribuição para a articulação com os ossos adjacentes, e diferenciando-se apenas na robustez do processo ventromedial menos pronunciado em relação à *Endothiodon*, onde essa estrutura é mais desenvolvida para suportar o contacto com o basioccipital e a fenestra oval.

A característica mais diferencial deste elemento é a ausência da fenestra pós-temporal, que se forma na margem dorsal do opistótico junto ao supraoccipital e escamoso. Em espécimes como *Dicynodon angielczyki* essa fenestra é visível, sugerindo diferenças no padrão de coossificação e desenvolvimento craniano (Kammerer *et al.*, 2015; Castanhinha *et al.*, 2013).

### **Proótico**

O proótico (pro) é um osso que compõe a porção anterior da região occipital, na região anterolateral da caixa craniana. Encontra-se orientado verticalmente nas vistas lateral e medial e é o elemento que delimita a parede anterior do foramen magno. É composto por duas unidades: 1) o corpo principal posteriormente e 2) a pila antótica anteriormente, ambos estendendo-se dorsalmente, e separados pela passagem do nervo trigeminal (Castanhinha *et al.*, 2013).

A pila antótica possui uma forma de bastão, é bem desenvolvida com uma base expandida, enquanto que a superfície dorsal tem uma forma afunilada. A sua base articula anteroventralmente com o basisfenóide. O corpo principal do proótico está co-ossificado com o opistótico posteriormente e o supraoccipital dorsalmente, tal como descrito por Castanhinha *et al.* (2013). O proótico contacta com o opistótico lateralmente, assenta sobre o basioccipital ventralmente e contacta o basisfenóide anteroventralmente. A morfologia geral do proótico é muito similar a de *Kingoria* e *Dicynodontoides*, no entanto, comparando com *Endothiodon*, a pila antótica no PPM2019-47Z é proporcionalmente mais delicada. Também a base expandida da pila antótica é semelhante à *Compsodon helmoedi*, mas a superfície dorsal afunilada é menos acentuada.

### **Supraoccipital**

O supraoccipital (so) é um osso grande, ímpar, localizado na porção superior da região occipital, que rodeia e forma a metade dorsal do foramen magno (fm) mesmo acima do exoccipital. Corresponde ao maior elemento da zona occipital (Surkov & Benton, 2004). A sua superfície dorsal é convexa e formando uma estrutura em forma de "chapéu" que delimita a

borda dorsal do fóramen magno. Este formato também é observado em outros dicinodontes, como *Dicynodontoides* e *Endothiodon*, e em espécies maiores, como *Compsodon helmoedi*, onde essa convexidade é mais pronunciada. No PPM2019-47Z o supraoccipital expande-se lateralmente, formando projeções em "asa", conhecidas como processos laterais, que se projectam dorsolateralmente, formando cristas, tal como observado por Araújo *et al.* (2022). Posteriormente, na sua extensão mais dorsal, o supraoccipital contacta o interparietal e os tabulares. Na mesma vista, na sua extensão ventromedial contacta o exoccipital, o opistótico ventrolateralmente, o escamoso lateralmente, na sua margem interna. Na extensão anterior contacta o proótico e o opistótico medialmente. A porção anterior do supraoccipital sobrepõe o parietal e participa na formação da porção mais posterior da linha média dorsal ventralmente, conferindo a este osso, quando observado em vista lateral a forma de "S". Também envolve o canal semicircular posterior medialmente. A fenestra pós-temporal representa apenas uma pequena reentrância e é difícil avaliar se está presente ou ausente, possivelmente devido ao grande grau de co-ossificação.

Aqui a segmentação representou dificuldade adicional, uma vez que não foram observadas suturas claras com os ossos adjacentes. Foi observado um grande grau de co-ossificação e a abordagem para a delimitação dos ossos foi feita através da diferença na orientação da grande rede de espaços trabeculares orientados horizontalmente. O maior ou menor grau de co-ossificação entre os ossos é feito através do quão distintas são as suturas entre os ossos da caixa craniana e esta característica é usada para classificar todo o clado (Macungo *et al.*, 2022). A co-ossificação com o exoccipital e o opistótico também foi observada por Macungo *et al.* (2022) e é uma característica comum em *Kingoria*, sobretudo em espécimes adultos e pode estar relacionado à função biomecânica do crânio, contribuindo para a robustez necessária para suportar as pressões durante a alimentação e outras atividades (Cox, 1959).

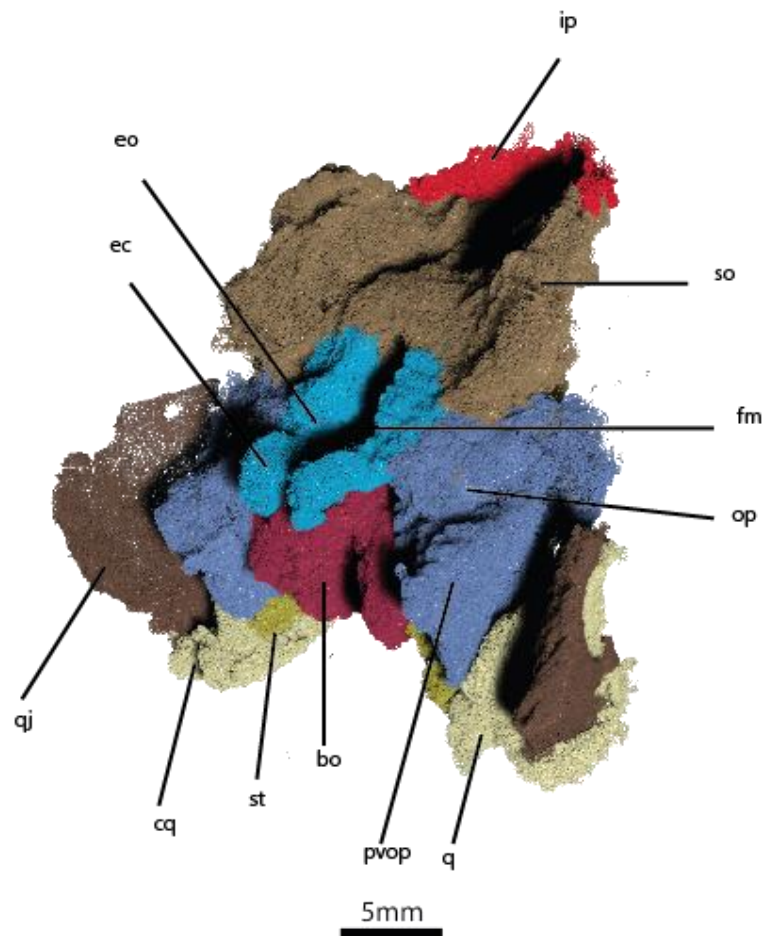


Figura 3.8- Vista posterolateral direita da região occipital do PPM2019-47Z. bo- basioccipital; cp- côndilos do quadrato; ec- côndilos do exoccipital; eo- exoccipital; fm- fóramen magno; ip- interparietal; op- opistótico; pvop- processo ventromedial do opistótico; q- quadrato; qj- quadratojugal; so- supraoccipital; st- stapes.

### Quadrado

O quadrado (q) é um osso em forma de "L" formado por dois côndilos através dos quais a mandíbula articula-se ao crânio (Fröbish e Reisz *et al.*, 2008; Castanhinha *et al.*, 2013). Os dois côndilos do quadrado designam-se medial (cmq) e lateral (clq). O quadrado articula-se ao quadratojugal na sua margem posterior, contribuindo para a articulação da mandíbula e a sua porção ventral possui uma superfície articular que se conecta ao articular da mandíbula.

O quadrado conecta-se ao ramo posterior do pterigóide e na porção dorsal, articula-se ao escamoso, contribuindo para a formação da região temporal do crânio.

Os côndilos do quadrado no PPM2019-47Z estão presentes e articulados, mas deformados. Os côndilos laterais são mais compridos dorsalmente do que os côndilos mediais e os côndilos mediais (cmq) estão separados por uma pequena escavação mediana, semelhante à descrição de Castanhinha *et al.* (2013), no entanto, com apenas uma pequena diferença na simetria e na

escavação mediana que articula com o ramo quadrático do pterigóide, que no PPM2019-47Z aparenta ser mais estreita.

### **Quadratojugal**

O quadratojugal (qj) corresponde a uma estrutura delgada e achatada localizada na região posterior do crânio e está orientado posterolateralmente em relação ao quadrado. É um osso com aspeto subtriangular. A sua posição em vista anterior cobre a face anterolateral externa do escamoso, expandindo-se no sentido dorsal, sendo que a sutura entre os dois ossos é bem definida e clara. É um osso largo na superfície anterodorsal e estreito na direção ventral do contacto com o quadrado. Ventralmente, possui uma projeção fina que se encaixa na articulação com o quadrado e dorsalmente possui um pequeno fóramen. No espécime descrito por Castanhinha *et al.* (2013) *Niassodon mfumukasi*, o quadratojugal também é uma estrutura delgada e subtriangular, havendo apenas variações na proporção e conexão com o quadrato e o escamoso, e em *Kingoria nowacki*, conforme descrito por Keyser (1973), o quadratojugal é mais alongado e menos subtriangular, mantendo uma conexão clara com o quadrato, mas sem a mesma projeção fina ventral observada no PPM2019-47Z.

### **Labirinto ósseo**

No PPM2019-47Z foram observadas duas estruturas bem desenvolvidas que compõem o labirinto ósseo. O labirinto ósseo é uma estrutura associada ao sistema vestibular e auditivo, que envolve de osso o ouvido interno e desempenha um papel fundamental no equilíbrio e percepção de movimentos, bem como audição (Clack, 2016). Estão dispostas em cada um dos lados do crânio, lateral direito e esquerdo. Existem três canais semicirculares, 1) anterior, 2) posterior e 3) laterais apoiadas sobre um vestíbulo que se conecta ao órgão vestibular dorsalmente, e a cóclea na sua extremidade distal (Castanhinha *et al.*, 2013). O vestíbulo é composto por um curto canal orientado lateromedialmente que se conecta à fenestra oval (Castanhinha *et al.*, 2013). O canal semicircular anterior está orientado verticalmente e localizado na parte superior, o canal semicircular posterior está orientado verticalmente, mas perpendicular ao canal anterior e o canal semicircular lateral está orientado horizontalmente. No PPM2019-47Z foram observados os dois canais semicirculares verticais com a mesma espessura, aproximadamente, de forma oval e o vestíbulo, que na extremidade distal apresenta uma forma afunilada. Em vista posterior, a partir do vestíbulo esquerdo existem duas pequenas projeções de pequeno diâmetro, que correspondem a parte do canal semicircular lateral. Apesar da semelhança partilhada entre o *Niassodon mfumukasi* (Castanhinha *et al.*, 2013), a

projeção arredondada na extremidade proximal observada no PPM2019-47Z não está presente nas descrições de Castanhinha *et al.* (2013), onde o vestíbulo é descrito como tendo uma forma mais uniforme.



Figura 3.9- Labirinto ósseo do PPM2019-47Z nas vistas anatômicas A, anterior; B, posterior; C, lateral esquerda; D, lateral direita; E, ventral; F, dorsal.

### Tabulares

O tabular (tb) são estruturas em forma de placas dispostas horizontalmente que sobrepõem a superfície dorsal do supraoccipital, entre o escamoso e o interparietal, e contribuem para a formação da margem posterior do teto do crânio (castanhinha *et al.*, 2013). Dorsalmente contacta o pós-orbital e ao parietal, medialmente contacta o interparietal, ventralmente contacta o supraoccipital e anterolateralmente contacta o escamoso. Este elemento encontra-

se despedaçado, tornando a segmentação difícil no que refere à distinção entre os tabulares e os ossos adjacentes, sobretudo com o interparietal. Comparativamente a *Oudenodon bainii*, os tabulares podem variar na espessura e na extensão, apresentando uma robustez maior (Keyser, 1975). Em *Kingoria nowacki*, os tabulares são relativamente mais delgados e a sua fragmentação também é observada, tal como no PPM2019-47Z.

### **Interparietal**

O interparietal (ip) compõe a superfície mais posterodorsal do crânio. É um osso orientado verticalmente em relação ao foramen magno na margem dorsal da região occipital.

O interparietal tem uma forma encurvada dorsalmente, adquirindo uma forma de "V" invertido pouco proeminente, em que a base se alarga no contacto com o supraoccipital e afina-se no contacto com o parietal. Está localizado na porção mediana occipital, entre os tabulares, contacta o parietal dorsalmente, ventralmente contacta o supraoccipital e possui uma concavidade medialmente em vista posterior. Em *Kingoria nowacki*, o interparietal também apresenta uma forma de "V" invertido, porém, a sua estrutura é um pouco mais estreita na região de contacto com o supraoccipital, enquanto que em *Oudenodon bainii* (Keyser, 1975), este osso é mais projetado dorsalmente e mais robusto, diferindo nesta característica do espécime em estudo.

### **Escamoso**

O escamoso (sq) é um elemento de estrutura plana e larga que marca o término lateral do crânio, forma umas abas projetadas dorsalmente em vista posterior e é subdividido em três processos, nomeadamente 1) o processo dorsal, 2) o processo ventral ou quadrático e 3) o processo zigomático (Angielczyk *et al.*, 2017). Este osso compreende o maior osso do crânio, compondo a maior parte do processo zigomático e a margem lateral da região occipital. (Kammerer *et al.*, 2015).

O processo dorsal contribui para a formação da placa occipital e da borda posterior da barra temporal, entra em contacto com o pós-orbital na superfície lateral do crânio e na superfície dorsal. Na placa occipital, o processo dorsal entra em contacto com os tabulares e o supraoccipital, criando uma conexão robusta nessa região. Esse contacto com os tabulares também é observado em *Dicynodon*, embora com variações no grau de robustez e na extensão das projeções (Angielczyk *et al.*, 2017).

O processo zigomático estende-se anteriormente e contacta o jugal e pós-orbital, compondo a parede lateral da fenestra temporal. Não há contacto entre o processo zigomático e a maxila.

O contacto anterior com o pós-orbital direito está deslocado devido à compressão sofrida no PPM2019-47Z. No *Oudenodon bainii*, esse processo também apresenta uma deformação similar, causada por compressão durante o processo de fossilização (Angielczyk *et al.*, 2017). O processo zigomático está orientado horizontalmente em vista lateral, sendo mais afinado na porção anterior até formar uma ponta mais afinada, em formato de um punhal, que se encaixa perfeitamente no jugal e em direção à sua extensão dorsoventral torna-se mais alargado. O processo zigomático quase não tem curvatura medialmente e a abertura em direção ao plano sagital é muito ligeira. Tal como toda a zona lateral direita do crânio, o processo zigomático apresenta uma deformação por compressão nesta zona, mas sem comprometer a integridade de nenhum osso.

O processo ventral estende-se ventralmente e contacta o complexo quadrado-quadratojugal, o opistótico e o supraoccipital medialmente.

### **Jugal**

O jugal (j) é um osso alongado e delgado e com uma superfície muito lisa que forma a maior parte da extremidade lateral do crânio ao longo de uma superfície anterior do ramo zigomático do escamoso, constitui uma região da abertura da órbita. Três processos distintos compõem o jugal, nomeadamente 1) processo anterior (panju), que contacta o processo posterior da maxila lateralmente, 2) o processo ascendente (pascju), que contacta a barra pós-orbital ventralmente e 3) o processo posterior (ppju), que contacta o processo zigomático do escamoso (Macungo *et al.*, 2023).

Tem forma arqueada na superfície lateral da fenestra temporal. Forma parte da margem inferior e lateral da órbita ocular e estende-se para formar a porção anterior do arco zigomático.

Anteriormente contacta o processo anterior da maxila e participa na margem inferior da órbita, dorsalmente articula-se ao pós orbital e participa na margem posterior da órbita. Posteriormente contacta o ramo zigomático do escamoso. Na sua extensão ventral contacta os palatinos, os ectopterigóide medialmente e o lacrimal anterodorsalmente contacta o lacrimal no interior da órbita através de suturas interdigitadas. As margens da superfície externa apresentam um sulco alongado e bem definido para acomodar o escamoso.

### **Atlas-axis**

Na região posterior da zona occipital do crânio, medialmente em relação ao exoccipital, observa-se um conjunto de vértebras associadas ao crânio, o que é também observado no

*Niassodon mfumukasi* (Castanhinha *et al.*, 2013). No caso do PPM2019-47Z, três elementos vertebrais foram identificados compreendendo duas vértebras e um corpo vertebral. Esses elementos estão posicionados medialmente em relação ao exoccipital, mas devido ao estado de conservação dos mesmos, é incerta a sua caracterização, uma vez que apenas distinguem-se os arcos neurais e um corpo vertebral. Pela posição que ocupam correspondem ao complexo atlas-axis, as primeiras vértebras cervicais, no entanto, as mesmas encontram-se desarticuladas, tanto entre si quanto em relação ao crânio, mas permanecem *in situ*, o que sugere que possam ter sido preservadas numa posição próxima à original antes do seu deslocamento *post mortem* ou durante o processo de fossilização. Comparando com *Niassodon mfumukasi*, Castanhinha *et al.* (2013) também reporta a presença de vértebras associadas ao crânio, mas no *Niassodon*, as vértebras cervicais são preservadas de forma mais articulada e bem caracterizadas, permitindo uma análise mais detalhada das articulações e morfologia.

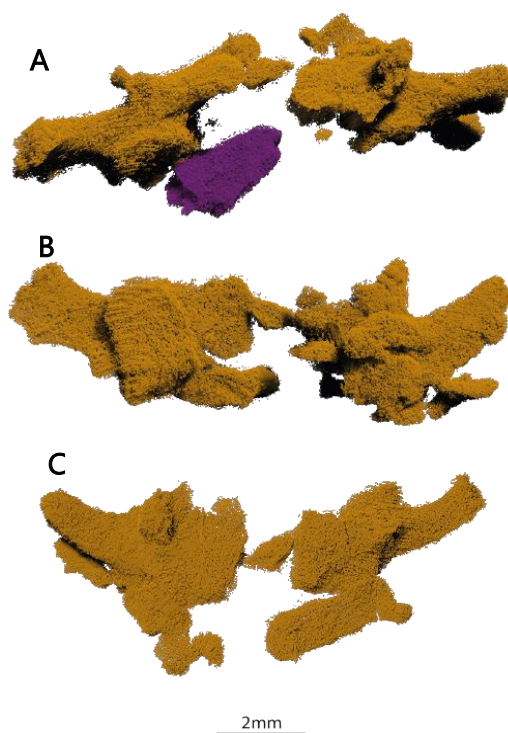


Figura 3.10- Vértebras cervicais do PPM2019-47Z. A, vista posterior; B, vista ventral e C, vista dorsal.

### **3.1.4 Região Mandibular**

A seguir, é apresentada a descrição anatômica da região mandibular (Fig. 1.11 e 3.12), detalhando os seguintes aspectos: posição anatômica, estado de preservação, formato e estruturas articulares, além de processos e estruturas relacionadas.

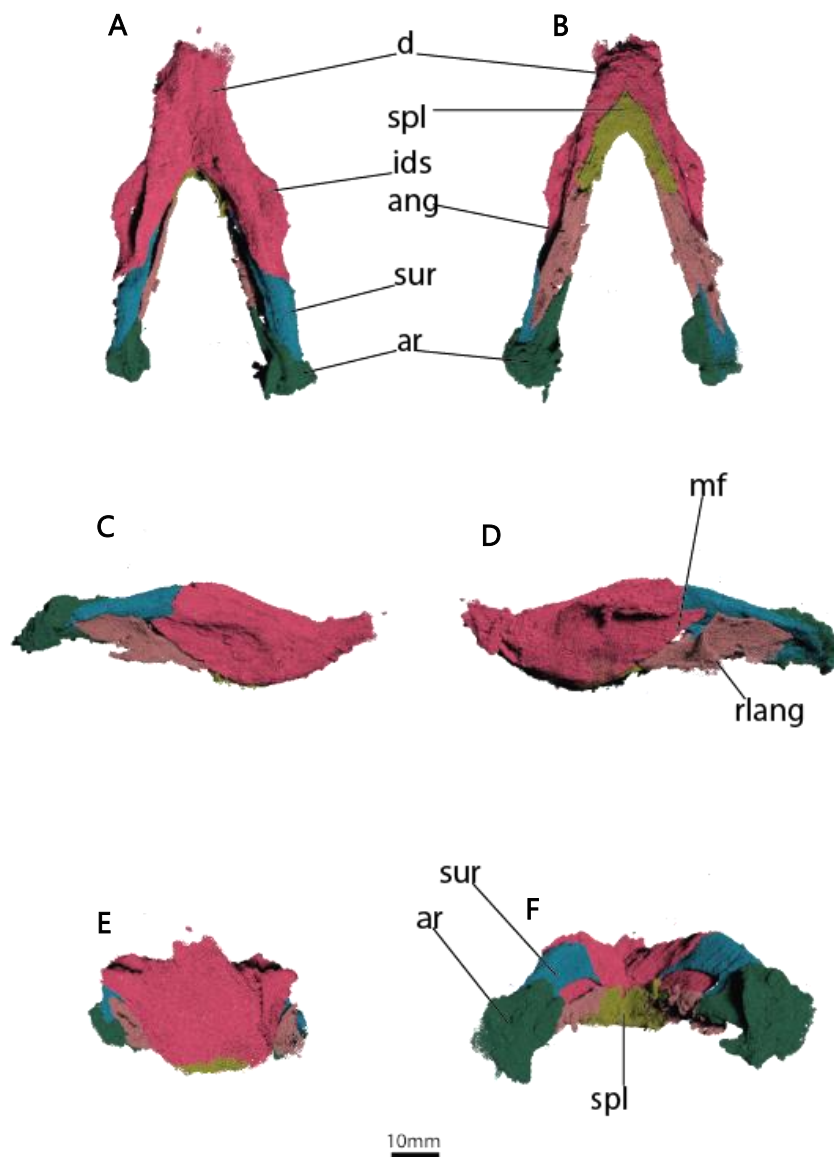


Figura 3.11- Região mandibular nas diferentes vistas anatômicas. A, dorsal; B, ventral; C, lateral direita; D, lateral esquerda; E, anterior; F, posterior. ang- angular; ar- articular; d- dentário; ids- plataforma dentária lateral; mf- fenestra mandibular; sur- surangular; rlang- lâmina reflectida do angular; spl- splenial.

