



UNIVERSIDADE
E D U A R D O
MONDLANE

FACULDADE DE CIÊNCIAS

DEPARTAMENTO DE GEOLOGIA

Licenciatura em Cartografia e Pesquisa Geológica

Projecto científico

Título:

**PRIMEIRA OCORRÊNCIA DE *DICYNODONTOIDES* EM
MOÇAMBIQUE: ANATOMIA, TAXONOMIA E IMPLICAÇÕES
FILOGENÉTICAS.**

Autora: Amélia Armando Massingue

Maputo, Fevereiro 2024



FACULDADE DE CIÊNCIAS

DEPARTAMENTO DE GEOLOGIA

Licenciatura em Cartografia e Pesquisa Geológica

Projecto científico

Título:

**PRIMEIRA OCORRÊNCIA DE *DICYNODONTOIDES* EM
MOÇAMBIQUE: ANATOMIA, TAXONOMIA E IMPLICAÇÕES
FILOGENÉTICAS**

Autora: Amélia Armando Massingue

Supervisor:

Professor Doutor João Mugabe (Universidade Eduardo Mondlane)

Co-supervisores

Professor Doutor Ricardo Araújo (Instituto Superior Técnico)

Mestre Zanildo Macungo (Museu Nacional de Geologia)

Maputo, Fevereiro 2024

Agradecimentos

"*Posso todas as coisas naquele que me fortalece*" É desta forma que endereço a minha profundeza gratidão a Deus pois ele têm sido guia essencial em toda minha vida, principalmente em minhas conquistas e superações.

Aos meus pais Armando Abel Massingue e Marta Carmone V. Massingue, pelo direcionamento académico, pela confiança, força apoio financeiro e pelo amor acima de tudo. Gratidão aos meus queridos irmãos Abel Massingue, Carmone Massingue e Wilma Massingue pela cumplicidade e apoio em todos momentos delicados da minha vida.

Agradeço a todo corpo de docentes pelos conhecimentos transmitidos, ao membro da CTA, a Universidade Eduardo Mondlane em especial ao departamento de geologia por terem tornado o meu sonho em realidade.

Ao museu nacional de geologia e o projecto PaleoMoz (laboratório nacional de paleontologia), gratidão pela oportunidade de estágio e pelos dados fornecidos, assim foi possível realizar este trabalho.

Imensa gratidão aos meus supervisores, professor Doutor João Mugabe, Doutor Ricardo Araújo e Mestre Zanildo Macungo, pelos conhecimentos transmitidos, pelo apoio constante, experiência, motivação e pela disponibilidade demonstrada durante a realização deste trabalho.

Aos meus geo-amigos especialmente a Nelma Miguel por estar sempre do meu lado e por ter apoiado ao longo de todo período de tempo em que me dediquei a este trabalho, Márcia Bunga e lic. Ruben Cunanhua gratidão pelo suporte, agradeço profundamente pelo apoio, incentivo prestado ao longo da minha formação.

Aos meus amigos de trincheira Almirante Quetane e Hildizina Alberto agradeço pela amizade inesgotável, pelos conselhos e por fazerem parte de toda trajectória da minha vida.

A todos meus colegas do Departamento de Geologia, por terem compartilhado vários momentos marcados por muita amizade, experiências e muito aprendizado, agradecimentos especiais ao lic. Jacob Manyanga, lic. Zainadino Massango, Cardoso Bande, Carlota Macandja,

Helton Chonze, João Sozinho, Olimpio de Deus, Vanusa Macuácuá, Leonardo Calangue, Mequelina Zuba, Almeida Nhavoto e Salomão Pery (em memória).

Gratidão a todos meus colegas de estágio do laboratório nacional de paleontologia, lic. Marcelino Cucheque, lic. Jenifa Theila, lic. Adriano Siteo, lic. Benjamin Siteo, Estha Mandlate, Edilene Machamale, Jennifer Ricardo e Jerssy Mucache pela amizade, pelos momentos maus e bons, incluindo as sentadas nas sextas após o trabalho, pela troca de experiências profissionais assim como experiências pessoais durante o estágio.

A família 02, 025, 206 e 303 (colegas de Residência estudantil UEM). Gratidão por terem feito parte da minha formação académica, assim como pessoal, por serem alarmes de todas as noites passadas em claras a estudar, pelo apoio emocional, pela fé que cada uma de vós depositaram em mim.

A todos não mencionados, que diretamente ou indiretamente contribuíram para minha formação e elaboração deste projecto científico aqui vão os meus sentidos e profundos agradecimentos.

Declaração de honra

Eu, **Amélia Armando Massingue**, declaro por minha honra que este projecto científico é resultado da minha investigação e da orientação dos meus supervisores. Todas as fontes utilizadas para elaboração deste projecto estão devidamente referenciadas. Nunca foi apresentado para obtenção de qualquer grau académico nesta unidade de ensino ou noutra instituição.

Maputo, Fevereiro de 2024

(Amélia Armando Massingue)

Dedicatória

Dedico o presente projecto científico aos meus amados progenitores (Armando Abel Massingue e Marta Carmone Valoi Massingue), pela Educação e por serem exemplos para minha formação académica. Também dedico o presente trabalho à minha querida avó Isabel Salomão (em memória) e aos meus irmãos: Abel, Carmone e Wilma pela motivação e apoio prestado ao longo da minha vida estudantil.

Resumo

O Karoo de Moçambique é rico em fósseis de vertebrados particularmente de dicinodontes. Dicynodontia é um grupo de terapsídeos com um ancestral comum aos mamíferos, que pertencem à classe Synapsida. Os dicinodontes são animais herbívoros e insectívoros caracterizados pela presença de duas presas caninas e um par de fenestras temporais. Estes animais predominaram o Pérmico médio ao Triássico, num período em que os continentes se encontravam unidos formando Pangeia.

O presente trabalho visa a descrever um novo crânio de dicinodonte colhido em arenitos finos da Formação K6 membro K6a2 no graben de Metangula, espécime catalogado como PPM2019-38Z. Este espécime foi inicialmente submetido às técnicas de preparação mecânica e química de modo a remover o excesso da matriz rochosa e expor completamente o osso. Após a preparação, o PPM2019-38Z foi descrito à base de comparação com os restantes dicinodontes conhecidos no graben de Metangula bem como nas bacias contemporâneas do Karoo. A descrição anatómica conduziu à identificação de diversos caracteres que permitiram identificar o PPM2019-38Z como um *Dicynodontoides* sp., tais como a pré-maxila em forma de V invertido anteriormente, forâmen pineal alongado, parietal em forma de crista na região intertemporal, placa mediana de vômer com uma depressão circular imediatamente anterior a pré-maxila, vazio interpterigóide presente e bem desenvolvido.

A classificação do PPM2019-38Z como *Dicynodontoides* sp. também é suportada pela análise filogenética, sendo que o espécime tem afinidade específica com outro *Dicynodontoides* do graben de Metangula, o espécime PPM2019-106R. Os seguintes caracteres definem a afinidade entre os dois dos crânios ambos possuem a mesma ângulação do occipital em relação ao palato que é medido na razão entre o comprimento dorsal e basal do crânio e ambos são caracterizados pela ausência de depressão ou sulco na placa ventral média do vômer.