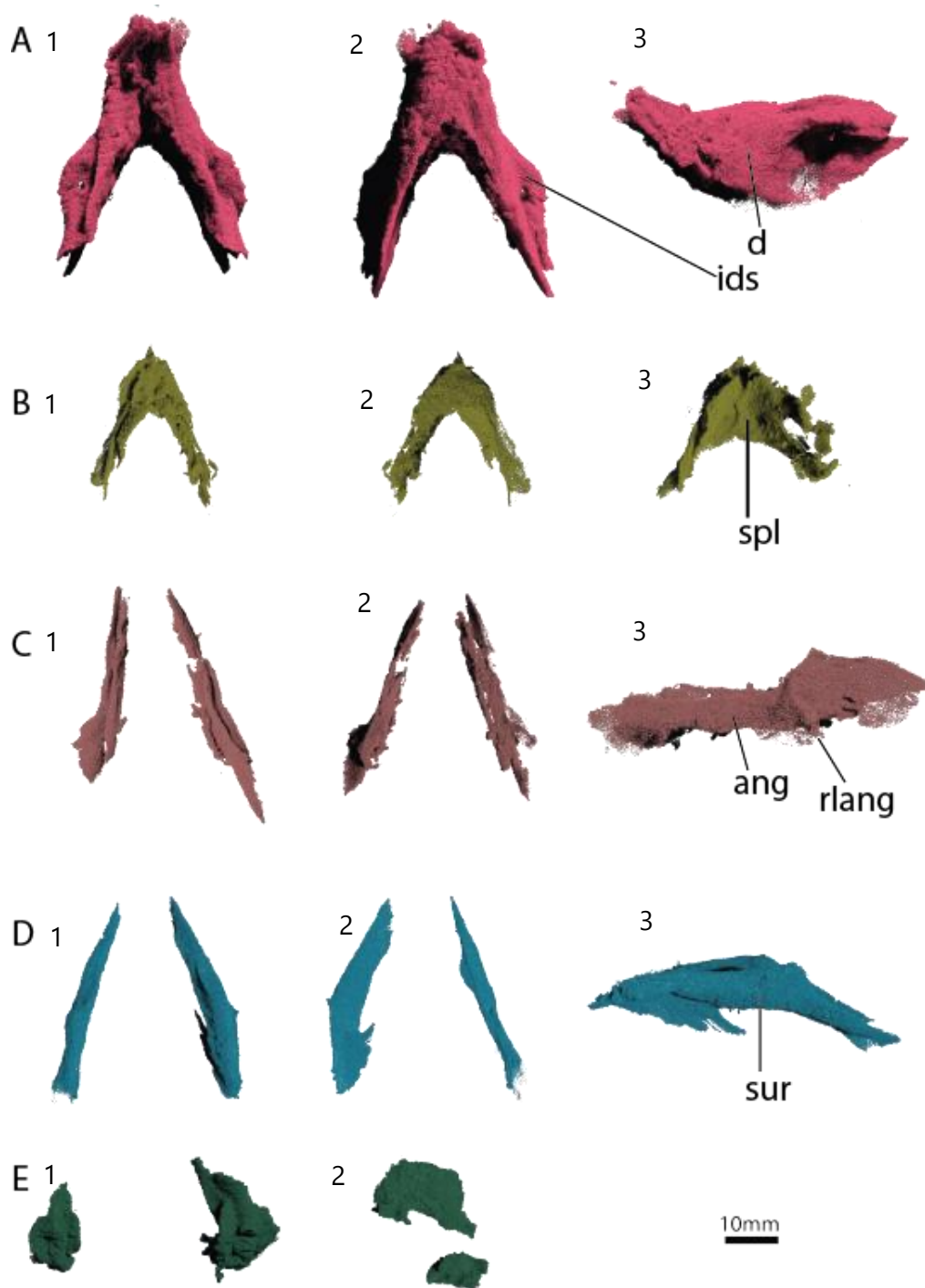


Figura 3.12- Ossos individualizados da região mandibular. A, dentários em vista 1- dorsal; 2- ventral; 3- lateral esquerda. B, splenial em vista 1-dorsal; 2- ventral; 3- posterior. C, angular em vista 1- dorsal; 2- ventral; 3- lateral esquerda. D, surangular em vista 1- dorsal; 2- ventral; 3- lateral direita; E, articular em vista 1- dorsal; 2- lateral direita.

## Dentário

O dentário é um osso alongado e robusto e a sua extensão posterior é mais delgada do que a anterior. Encontra-se muito bem preservado e com suturas claras entre os ossos articulados. É formado pelo 1) processo posterior dentário e pela 2) região sinfisiária (Castanhinha *et al.*, 2013). O processo posterior dentário articula com o angular e surangular e a região sinfisiária está localizada na parte anterior da mandíbula, sendo que a sua porção mais anterior é voltada para cima em vista dorsal.

Os dois dentários estão fundidos na extremidade anterior, mas ainda assim é possível prever a linha da sutura. Essa característica é também observada em outros dicinodontes, nos quais a fusão dos dentários na extremidade anterior é uma adaptação comum, ainda que com variações na projeção da linha de sutura (Cox, 1959). O processo posterior apresenta uma proeminência medialmente, marcada por um foramen nas suas "bossas" laterais. Tal como em (Cox, 1959), "a superfície lateral do dentário possui um forte processo de projeção".

A superfície dorsal anterior da mandíbula, quando fechada, toca a superfície ventral da maxila, característica também observada em *Kingoria nowacki* (Cox, 1959). Ainda nesta vista, a ponta da mandíbula é encurvada para cima anteriormente. Ventralmente, a porção anterior da mandíbula contacta o esplénio, e a porção posterior assenta sobre uma fossa rasa sobre o angular. Posteriormente, a superfície lateral bifurca em dois processos para formar as margens anterodorsal e anteroventral da fenestra mandibular. A fenestra mandibular está cercada anteriormente pelo dentário, dorsalmente pelo dentário e pelo surangular, ventralmente pelo angular e posteroventralmente pelo angular e surangular. Está localizada na metade do comprimento da altura do ramo mandibular e tem forma oval (Castanhinha *et al.*, 2013) e é pequena.

O dentário de PPM2019-47Z apresenta características que são amplamente consistentes com as observações de Cox (1959) e King (1985) em *Kingoria nowacki*, com o dentário a apresentar uma porção posterior baixa e arqueada, com a plataforma dentária lateral expandindo-se para formar uma saliência muscular ampliada anteriormente. A sínfise é notavelmente alongada, e termina numa ponta quadrada em forma de pá, exactamente igual ao que é observado no espécime, o que resulta na oclusão da fenestra mandibular na margem posterior do dentário. A plataforma dentária lateral, robusta e orientada horizontalmente, está alinhada com o longo eixo do ramo mandibular, situando-se na parte superior do dentário, de forma semelhante ao que é observado tanto no espécime PPM2019-47Z, como nas descrições de *Kingoria* (Cox, 1959; King, 1985).

O dentário possui uma porção posterior baixa e arqueada. Com a plataforma dentária lateral expandindo-se para formar uma saliência muscular ampliada anteriormente. A sínfise é

extremamente alongada, terminando numa ponta quadrada em forma de pá, com oclusão da fenestra mandibular na borda posterior do dentário. A plataforma dentária lateral é robusta, com uma orientação horizontal, aproximadamente, em linha com o longo eixo do ramo mandibular, situada no alto do dentário.

### **Esplénial (Esplénio)**

O esplénio (spl) está fundido em um único elemento em forma de "V" quando observado ventralmente e côncavo em vista posterior, que está exposto na superfície posterior da sínfise. É fechado anteriormente por uma margem ventro-subtriangular e fundido medialmente na sínfise mandibular. Possui dois ramos e cada um deles apresenta uma crista vertical que se estende ao longo de todo o comprimento da sua borda dorsal. O esplénio contacta o angular posteriormente ao longo de uma sutura plana. Em vista posterior apresenta dois sulcos anteriormente. Comparativamente a outros dicinodontes, o esplénio é similar à *Kingoria nowacki*, enquanto que em relação a *Niassodon mfumukasi*, descrito por Castanhinha *et al.* (2013), o esplénio tende a ser menos "fundido" na sínfise mandibular e pode mostrar variações na forma e nos sulcos presentes na superfície posterior, apresentando uma porção anterior mais estreita e alongada em relação ao resto do osso. Esta é uma característica que o PPM2019-47Z não apresenta, sendo um osso com uma forma triangular mais homogênea, exatamente igual a observada por Cox, (1959).

### **Angular**

O angular (ang) é um osso alongado em forma de placa, que forma a margem ventral da fenestra mandibular. Possui uma lâmina posteriormente e possui uma fenda ao longo de todo o osso em vista dorsal. Anteriormente apresenta uma projeção na qual encaixa-se no processo ventral posterior do dentário dorsalmente. Dorsalmente, o angular apresenta uma crista que contacta o surangular através do complexo pré-articular posteriormente.

A lâmina refletida do angular está presente, mas muito mal preservada (Fig 3.11 e 3.12). Surge ao nível da margem posterior da fenestra mandibular, é bastante fina e o osso é muito pouco denso. O articular direito encontra-se fragmentado na porção anterior. O angular de *Niassodon mfumukasi* é descrito com uma estrutura semelhante, mas apresenta variações na espessura, aparentando ser menos delgado e a lâmina refletida está melhor preservada. Enquanto que em *Oudenodon bainii* (Keyser, 1975), este osso é demasiado robusto em relação ao PPM2019-47Z e apresenta uma inclinação maior no contacto com o articular.

## Surangular

O surangular (sur) é um osso em forma crescente com uma quilha ventral na sua metade posterior. Forma a porção posterosuperior da fenestra mandibular (Macungo *et al.*, 2023). Contacta o dentário anteriormente, o angular ventrolateralmente e o articular posteriormente. Uma crista lateral estende-se ao longo do surangular na junção entre as suas superfícies laterais e dorsais. A extremidade anterior do osso afunila-se, formando um processo cónico que se encaixa num sulco profundamente escavado no dentário (Castanhinha *et al.*, 2013). A quilha ventral tem uma projecção anterior afiada e é completamente envolvida pelo angular. Comparando com *Niassodon mfumukasi*, o surangular do PPM2019-47Z aparenta ser muito mais esguio, apresentando também uma variação no processo cónico localizado ventralmente, no encaixe com o dentário, na angulatura e robustez geral do osso e na dimensão da abertura fenestra mandibular, sendo muito maior em *Niassodon*.

## Articular

O articular (ar) está localizado na porção posterior da mandíbula. Tem forma arredondada. A sua porção mais posterior forma um côndilo articular (Castanhinha *et al.*, 2013) e articula-se exclusivamente com o surangular. A sua projecção mais anterior toca o angular anteriormente e ventralmente. Este elemento forma também parte da articulação da mandíbula com o quadrado (Macungo *et al.*, 2023).

O côndilo articular lateral é bem pronunciado ventralmente e forma um processo retro-articular bem desenvolvido, também observado e descrito por Castanhinha *et al.* (2013). Comparativamente a *Kingoria nowacki*, em vista dorsal, o articular do PPM2019-47Z aparenta ser similar na região dos côndilos, no entanto, em vista lateral, a angulatura do articular aparenta ser muito mais suave também no espécime em estudo.

## 3.2 Análise Filogenética

A análise filogenética resultou na codificação dos espécimes para os seguintes caracteres morfológicos discretos (Figura 3.13):

### PPM2019-47Z

1011201211100001?000022??1110100010000101000?011200020?0021000201010101???101  
0300100012110121000001122001011101101102???41000001011011?101121?????????????  
?????????????????0??00011?01210?????01???0001?

**PPM2019-105R**

10112112101000012000012???110?0?010?00101??10103001  
000??  
?????1?????????????0??????????

E os caracteres contínuos descritos nas tabelas 1 e 2 e respectivas medições para os caracteres morfométricos contínuos ilustradas nas Figuras 3.14 e 3.15 foram fundamentais para a construção do cladograma apresentado na Figura 3.16 e 3.17. Este cladograma apresentado ilustra as relações filogenéticas entre 131 táxones, incluindo os espécimes PPM2019-47Z e PPM2019-105R (Fig 3.16). A análise filogenética resultante demonstra que ambos os espécimes estão intimamente relacionados com o género *Dicynodontoides* (Fig. 3.17), conforme evidenciado pelo alto valor de suporte: *Bremer* (91) e *Bootstrap* (98%). Esses valores refletem a robustez da análise filogenética, com o *Bootstrap* a indicar que, em 98% das replicações de reamostragem (resampling), a mesma relação filogenética foi mantida, assegurando uma elevada afinidade com *Dicynodontoides* e por conseguinte, com a família Kingoriidae.

Os valores de suporte foram obtidos através do script "aquickie" no TNT, demonstrando um alto nível de confiança na filogenia proposta. O valor de *Bremer* (91) indica que a remoção aleatória de caracteres não altera significativamente o agrupamento entre os táxones, reforçando a estabilidade da relação filogenética. Por sua vez, o valor de *Bootstrap* (98%) confirma a robustez, mostrando que a afinidade entre os espécimes e *Dicynodontoides* é bem suportada pelos dados morfológicos e morfométricos utilizados na análise. Esses indicadores sugerem que as relações evolutivas propostas no cladograma são estáveis e relação entre os espécimes PPM2019-105R e PPM2019-47Z e *Dicynodontoides* é fortemente corroborada pelos resultados.

Taxon \ Character	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12					
27 Niassodon mfumukasi	1	?	?	?	2	2	?	1	1	?	1	?	0	0	0	0	1
28 Brachyroseopus braoni	1	0	1	1	1	2	1	2	1	0	1	1	0	0	0	0	1
29 Endothiodon totani	1	0	0	1	0	2	1	1	1	0	1	2	0	0	0	0	1
30 Endothiodon bathyotis	1	0	0	1	0&1	2	1	1	1	0	1	2	0	0	0	0	0
31 Pristiodon machayi	1	1	0	0	1	2	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0
32 Emydops arcuatus	1	0	1	1	1	0	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0
33 Emydops oxeni	1	0	1	1	?	0	?	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0
34 Compadon helmoefti	1	0	1	1	1	0	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0	1
35 Digaliodon rubidgal	1	2	1	0	2	0	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0	1
36 Thliptoeus impero	1	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	0	0	0	0	0	?
37 Restodon proceridens	1	?	?	?	2	?	?	2	1	0	1	0	0	0	0	0	1
38 Dityrodontoides	1	0	1	1	2	0	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0	1
39 PPM2010-38Z(Amella)	1	0	1	1	2	0	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0	1
40 PPM2019-106R(Nelm)	1	0	1	1	2	0	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0	1
41 PPM2019-47Z	1	0	1	1	2	0	1	2	1	1	1	0	0	0	0	0	1
42 PPM2019-105R	1	0	1	1	2	1	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0	1
43 PPM2010-32Z(JENNIF)	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	1
44 Kombuisia frendensis	1	0	1	0	2	0	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0	1
45 Myosaurus gracilis	1	0	0	0	2	1	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0	1
46 Kombuacela kitchini	1	0	1	0	2	2	1	2	1	?	1	0	0	0	0	0	1

Figura 3.13- Ilustração dos caracteres discretos correspondentes aos espécimes PPM2019-47Z e PPM2019-105R marcados a amarelo, adicionados à matriz no *software* Mesquite.

Tabela 1- Descrição dos caracteres morfométricos contínuos utilizados das medições das estruturas ósseas. Cada número de caracter corresponde às medidas apresentadas nas figuras infra-citadas, representando a relação entre diferentes regiões do crânio.

Caracter nº	Descrição do Caracter
1	Comprimento da região pré-orbital do crânio em relação ao comprimento basal do crânio
2	Comprimento relativo do palato secundário da pré-maxila
3	Largura mínima do tecto interorbital do crânio em relação ao comprimento basal do crânio
4	Largura relativa da barra temporal ao nível da barra pós-orbital VS largura relativa na junção da barra intertemporal com a placa occipital
5	Comprimento da fenestra temporal em relação ao comprimento basal do crânio
6	Posição relativa do fóramen pineal, medida como a razão entre o comprimento dorsal do crânio posterior ao fóramen e o comprimento dorsal do crânio anterior ao fóramen
7	Altura da quilha anterior do pterigóide em vista lateral, altura relativa do ramo sem a quilha
8	Largura da placa mediana do pterigóide em relação ao comprimento basal do crânio
9	Ângulo formado pelos ramos posteriores do pterigóide
10	Comprimento da cavidade interpterigóide em relação ao comprimento basal do crânio
11	Área relativa das narinas internas

- 12 Ângulo entre os processo ascendente e processo zigomático do escamoso
  - 13 Angulação do occipital em relação ao palato, expressa pela razão entre os comprimentos dorsal e basal do crânio
  - 14 Razão da altura para o comprimento da fenestra mandibular em vista lateral
  - 15 Razão da altura do ramo dentário para a altura da sínfisis
  - 16 Razão da altura máxima dos ossos pós dentários (com exclusão da lâmina reflectida do angular) para a altura do ramo dentário
-

Tabela 2- Resultados obtidos pelas medições dos caracteres morfométricos contínuos da tabela 1 aplicados aos espécimes.

Caracteres	Espécimes	
	PPM2019-47Z	PPM2019-105R
1	0,666mm	
2	6,854mm	4,961mm
3	0,326mm	
4	1,303mm	
5	0,384mm	
6	3,007mm	
7	0,004mm	
8	0,152mm	
9	1,625rad	
10	0,098mm	
11	1,101mm	
12	2,411rad	
13	0,947mm	
14	0,897mm	
15	1,925mm	
16	0,652mm	

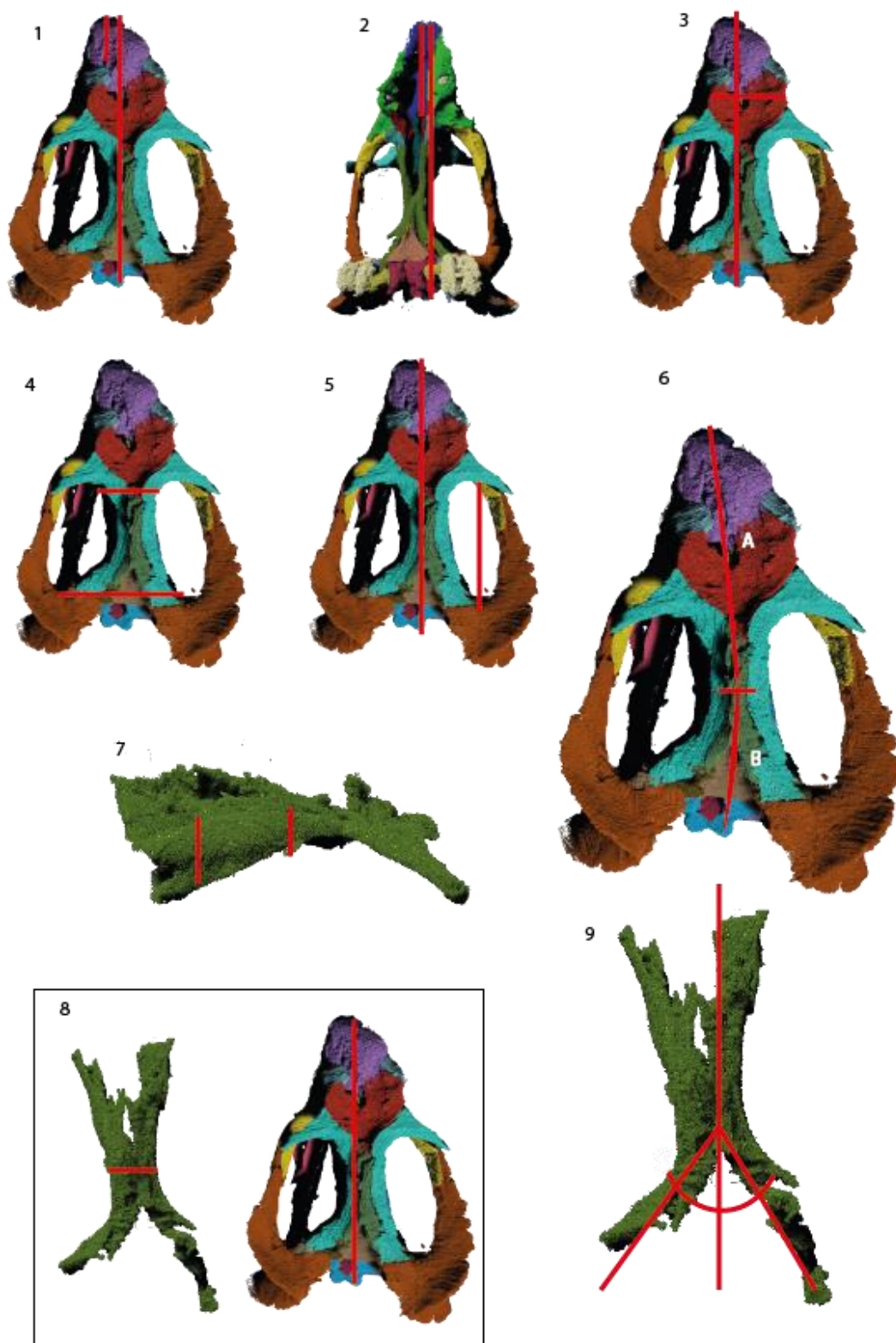


Figura 3.14- Representação de medições de caracteres morfométricos contínuos em diferentes vistas de estruturas ósseas. Os números de 1 a 9 referem-se aos respectivos caracteres descritos na tabela 1 supracitada. As

medições são indicadas por linhas que refletem a relação entre diferentes pontos das estruturas, organizadas conforme a disposição morfológica específica de cada uma.

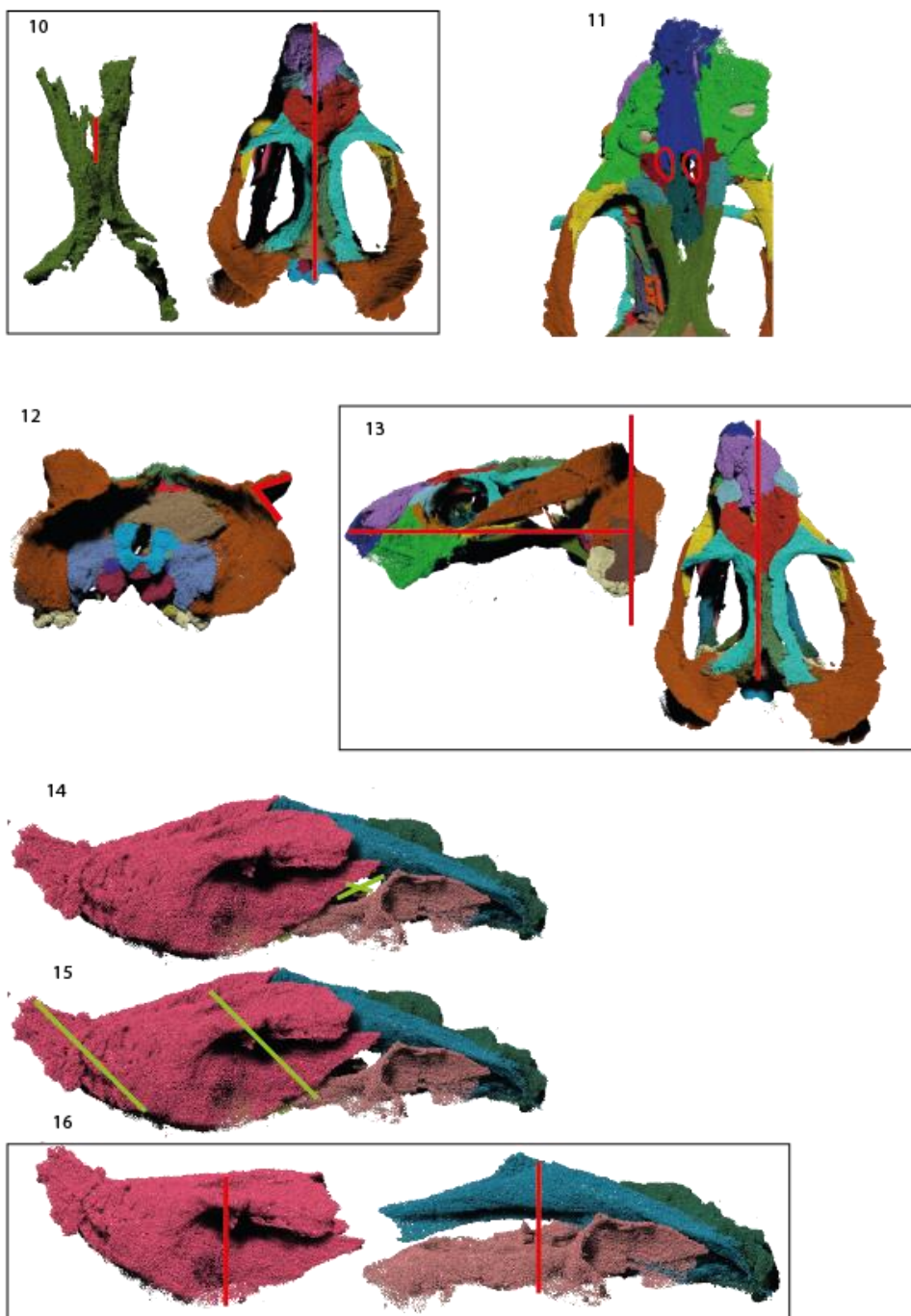


Figura 3.15- Representação de medições de caracteres morfométricos contínuos em diferentes vistas de estruturas ósseas. Os números de 10 a 16 referem-se aos respectivos caracteres descritos na tabela 1

supracitada. As medições são indicadas por linhas que refletem a relação entre diferentes pontos das estruturas, organizadas conforme a disposição morfológica específica de cada uma.

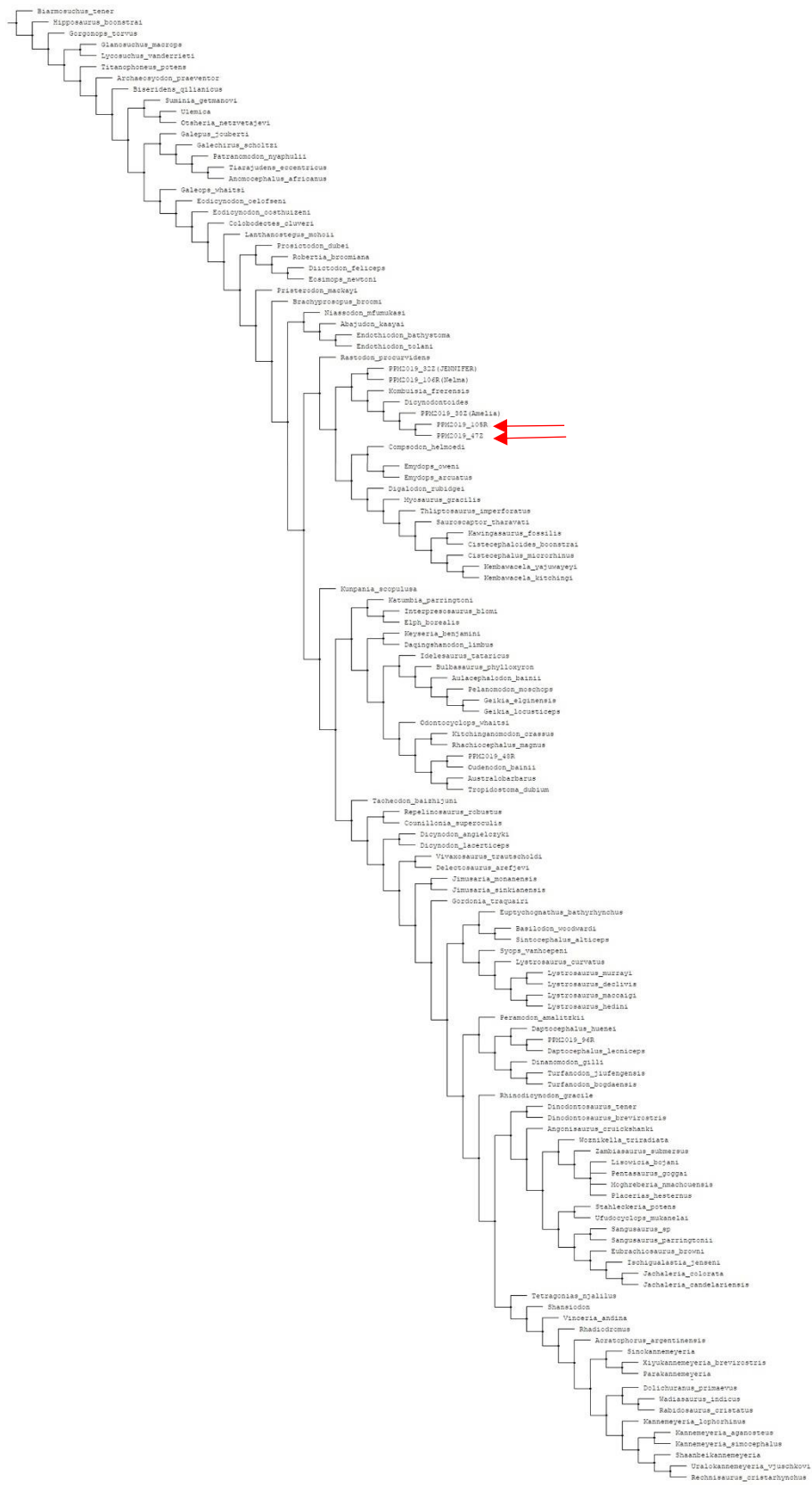


Figura 3.16- Cladograma geral ilustrando a posição e as relações filogenéticas entre 131 táxons, incluindo os espécimes PPM2019-47Z e PPM2019-105R destacados com setas.

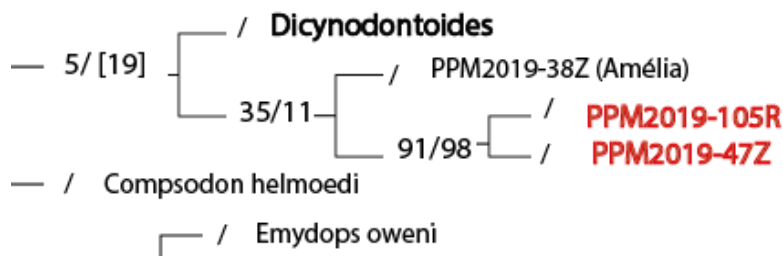


Figura 3.17- Aproximação dos espécimes sobre o cladograma resultante da análise filogenética através do TNT, indicando a posição filogenética dos espécimes PPM2019-47Z e PPM2019-105R, com altos valores de suporte *Bremer* (91) e *Bootstrap* (98).

### 3.3 Análise Palinológica

Da preparação laboratorial resultaram duas lâminas delgadas observadas ao microscópio ótico Leica DM 2500 LED, tendo sido utilizadas objetivas 20x e 40x. Os palinórfos foram identificados, registados (análise qualitativa) e contados (análise quantitativa). Varreu-se toda a superfície da lâmina em fiadas horizontais sucessivas com a objetiva de 20x, enquanto que o registo fotográfico foi feito com a objetiva 40x através da câmara anexada Leica Flexacam C3.

Para a caracterização da associação palinológica registou-se a contagem de palinórfos para cada uma das lâminas até 200 palinórfos em até duas lâminas. Os resultados da análise das lâminas são apresentados no gráfico abaixo, que ilustra a distribuição e abundância das diferentes categorias de palinórfos observados. O conteúdo da lâmina um resultou em 17 membranas, 32 fitoclastos, 20 hifas de fungos, 5 esporos de fungos, 4 delas agregadas, 2 cutículas, e matéria orgânica amorfa. Na lâmina dois, foram identificadas 93 membranas, 16 hifas, 9 cutículas, 101 fitoclastos, 19 esporos de fungos, 10 fitoclastos perfurados não-opacos e 16 palinórfos não identificados.

O total da contagem resultou em 328 palinórfos.

A matriz das lâminas era predominantemente constituída por matéria orgânica amorfa (Fig. 3.19- A7).

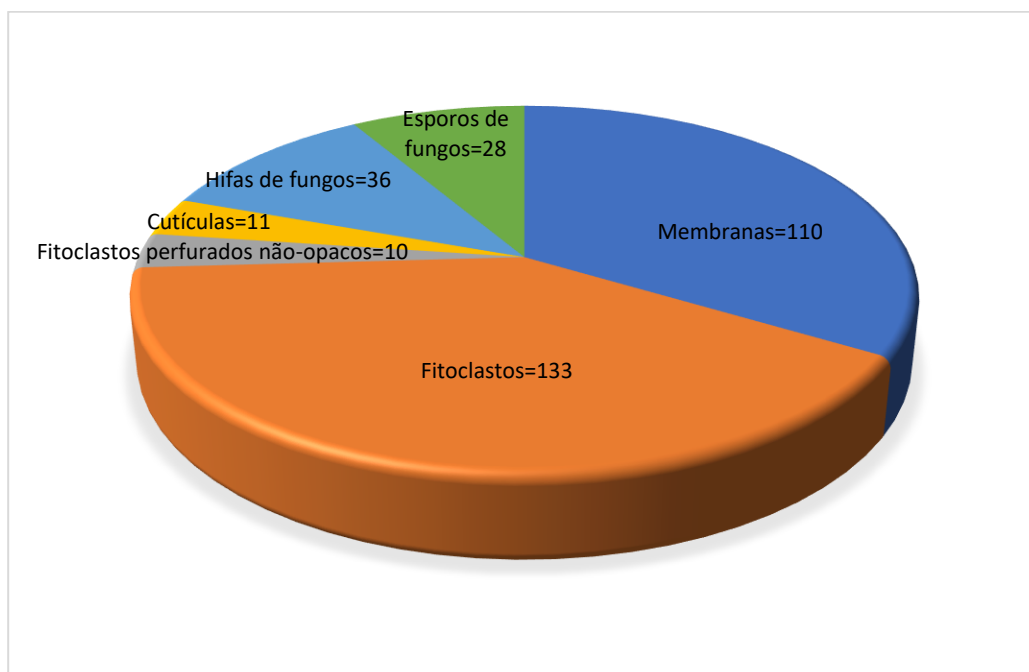


Figura 3.18- Abundância de palinóforos observada em duas lâminas delgadas resultantes de sedimento (30g) correspondentes ao sedimento hematítico do espécime PPM2019-105R.

### 3.3.1 Abundância Relativa de Matéria Orgânica

Os dados percentuais aqui apresentados foram utilizados para investigar a relação entre palinóforos e seu ambiente deposicional.

A sucessão é fortemente dominada por matéria orgânica terrestre. O grupo mais abundante é representado pelos fitoclastos 41%. O segundo grupo mais abundante é representado pelas membranas 34%, o terceiro mais abundante é representado pelas hifas 11% e o quarto mais abundante é representado pelos esporos 8%. As cutículas e os esporos e fungos estão representados em igual percentagem 3%, tal como observados nas figuras desde 3.18 a 3.26.

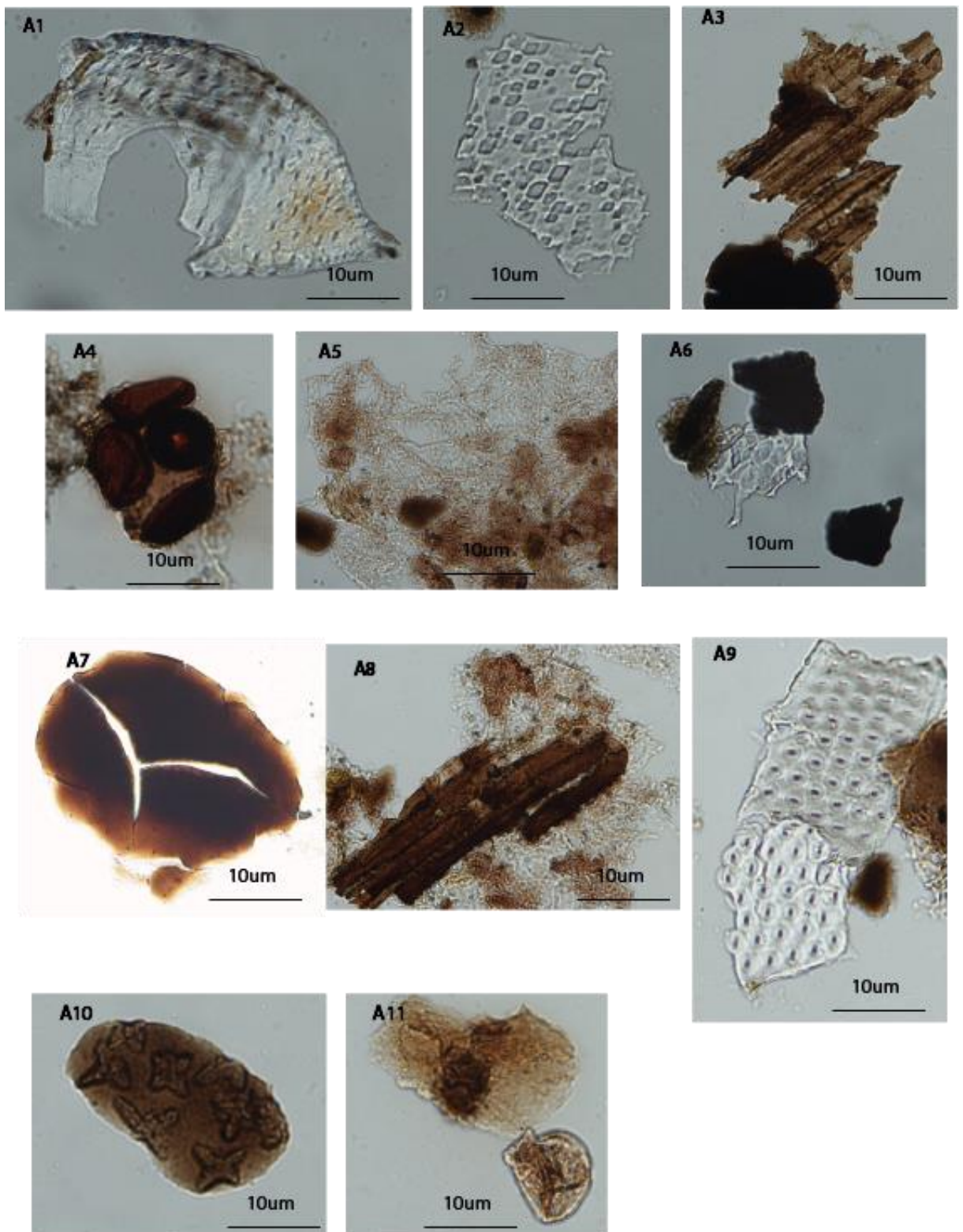


Figura 3.19- Matéria orgânica observada na lâmina 1. A1- cutícula; A2- membrana; A3- fitoclasto opaco; A4- quatro esporos de fungos agregados; A5- hifas; A6- membrana e fitoclastos opacos; A7- matéria orgânica amorfa; A8- fitoclasto opaco e hifas; A9- cutícula; A10- matéria orgânica amorfa; A11- esporo de fungo.



Figura 3.20- Matéria orgânica observado na lâmina 2. A1- hifas; A2- fitoclasto perfurado não-opaco; A3- membrana; A4- hifa; A5- fitoclasto perfurado não-opaco.

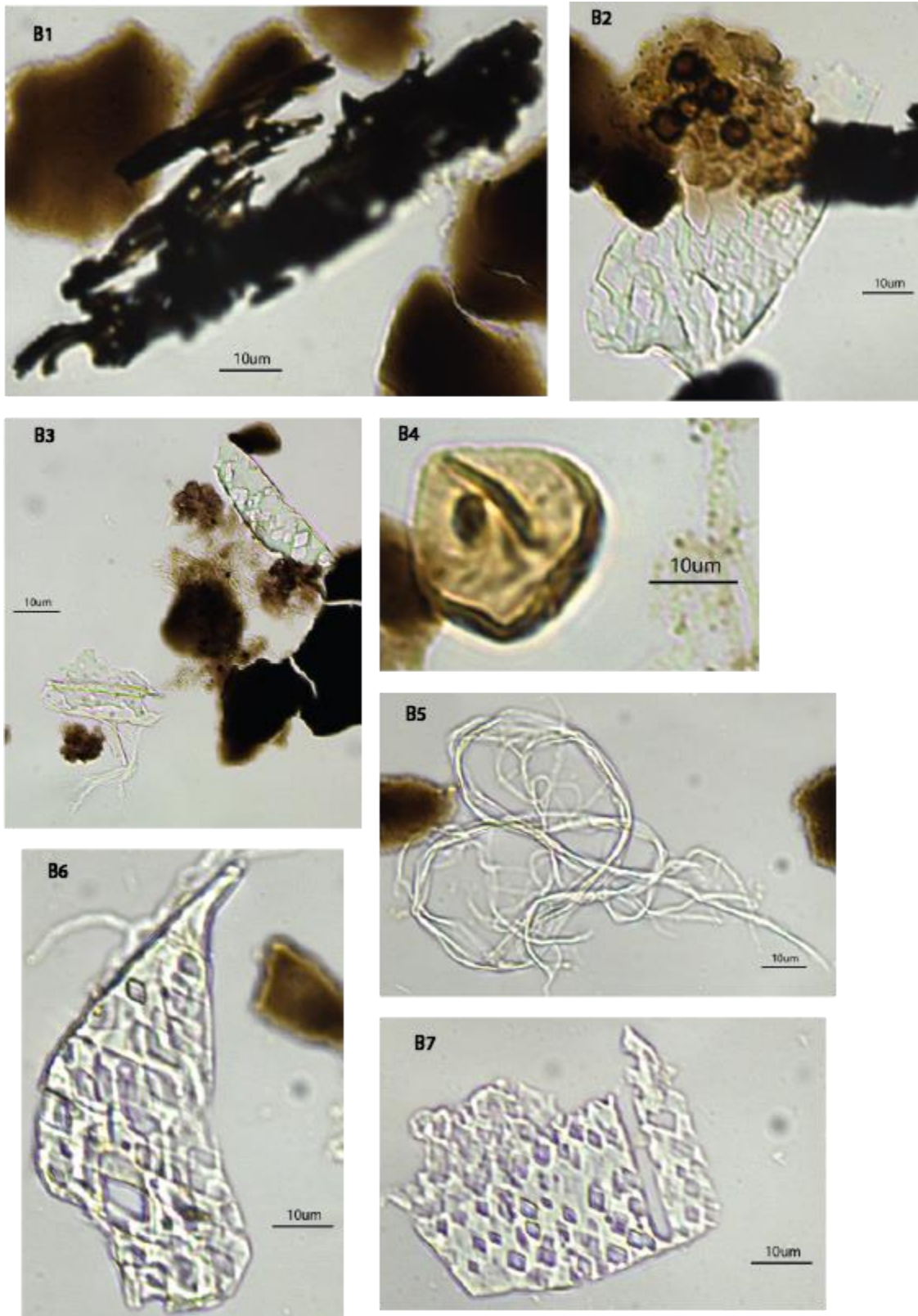


Figura 3.21- Matéria orgânica observada na lâmina 2. B1- fitoclasto opaco; B2- fitoclasto perfurado não-opaco e esporos de fungos agregados; B3- fitoclastos perfurados não-opacos; B4- esporos de fungos; B5- hifas; B6- membrana; B7- membrana.

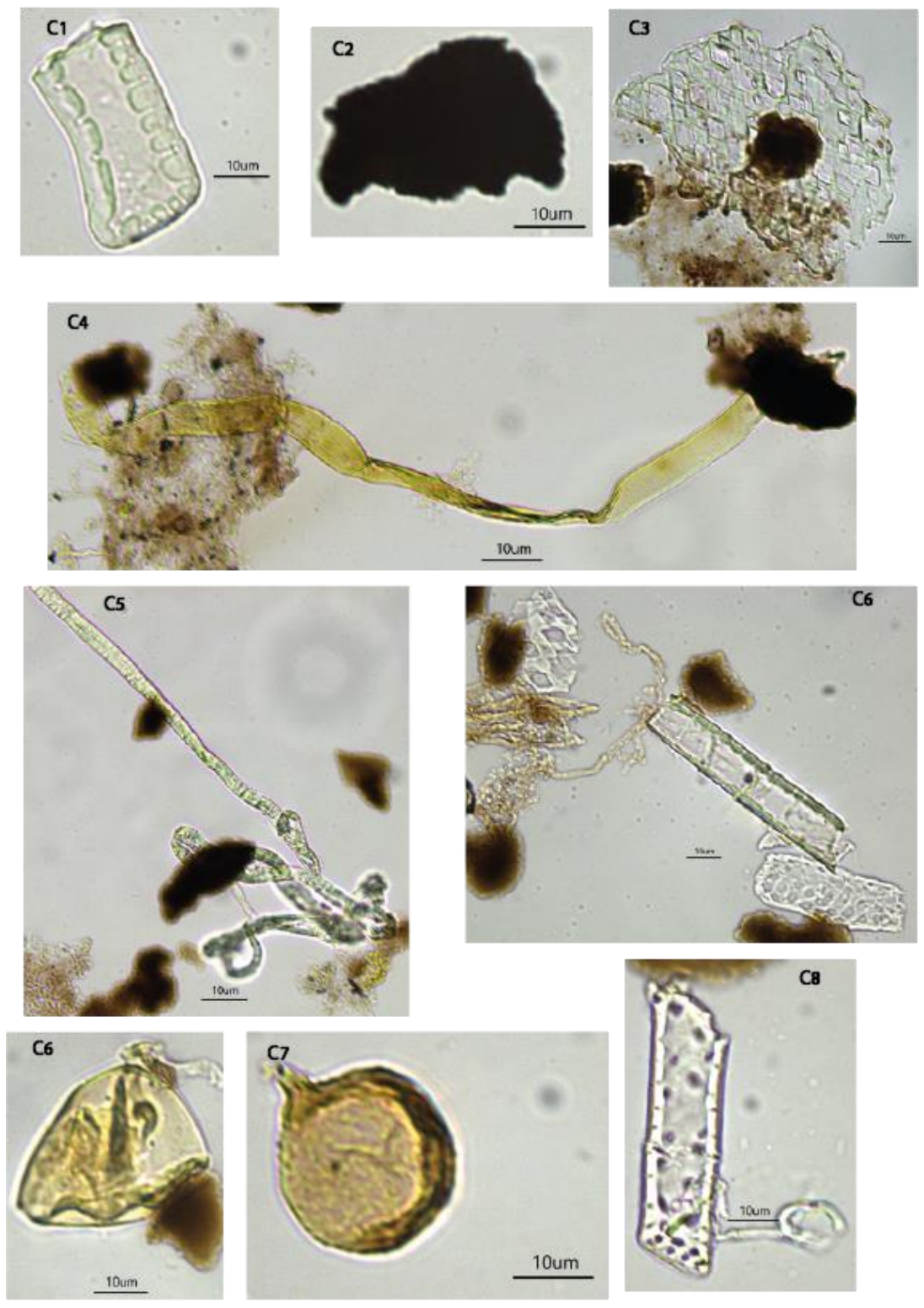


Figura 3.22- Matéria orgânica observada na lâmina 2. C1- fitoclasto perfurado não-opaco; C2- fitoclasto opaco; C3- membrana; C4- hifa; C5- hifa; C6- membrana, hifas e fitoclastos perfurados não-opacos; C7- esporo de fungo; C8- esporo de fungo; C9- fitoclasto perfurado não-opaco.