O *Dicynodontoides* é um género com uma ampla distribuição temporal, ocupando estratos desde a *Endothiodon* até *Daptocephalus* Assemblage Zone. Assim, a presença deste táxone no membro K6a2, permite correlacionar este membro ao intervalo coberto pelas várias biozonas. Por outro lado, a ocorrência de *Dicynodontoides* no graben de Metangula eleva o conhecimento da paleontologia em Moçambique.

LISTA DE ABREVIATURAS

N – Norte

S – Sul

W – Oeste

E – Este

NW – Noroeste

NE – Nordeste

SW – Sudoeste

SE – Sudeste

SGK – Supergrupo do Karoo

M.a – Milhões de anos

Fig. – Figura

e.g., – Exemplo

i. e., – isto é

μ CT-Scan – Tomografia microcomputorizada

Char. – Caracter

Cm – Centímetros

AZ – Assemblage Zone

PPM2019-38Z – Projecto PaleoMoz expedição de campo do ano 2019, 38 correspondente ao número do espécime etiquetado por Zanildo.

ABREVIATURAS ANATÓMICAS

Lista de abreviaturas anatómicas encontra-se na legenda de cada figura que ilustra o espécime.

ÍNDICE

| | |
|---|-----|
| Agradecimentos | iii |
| Declaração de honra | v |
| Dedicatória..... | vi |
| CAPÍTULO I: GENERALIDADES..... | 1 |
| 1.1 Introdução..... | 1 |
| 1.2. Objectivos..... | 2 |
| 1.2.2 Geral | 2 |
| 1.2.3 Específicos..... | 2 |
| 2. Localização geográfica da área de estudo | 3 |
| 2.1. Enquadramento geológico do graben de Metangula | 4 |
| 2.2. Estratigrafia | 4 |
| 2.3. Karoo de Moçambique | 4 |
| 2.4. Karoo do graben de Metangula | 4 |
| 2.5. Tectónica e estrutura do Graben de Metangula..... | 8 |
| CAPÍTULO II: MATERIAIS E MÉTODOS | 9 |
| 2.1. Materiais | 9 |
| 2.2 Metodologia do Trabalho | 9 |
| 2.2.1 Revisão bibliográfica..... | 9 |
| 2.2.2 Trabalho Laboratorial..... | 10 |
| 2.2.3 Preparação mecânica | 10 |
| 2.2.4 Preparação química..... | 11 |
| 2.2.5 Reconstrução e colagem do fóssil | 11 |
| 2.2.6 Trabalho de gabinete: | 12 |
| 2.2.7 Análise filogenética | 13 |
| 2.2.7.1 Detalhes da codificação | 14 |
| CAPÍTULO III: APRESENTAÇÃO DOS RESULTADOS..... | 18 |

| | |
|---|----|
| 3.1 Descrição anatómica..... | 18 |
| CAPÍTULO IV: DISCUSSÃO DOS RESULTADOS | 39 |
| 4.1. Identificação taxonómica..... | 39 |
| 4.2. Posição filogenética do espécime PPM2019-38Z | 45 |
| 4.3. Ocorrência do dicynodontoides no karoo | 49 |
| CAPÍTULO V: CONCLUSÃO | 52 |
| 6. Recomendações | 53 |

LISTA DE FIGURAS

| | |
|---|----|
| Figura 1: Mapa de localização geográfica da área de estudo, local onde foi colhida a amostra em estudo..... | 3 |
| Figura 2: Mapa geológico do graben de Metangula..... | 7 |
| Figura 3: Ilustração de unidades estruturais do graben de Metangula..... | 8 |
| Figura 4: Imagem representada pela letra A ilustra o processo de preparação mecânica. materiais usados na preparação. | 10 |
| Figura 5: Imagem ilustrativa da preparação química..... | 11 |
| Figura 6: Ilustração do processo de consolidação e reconstrução do espécime..... | 12 |
| Figura 7: Ilustração do processo realização da análise filogenética..... | 14 |
| Figura 8: Ilustração da presença e a morfologia do pós-frontal no <i>Dicynodontoides</i> espécime NHCC LB117 e no PPM2019-38Z.. | 15 |
| Figura 9: Imagem ilustrativa do espécime PPM2019-38Z em vista dorsal A e vista ventral B. | 24 |
| Figura 10: Imagem ilustrativa do espécime PPM2019-38Z, A vista lateral esquerda B vista lateral direita. | 31 |
| Figura 11: Imagem ilustrativa do espécime PPM2019-38Z em vista posterior (região occipital). | 34 |
| Figura 12: Imagem comparativa da região da pré-maxila do <i>Compsodon helmoedi</i> (A), <i>Emydops</i> (B) e espécime PPM2019-38Z (C) em vista ventral (barra de escala equivalente a 4 cm)..... | 41 |
| Figura 13: Comparação em vista dorsal do <i>Thliptosaurus</i> (A) e (B) espécime PPM2019-38Z (barra de escala equivalente 2 cm). | 42 |
| Figura 14: Comparação do <i>Kombuisia</i> (A) e espécime PPM2019-38Z (B) em vista dorsal (barra de escala equivalente 2 cm). | 43 |
| Figura 15: Comparação entre espécime PPM2019-38Z e outros <i>Dicynodontoides</i> | 44 |
| Figura 16: Resultado da análise filogenética, cladograma dos emidopoides ilustrando a posição do epecime PPM2019-38Z como um <i>Dicynodontoides</i> | 48 |

Figura 17: Colunas estratigráficas representando correlação bioestratigráfica entre bacias de Karoo Tanzânia, África do sul e Moçambique.....51

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Ilustração dos materiais usados no laboratório e as respeitavas aplicações.9

Tabela 2: Caracteres que aproximam o PPM2019-38Z a *Dicynodontoides*.....47

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1: Ilustração do espécime PPM2019-38Z antes da preparação.....60

Anexo 2: Ilustração da vista lateral direito e esquerdo.....61

Anexo 3: Ilustração em vista dorsal e ventral.....61

Anexo 4: Ilustração da região occipital.....62

Anexo 5: Ilustração da fase da identificação das estruturas anatómica através da lupa binocular.....62

Anexo 6: Cladograma de aporfia (A).....63

Anexo 7: Cladograma de aporfia (B).....64

Anexo 8: Cladograma de aporfia (C).....65

CAPÍTULO I: GENERALIDADES

1.1 Introdução

Dicynodontia é um grupo diversificado de terapsídeos especificamente herbívoros, caracterizados por apresentar um único par de fenestra temporal e por possuir na sua maioria um par de dentes designados presas caniniformes. Os dicinodontes habitaram na terra entre o início do Pérmico médio até Triássico superior (Kammerer e Angielczyk 2009; Dutra 2015), e são distribuídos em grupos de acordo com as suas semelhanças (Kammerer *et al.*, 2011). De entre os diversos grupos de dicinodontes destacam-se os emidopóides, que são animais de pequeno porte que sobreviveram a extinção em massa no final do Pérmico (Fröbisch 2006). Os depósitos de emidopóides são conhecidos maioritariamente na bacia principal do Karoo (Cox 1959; Fröbisch 2009), mas também ocorrem na bacia de Ruhuhu (Cox 1959), na Formação de Kundaram na Índia (Kammerer *et al.*, 2016). Este trabalho reporta a primeira aparição de um emidopóide diagnosticável até o nível genérico no graben de Metangula.