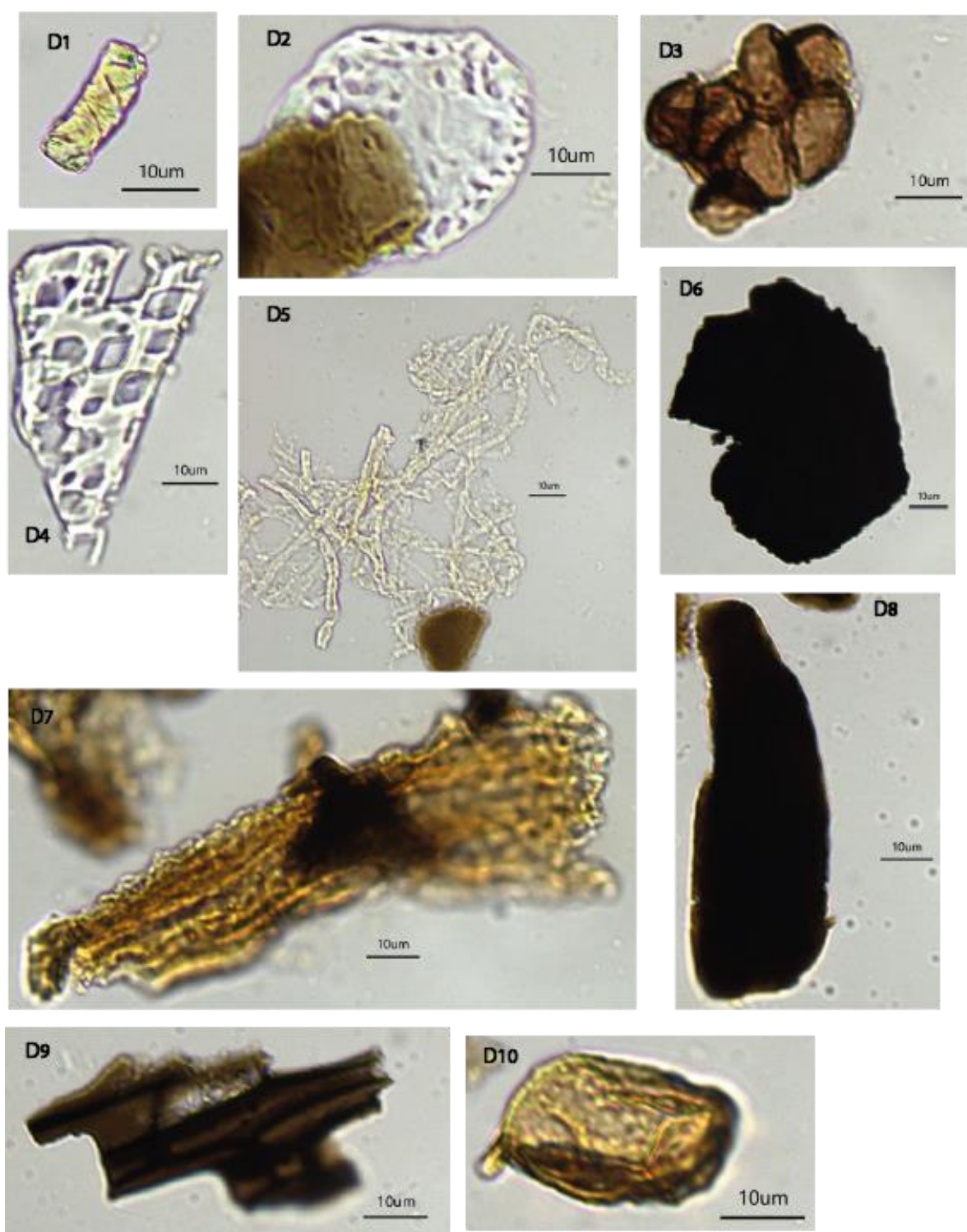


Figura 3.23- Matéria orgânica observada na lâmina 2. D1- fitoclasto perfurado não-opaco; D2- cutícula; D3- esporos de fungos agregados; D4- membrana; D5- hifas; D6- fitoclasto opaco; D7- fitoclasto; D8- fitoclasto opaco; D9- fitoclasto; D10- esporo de fungo.

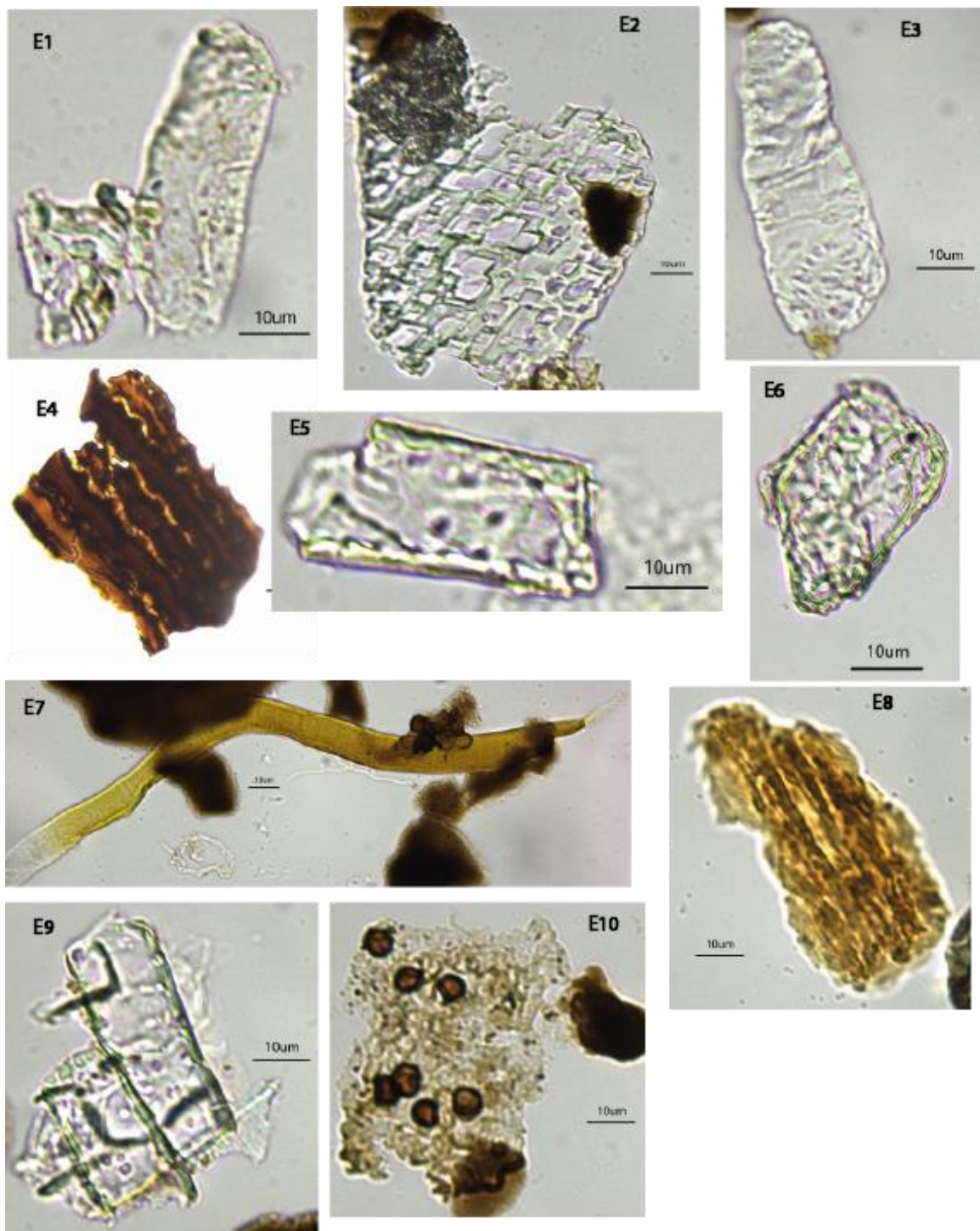


Figura 3.24- Matéria orgânica observada na lâmina 2. E1- fitoclastos perfurados não-opacos; E2- membrana; E3- cutícula; E4- fitoclasto semi-opaco; E5- fitoclasto perfurado não-opaco; E6- fitoclasto perfurado não-opaco; E7- hifa; E8- fitoclasto semi-opaco; E9- fitoclasto perfurado não-opaco; E10- agregação de hifas e esporos de fungos.

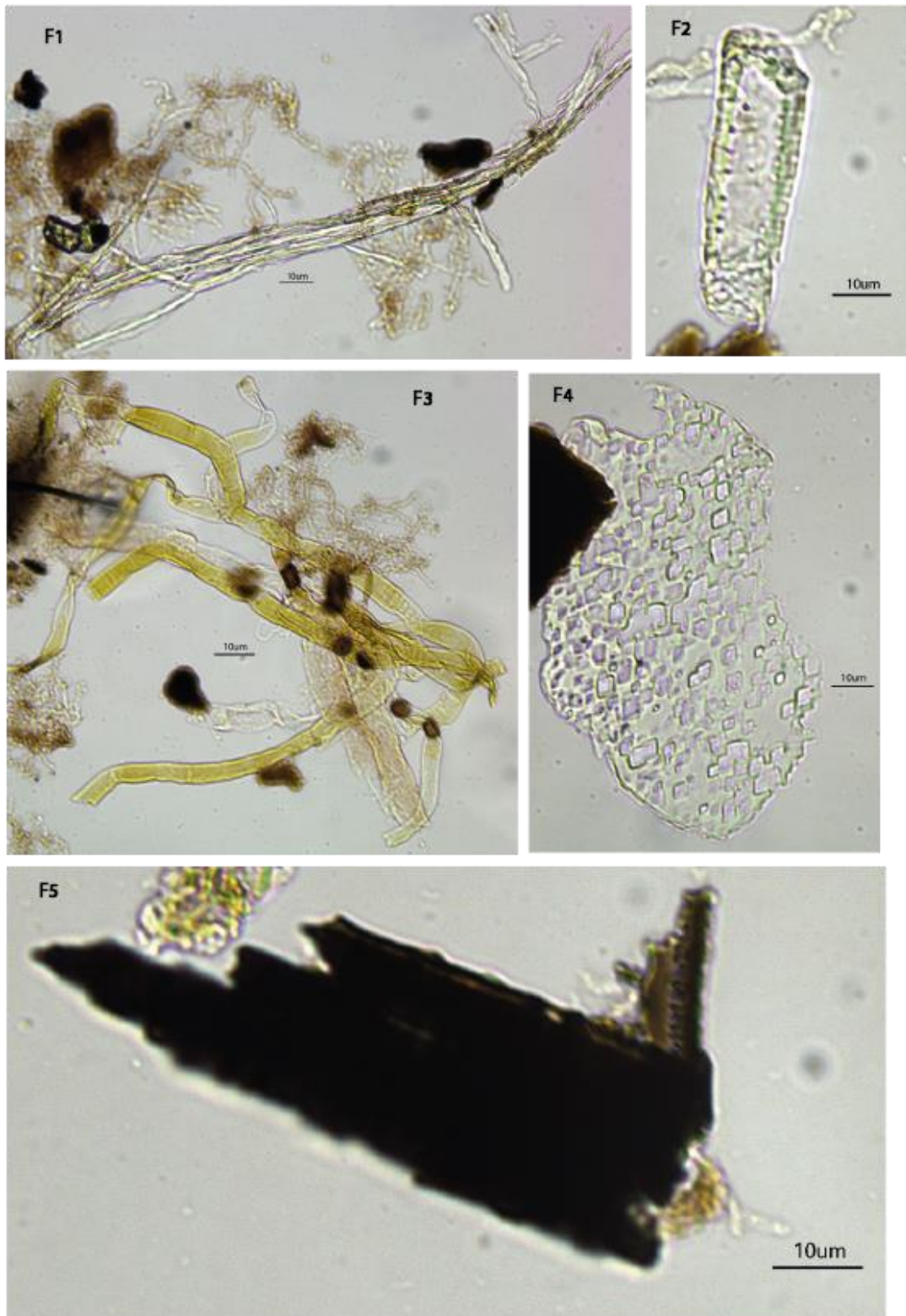


Figura 3.25- Matéria orgânica observada na lâmina 2. F1- hifas; F2- fitoclasto perfurado não-opaco; F3- hifas; F4- membrana; F5- fitoclasto opaco.

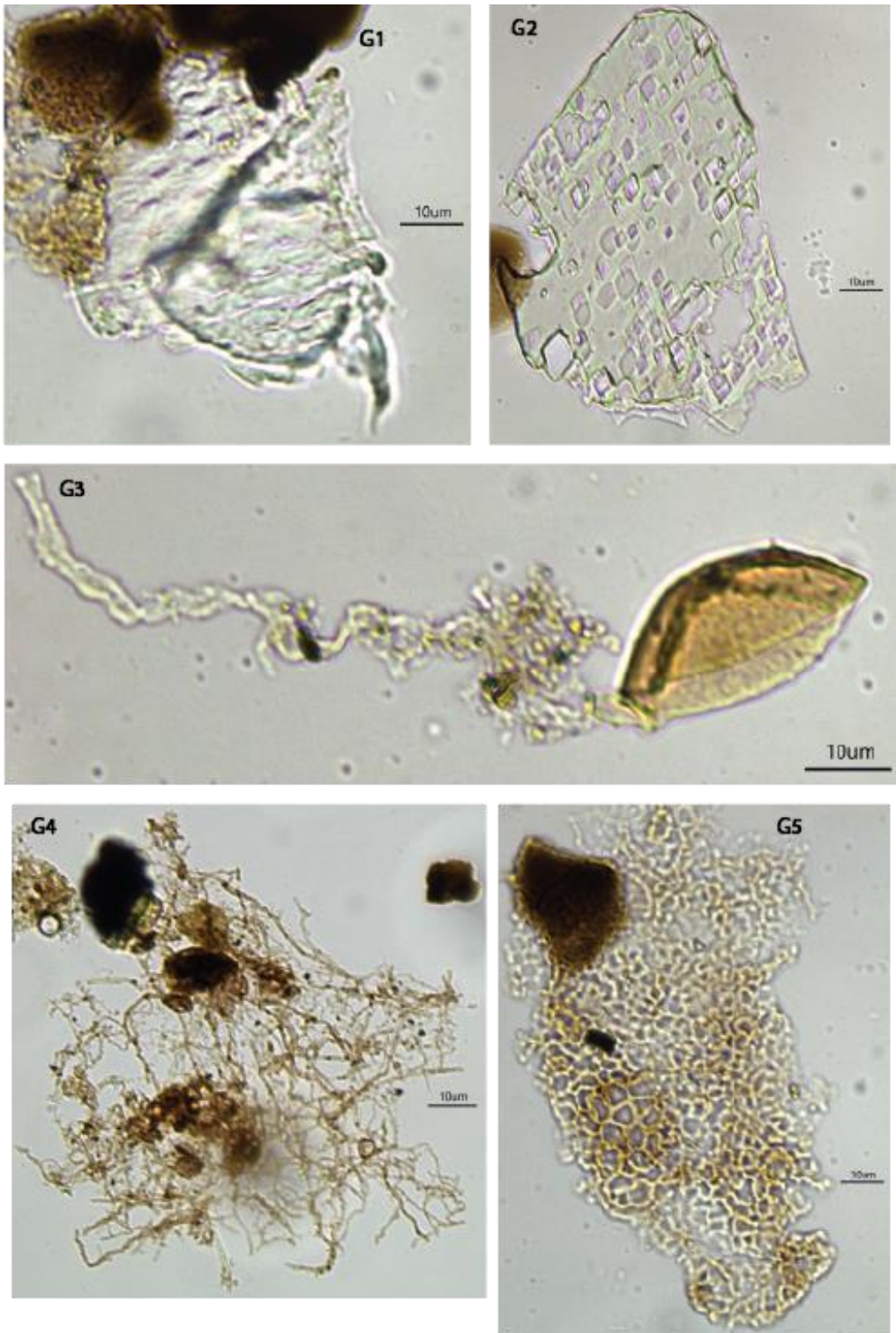


Figura 3.26- Matéria orgânica observada na lâmina 2. G1- cutícula; G2- membrana; G3- esporo de fungo e hifa correspondente; G4- hifas; G5- hifas.

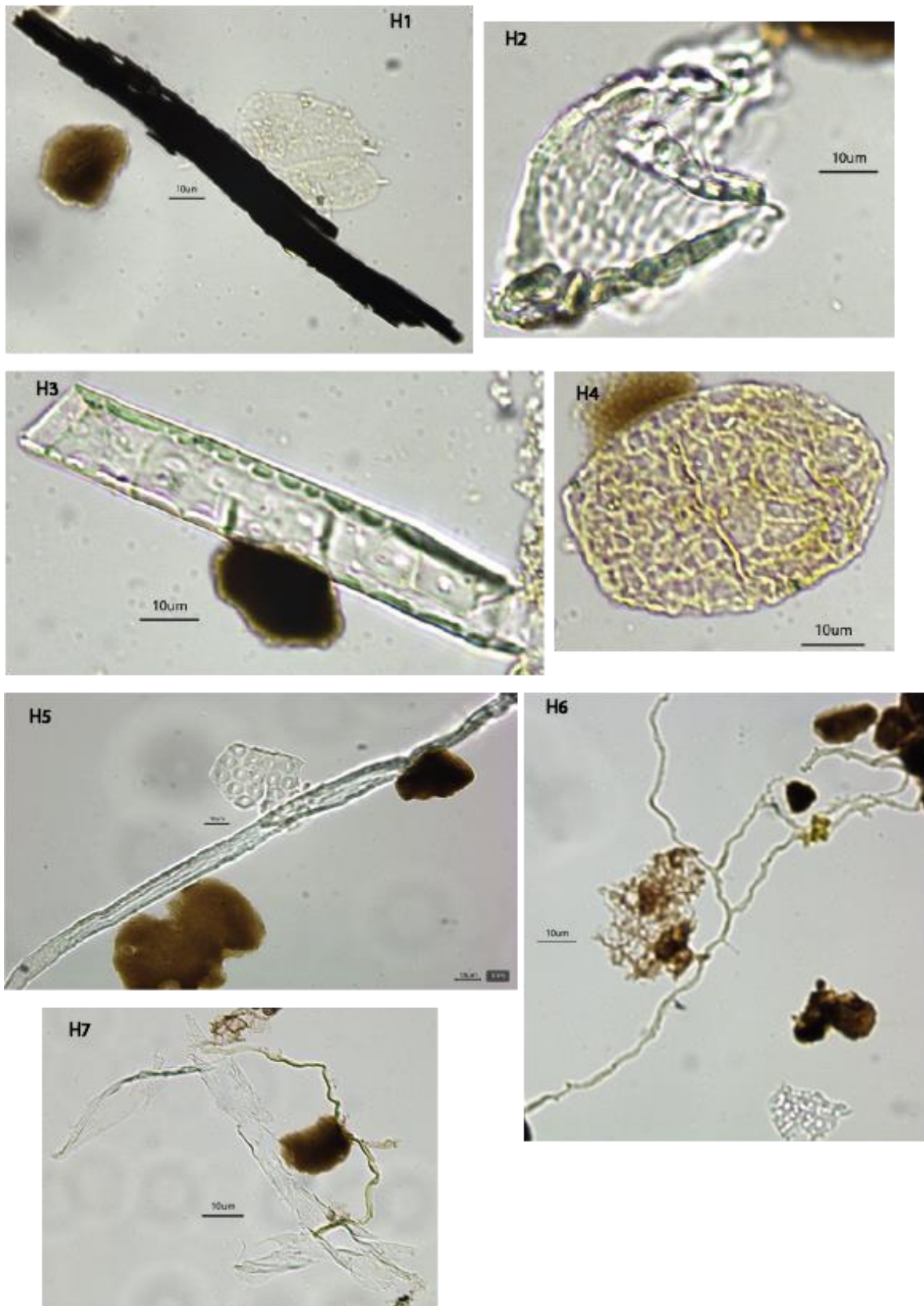


Figura 3.27- Matéria orgânica observada na lâmina 2. H1- fitoclasto opaco; H2- cutícula; H3- fitoclasto perfurado não-opaco; H4- membrana; H5- cutícula e hifa; H6- hifas e membrana; H7- hifas.

### 3.3.2 Descrição da Matéria Orgânica

O total de resíduos orgânicos observados foi de 328>200 em até duas lâminas. A sua descrição foi baseada em Tyson (1995). Para o tratamento dos dados foram efetuados estudos quantitativos e qualitativos, complementando com a elaboração de um gráfico onde constam os resíduos orgânicos identificados por lâmina e a respectiva abundância. Segue a descrição dos resíduos orgânicos observados.

#### **Membranas**

Derivado de tecido lenhoso de plantas terrestres como folhas finas, não celulares e transparentes.

#### **Fitoclastos perfurados não-opacos**

Derivado de tecido lenhoso de macrófitas, apresentam cor translúcida. Associados a detritos lenhosos que compõem o xilema e o floema, sistema vascular de plantas terrestres. Compreendem traqueídeos e vasos ou poros pelos quais os elementos comunicam com as células adjacentes.

#### **Fitoclastos opacos e semi-opacos**

Derivado de tecido lenhoso de plantas terrestres, que compreendem partículas de traqueídeos de madeira sem concavidades visíveis. É um grupo muito heterogêneo em que a fração do opaco varia entre laranja claro a semi-opaco ou partículas castanhas escuras translúcidas apenas nas suas bordas.

#### **Cutículas**

Compreende a parte mais externa do tecido epidermal da parte aérea de plantas terrestres que não apresentam crescimento secundário. A maior parte dos fragmentos de cutículas são derivados de folhas ou estomas.

#### **Hífas (filamentos dos fungos)**

Filamentos individuais de micélio de fase vegetativa de fungos eumicotes. São estruturas finas, ramificadas, tubulares de comprimento indeterminado. Podem apresentar uma cor acastanhada translúcida devido à acumulação do pigmento melanina, que tem uma função protetora.

### **Esporos (cabeças de fungos)**

Palinomorfo terrestre produzido por plantas pteridófitas, briófitas, licófitas e fungos. Podem apresentar forma triangular ou circular. O termo esporo é usado para designar os corpos propagativos que conduzem à geração gametófito (Jackson, 1928 in Kremp, 1965).

O tamanho dos esporos oscila entre 1  $\mu\text{m}$  e 2 mm, sendo o valor médio 50-100  $\mu\text{m}$ . A função primária dos esporos é dispersar e reproduzir as plantas que os produzem. A função secundária é a proteção do conteúdo protoplasmático, durante o transporte, antes da germinação. O desenvolvimento de paredes espessas em alguns esporos está relacionado com vantagens de sobrevivência em períodos de secura (Tschudy & Scott, 1969). O carácter estrutural principal é condicionado pelo modo de associação dos esporos na tétrada, resultante do contacto entre os diferentes grãos. Estes são produzidos por meiose da célula-mãe segundo dois processos-tetraédrico (Fig. 3.26- G3) e tetragonal, dando origem, respetivamente, a esporos com marcas trilete e monolete e ainda aquando da inexistência da marca, o esporo designa-se alete (Castro, 2006).

### **Matéria orgânica amorfa**

Consiste em todas as partículas de componentes orgânicos sem estrutura à escala da microscopia ótica. Inclui fitoplâncton, derivados de bactérias, matéria orgânica de plantas superiores e produtos amorfo da diagénese de tecidos de macrófitas. O material amorfo actua como parte dominante da matriz (Fig. 3.19- A7 e A10)

## DISCUSSÃO

Nesta secção os principais resultados serão discutidos, interpretando-os à luz da literatura existente e destacando as suas implicações evolutivas em relação aos espécimes estudados. Além disso, abordar-se-ão as limitações deste trabalho.

Os resultados da análise filogenética demonstram que os espécimes PPM2019-47Z e PPM2019-105R estão posicionados dentro da família Kingoriidae, agrupados no mesmo clado que *Dicynodontoides*, com um valor de suporte estatístico de 91/98 (em 100%). Este agrupamento indica uma relação evolutiva bem sustentada, sugerindo uma partilha de características derivadas de um ancestral comum. Tanto o *Dicynodontoides recurvidens* como PPM2019-47Z partilham uma região intertemporal em forma de crista, resultado dos pós-orbitais inclinados ventralmente e sobrepostos ao parietal, bem como um fóramen pineal bem definido e configurações do pterigóide semelhantes. Estas características morfológicas partilhadas corroboram os resultados da análise filogenética, reforçando a afinidade filogenética dos espécimes com a família Kingoriidae, mas sobretudo há uma elevada consistência anatómica com o género *Kingoria*.

A análise palinológica dos espécimes envolvendo a observação de lâminas delgadas ao microscópio ótico, resultou na identificação de diversos resíduos de matéria orgânica. Os resultados desta análise indicam uma diversidade significativa, sugerindo um ambiente rico em matéria orgânica. A presença de fitoclastos e hifas indica um ambiente com vegetação abundante e processos de decomposição contínuos no ambiente deposicional. Uma vez que esta era uma amostra pequena, resultando em 30g, a retirada do sedimento acarretou risco devido à extrema dureza da concreção e à fragilidade e tamanho reduzido do fóssil.

## 4.1 Identificação Taxonómica

Clado: Synapsida Osborn, 1903

Ordem: Therapsida Boom, 1905

Sub-Ordem: Anomodontia Owen, 1860

Infra-Ordem: Dicynodontia Owen, 1859

Super-Família: Emydopoidea Van-Hoepen, 1934

Família: Kingoriidae King 1988

Género: *Kingoria* Cox, 1959

Espécie: *Kingoria nowacki* Huene, 1942

### 4.1.1 Características diagnósticas do espécime PPM2019-105R

Caracteriza-se pela presença de múltiplos fóramens na maxila, dispostos em sequência ao longo da extensão ventral do processo caniforme; uma margem ventral da maxila que se apresenta de forma reta; ausência de presas caniformes ou de qualquer outra morfologia dentária semelhante. Observa-se ainda pequenas bossas nasais e a presença de um fóramen localizado dorsalmente na placa mediana do vómer, no contacto com o etmóide. Nota-se a presença de um foramen lacrimal, uma crista circumorbital com demarcação mais proeminente na região do pré-frontal, e o osso frontal é afinado na direção posterior, com uma elevação notável no contacto com o pós-orbital.

### 4.1.2 Características diagnósticas do espécime PPM2019-47Z

Caracteriza-se pela presença de dentes caniniformes, co-ossificação do pós-frontal e pós-orbital, além da presença de um foramen lacrimal e bossas nasais pequenas. A crista circumorbital apresenta uma demarcação mais proeminente na região do pré-frontal, enquanto o osso frontal é afinado posteriormente, com uma elevação no ponto de contacto com o pós-orbital. Outras características incluem um pterigóide estreito, uma cavidade interpterigóide bastante reduzida, fenestra mandibular expressa de forma reduzida, ossos palatinos pequenos, concavidade bem definida no interparietal, e presença de um pequeno fóramen na extremidade superior do quadratojugal.

## 4.2 Discussão Taxonómica

A descrição anatómica dos espécimes PPM2019-105R e PPM2019-47Z revela diferentes graus de preservação, com PPM2019-105R exibindo uma preservação notável e com suturas bem demarcadas, apesar da ausência da parte lateral direita do crânio, enquanto que o PPM2019-47Z mostra um crânio e mandíbula completos, com duas vértebras cervicais e um corpo vertebral associados, mas com baixa densidade óssea em algumas áreas, um certo grau de deformação mediolateral e dorsal e um alto grau de co-ossificação, sobretudo na zona occipital, o que inclui uma fusão significativa de alguns ossos. Esta condição também é referida em *Cistecephalus* e *Kawingasaurus* (Macungo *et al.*, 2023) pertencentes à família Cistecephalidae. Nos Kingoriidae, nomeadamente no género *Kingoria*, é comum apresentar este tipo de co-ossificação, envolvendo os mesmos ossos. Ou seja, a co-ossificação tem sido uma característica partilhada por todos os membros desde a superfamília Emydopoidea (Macungo *et al.*, 2022), e é interpretada como sendo uma adaptação que conferiu a este grupo uma estrutura craniana mais robusta, possivelmente para suportar grandes forças, como a escavação do solo para a construção de túneis, adaptada a um estilo de vida subterrâneo mais especializado como a fossorialidade, bem como, como uma vantagem estrutural na competição intraespecífica (Macungo *et al.*, 2022, Araújo *et al.*, 2022, Macungo *et al.*, 2023). Esta característica confere uma função estrutural e adaptativa, mas difere relativamente entre o PPM2019-105R e o PPM2019-47Z, em que o PPM2019-105R está menos co-ossificado, o que pode representar um indicador ontogenético. O menor grau de co-ossificação no PPM2019-105R permitiu uma observação mais clara das suturas relativamente ao PPM2019-47Z. Ao passo que este último, por apresentar um alto grau de co-ossificação, poderá indicar um possível estágio ontogenético mais avançado.

Ambos os espécimes apresentam características que os alinham com outras espécies da família Kingoriidae, tal como a presença de dentes caniniformes destacada no PPM2019-47Z; a configuração das bossas nasais e orbitais ovais com suturas interdigitais no contacto com o frontal; co-ossificação dos pós-frontais com os pós-orbitais (Macungo *et al.* 2023), característica partilhada por todos os kingorídeos (Cox, 1959, Frobisch *et al.*, 2010). Recentemente foi sugerido que a perda deste elemento ocorre pela fusão do pós-frontal com o pós-orbital durante o processo ontogénico em oposição à perda total de um centro de ossificação (Macungo *et al.*, 2023, Kammerer & Smith, 2017), ou seja, "... a perda do pós-frontal em dicinodontes tipicamente ocorre via fusão do elemento com o pós orbital e este processo

começa perto da superfície dorsal do crânio” (Macungo *et al.*, 2023). Assim sendo, a discussão será feita com base nesta família.

### 4.2.1 Família Kingoriidae

A família Kingoriidae é definida por representar todos os taxa mais próximo filogeneticamente aos *Kingoria nowacki* (Von Huene, 1942) (Cox, 1959), do que *Myosaurus gracilis* Haughton, 1917, ou *Cistecephalus microrhinus* Owen, 1876 (Kammerer, 2011).

Representa um clado de dicinodontes emidopóides caracterizado pela baixa diversidade específica mas elevada abundância relativa, no entanto, este foi um dos grupos que resistiu ao evento de extinção no final do Pérmico, possivelmente devido à ampla distribuição geográfica e um grande período de ocorrência, que estende-se desde o final do Pérmico até ao Triásico Médio (Kammerer *et al.* in press).

É de realçar que o estudo mais recente de Kammerer *et al.* (in press) sugere uma reorganização e reclassificação desta família e inclui quatro géneros: *Thliptosaurus*, *Kingoria*, *Dicynodontoides* e *Kombuisia*, sendo que cada um desses géneros contém várias espécies, algumas das quais foram reclassificadas ou recuperadas.

O género *Kingoria* foi revalidado para incluir espécies anteriormente alocadas a outros géneros, enquanto que *Kombuisia* manteve a sua posição com as suas duas espécies reconhecidas. O género *Dicynodontoides* sofreu uma alteração, ao passo que, actualmente, possui duas espécies válidas, sendo que uma delas, *D. recurvidens* é resultado da consolidação de várias outras designações históricas como *D. gracilis*, *D. howardi*, e *D. clarencei*. O género *Thliptosaurus* inclui uma só espécie e esta ocupa uma posição mais basal. O estudo de Kammerer *et al.* (in press) destaca ainda a importância da biostratigrafia na compreensão da evolução e distribuição geográfica desse grupo de dicinodontes, que, apesar da sua sobrevivência ao evento de extinção, mantiveram uma baixa diversidade e abundância no Triásico.

Esta reclassificação reflete-se em:

- i) **Género *Thliptosaurus*** (Pérmico tardio)  
(1) *Thliptosaurus imperforatus*
- ii) **Género *Kingoria*** (Pérmico tardio)  
(1) *Kingoria nowacki*  
(2) *Kingoria sakamensis*
- iii) **Género *Dicynodontoides*** (Pérmico tardio)

- (1) *Dicynodontoides recurvidens*
- (2) *Dicynodontoides parringtoni*
- iv) **Género *Kombuisia*** (Triásico)
  - (1) *Kombuisia antarctica*
  - (2) *Kombuisia frerensis*

Em termos anatómicos, a família é reconhecida principalmente pela redução ou inexistência da fenestra mandibular (Kammerer *et al.* in press; Kammerer & Angielczyk 2009). As sinapomorfias dos Kingoriidae reconhecidas pelos autores Angielczyk (2007), Frobisch (2007), Kammerer *et al.* (in press), Fröbisch & Reisz (2008), Kammerer & Angielczyk 2009, que unem o clado são: 1) com ou sem presas, 2) pequeno porte, 3) redução da fenestra mandibular e sínfise extremamente alongada terminando em forma de pá, 4) região intertemporal estreita, formando uma crista sagital, cercada pelos pós-orbitais transversalmente expandidos e intimamente unidos, com fóramen pineal saliente dentro da crista aproximadamente no meio da barra, 5) presença de sulco (orelhas) dorsolateral do esquamoso em vista occipital, 6) processo estapedial dorsal e 7) placa medial do vômer relativamente larga em vista ventral, características estas partilhadas com os espécimes aqui estudados.

#### 4.2.1.1 **Género *Thliptosaurus***

##### 4.2.1.1.1. *Thliptosaurus imperforatus*

O *Thliptosaurus imperforatus* é caracterizado por ser o mais basal da família (Kammerer *et al.* in press) e por possuir uma região interparietal alargada e ausência do foramen pineal (Kammerer, 2019), em oposição ao PPM2019-47Z que apresenta uma região interparietal estreita e com foramen pineal (Fig. 4.1).

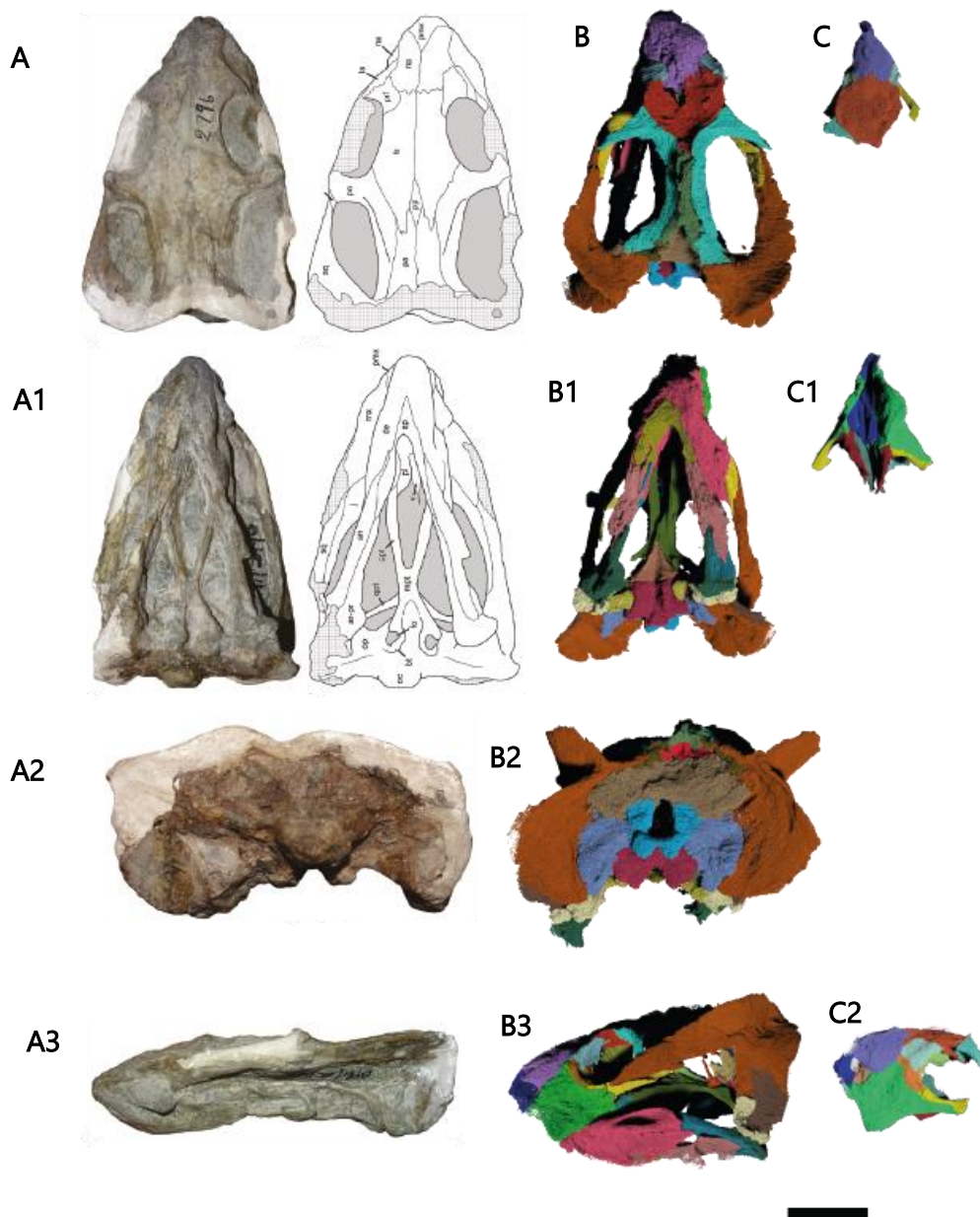


Figura 4.1- Comparação entre *Thliptosaurus imperforatus* (A) e espécimes PPM2019-47Z (B) e PPM2019-105R (C). A-vista dorsal, A1-vista ventral, A2-vista posterior, A3-vista lateral esquerda; B-vista dorsal, B1-vista ventral, B2-vista posterior, B3-vista lateral esquerda e C-vista dorsal, C1 vista ventral, C2-vista lateral esquerda. Imagens A, A1, A2 e A3 adaptadas de Kammerer (2019).

#### 4.2.1.2 Género *Kingoria*

O género *Kingoria* distingue-se pelas proporções intertemporais, apresentando uma exposição dorsal do teto craniano consistentemente mais estreita, com a margem anteriormente quadrada do pré-parietal. A região interorbital é larga em relação ao tamanho relativamente pequeno do dentário. O dentário possui uma porção posterior baixa e arqueada. Com a

plataforma dentária lateral expandindo-se para formar uma saliência muscular ampliada anteriormente. A sínfise é extremamente alongada, terminando numa ponta quadrada em forma de pá, com oclusão da fenestra mandibular na borda posterior do dentário. A barra intertemporal apresenta uma exposição mediana estreita semelhante a uma crista do parietal cercada por órbitas estreitamente compridas e expandidas transversalmente, com o fóramen pineal saliente dentro da crista, aproximadamente no centro do parietal. Ao redor do fóramen pineal, os parietais formam cristas laterais em forma de "lábio". A plataforma dentária lateral é geralmente robusta, com uma orientação horizontal, aproximadamente, em linha com o longo eixo do ramo mandibular, situada no alto do dentário.

#### 4.2.1.2.1 *Kingoria nowacki*

Plataforma dentária lateral é mais robusta e está localizada mais acima no dentário em relação ao *K. sakamensis* (Kammerer *et al.* in press) (Fig. 4.2 e 4.3).

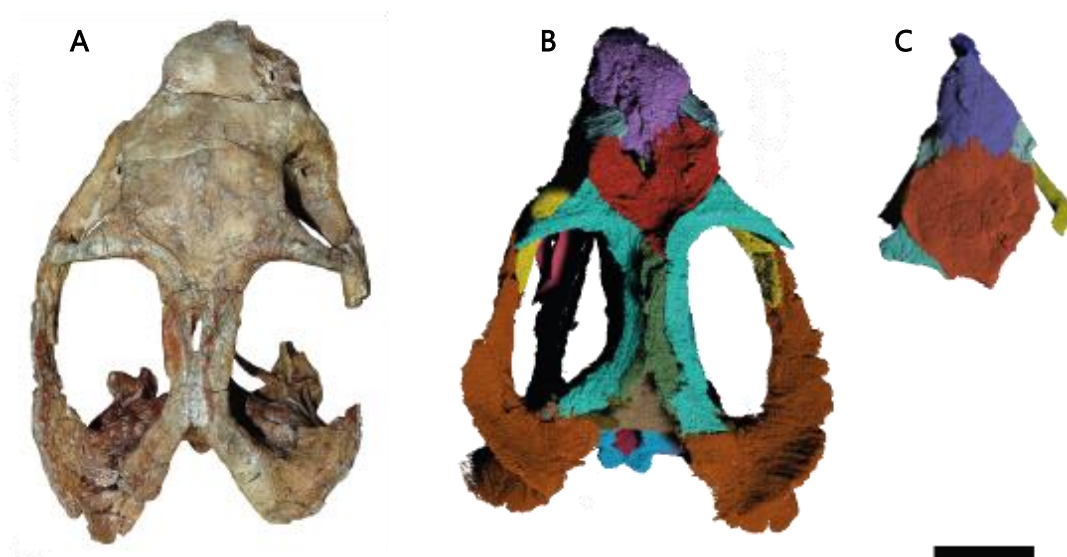


Figura 4.2- Comparação em vista dorsal de *K. nowacki* (A) e espécimes PPM2019-47Z (B) e PPM2019-105R (C). Imagem A adaptada de Kammerer *et al.* (in press).

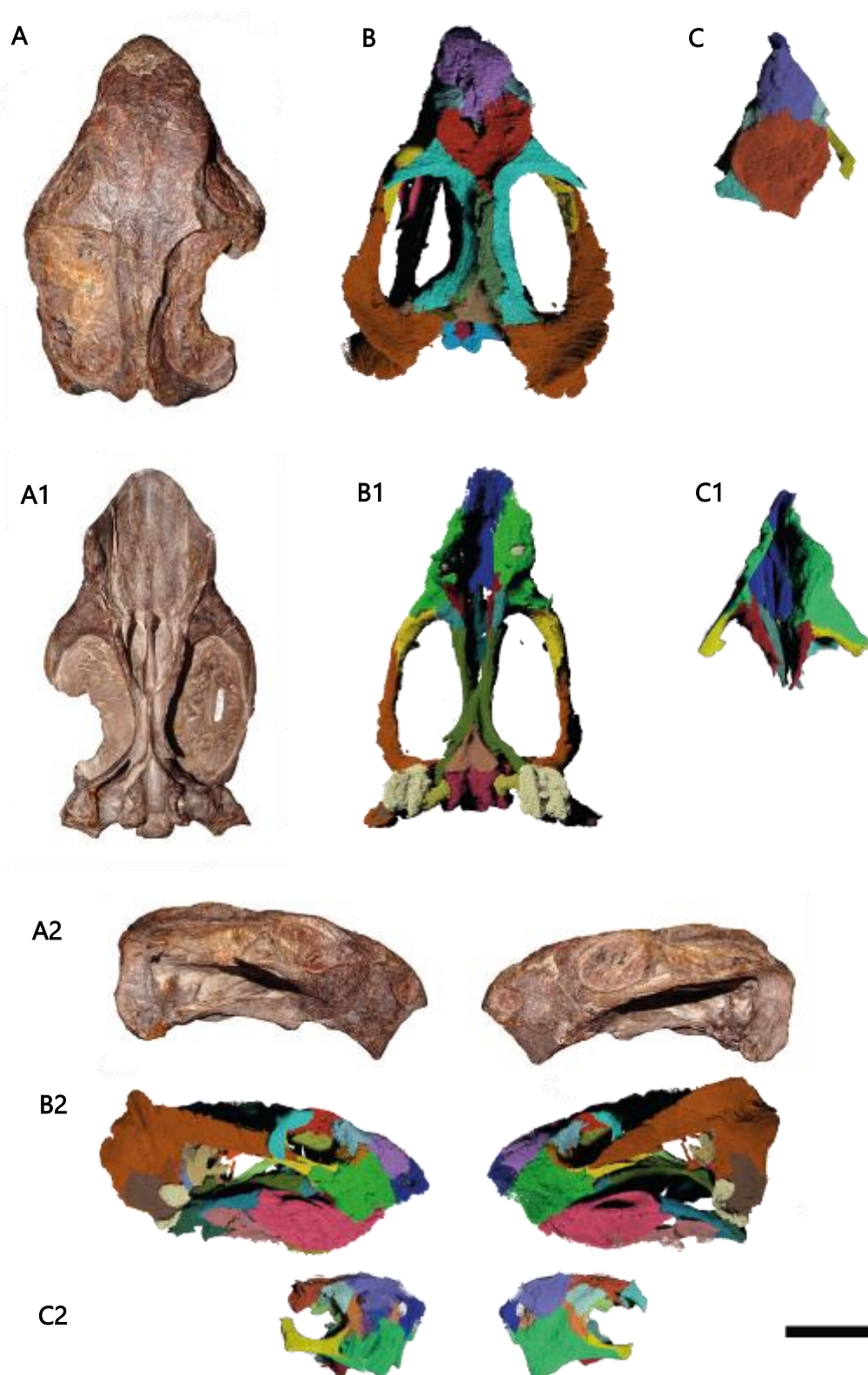


Figura 4.3- Comparação entre *Kingoria nowacki* (A) e espécimes PPM2019-47Z (B) e PPM2019-105R (C) em vista dorsal A1, B1 e C1 em vista ventral; A2, B2 e C2 em vista lateral direita e esquerda. Imagens A, A1 e A2 adaptadas de Kammerer *et al.* (in press).

#### 4.2.1.2.2 *Kingoria sakamensis*

Caracterizado pela morfologia da plataforma dentária lateral ser muito baixa e fraca na zona posterior, formando um arco anterodorsal antes de se expandir numa grande protuberância em forma de lágrima na sua extremidade anterior (Kammerer *et al.* in press), diferenciando-se do PPM2019-47Z nesta característica (Fig. 4.4).