O presente projecto científico consiste na descrição anatômica, identificação taxonómica e na análise filogenética de um crânio de *Dicynodontoides* sp. do graben de Metangula. O espécime PPM2019-38Z, foi colhido no âmbito da expedição científica pelo projecto PaleoMoz em 2019 na Formação K6a2, no graben de Metangula província do Niassa. O espécime PPM2019-38Z é um crânio completo que se encontrava envolvida numa matriz de arenito fino e compacto. Este espécime foi preparado usando as técnicas mecânicas e químicas, com finalidade de remover o excesso da matriz na amostra. Finda a preparação, o espécime foi fotografado em diferentes ângulos para proceder com a identificação das principais estruturas anatômicas constituíram a base para a descrição anatômica. A descrição anatômica e comparativa, permitiu fazer o levantamento dos caracteres diagnósticos, que foram usados para enquadrar o PPM2019-38Z a família Kingoriidae. E por fim foi realizada a análise filogenética envolvendo todos os dicinodontes com vista a determinar a filiação do espécime PPM2019-38Z, cujo resultado deu em *Dicynodontoides* sp.

A presença de *Dicynodontoides* na Formação K6 (espécime PPM2019-38Z) permite fazer a correlação do membro K6a2 com a bacia principal do Karoo na África do Sul e bacia de Ruhuhu na Tanzânia constituindo assim para o melhoramento do conhecimento da bioestratigrafia do graben de Metangula.

1.2. Objectivos

1.2.2 Geral

- Descrever o novo *Dicynodontoides* do graben de Metangula, espécime PPM2019-38Z.

1.2.3 Específicos

- Preparar o espécime PPM2019-38Z no laboratório;
- Identificar os ossos que compõem o PPM2019-38Z;
- Apresentar a descrição anatômica comparativa do espécime PPM2019-38Z;
- Codificar o espécime PPM2019-38Z na matriz filogenética;
- Discutir a posição filogenética do espécime PPM2019-38Z.

1.3. Relevância do estudo

O graben de Metangula a norte de Moçambique província de Niassa é conhecido por preservar uma excelente sequência sedimentar que começa no Pérmico até ao Jurássico inferior, porém, o registo fóssil destas unidades é pouco conhecido se comparado às restantes bacias contemporâneas do Karoo (Catuneanu *et al.*, 2005). Até aqui, a diversidade fossilífera do graben de Metangula é marcada pela ocorrência de *Endothiodon* (Latimer *et al.*, 1995; Araújo *et al.*, 2012; Macungo *et al.*, 2020) *Niassodom mfumukasi* (Castanhinha *et al.*, 2013); *Dicynodon angielczyki* (Kammerer *et al.*, 2022); e *Listrosaurus* sp. (Araújo *et al.*, 2020). Adiciona-se a esta lista, alguns táxones não publicados oficialmente, mas já apresentados sob forma de projecto de culminação de estudos nas universidades do país, e.g., *Daptocephalus* e *Oudenodon* (Muzazaila 2021; Murane 2023; Siteo 2023). Estas espécies foram encontradas graças à expansão das zonas de prospecção conduzidas pelo Museu Nacional de Geologia através do Projecto PaleoMoz (PaleoMoz 2018; 2019). Este é um trabalho contínuo que visa desvendar as potencialidades paleontológicas de Moçambique. Nesta óptica, o presente trabalho apresenta mais uma espécie para o graben de Metangula, testada anatomicamente e comprovada sua posição filogenética. Esta nova espécie foi colhida na Formação K6 no membro K6a2 do graben de Metangula; e é o primeiro fóssil a ser colhido nesta formação. A presença desta espécie no graben de Metangula permitirá o refinamento das correlações

biostratigráficas com as bacias contemporâneas. Por outro lado, este espécime vai contribuir para o enriquecimento e divulgação do património paleontológico de Moçambique.

2. Localização geográfica da área de estudo

O graben de Metangula também conhecido como "mancha do lago", localiza-se na região norte de Moçambique, a NW da província do Niassa no distrito de lago. O distrito de Lago é limitado a oeste com Malawi através do Lago Niassa, a este pelo distrito de Sanga, a sul pelo distrito de Lichinga e a norte limitado pela República da Tanzânia através do rio Rovuma. O graben de Metangula ocupa cerca de 800km² e é o ponto mais a SW com maior altitude num sistema de graben que ocorre em direção NE-SW de Moçambique, através da Tanzânia até litoral do Quênia. (Verneirs *et al.*, 1989).

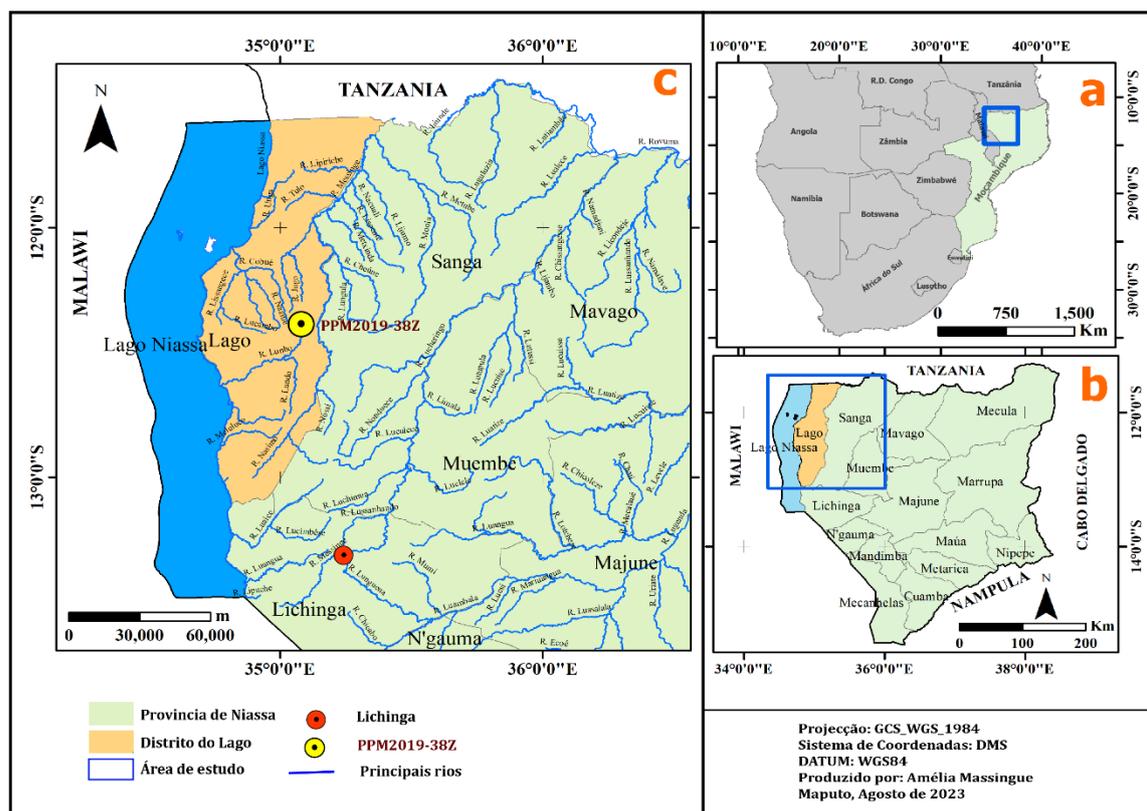


Figura 1: Mapa geográfico da área do estudo (a) Mapa da África austral, (b) Mapa provincial e (c) Mapa regional.