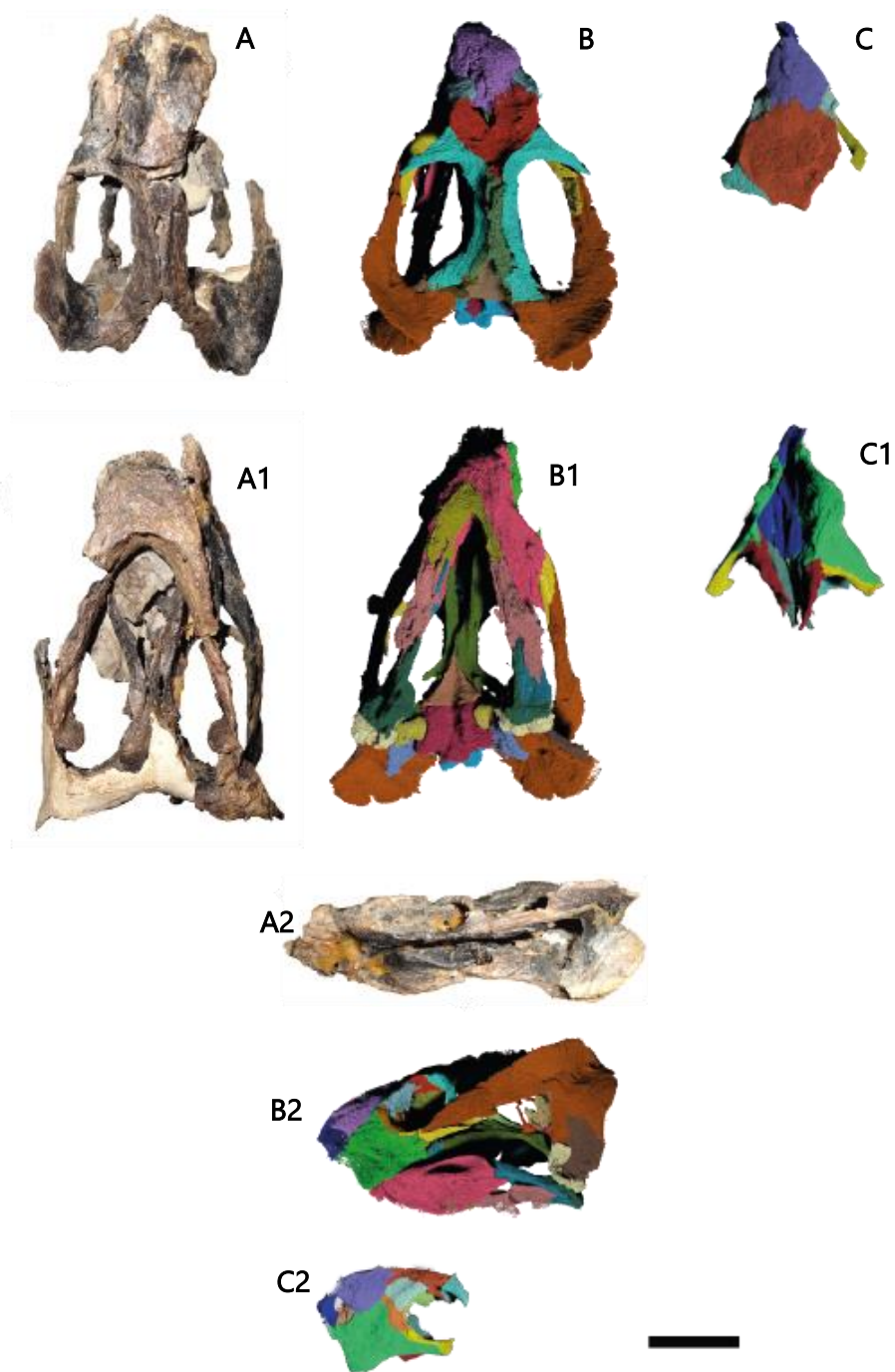


Figura 4.4- Comparação entre *K. sakamensis* (A) e os espécimes PPM2019-47Z (B) e PPM2019-105R (C) em vista dorsal; A1, B1 e C1 em vista ventral; A2, B2 e C2 em vista lateral esquerda. Imagens A, A1, A2 e A3 adaptadas de Kammerer *et al.* (in press).

#### 4.2.1.3 Género *Komboisia*

Este género é caracterizado por apresentar uma oclusão quase completa da fenestra mandibular, acompanhada pela bifurcação da plataforma dentária lateral, que emoldura uma

fossa oval localizada posteriormente a esta. Adicionalmente, observa-se uma redução do foramen pineal e estreitamento do pré-parietal, assumindo uma forma semelhante a uma lasca (Kammerer *et al.* in press).

#### 4.2.1.3.1 *Kombuisia frerensis*

Na espécie *Kombuisia frerensis*, o pós-orbital não se sobrepõe completamente aos parietais na região interparietal nem possui um fóramen pineal (Angielczk *et al.*, 2009), ao passo que no PPM2029-47Z o pós-orbital sobrepõem-se ao parietal e apresenta fóramen pineal (Fig. 4.5). Outra característica que distingue os dois espécimes é a presença do pré-parietal em *Kombuisia*, marcada pela forma elipsoidal, enquanto que o PPM2029-47Z não possui este elemento (Fig. 4.2), no entanto, os dois espécimes partilham a presença de fenestra mandibular.

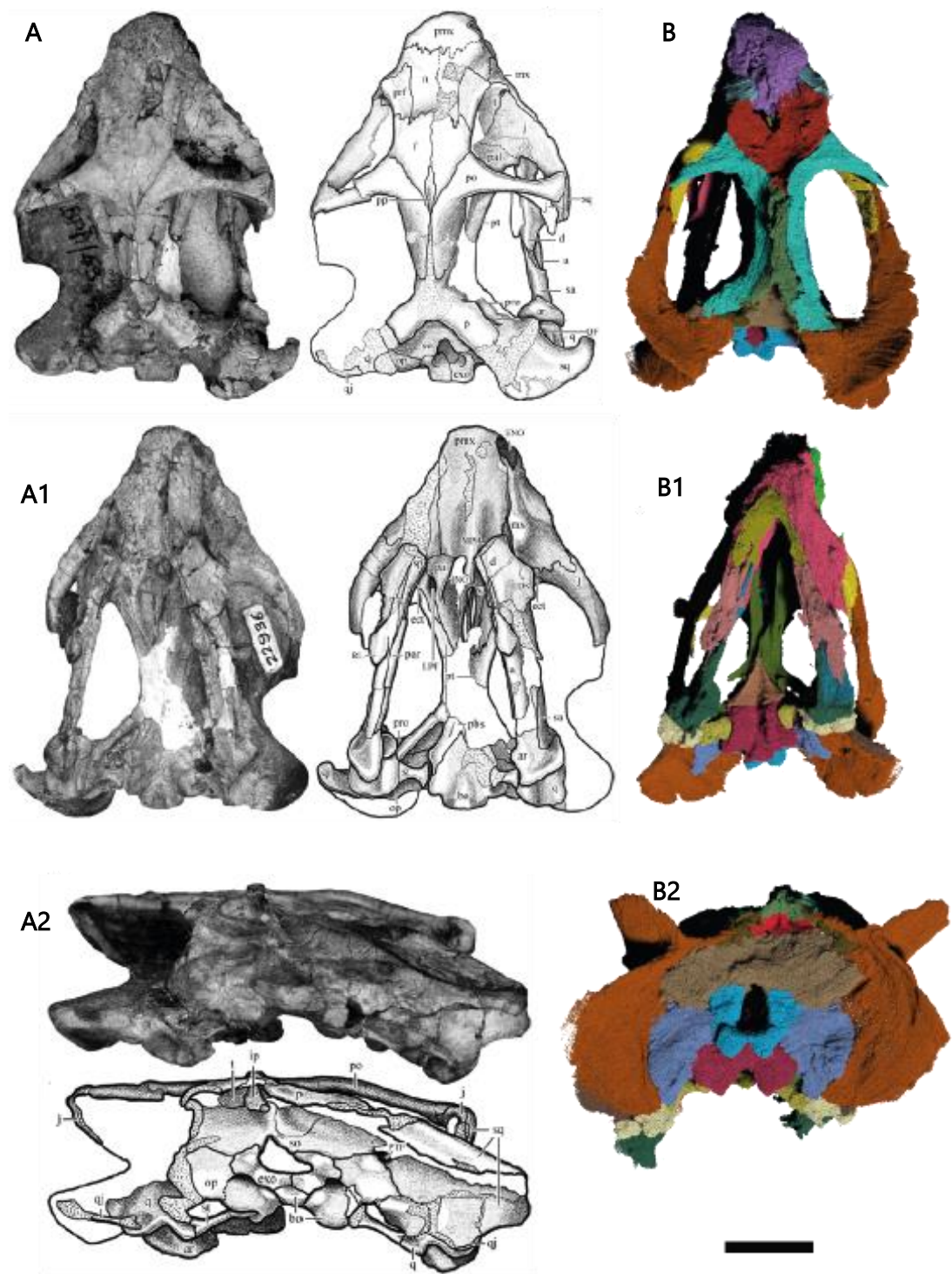


Figura 4.5- Comparação de *Kombuisia frerensis* (A) e espécime PPM2019-47Z (B). A-vista dorsal, A1-vista ventral, A2-vista posterior; B-vista dorsal, B1-vista ventral, B2-vista posterior. Imagens A, A1 e A2 adaptadas de Frobisch (2007).

#### 4.2.1.3.2 *Kombuisia antarctica*

A espécie *Kombuisia antarctica* é caracterizada por reter o foramen pineal e apresentar maior exposição da região do tecto craniano na zona da barra intertemporal (Kammerer *et al.* in press). O PPM2019-47Z conserva o foramen pineal, apesar de deformado, no entanto, diferencia-se de *K. antarctica* por ter a exposição da região do tecto craniano na zona da barra intertemporal mais estreita e em forma de crista (Fig. 4.6).

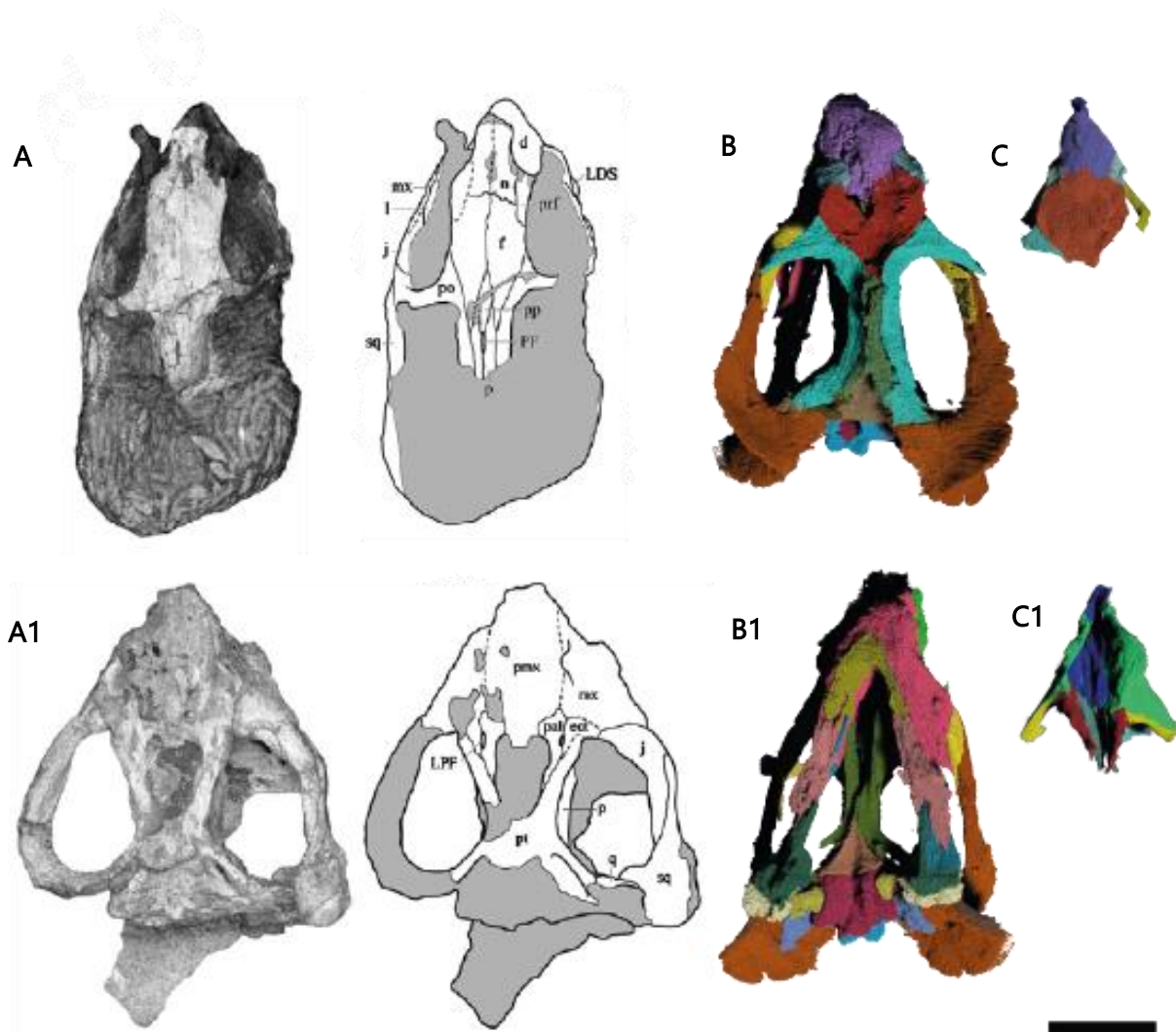


Figura 4.6- Comparação entre *Kombuisia antarctica* (A) e espécimes PPM2019-47Z (B) e PPM2019-105R (C). A-vista dorsal, A1-vista ventral; B-vista dorsal, B1-vista ventral e C-vista dorsal, C1 vista ventral. Imagens A e A1 adaptadas de Frobisch (2010).

#### 4.2.1.4 Género *Dicynodontoides*

Caracterizado por apresentar uma posição mais posterior do foramen pineal e ausência de um colar ao redor deste, além de apresentar a barra intertemporal mais estreita com as suas

margens amplamente afastadas, especialmente nas regiões onde se curvam para se juntar à barra pós-orbital. Apresenta também uma crista oesófoga fina e abrupta que se junta às margens anteriores das tuberas basais, e a placa medial do pterigóide é mais curta e estreita, com a cavidade do interpterigóide mais longa anteriormente.

#### 4.2.1.4.1 *Dicynodontoides recurvidens*

*Dicynodontoides recurvidens* distingue-se por apresentar pós-orbitais inclinados ventralmente e sobrepostos ao parietal, resultando numa região intertemporal em forma de crista, tal como em PPM2019-47Z (Fig. 4.7). Possui um foramen pineal elipsoidal e uma crista oesófoga bem desenvolvida, distinguindo-se de PPM2019-47Z nesta característica. Possui ainda a placa ventral mediana do vômer com uma área oval expandida posteriormente ao contacto com a pré-maxila (Fig. 4.7- A1). Além disso, observa-se a presença de uma crista nugal que compõe toda a superfície nugal do supraoccipital (Kammerer *et al.*, 2011; Kammerer & Frobisch, 2011). No caso do PPM2019-47Z, o vômer é alongado e nota-se que a sua extensão vai até ao contacto com a crista oesófoga do pterigóide, no entanto, encontra-se muito fragmentado, impossibilitando uma análise minuciosa. Simultaneamente, difere-se deste apresentando um foramen pineal oval e uma região intertemporal mais estreita, formando uma crista mais alongada.

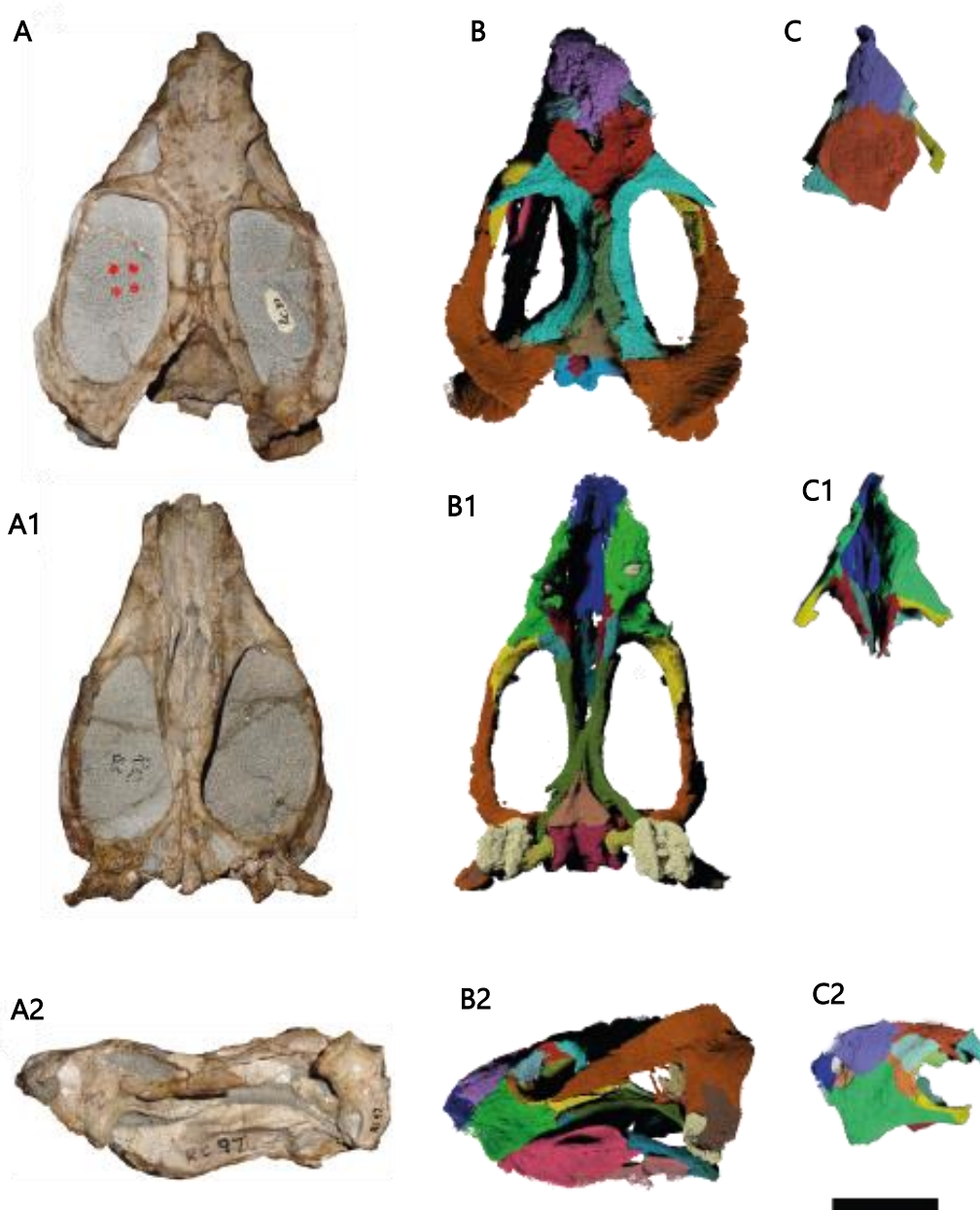


Figura 4.7- Comparação entre *Dicyodontoides recurvidens* (A) e os espécimes PPM2019-47Z (B) e PPM2019-105R (B) em vista dorsal. A1,B1 e C1 em vista ventral e A2, B2 e C2 em vista lateral esquerda. Imagens A, A1 e A2 adaptadas de Kammerer *et al.* (in press).

#### 4.2.1.4.2 *Dicyodontoides parringtoni*

Caracterizado por possuir um crânio mais robusto e uma região pré-orbital mais afunilada. Comparativamente ao espécime PPM2019-47Z, *D. parringtoni* possui uma barra interorbital que é visivelmente expandida transversalmente, estreitando-se logo atrás da barra pós-orbital. Em contraste, o espécime PPM2019-47Z apresenta proporções intertemporais mais estreitas, com exposição dorsal do teto craniano muito mais fina, sem a expansão observada em *D. parringtoni*. Além disso, *D. parringtoni* possui o ramo anterior do pterigóide lateralmente

arqueado, enquanto que no PPM2019-47Z, o ramo anterior é recto. No teto do crânio de *D. parringtoni* há uma exposição relativamente ampla na barra intertemporal, acompanhada por uma crista temporal grossa. Por outro lado, o espécime PPM2019-47Z possui um teto craniano mais estreito e não exibe a mesma expansão ou espessura na barra intertemporal (Fig. 4.8).

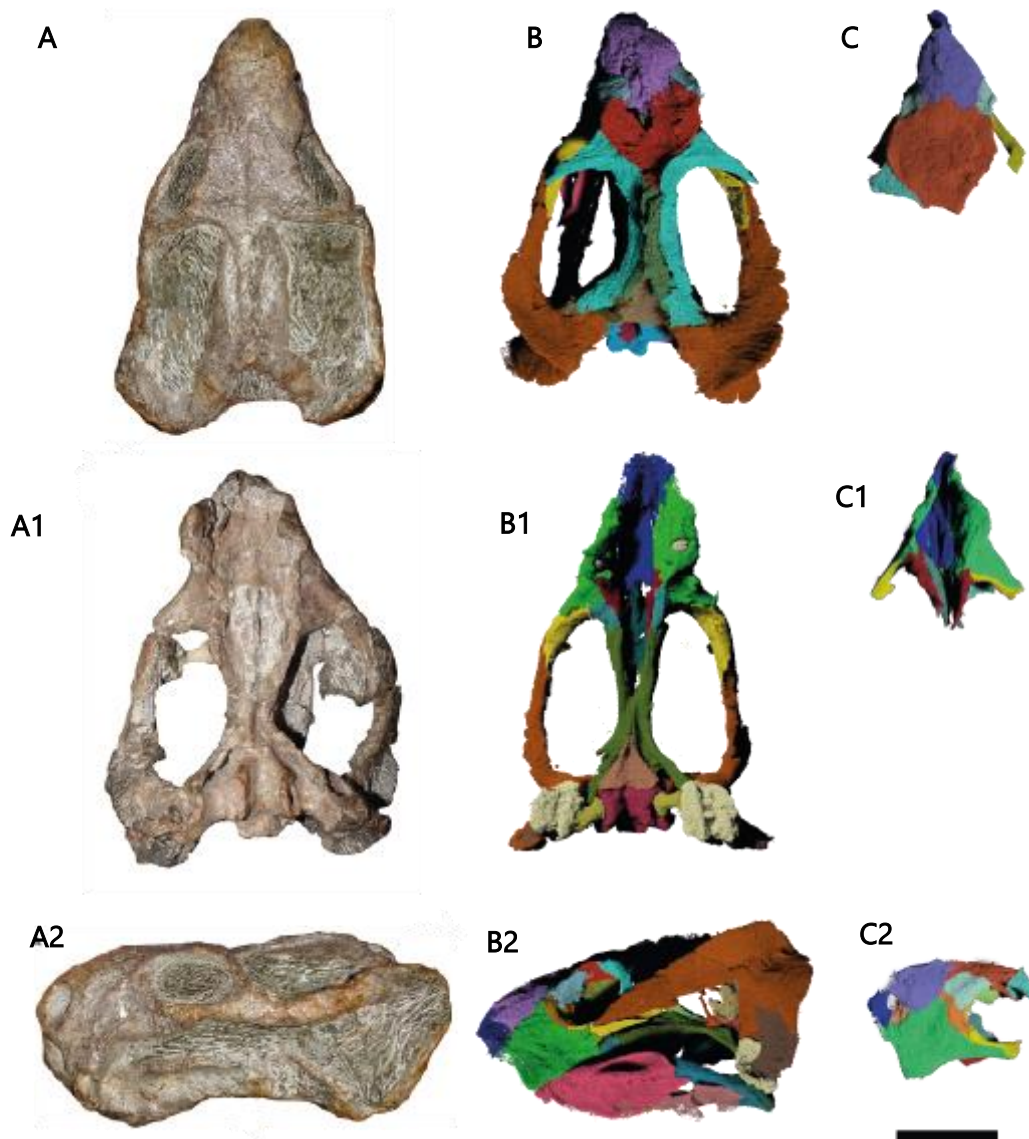


Figura 4.8- Comparação entre *Dicynodontoides parringtoni* (A) e os espécimes PPM2019-105R (A) e PPM2019-47Z (B) em vista dorsal. A1, B1 e C1 em vista ventral e A2, B2 e C2 em vista lateral esquerda. Imagens A, A1 e A2 adaptadas de Kammerer *et al.* in (press).