2.1. Enquadramento geológico do graben de Metangula

2.2. Estratigrafia

2.3. Karoo de Moçambique

O nome Karoo é proveniente da região de grande Karoo, na África do sul. A bacia desta região foi designada como sendo bacia principal do Karoo, por ser nesta região onde toda sequência está representada e o nome foi extrapolado para descrever o preenchimento de sedimentos de bacias com idades semelhantes que constituíam este supergrupo. (Catuneanu *et al.*, 2005).

Em Moçambique o supergrupo de Karoo (SGK) é caracterizado predominantemente por uma sequência sedimentar de origem continental e por uma sequência ígnea tardia, de idade Carbonífero superior ao Jurássico inferior (300M.a-183M.a). As bacias de Karoo em Moçambique ocorrem em forma de graben, se propagam em direção a sul partindo da margem Tethys norte.

O supergrupo de Karoo em Moçambique encontra-se distribuído pelas províncias de Niassa, Cabo Delgado, Nampula, Zambézia, Tete, Manica, Sofala, Gaza e Maputo. A região sul é caracterizada pelo Karoo ígneo; centro caracterizado pelo Karoo ígneo e sedimentar e a região norte caracterizada pelo Karoo sedimentar (Paulino *et al.*, 2009). Em Moçambique torna se difícil fazer a diferenciação em Dwyka, Ecca, Beaufort e Stormberg, devido a estrutura irregular das bacias, e por apresentar uma sequência geológica que não é tipicamente representada por fósseis e por litologia característica (Paulino *et al.*, 2009)

2.4. Karoo do graben de Metangula

O graben de Metangula é caracterizado principalmente por rochas sedimentares e rochas ígneas pré-cambrianas, e pode ser dividido em Karoo inferior, Karoo médio e Karoo superior (Verniers *et al.*, 1989).

Karoo inferior

Karoo inferior é caracterizado principalmente pela ocorrência de xistos carbonosos e carvão, ocorre em camadas finas com uma espessura que varia de 0,02 a 0,8 metros (Afonso 1984). Apenas três formações compõem o Karoo inferior, nomeadamente **K2, K3 e K4**. A formação

K4 é principalmente caracterizada por formação de arenito e siltito cinza a verde com muitas camadas de carvão e intercalações carbonáceas. Na base ocorrem camadas de arenito de granulometria fina a grossa com espessura de 4 a 8 metros e no topo ocorrem siltitos e pedras argilosas esverdeadas e cinzas com 2 a 28 metros de espessura. Nesta formação, as folhas de *glossopteris* são encontradas intercaladas nos argilitos e siltitos finos. A Formação **K3** é caracterizada por apresentar uma alteração de arenito branco e cinza esverdeado, siltito fino e argilas com algumas camadas de arenito. A Formação **K2** é composta essencialmente por siltitos finos, carbonosos, tem uma espessura de 14 a 45 metros é caracterizado também por siltitos e argilas finas, consiste de alguns veios de carvão e arenito médio a fino. A margem inferior possui uma espessura de 22 a 29 metros e contém vários arenitos de granulação média a grossa com alguns níveis conglomeráticos contendo calhaus seixos numa espessura de 8 cm (Verniers *et al.*, 1989).

Karoo médio

O **Karoo médio** é subdividido pelas formações **K5** e **K6** que por sua vez elas se subdividem numa sequência de base para o topo pelos seguinte membros respectivamente: **K5a**, **K5b** e **K5c** e **K6a1**, **K6a2**, **K6a**, **K6b** (Verniers *et al.*, 1989; Araújo *et al.*, 2020).

K6b é constituído por arenito de grão fino com espessura de 4 metros de espessura estruturado na base com laminação horizontal, e estratificação cruzada no topo. Aparecem siltitos avermelhados ou cinza, com presença de sedimentos compactos. Possui fragmentos de ossos de coloração vermelhadas e pretas, e supõe-se que a idade do membro corresponde ao Baufort. Os sedimentos deste membro passam gradualmente para **K6a3**. O membro **K6a3** inicia com arenito de granulação fina de 5 metros de espessura depositada por cima de outro arenito de granulação mais fina formando uma estrutura cruzada seguindo a direção de paleocorrente oeste-sudoeste fazendo um contacto íngreme com uma unidade de lamito maciço. O membro **K6a2** contém fósseis com impressões de folhas *Glossopteris*, assim como crânios de dicinodontes médios e grandes. É neste membro onde foi colhido o espécime PPM2019-38Z em estudo. A geologia deste membro é marcada por arenito com granulometria fina a grossa, com espessura de 3 a 5 metros. É composto principalmente por fragmentos isolados de ossos pretos, siltitos finos avermelhados, com alguns conglomerados de siltitos duros. E o membro **K6a1** compreendeu um arenito com espessura de 3 a 5 metros de grão médio a fino. No **K6a1**

aparecem nódulos de micritos na superfície lisa contendo elementos esqueléticos cranianos, fragmentos de cor preta. Em direção ao topo do membro **k6a1** é marcado por impressões de folhas *Glossopteris* (Verniers *et al.*, 1989; Araújo *et al.*, 2020).

Na Formação **K5**, o membro **K5a** é caracterizado por uma sequência de siltitos maciços cinza escuro e cinza avermelhado. O paleoambiente do membro **K5a** é interpretado como sendo de planície fluvial. O membro **K5b** compreende espessura de aproximadamente 60 metros geralmente arenoso-siltitos de grão grosso e exibem uma laminação cruzada, na base contém nódulos de calcário ricos em ossos de terapsídeos. O clima deposicional deste membro é húmido. O membro **K5c** é compreendido por arenito de grão muito fino cinza avermelhado, siltitos e argilas duras. Na base contém grandes nódulos de calcário alongados com 70 cm de comprimento e alguns ossos de terapsídeos. Os fósseis confirmados neste membro incluem elementos esqueléticos, dicinodontes de pequeno a médio porte dispersos, são encontrados nesta unidade fragmento de troncos de árvore (Araújo *et al.*, 2020).

Karoo superior

O **Karoo superior** é constituído por xistos argilosos com espessura de 60 metros. Ocorrem com intercalações lenticulares e grés ferrigenoso e de xisto carbonoso com espessura de 0,02 a 0,8 metros caracterizado pelo membro (**KSa, KSb, KSc, KSd e KSe**) e são representados respectivamente pelas seguintes formações: **Lilonga, Fubué, Mecondece, Tende, Lipirichi** (Verniers *et al.*, 1989).

Formação de Monte Lilonga (KSa) apresenta uma sequência fluvial cíclica de silito, arenito de granulometria fina a média, de cor verde e cinza. (Verniers *et al.*, 1989).

Formação de Fúbué (KSb) consiste especificamente por arenitos de granulometria média a grossa. (Verniers *et al.*, 1989).

Formação de Mecondece (KSc-I) caracterizada por apresentar uma sequência fluvial cíclica, de arenito de cor branca com granulometria média a grossa que varia de 70% a 90% (Verniers *et al.*, 1989).

Formação Maoola (KSc-II) esta formação é considerada equivalente lateral da formação Mecondece devido a litologia e estratigrafia. Diferente por constituir uma menor porção de arenito mais amarelado em relação a branco (Verniers *et al.*, 1989).

Formação Congresso (KSc-III) esta formação apresenta litologia semelhante a formação de Tende, formação de Matchedje e as formações de K5 e K6, nesta formação a predominância de siltitos com arenito de grão fino (Verniers *et al.*, 1989).

Formação de Tende (KSd-A) é caracterizada pelo arenito e siltitos avermelhados. Apresenta uma sequência que ocorre 10% de arenito, 90% de siltitos de cor vermelha e nódulos de calcilitos de cor avermelhado e cinza claro (Verniers *et al.*, 1989).

Formação de Matchedje (KSd-B) apresenta uma sequência litológica semelhante a Formação de Tende (Verniers *et al.*, 1989).

Formação de Lipirichi (KSe) esta formação consiste de uma sequência fluvial cíclicas os arenitos apresentam uma granulometria fina a grossa na parte inferior (Verniers *et al.*, 1989).

Geologia do graben de Metangula

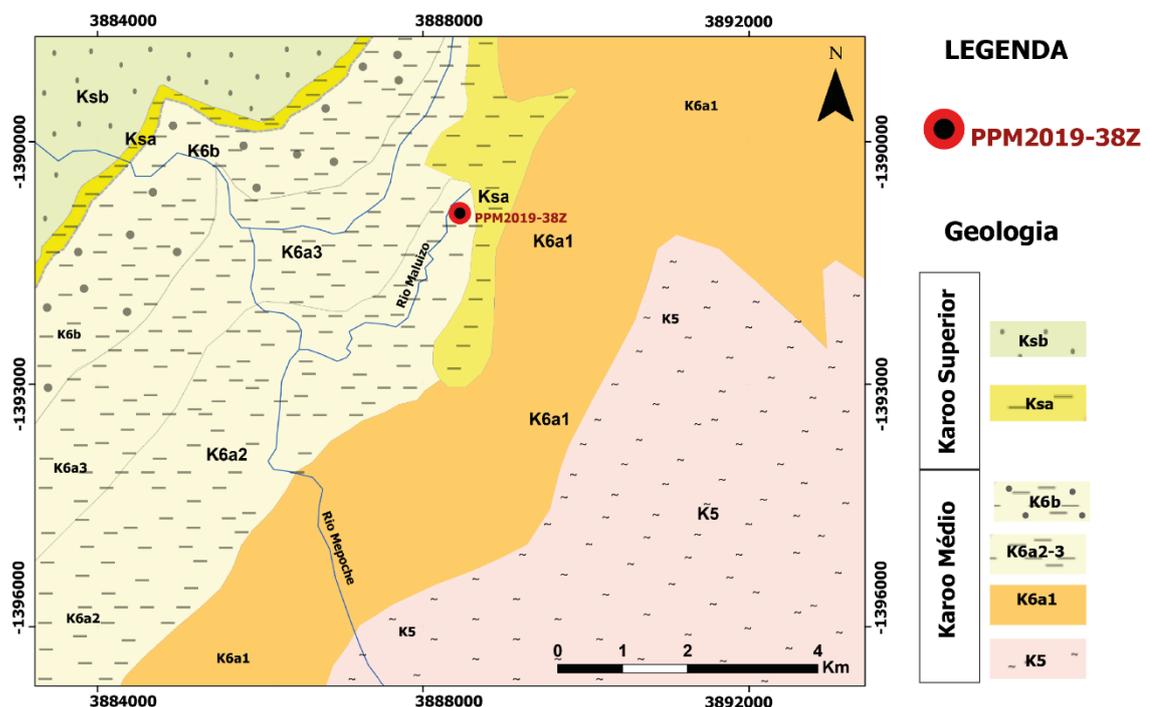


Figura 2: Mapa geológico do graben de Metangula (Adaptado de Araújo *et al.*, 2020).

2.5. Tectónica e estrutura do Graben de Metangula.

O graben de Metangula é constituído por umas estruturas tipo graben completo que se encontram limitadas por falhas com vista a separar os terrenos pré-câmbricos dos sedimentos de Karoo. No interior da bacia se formam falhas paralelas ao eixo principal do graben, falhas normais e subverticais, que se formaram devido às forças do regime distensivo (Vasconcelos 2009).

O graben se encontra orientado no sentido NE-SW, em concordância com a direção do cinturão de Moçambique, sugerindo que se tenha formado num rift embrionário pré-karoo devido ao reajuste das estruturas no período pré-câmbrico. E que devido a carga dos sedimentos preenchidos foi afundando progressivamente (Paulino *et al.*, 2009). O graben de Metangula divide-se em sete blocos estruturais e duas pequenas unidades estruturais.

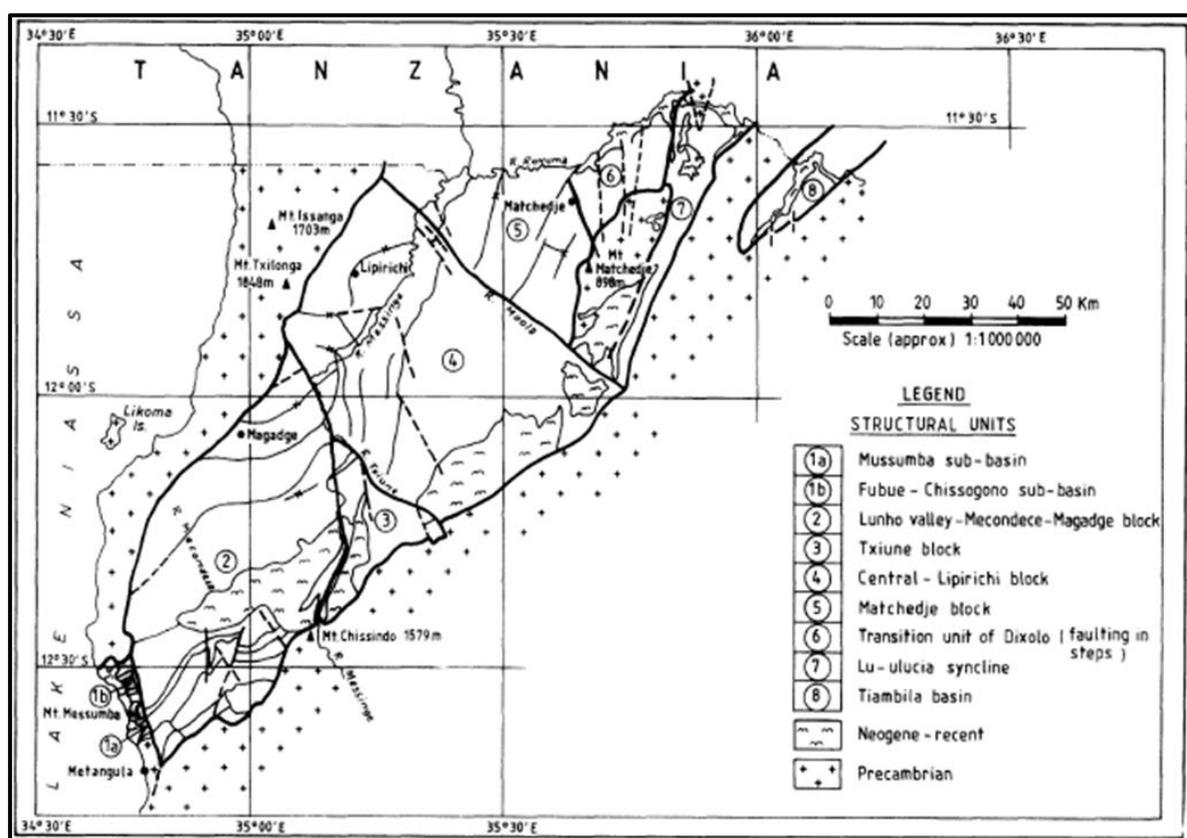


Figura 3: Ilustração de unidades estruturais do graben de Metangula (Verniers *et al.*, 1989).