### 4.3 Afinidades taxonómicas dos espécimes

A análise morfológica comparativa dos espécimes PPM2019-105R e PPM2019-47Z com outros representantes da família Kingoriidae revela uma proximidade significativa com *Kingoria nowacki*. Essa inclusão é suportada por várias características anatómicas partilhadas,

incluindo uma região intertemporal estreita, com os parietais expostos e comprimidos entre os pós-orbitais, formando uma crista ao longo da linha mediana do crânio. A fusão ou co-ossificação dos pós-frontais com os pré-parietais e a oclusão da fenestra mandibular pela porção anterior do dentário que também são consistentes com *K. nowacki*. Adicionalmente, o PPM2019-47Z apresenta o ramo anterior do pterigóide recto e uma maxila que desenvolve um processo caniforme pontiagudo, tal como em *K. nowacki*.

Ao comparar os espécimes PPM2019-47Z e PPM2019-105R com a espécie *K. sakamensis* e às outras espécies dos géneros *Dicynodontoides*, *Kombuisia* e *Thliptosaurus*, observaram-se algumas diferenças que justificam a exclusão dos espécimes tanto para esses géneros, como para a espécie *K. sakamensis*.

No caso de *Dicynodontoides*, apesar de o género ser caracterizado por uma barra intertemporal mais estreita como observado no PPM2019-47Z, as suas margens são amplamente afastadas, sobretudo nas regiões onde são curvadas para juntarem-se à barra pós-orbital, que, em contraste, o PPM2019-47Z possui uma crista temporal também estreita, mas com o ramo anterior do pterigóide recto, o que o diferencia deste género.

Para o género *Kombuisia*, definido pela oclusão quase completa da fenestra mandibular e pela bifurcação da plataforma dentária lateral, enquanto que o PPM2019-47Z não possui essa bifurcação e exibe uma fenestra mandibular reduzida, mas ainda presente, característica que o exclui deste género.

Quando comparado com *Thliptosaurus*, que se caracteriza pela ausência de um foramen pineal e por uma região interparietal alargada, o espécime PPM2019-47Z mostra diferenças significativas, contrastando com a presença de um foramen pineal e uma região interparietal mais estreita, o que o distingue de *Thliptosaurus* excluindo-o também deste género.

Por fim, ao considerar *K. sakamensis*, espécie do mesmo género *Kingoria*, que se distingue por uma plataforma dentária lateral mais baixa na zona posterior, diferenciando-se do PPM2019-47Z por apresentar uma plataforma dentária lateral mais robusta e elevada.

No entanto, o espécime PPM2019-47Z apresenta ainda uma diferença observada comparativamente à espécie *Kingoria nowacki* na morfologia do teto craniano, sobretudo na região do frontal. O espécime apresenta uma área deformada, impossibilitando a observação da forma tipicamente arredondada observada nesta espécie. Essa deformação pode ser atribuída a efeitos de compressão litostática. Em oposição, o espécime PPM2019-105R preserva essa característica arredondada na região do frontal, permitindo uma comparação mais clara com *K. nowacki* e justificando a inclusão dentro do mesmo táxon.

Os resultados do cladograma indicam que PPM2019-47Z e PPM2019-105R estão agrupados no mesmo clado, próximo ao gênero *Dicynodontoides*, com um alto valor de suporte (91/98) o que sugere uma relação evolutiva bem suportada e uma possível partilha de características derivadas de um ancestral comum.

A proximidade dos espécimes estudados ao gênero *Dicynodontoides* no cladograma reforça a ideia baseada na comparação morfológica supracitada, sugerindo uma relação filogenética com a família Kingoriidae e com afinidades com o gênero *Kingoria nowacki*.

Dada a natureza incompleta do PPM2019-105R, que representa apenas a parte anterior do crânio, não foi possível codificar a maior parte dos caracteres discretos e contínuos, essenciais para uma análise filogenética mais robusta. A ausência de dados completos pode ter influenciado a posição filogenética do espécime, mas, apesar dessa limitação, o valor de suporte alto para o clado sugere que há confiança na relação evolutiva representada.

A possibilidade da atribuição dos espécimes em estudo à espécie *Kingoria nowacki* teria implicações na paleobiogeografia e bioestratigrafia da região, uma vez que historicamente, esta espécie está registada para África do Sul, Tanzânia e Zâmbia, sugerindo uma maior distribuição geográfica da espécie durante o Pérmico superior do que anteriormente se pensava. A presença potencial de *K. nowacki* em Moçambique pode refletir uma conectividade ecológica entre estas regiões, possivelmente devido a condições ambientais semelhantes. Sendo que, em termos biostratigráficos a espécie *K. nowacki* é frequentemente associada à Zona de associação "Cistecephalus assemblage zone" do Grupo Beaufort da Bacia do Karoo, a possível ocorrência desta espécie para Moçambique oferece um novo ponto de referência biostratigráfico que pode ser correlacionado a esses mesmos depósitos da mesma região.

A confirmação de que os espécimes PPM2019-47Z e PPM2019-105R representam *Kingoria nowacki* seria a primeira evidência documentada em Moçambique. Esta descoberta não apenas ampliaria a distribuição geográfica conhecida para *K. nowacki*, como também pode sugerir uma maior diversidade da fauna moçambicana para este período, destacando mais uma vez a importância de Moçambique como uma área de interesse na paleontologia.

## 4.4 Ouvido interno

Os canais semicirculares do espécime PPM2019-47Z apresentam uma estrutura bem preservada, devido, sobretudo, ao elevado grau de coossificação dos ossos da região occipital e, da região ventral do basisfenóide e basioccipital. O espécime apresenta três canais

semicirculares: anterior, posterior e lateral. Esses canais são fundamentais para o equilíbrio e percepção do movimento.

Estes canais, apoiados sobre o vestíbulo, estão associados ao sistema auditivo e vestibular, que inclui as columelas e desempenham um papel importante na manutenção do equilíbrio e percepção de movimentos em diferentes planos (Clack, 2016).

A morfologia dos canais semicirculares observada no PPM2019-47Z é semelhante à de outros dicinodontes como *Niassodon mfumukasi* (Castanhinha *et al.*, 2013), embora com algumas variações. Em particular, a projeção arredondada na extremidade proximal do vestíbulo difere da descrição de *Niassodon*, onde o vestíbulo tem uma forma mais uniforme. Essa diferença morfológica pode indicar adaptações funcionais específicas para ambientes distintos, sugerindo um comportamento locomotor mais ativo e uma maior capacidade de controle espacial.

Clack (2016) demonstrou que a orientação e o tamanho desses canais estão diretamente relacionados ao comportamento locomotor, enquanto que em Spoor *et al.* (2007) associam a variação morfológica a diferentes estilos de vida, como escavação ou hábitos terrestres. Assim, a robustez dos canais semicirculares no espécime PPM2019-47Z pode refletir uma adaptação a um ambiente particular, sugerindo um comportamento não exclusivamente subterrâneo.

Ao comparar *Kingoria* com *Niassodon mfumukasi*, nota-se que *Niassodon* seria um animal de menor dimensão, descrito como altamente fossorial e adaptado à vida subterrânea (Castanhinha *et al.*, 2013). Enquanto que *Kingoria*, sendo um animal de maiores proporções (crânio de 10,5 cm), aproximadas às do PPM2019-47Z, exibe características que sugerem um comportamento fossorial, com crânio e mandíbula robustos (Cox, 1959; King, 1985). Contudo, *Kingoria* teria, provavelmente, um estilo de vida mais generalista, combinando atividades fossoriais com mobilidade à superfície (Cox, 1959), o que o diferencia de *Niassodon*. Araújo *et al.* (2020) e Macungo *et al.* (2023) destacam que outros dicinodontes da família Kingoriidae e Cistecephalidae, também exibem adaptações semelhantes para ambientes subterrâneos.

No estudo de *Cistecephalus*, Macungo *et al.* (2023), foi observado que o canal semicircular posterior estaria adaptado a movimentos restritos e orientado verticalmente, característica que limita os movimentos da cabeça de grande amplitude, mas que permite maior controle sobre pequenos movimentos. Este tipo de morfologia é típico de animais que vivem em ambientes subterrâneos, onde o espaço para a movimentação é restrito e a necessidade de ação com movimentos rápidos da cabeça é fundamental, em particular para a escavação e navegação em túneis.

A morfologia padrão descrita no parágrafo anterior foi observada no espécime PPM2019-47Z, sugerindo uma especialização similar para escavar túneis, e em Castanhinha *et al.* (2023), é reforçado que a robustez da região occipital é uma característica comum em dicinodontes do Karoo, sugerindo uma adaptação morfológica amplamente distribuída.

Do ponto de vista filogenético, os canais semicirculares desempenham um papel importante, uma vez que, em dicinodontes mais basais, como *Dicynodontoidea* (Cox, 1959), esse conjunto de estruturas associadas seriam mais simples, o que reflete uma menor especialização locomotora e um estilo de vida mais generalista (Angielczyk & Rubidge, 2010). Em dicinodontes mais derivados, como *Kingoria* e *Dicynodontoides*, essas estruturas tornam-se mais complexas, tornando-se mais robustas e indicando adaptações a diferentes exigências ambientais e comportamentais.

*Kingoria*, por exemplo, exibe modificações que indicam maior controle sobre movimentos complexos, necessários tanto para escavar como para se locomover em solos duros (King, 1985). Por outro lado, *Dicynodontoides* apresenta canais semicirculares ainda mais robustos, refletindo maior estabilidade e capacidade de adaptação a diferentes ecossistemas (Araújo *et al.*, 2022).

A evolução dos canais semicirculares em dicinodontes reflete uma adaptação gradual a diferentes estilos de vida, passando por mudanças conforme a evolução do grupo. Em dicinodontes mais basais e com estruturas mais simples, essas estruturas são indicadoras de uma menor especialização e de um estilo de vida menos exigente em termos de controle espacial. À medida que o grupo evoluiu, passando a ser mais derivado e desenvolvendo estruturas mais robustas e complexas, refletiu-se a necessidade de adaptações a diferentes pressões ambientais e comportamentais.

No espécime PPM2019-47Z, a robustez e o desenvolvimento dos canais semicirculares sugerem uma função semelhante à observada em *Kingoria* e *Dicynodontoides*, indicando um comportamento mais versátil. Essa morfologia sugere que esses dicinodontes possuíam a capacidade de lidar com movimentos, tanto em ambientes subterrâneos como à superfície.

As afinidades filogenéticas entre o PPM2019-47Z e o gênero *Dicynodontoides* reforçam essa hipótese, sugerindo que a evolução dos canais semicirculares acompanhou a diversificação ecológica dos dicinodontes, permitindo-lhes adaptarem-se a diferentes pressões ambientais e estilos de vida.

## 4.5 Discussão Palinológica

A análise palinológica foi limitada pela restrição à única amostra disponível, a qual se concentrou, exclusivamente, no sedimento circundante ao espécime PPM2019-105R. Essa limitação restringiu a possibilidade de realizar um estudo mais detalhado.

### **Produtividade Palinológica das Lâminas Delgadas**

As lâminas observadas mostraram-se produtivas palinologicamente num total de 328 resíduos de matéria orgânica, sendo dominadas por fitoclastos (41%) e membranas (34%). Também foram identificados palinomorfos como hifas (11%) e esporos (8%), além de outros tecidos vegetais como cutículas e fitoclastos perfurados não-opacos em proporções variáveis <9%.

Os parâmetros de Tyson (1995) foram utilizados para determinar as fácies orgânicas. Esses parâmetros têm em conta diagramas de interpretação paleoambiental de forma a identificar similaridades entre a matéria orgânica observada e determinar as palinofácies.

### **Caracterização e Influência Continental na Sedimentação**

A análise palinológica revelou uma predominância de componentes de origem continental, como fitoclastos opacos e não-opacos, esporos e hifas, membranas e cutículas.

A presença de esporos e hifas de fungos indica condições climáticas temperadas e húmidas, refletindo proximidade da fonte da matéria orgânica terrestre e ambientes oxigenados, enquanto que, a predominância de fitoclastos e outros tecidos de origem vegetal como as membranas e as cutículas caracterizam uma influência continental na sedimentação e indicando tendências mais proximais (Tyson, 1995).

### **Associação de Fitoclastos com Ambientes de Deposição**

Altas percentagens de componentes do grupo dos fitoclastos indicam ambientes de deposição próximos à fonte de origem e refletem proximidade da fonte de matéria orgânica e ambientes oxidantes, sugerindo uma destruição seletiva dos componentes (Tyson, 1995).

Normalmente a predominância de fitoclastos opacos é associada a três tipos de deposição: 1) associação com transporte de alta energia (ambiente oxidante); 2) deposição em locais distantes da área-fonte do material lenhoso; 3) ocorrência de processos de oxidação sobre partículas fitoclásticas antes da sua entrada no sistema deposicional. Deposição de grandes quantidades de fitoclastos ocorre por rios em estuários e deltas, mas pode acontecer

em águas profundas devido a correntes de turbidez (Tyson, 1995); enquanto que, uma maior quantidade de fitoclastos perfurados não-opacos pode indicar: 1) proximidade da área-fonte dos componentes lenhosos; 2) fraca energia no transporte, o que atenua os processos degradativos por oxidação (Matos *et al.*, 2011). O principal fator que controla esse tipo de associação é o transporte curto dessas mesmas partículas. Sendo o grupo de fitoclastos opacos dominante em relação aos outros, a caracterização pode ser interpretada como uma associação de influência continental na sedimentação.

Paralelamente, fatores como condições oxidantes e a resistência dos tecidos vegetais influenciam a deposição e normalmente, esta é uma condição relacionada à proximidade à fonte de detritos (Mendonça Filho, 1999). Estas partículas derivam principalmente da oxidação do material translúcido transportado durante um período de tempo prolongado. Em contraste, partículas translúcidas (membranas, fitoclastos não-opacos e cutículas) são depositadas em ambientes próximo à costa sem que tenha ocorrido transporte prolongado (Tyson, 1993), portanto, a relação entre essas duas categorias pode indicar uma tendência proximal-distal (Mendonça Filho, 1999).

### **Interpretação Paleoambiental**

Através da análise palinomórfica é possível sugerir a determinação de um paleoambiente fluvial com influência deltaica. A abundância de fitoclastos opacos e membranas pode ser explicada pelas condições de oxidação resultantes da proximidade a ambientes terrestres (Tyson 1995). Em simultâneo, os esporos e as hifas de fungos sugerem condições temperadas e húmidas influenciados por ciclos controlados por um clima de monções, concordando com o mesmo observado por Verniers *et al.* (1989) e Nhamutole *et al.* (2023).

## CONCLUSÃO

O presente estudo contribui para o entendimento da diversidade morfológica e filogenética dos dicinodontes da Formação K5 do Graben de Metangula em Moçambique. Através do uso de técnicas de radiação de sincrotrão e da subsequente criação de modelos tridimensionais, foi possível identificar características anatómicas nos dois espécimes, que não estariam disponíveis através dos métodos tradicionais de preparação mecânica ou preparação química.

A análise morfológica suportada pela análise filogenética sugere a atribuição desses espécimes à família Kingoriidae, no mesmo clado que Dicynodontoides, com possíveis afinidades com *Kingoria nowacki*. Se assim for, essa descoberta poderá representar a primeira ocorrência de *K. nowacki* para Moçambique, ampliando a extensão geográfica conhecida para esta espécie e representando uma correlação entre as faunas do Karoo. Então, se os espécimes estudados forem confirmados como representativos de *Kingoria nowacki*, para além de representarem o primeiro registo da espécie para Moçambique, podem ampliar a distribuição geográfica conhecida para o grupo e fornecer novas informações sobre a biogeografia do final do Pérmico.

A análise palinológica complementou este estudo que, apesar de se basear em uma única amostra, revelou resultados promissores, com identificação de 328 partículas de matéria orgânica. Os resultados indicam um conjunto de palinofácies bem preservado com dominância de fitoclastos opacos representativos de um ambiente fluvial-deltaico controlado por monções. Esses achados indicam um potencial significativo desse material para estudos aprofundados de palinofácies, sugerindo que a amostra possui características adequadas para a realização de estudos mais detalhados nesta área.

Este estudo reforça a importância de Moçambique como um ponto de referência para estudos paleobiogeográficos e estudos de palinofácies e a necessidade de continuar a explorar esta área para melhorar o conhecimento sobre a diversidade e dispersão deste grupo de dicinodontes.

## BIBLIOGRAFIA

- Adojoh, O., Fabienne, M., Duller, R., & Osterloff, P. (2019). Taxonomy and phytoecology of palynomorphs and non-pollen palynomorphs: a refined compendium from the West Africa Margin. *Biodiversity International Journal*, 3(5), 188–200. <https://doi.org/10.15406/bij.2019.03.00145>
- Afonso, C. H. (1986). Geological evolution of the Karoo basins of Mozambique. *Geological Survey of Mozambique*, 65 pages.
- Afonso, J. (1986). Tectonic evolution and Karoo sedimentation in Northern Mozambique: The case of the Metangula Graben. *Mozambique Geological Review*, 75–95.
- Afonso, R. S. & Marques, J. M. (1998). Recursos Minerais da República de Moçambique: Contribuição para o conhecimento. *Instituto de Investigação Científica Tropical, Lisboa; Direcção Nacional de Geologia, Maputo*, 149p.
- Afonso, R. S., Marques, J. M. & Ferreira, M. (1998). A evolução geológica de Moçambique. *Instituto de Investigação Científica Tropical, Lisboa; Direcção Nacional de Geologia, Maputo*, 95p.
- Angielczk, K. D., Smith, C. A., & S. R. M. H. (2009). A new specimen of *Kombuisia frerensis* (Therapsida, Anomodontia) from the lower Triassic of South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 1160–1170.
- Angielczyk, K. D. (2007). New specimens of the Tanzanian dicynodont “*Cryptocynodon*” parringtoni von Huene, 1942 (Therapsida, Anomodontia), with an expanded analysis of Permian dicynodont phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27(1), 116–131. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2007\)27](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2007)27) [116: NSOTTD]2.0.CO;2

- Angielczyk, K. D. & Kurkin, A. A. (2003). Phylogenetic analysis of Russian Permian dicynodonts (Therapsida: Anomodontia): implications for Permian biostratigraphy and Pangaeon biogeography. In *Zoological Journal of the Linnean Society* (Vol. 139). <https://academic.oup.com/zoolinnea/article/139/2/157/2624244>
- Angielczyk, K. D., Steyer, J. S., Sidor, C. A., Smith, R. M., Whatley, R. L., & Tolan, S. (2014). Permian and Triassic dicynodont (Therapsida: Anomodontia) faunas of the Luangwa Basin, Zambia: taxonomic update and implications for dicynodont biogeography and biostratigraphy. *Early Evolutionary History of the Synapsida*, 93–138.
- Angielczyk, K. D., & Kammerer, C. F. (2017). The cranial morphology, phylogenetic position and biogeography of the upper Permian dicynodont *Compsodon helmoedi* van Hoepen (Therapsida, Anomodontia). *Papers in Palaeontology*, 3(4), 513–545. <https://doi.org/10.1002/spp2.1087>
- Angielczyk, K. D., Liu, J., & Yang, W. (2021). A redescription of *Kunpania scopulosa*, a bidentalid dicynodont (Therapsida, Anomodontia) from the? Guadalupian of northwestern China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 41(1). <https://doi.org/10.1080/02724634.2021.1922428>
- Angielczyk, K. D., & Rubidge, B. S. (2013). Skeletal morphology, phylogenetic relationships and stratigraphic range of *Eosimops newtoni* Broom, 1921, a pylaecephalid dicynodont (Therapsida, Anomodontia) from the middle Permian of South Africa. *Journal of Systematic Palaeontology*, 11(2), 191–231. <https://doi.org/10.1080/14772019.2011.623723>
- Angielczyk, K. D., Rubidge, B. S., Day, M. O., & Lin, F. (2016). A reevaluation of *Brachyprosopus broomi* and *Chelydontops altidentalis*, dicynodonts (Therapsida, Anomodontia) from the middle Permian Tapinocephalus Assemblage Zone of the Karoo Basin, South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 36(2). <https://doi.org/10.1080/02724634.2016.1078342>
- Antunes, M.T., 1975. Sur quelques reptiles du Karoo de Maniamba, Mocambique. *Colloques Internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique: Actuel. Paleontol. - Évol. Vert.* 218: 371-378
- Araújo, R., Fernandez, V., Rabbitt, R. D., Ekdale, E. G., Antunes, M. T., Castanhinha, R., Fröbisch, J., & Martins, R. M. S. (2018). *Endothiodon cf. bathystoma* (Synapsida:

Dicynodontia) bony labyrinth anatomy, variation and body mass estimates. *PLoS ONE*, 13(3), p.e0189883. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0189883>

Araújo, R., Macungo, Z., Smith, R. M. H., Tolan, S., Angielczyk, K. D., Crowley, J., Milisse, D., & Mugabe, J. (2020). Biostratigraphic refinement of tetrapod-bearing beds from the Metangula Graben (Niassa Province, Mozambique). New radiometric dating and the first Lower Triassic tetrapod fossils from Mozambique. 35 pages, [www.paleomoz.org](http://www.paleomoz.org)

Araújo, R., Macungo, Z., Fernandez, V., Chindebvu, E.G., Jacobs, L.L. (2022). *Kembawacela yajuwayeni* n. sp., a new cistecephalid species (Dicynodontia: Emydopoidea) from the Upper Permian of Malawi. *Journal of African Earth Sciences*, 196, 1040726.

Author, D., Nasterlack, T., Canoville, A., Chinsamy, A., & Chins Y, A. A. (2012). This content downloaded from 128.110.184.42 on Tue. In Source: *Journal of Vertebrate Paleontology* (Vol. 32, Issue 6).

Balerna, A., & Mobilio, S. (2015). Introduction to synchrotron radiation. In *Synchrotron Radiation: Basics, Methods and Applications* (pp. 3–28). *Springer Berlin Heidelberg*. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-55315-8\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-642-55315-8_1)

Benton, M. J. (1983). The quarterly review of biology dinosaur success in the Triassic. A noncompetitive ecological model. <http://www.journals.uchicago.edu/t-and-c>

Borges, A., Freitas, F. e Nunes, A. F. (1954). Contribution to the data on the Karoo of Portuguese Lago Nyassa. *Congr. Intern. Geol. Alger, XIX sess., (1952), Ass. Afr. Geol. Serv.*, 2, 83-91

Boos, A. D. S., Kammerer, C. F., Schultz, C. L., Soares, M. B., & Ilha, A. L. R. (2016). A new dicynodont (Therapsida: Anomodontia) from the Permian of southern Brazil and its implications for bidentalians origins. *PLoS One*, 11(5): 0155000. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0155000>

Bremer, K. (1994). Branch support and stability. *Cladistics*, 10(3), 295–304. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.1994.tb00179.x>

Faustino, A, Romão, R., & Lança, M. J. (2021). Conceitos fundamentais e terminologia anatómica aplicada ao sistema locomotor. *Cadernos Pedagógicos, coleção aula aberta*.