CAPÍTULO II: MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. Materiais

Tabela 1: Ilustração dos materiais usados no laboratório e as respeitavas aplicações.

| Materiais | Aplicações |
|---|--|
| Espécime PPM2019-38Z | Amostra em estudo neste projecto científico |
| Micro-martelo pneumático (airscribe) | Usado para remoção da matriz (preparação mecânica). |
| Esponja e papel higiénico | Usado para dar suporte ao fóssil. |
| Pincél, pistolinha de ar, escova de dentes | Usado para limpeza do fóssil (remoção da poeira). |
| Bata, capacete, luvas, óculos e máscara. | Material de protecção usado durante a preparação da amostra contra matriz de sedimentos saído quando usamos micromartelo pneumático. |
| Lupa binocular | Usado para observar com nitidez as suturas entre os ossos durante a identificação dos mesmos. |
| Máquina fotográfica | Usado para fotografar o espécime PPM2019-38Z. |
| Material didático (caderno e caneta) | Usado para anotações |

2.2 Metodologia do Trabalho

A realização do presente projecto científico obedece as seguintes sequências metodológicas:

2.2.1 Revisão bibliográfica

Nesta fase de revisão bibliográfica, fez-se a leitura dos artigos relacionados com fósseis de vertebrados, especificamente de crânios de dicinodontes fornecidos no laboratório de paleontologia e em diversos jornais científicos disponíveis na internet. Através destes artigos, foi possível colectar informações sobre a geologia do local onde se colheu a amostra em estudo, como também sobre a descrição anatômica do crânio até alcançar os resultados esperados.

2.2.2 Trabalho Laboratorial

O trabalho no laboratório baseou-se na preparação mecânica e química do espécime PPM2019-38Z, para permitir a exposição completa do osso. Fez-se igualmente a lavagem e colagem dos ossos que se encontravam desarticulados do crânio.

2.2.3 Preparação mecânica

A remoção da matriz que envolve o osso através de técnicas mecânicas, baseia-se no uso do micro-martelo pneumático (*airscribe*) que funciona à base do ar comprimido (Fig. 5A; mais detalhes em Araújo *et al.*, 2009). O processo iniciou com a abertura do gesso que envolvia o fóssil. A preparação mecânica é feita lentamente e cuidadosamente devido a fragilidade do fóssil, na medida que se fragmentava recorria a consolidação e colagem usando o paralóide diluído em acetona. Findo este processo, o PPM2019-38Z foi submetido a preparação química para remover por completo a matriz.

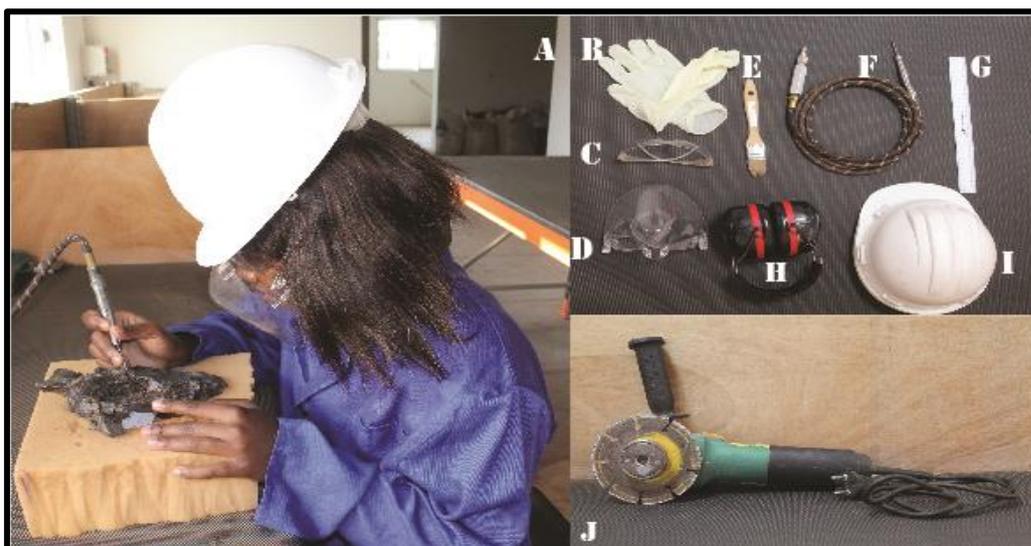


Figura 4: Imagem representada pela letra A ilustra o processo de preparação mecânica. materiais usados na preparação: B-luvas, C-óculos, D-Máscaras, E-pincel, F-micromartelo-pneumático, G- Régua, H- protector sonora, I - capacete e J- rebarbadora.

2.2.4 Preparação química

A preparação química consiste em remover a matriz que se encontra nos espaços de difícil acesso para limpar com micro-martelo pneumático ou que não foi eficiente de forma a evitar o risco de criar fraturas nos ossos. O PPM2019-38Z foi submetido 45 minutos de banho em ácido fórmico numa concentração de 5%. O espécime foi posteriormente mergulhado em água corrente por 24 horas, a fim de neutralizar o efeito do ácido, e retirado para secagem à temperatura ambiental.

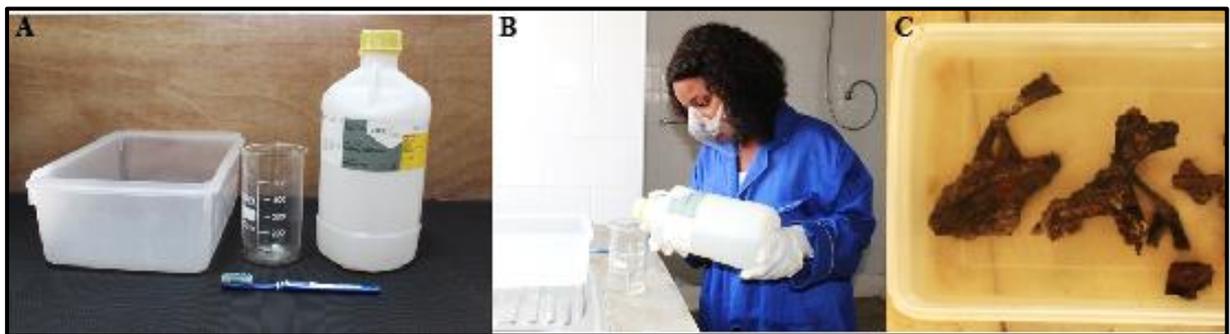


Figura 5: Imagem ilustrativa da preparação química. A - Material usado, B- processo da diluição do ácido fórmico e água, C- recipiente com amostra imersa na solução.

2.2.5 Reconstrução e colagem do fóssil

Após a preparação mecânica e química da amostra (PPM2019-38Z), foi necessário efectuar a colagem dos fragmentos que se separaram durante a preparação, usando paralóide B72 diluído em acetona.



Figura 6: Ilustração do processo de consolidação e reconstrução do espécime. A –paralóide B72 e acetona usado para reconstruir e colar o espécime, B – imagem antes da consolidação e C – imagem depois da consolidação.

2.2.6 Trabalho de gabinete:

Nesta etapa foram usados o seguintes programas computacionais:

- **Adobe Photoshop CS6 64bit-** usado para padronizar o fundo das fotografias em branco.
- **Adobe Illustrator CC 2015-** usado para identificar os ossos e os seus contactos bem como estruturas anatómicas do espécime em estudo.
- **ArcGIS versão 1.05** – usado para elaboração dos mapas da localização geográfica e da situação geológica da área de estudo.
- **ImageJ 1.5.2** - usado para medir os ângulos e a distâncias dos elementos nas fotografias.
- **Mesquite versão 3.61** - usado para adicionar e codificar os caracteres do espécime PPM2019-38Z.
- **TNT** – usado para realizar a análise filogenética.

2.2.7 Análise filogenética

Uma análise filogenética consiste no estudo da relação evolutiva entre grupos de organismos e diferentes espécies por meio de sequências de dados (morfométricos e morfológicos, i.e., caracteres contínuos e discretos). Assim, a posição filogenética do espécime PPM2019-38Z foi determinada com base na codificação de todos os caracteres contínuos e discretos propostos nas análises filogenéticas envolvendo dicinodontes em estudos passados (Angielczyk *et al.*, 2021; Macungo *et al.*, 2022). incluindo em estudos de espécimes moçambicanos (Murane 2023; Siteo 2023).

Os caracteres contínuos obtidos consistem em determinar os dados através das medições feitas directamente no crânio. Por outro lado, os caracteres discretos são determinados com base na análise das características morfológicas.

O estado-caractere (que corresponde a condição de um espécime para um determinado caractere) é definido em números naturais (0, 1, 2, 3. etc.). Quando as características ou morfologia ditado pelo caractere não é observável no crânio, codificamos com (?). Quando o osso ditado pelo caractere é desconhecido, exemplo osso dos pós crânio quando o objecto em estudo inclui apenas o crânio, é usado também para caracteres internos em que a sua identificação é necessário que o espécime tenha passado por μ CT-scan.

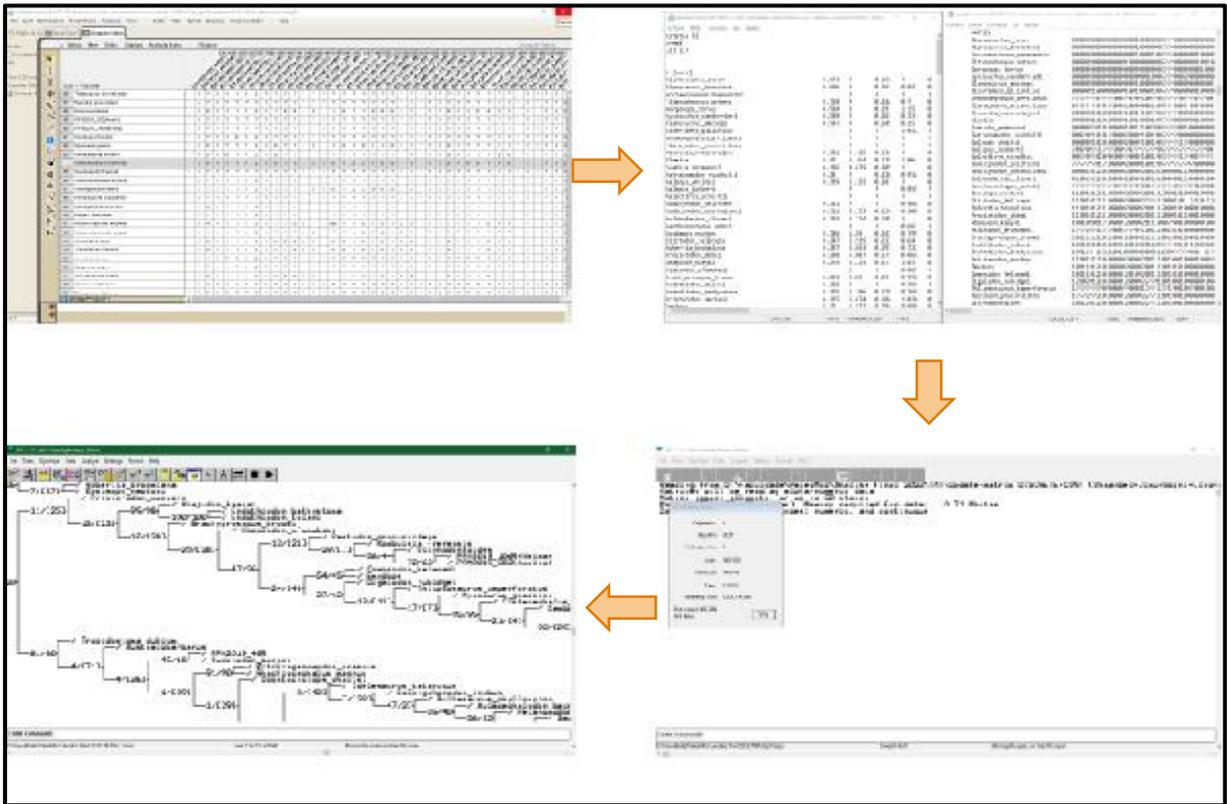


Figura 7: Ilustração do processo de realização da análise filogenética. Imagem superior esquerda codificação da matriz filogenética; imagem superior à direita ficheiro exportado do TNT com a matriz codificada; inferior a direita processamento da matriz filogenética e inferior a esquerda árvore filogenética.

2.2.7.1 Detalhes da codificação

A codificação do espécime PPM201938Z resultou nos seguintes caracteres:

Caracteres morfológicos discretos:

121120121010000120000220111101000100000010002111201020110211002010101010011
 11030110101211002100000111201?100?101???
 ?????????????????????000?0001201????1?????1????

Caracteres morfométricos contínuos:

0.287 6.667 0.268 1.26 0.467 0.295 1.07 0.092 12.234 0.289 ? 31.288 0.933 ? ? ? ? ? ? ? ?



Alterações feitas na matriz filogenética anterior

22- Canino superior presente como grande membro da série de dentes (0), ausente (1) ou presente como presa (2).

O holótipo de *Dicynodontoides* assim como os espécimes PPM2019-38Z e PPM2019-106R foram codificados com o estado de caracter 2 baseado na análise das ilustrações de Cox (1959). Não foi possível determinar a presença de dentes nos espécimes PPM2019-38Z e PPM2019-106R.

41- Osso pós-frontal presente na superfície dorsal do crânio (0) ou ausente (1).