Carvalho, M. A. (2001). Palinofácies e ambientes deposicionais: uma revisão metodológica. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 4(2), 95–104.

- Carvalho, M. D. A. (2001). Paleoenvironmental reconstruction based on palynological and palynofacies analyses of the Aptian-Albian succession in the Sergipe Basin, northeastern Brazil. *Doctoral Dissertation*, 284 pages.
- Carlson, K.J., Stout, D., Jashashvili, T., De Ruiter, D.J., Tafforeau, P., Carlson, K., & Berger, L.R. (2011). O endocast de MH1, *Australopithecus sediba*. *Ciência*, 333(6048), 1402-1407.
- Carroll, R. L. (1998). Vertebrate paleontology and evolution. *Redpath Museum, McGill University*, 566 86-31808.
- Castanhinha, R., Araújo, R., Júnior, L. C., Angielczyk, K. D., Martins, G. G., Martins, R. M. S., Chaouiya, C., Beckmann, F., & Wilde, F. (2013). Bringing dicynodonts back to life: Paleobiology and anatomy of a new emydopoid genus from the Upper Permian of Mozambique. *PLoS ONE*, 8(12). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0080974>
- Cau, A., Beyrand, V., Voeten, D.F., Fernandez, V., Tafforeau, P., Stein, K., Barsbold, R., Tsogtbaatar, K., Currie, P.J., & Godefroit, P. (2017). Synchrotron scanning reveals amphibious ecomorphology in a new clade of bird-like dinosaurs. *Nature*, 552(7685), 395-399.
- Castro, L. S. (2006). Palinologia do Tortoniano do Sector distal da Bacia do Baixo Tejo (Península de Setúbal, Portugal), 17(6). *Universidade Nova de Lisboa*.
- Catuneanu, O. (2005). Retroarc foreland systems: evolution through time and space. *Journal of African Earth Sciences*, 43(1), 14-30.
- Catuneanu, O., Wopfner, H., Eriksson, P. G., Cairncross, B., Rubidge, B. S., Smith, R. M. H., & Hancox, P. J. (2005). The Karoo basins of south-central Africa. *Journal of African Earth Sciences*, 43(1-3), 211-253. <https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2005.07.007>
- Chang, J. C. (1967). Statistical considerations in the analysis of microfossil counts. *Micropaleontology*, 13(2), 175-193.
- Clack, J. A. (2002). Gaining Ground: The Origin and Evolution of Tetrapods. *Indiana University Press*, 369 pages.
- Clack, J. A. (2016). Vertebrate Diversity in a Sensory System: The Fossil Record of Otic Evolution of the Vertebrate Ear: Evidence from the Fossil Record (pp. 1-16). [https://doi.org/10.1007/978-3-319-46661-3\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-319-46661-3_1)

- Clack, J. A., Fay, R. R., & Popper Editors, A. N. (2016). Evolution of the Vertebrate Ear Evidence from the Fossil Record. <http://www.springer.com/series/2506>
- Cluver, M. A., & Hotton, N. I. (1981). The genera *Dicynodon* and *Diictodon* and their bearing of the classification of the Dicynodontia (Reptilia, Therapsida). *Annals of the South African Museum*, 81(4), 221-239.
- Combaz, A. (1964). Les palynofaciès. . *Revue de Micropaléontologie*, 7(3), 205–218.
- Cox, C. B. (1959). On the anatomy of a new dicynodont genus with evidence of the position of the tympanum. In *Proceedings of the Zoological Society of London*, 132(3), 321–367. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1959.tb05526.x>
- Cox, C. B. (1965). New Triassic dicynodonts from South America, their origins and relationships. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 248(753), 457–514. <https://doi.org/10.1098/rstb.1965.0005>
- De Bock, F. & Verniers, J. (1984). The Palynology of the Karoo graben oh Metangula, Niassa province, N. Mozambique. *Abstracts Vltth Internat. Palynol. Confer.*, 26 aug.- 1sept, Calgary, Canada, 32.
- Duhamel, A., Benoit, J., Wynd, B., Wright, A. M., & Rubidge, B. (2023). Redescription of three basal anomodonts: a phylogenetic reassessment of the holotype of *Eodicynodon oelofseni* (NMQR 2913). *Frontiers in Earth Science*, 11. <https://doi.org/10.3389/feart.2023.1220341>
- Duhamel, A., Benoit, J., Araújo, R., & Macungo, Z. (2025). PaleoMoz Project: new fossils from Mozambique and South Africa help elucidate the origins of endothermy. *European Synchrotron Radiation Facility*. <https://doi.org/10.1515/ESRF-ES-781826130>
- El Atfy, H., Brocke, R., & Uhl, D. (2013). A fungal proliferation near the probable Oligocene/Miocene boundary, Nukhul Formation, Gulf of Suez, Egypt. *Journal of Micropalaeontology*, 32(2), 183–195. <https://doi.org/10.1144/jmpaleo2013-004>
- Elder, A. L. (2000). Late Triassic dicynodonts: their anatomy, relationships, and paleobiogeography (Doctoral dissertation, Texas Tech University), 268 pages.
- Felsenstein, J. (1985). Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution*, 39(4), 783–791. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1985.tb00420.x>

- Fröbisch, J. (2007). The cranial anatomy of *Kombuisia frerensis* Hotton (Synapsida, Dicynodontia) and a new phylogeny of anomodont therapsids. In *Zoological Journal of the Linnean Society*, 150(1), 117- 144. (Vol. 150).
- Fröbisch, J., Angielczyk, K. D., & Sidor, C. A. (2010). The Triassic dicynodont *Kombuisia* (Synapsida, Anomodontia) from Antarctica, a refuge from the terrestrial Permian-Triassic mass extinction. *Naturwissenschaften*, 97(2), 187–196. <https://doi.org/10.1007/s00114-009-0626-6>
- Fröbisch, J., & Reisz, R. R. (2008). A new species of *Emydops* (synapsida, anomodontia) and a discussion of dental variability and pathology in dicynodonts. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(3), 770–787. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2008\)28\[770:ANSOES\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2008)28[770:ANSOES]2.0.CO;2)
- Galasso, F., Pereira, Z., Fernandes, P., Spina, A., & Marques, J. (2019). First record of Permo-Triassic palynomorphs of the N'Condédzi sub-basin, Moatize-Minjova Coal Basin, Karoo Supergroup, Mozambique. *Revue de Micropaleontologie*, 64, 100357. <https://doi.org/10.1016/j.revmic.2019.05.001>
- Goloboff, P. A., Farris, J. S., & Nixon, K. C. (2008). TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24(5), 774–786. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2008.00217.x>
- Guler, M. V., Lazo, D. G., Pazos, P. J., Borel, C. M., Ottone, E. G., Tyson, R. V., Cesaretti, N., & Aguirre-Urreta, M. B. (2013). Palynofacies analysis and palynology of the Agua de la Mula Member (Agrio Formation) in a sequence stratigraphy framework, Lower Cretaceous, Neuquén Basin, Argentina. *Cretaceous Research*, 41, 65–81. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2012.10.006>
- Hashimoto, T. (1995). A re-evaluation of statistical methods in quantitative palynology. *Palynology*, 19(1), 69-82.
- Jansonius, J., & McGregor, D. C. (1996). Palynology: principles and applications. *American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation*, 3 volumes, 1, 333 p.
- Kammerer, C. F. (2019a). A new dicynodont (Anomodontia: Emydopoidea) from the terminal Permian of KwaZulu-Natal, South Africa. *Paleontologia Africana*, 53, 78- 91.
- Kammerer, C. F. (2019b). Revision of the Tanzanian dicynodont *Dicynodon huenei* (Therapsida: Anomodontia) from the Permian Usili Formation. *PeerJ*, 7, e7420. <https://doi.org/10.7717/>

- Kammerer, C. F., & Ordoñez, M. (2021). New dicynodont material from the Permo-Triassic of the Chañares Formation, Argentina, and its implications for dicynodont phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 41(5), E2009893.
- Kammerer, C. F., Araújo, R., et al. (in press). (n.d.). Dicynodont diversity and biogeography in the Permo-Triassic of Mozambique. *Palaeontologia Africana*.
- Kammerer, C. F., & Angielczyk, K. D. (2009). Article A proposed higher taxonomy of anomodont therapsids. *Zootaxa*, 2018, 1–24. [www.mapress.com/zootaxa/](http://www.mapress.com/zootaxa/)
- Kammerer, C. F., Angielczyk, K. D., & Fröbisch, J. (2011). A comprehensive taxonomic revision of Dicynodon (Therapsida, Anomodontia) and its implications for dicynodont phylogeny, biogeography, and biostratigraphy. In *Journal of Vertebrate Paleontology* (Vol. 31, Issue SUPPL. 1, pp. 1–158). <https://doi.org/10.1080/02724634.2011.627074>
- Kammerer, C. F., Angielczyk, K. D., & Fröbisch, J. (2014). Early Evolutionary History of the Synapsida. In: *S. B. Benson & P. A. Pearson (Eds.), Vertebrate Paleobiology and Paleontology Series* (pp. 1- 25). [www.springer.com/series/6978](http://www.springer.com/series/6978)
- Kammerer, C. F., Angielczyk, K. D., & Fröbisch, J. (2015). Redescription of Digalodon rubidgei, an emydopoid dicynodont (Therapsida, Anomodontia) from the Late Permian of South Africa. *Fossil Record*, 18(1), 43–55. <https://doi.org/10.5194/fr-18-43-2015>
- Kammerer, C. F., Araújo, R., Cumbane, K., Macungo, Z., Smith, R. M. H., & Angielczyk, K. D. (2021). New material of Dicynodon angielczyki (Synapsida: Anomodontia) from Mozambique and Zambia with biostratigraphic implications for African Permo-Triassic basins. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 41(6). <https://doi.org/10.1080/02724634.2021.2041652>
- Kammerer, C. F., Deutsch, M., Lungmus, J. K., & Angielczyk, K. D. (2020). Effects of taphonomic deformation on geometric morphometric analysis of fossils: A study using the dicynodont Diictodon feliceps (Therapsida, Anomodontia). *PeerJ*, 8: 9925. <https://doi.org/10.7717/peerj.9925>
- Kammerer, C. F., Fröbisch, J., & Angielczyk, K. D. (2013). On the Validity and Phylogenetic Position of Eubrachiosaurus browni, a Kannemeyeriiform Dicynodont (Anomodontia) from Triassic North America. *PLoS One*, 8(5). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0064203>

- Kammerer, C. F., & Ordoñez, M. de los A. (2021a). Dicynodonts (Therapsida: Anomodontia) of South America. *Journal of South American Earth Sciences*, 108. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103171>
- Kammerer, C. F. (2021b). Elevated cranial sutural complexity in burrowing dicynodonts. *Frontiers In Ecology and Evolution* 9: 674151.
- Kammerer, C. F., & Smith, R. M. H. (2017). An early geikiid dicynodont from the Tropidostoma Assemblage Zone (late Permian) of South Africa. *PeerJ*, 2017(1). <https://doi.org/10.7717/peerj.2913>
- Kammerer, C. F., Smith, R. M. H., Day, M. O., & Rubidge, B. S. (2015). New information on the morphology and stratigraphic range of the mid-Permian gorgonopsian Eriphostoma microdon Broom, 1911. *Papers in Palaeontology*, 1(2), 201–221. <https://doi.org/10.1002/spp2.1012>
- Keyser, A. W. (1975). Memoir 67 Oudenodon A re-evaluation of the cranial morphology and systematics of some tuskless Anomodontia. Pretoria: Geological Survey of South Africa, 67, 1-110.
- Keyser, A. W. (1973). A Revision of the Dicynodont Genus Kingoria. *Annals of the South African Museum*, 60(6), 131- 160.
- King, G. M. (1981). The functional anatomy of a Permian dicynodont. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 291(1050), 243–322. <https://doi.org/10.1098/rstb.1981.0001>
- King, G. M. (1992). The palaeobiogeography of Permian anomodonts. *Terra Nova*, 4(6), 633-640
- Kitching, I. J. (1998). *Cladistics: The theory and practice of parsimony analysis* (Nº. 11). Oxford University Press.
- Kitching J. W., Smith. R. M. H., Botha, B. J., & Van der Walt, M. (2003). A detailed study on therapsid skeletal morphology and character coding. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(3), 525- 540.
- Kreuser, T. (1995). Rift to drift evolution in Permian-Jurassic basins of East Africa. *Geological Society Special Publication*, 80, 297–315. <https://doi.org/10.1144/GSL.SP.1995.080.01.14>

- Kurkin, A. A. (2011). Permian Anomodonts: Paleobiogeography and Distribution of the Group. *Paleontological Journal*, 45(4), 432–444. <https://doi.org/10.1134/S0031030111030075>
- Laaß, M., & Schillinger, B. (2015). Reconstructing the Auditory Apparatus of Therapsids by Means of Neutron Tomography. *Physics Procedia*, 69, 628–635. <https://doi.org/10.1016/j.phpro.2015.07.089>
- Lana, C. C. (1997). Quantitative palynology and its application in paleoenvironmental analysis. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 96(1-2), 23-42.
- Lautenschlager, S. (2016). Digital reconstruction of soft-tissue structures in fossils. *The Paleontological Society Papers*, 22, 101–117. <https://doi.org/10.1017/scs.2017.10>
- Liu, J. (2021). A new dicynodont (Synapsida, Anomodontia) from the Triassic of China: Implications for the phylogeny of dicynodonts. *Journal of Systematic Palaeontology*, 19(8), 659-679.
- Macungo, Z., Araújo, R., Smith, R. M. H., & Vieira, F. (2022). Paleontological and geochronological investigations in Niassa Province, Mozambique. *Journal of African Earth Sciences*, 174, 103849, 12 pages.
- Macungo, Z., Benoit, J., Fernandez, V., & Araújo, R. M. N. (2022). X-ray microcomputed and synchrotron tomographic analysis of the basicranial axis of emydopoid dicynodonts: implications for fossoriality and phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 1–46. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlac033/6596559>
- Macungo, Z., Araújo, R., Browing, C., Smith, R. M. H., David, R., Angielczyk, K. D., Massingue, A., Ferreira-Cardoso, S., & Kortje, D. J. P. (2023). Novel anatomy and paleobiological insights on Cistecephalus microrhinus (Synapsida: Dicynodontia). *Window Into Sauropsid and Synapsid Science, Essays In honor of Prof. Louis L. Jacobs*, 1-65.
- Macungo, Z., Loide, I., Zunguza, S., Nhamutole, N., Maharaj, I. E. M., Mugabe, J., Angielczyk, K. D., & Araújo, R. (2019). Endothiodon (Therapsida, Anomodontia) specimens from the middle/late Permian of the Metangula Graben (Niassa Province, Mozambique) increase complexity to the taxonomy of the genus. *Journal of African Earth Sciences*, 163, 103647.
- Maharaj, I. E., Macungo, Z., Smith, R. M., Chinsamy, A., & Araújo, R. (2024). Taxonomic revision of the late Permian dicynodont genus Endothiodon (Therapsida, Anomodontia). *Journal of Systematic Paleontology*, 22(1), 2346578.

Marcelo, B., & Carvalho, A. (2001). Inaugural Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde der.

Matos, V. G. A. E, Mendonça Filho, J. G., Dos Reis, R. P. B. P. , Spigolon, A. L. D., & Pimentel, N. L (2010). Estudos de palinofácies e fácies orgânica de uma sequência sedimentar do Jurássico Inferior da Bacia Lusitânica. *Boletim de Geociências da Petrobras*, 19(1-2), 163-182.

Mendonça Filho, J. G. (1999). Aplicação de estudos de palinofácies e fácies orgânicas em rochas do Paleozóico Superior da Bacia do Paraná, sul do Brasil. PhD thesis, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brasil. 2 vols., 254 pp., 5 plates.

Meyers, P. A. (2007). Organic geochemical proxies of paleoceanographic, paleolimnologic, and paleoclimatic processes. *Organic Geochemistry*, 38(5), 867-900.

Meyers, S. R. (2007). Production and preservation of organic matter: The significance of iron. *Paleoceanography*, 22(4).

Milner, A. R., Milner, A. C., Norman, D. B., & Cox, C. B. (1998). The jaw function and adaptive radiation of the dicynodont mammal-like reptiles of the Karoo basin of South Africa. In *Zoological Journal of the Linnean Society*, 122(1-2), 349- 384. (Vol. 122).

Nhamutole, N. E., Bamford, M. K., Souza, P. A., & Carmo A, D. A. (2023). Palynofacies analysis of the JOG16N-8 borehole, K5 formation from the Maniamba Basin (middle Permian), Mozambique: A contribution for hydrocarbon exploration. *Journal of African Earth Sciences*, 205, 104997. <https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2023.104997>

Norell, M. A., Clark, J. M., Demberelyin, D., Rhinchen, B., Chiappe, L. M., Davidson, A. R., McKenna, M. C., Altangerel, P., & Novacek, M. J. (1994). A theropod dinosaur embryo and the affinities of the Flaming Cliffs dinosaur eggs. *Science*, 266(5186), 779–782. <https://doi.org/10.1126/science.266.5186.779>

Paulino, F. J. P. (2009). Proposta de uma Estratigrafia do Supergrupo do Karoo de Moçambique, à Luz dos Dados da Nova Cartografia Geológica na Escala 1:250.000. Projecto Científico de conclusão da Licenciatura em Geologia, Universidade Eduardo Mondlane, Maputo, Moçambique, 79 pages.

Paulino, F., Vasconcelos, L., & Marques, J. (2010). Karoo Stratigraphy in Mozambique. New Units. In *Congresso de Geoquímica dos Países de Língua Portuguesa, Universidade do Porto, Porto, Portugal. Memórias* (nº. 14, pp. 249- 258).

Pereira, Z., Fernandes, P., Lopes, G., Marques, J., & Vasconcelos, L. (2016). The Permian-Triassic transition in the Moatize-Minjova Basin, Karoo Supergroup, Mozambique: A palynological perspective. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 226, 1–19. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2015.12.001>

Pereira, Z., Fernandes, P., Lopes, G., Marques, J., Vaz, M., Costa, M., Correia, J., Castro, L., & Galasso, F. (2019). Palynology of the Muarádzi sub-basin, Moatize-Minjova Coal Basin, Karoo Supergroup, Mozambique. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 269, 78–93. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2019.06.006>

Permian Dicynodont Relationships Angielczyk, R. D., Kurkin, A. A., Angielczyk, K. D., & Kurkin, A. A. (2003). Phylogenetic analysis of Russian Permian dicynodonts (Therapsida: Anomodontia): implications for Permian biostratigraphy and Pangaeen biogeography. In *Zoological Journal of the Linnean Society* (Vol. 139).

Ray, S. & Chinsamy, A. (2003). Functional Aspects of the Postcranial Anatomy of the Permian Dicynodont Diictodon and their Ecological Implications. *The Paleontological Association*, 46(1), 151- 183.

Riding, J. B., & Kyffin-Hughes, J. E. (2004). A review of the laboratory preparation of palynomorphs with a description of an effective non-acid technique. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7(1), 13-20.

Shumilovskikh, L., O'Keefe, J. M., & Marret, F. (2021). An overview of the taxonomic groups of non-pollen palynomorphs.

Sidor, C. A., Vilhena, D. A., Angielczyk, K. D., Huttenlocker, A. K., Nesbitt, S. J., Pecoock, B. R., Steyer, J. S., Smith, R. M. H., & Tsuji, L. A. (2013). Provincialization of terrestrial faunas following the end-Permian mass extinction. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(20), 8129–8133. <https://doi.org/10.1073/pnas.1302323110>

Sitoe, B. (2023), Descrição anatômica e análise filogenética de um crânio de *Oudenodon bainii*. Novo táxon para o graben de Metangula, província do Niassa, Projecto Científico, Departamento de Geologia UEM, pp. 1- 125.

Sulej, T., & Niedźwiedzki, G. (2019). An elephant-sized Late Triassic synapsid with erect limbs. *Science*, 363(6422), 78–80. <https://doi.org/10.1126/science.aal4853>

- Sullivan, C., & Reisz, R. R. (2005). Cranial anatomy and taxonomy of the Late Permian dicynodont *Diictodon*. *Annals of Carnegie Museum*, 74(1), 45–75. [https://doi.org/10.2992/0097-4463\(2005\)74](https://doi.org/10.2992/0097-4463(2005)74) [45: CAATOT]2.0.CO;2
- Surkov, M. V., & Benton, M. J. (2004). The Basicranium of Dicynodonts (Synapsida) and its use in Phylogenetic Analysis. *Paleontology*, 47(3), 619-638.
- Surkov, M. V., & Benton, M. J. (2008). Head kinematics and feeding adaptations of the Permian and Triassic dicynodonts. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(4), 1120–1129. <https://doi.org/10.1671/0272-4634-28.4.1120>
- Sutton, M. D. (2008). Tomographic techniques for the study of exceptionally preserved fossils. In *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* (Vol. 275, Issue 1643, pp. 1587–1593). Royal Society. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0263>
- Teixeira, C., & Gonçalves, F. (1959). Contribuição para o conhecimento geológico do Karoo da África Portuguesa. IV- Descrição de alguns restos de vegetais do Karoo das regiões de Niassa e de Mossurize (Moçambique). *Garcia Orta* 7:785-789.
- Tschudy, R. H., & Scott, R. A. (1969). Aspects of palynology. *Wiley Interscience*. 1- 324.
- Tyson, G., Farrens, M., Matthews, J., & Pleszkun, A. R. (1995). A Modified Approach to Data Cache Management. In *Proceedings of the 28th annual international symposium on Microarchitecture* (pp. 93- 103)
- Tyson, R. V. (1993). Palynofacies analysis. In *Applied micropalaeontology* (pp. 153- 191). Dordrecht: *Springer Netherlands*.
- Tyson, R. V. (1995). Sedimentary Organic Matter. In *Sedimentary Organic Matter*. *Springer Netherlands*. <https://doi.org/10.1007/978-94-011-0739-6>
- Samuel, W. W. I., & Gregory, W. K. (1925). The Osteology of the Reptiles, *Cambridge Harvard University Press*, 324p.
- Verniers, J., Jourdan, P. P., Paulis, R. V, Frasca-Spada, L., & De Bock, F. R. (1989). The Karroo Graben of Metangula Northern Mozambique. In *Journal of African Earth Sciences* (and the Middle East), 9(1), 137- 158.
- Walsh, C.L., Tafforeau, P., Wagner, W.L., Jafree, D.J., Bellier, A., Werlein, C., Kuhnel, M.P., Bollers, E., Walker-Samuel, S., Robertus, J.L., Long, D.A., Jacobs, J., Marussi, S., Brown, E., Holroyd, N., Jonigk, D.D., Ackermann, M., & Lee, P.D. (2021). Imaging intact human organs

with local resolution of cellular structures using hierarchical phase-contrast tomography.  
Nature methods, 18(12), 1532-1541.



|





2024

Ana Soraya Ribeiro da Cunha Marques

Um novo crânio de dicinodonte da Formação K5 do Graben de Metangula:  
Descrição Anatômica, Análise Filogenética e Análise dos Tecidos Moles com  
Recurso a Radiação de Síncrotrão