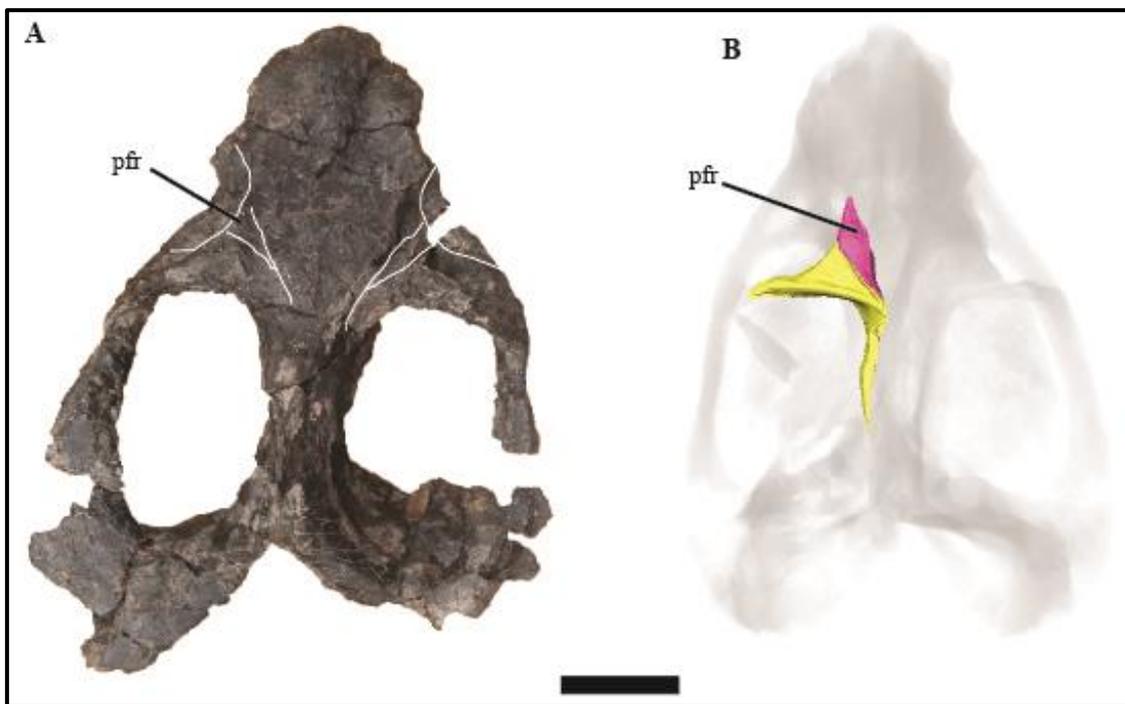


Figura 8: Ilustração da presença e a morfologia do pós-frontal no *Dicynodontoides* espécime NHCC LB117 e no PPM2019-38Z. (barra de escala igual a 4 cm).

51- Orientação da porção temporal do pós-orbital: relativamente plana, de modo que a maior parte da superfície externa do osso esteja voltada dorsalmente (0), quase vertical, de modo que a maior parte da superfície externa do osso esteja voltada lateralmente (1), ou bi-planar, com superfícies dorsais e laterais aproximadamente do mesmo tamanho que são quase perpendiculares (2).

Caractere **51** recodificados os táxones *Dicynodontoides* de 0 para 1 e *Rastodon* 0 para 1 como tendo a porção temporal do pós-orbital é quase vertical do modo que a maior parte da superfície externa do osso esteja margeada dorsalmente baseado no espécime PPM2019-38Z e NHCC LB117.

66- Contacto sutural escamoso e maxila ausente (0) ou presente (1).

A parte mais anterior do processo zigomático do escamoso é extremamente fina no *Dicynodontoides* (e.g., NHCC LB117), e esta região está mal preservada no holótipo de *Rastodon*. Sendo assim recodificou-se para o estado-caractere "?" no *Rastodon*.

72 -Placa ventral média de vômer com uma área oval expandida posterior à junção com a pré-maxila (0) ou sem uma área expandida notável posterior à junção com a pré-maxila (1).

Veja os detalhes das alterações abaixo (no caractere 73).

73- Placa ventral média de vômer relativamente larga em vista ventral (0), mais estreita e em forma de lâmina em vista ventral (1).

A região da placa médio-vomeriana é semelhante a condição do *Dicynodontoides*, dessa forma recodificamos o caractere 72 e 73, do estado de caracter 1 para 0 nos dois caracteres para o *Rastodon*.

91- Cristas ventrais convergentes na porção posterior dos ramos pterigóideos anteriores ausentes (0) ou presentes (1).

Foi alterado o estado-caracter 0 para 1 do caractere 89, porque tal como *Dicynodontoides*, o *Rastodon* possui uma crista ventral do pterigóide muito semelhante a *Dicynodontoides* espécime NHCC LB117 restrito anteriormente, apesar de estar danificado no *Rastodon*. A morfologia do pterigóide dos dois táxones é muito semelhante. Devido a má preservação do *Rastodon* recodificou-se o estado-caracter como sendo "?" no caractere 91.

112- Borda lateral do processo paraoccipital desenhada em um processo pontiagudo direcionado posteriormente que é distintamente deslocado da superfície da placa occipital: ausente (0) presente (1).

Para o caractere **112**, a borda lateral do processo paraoccipital desenhada em um processo pontiagudo direcionado posteriormente que é distintamente deslocado da superfície da placa

occipital "o processo timpânico" mencionado em Cox (1959), no *Rastodon* bem como no PPM2019-106R está parcialmente erodido, mas a proeminência é notória. Já no *Dicynodontoides* espécime NHCC LB117 e PPM2019-38Z "o processo timpânico" está mais intacto. Desta forma codificou-se para os três espécimes a presença do processo posterior da parte lateral o processo timpânico.

185- A pila antótica: tem uma base robusta e arredondada (0), é estreita, longa e em forma de bastonete (1), ou é alta e expandida anteroposteriormente (2).

Caractere **185** recodificou-se o *Dicynodontoides* baseado na análise de um μ CT-scan de *Dicynodontoides* possui uma pila antótica estreita longa em forma de varinha.

190- A componente dorsal do exoccipital é: curto com menor contribuição para a altura do forâmen magno (0); retangular e cobre metade da altura do forâmen magno (1); ou reniforme e cobre mais da metade da altura do forâmen magno (2).

No caractere **190** foi alterado a codificação de *Dicynodontoides* de estado character "?" para 1 fundamentado por Cox (1959) e por uma comparação directa do *Dicynodontoides* espécime NHCC LB94, em que a componente dorsal do exoccipital tem uma morfologia retangular e cobre a metade da altura do forâmen magno.

195- Quadrado: côndilo lateral mais curto ou de tamanho semelhante ao côndilo medial (0), côndilo lateral significativamente mais longo que o côndilo medial (1).

Caractere **195-** recodificou-se o *Dicynodontoides* do estado-caracter "?" para 1 baseado na comparação directa do *Dicynodontoides* PPM2019-38Z.

Contudo a recodificação feita destes dois táxones não influenciou na mudança da posição filogenética.

CAPÍTULO III: APRESENTAÇÃO DOS RESULTADOS

3.1 Descrição anatômica

A descrição anatômica do espécime PPM2019-38Z consiste na caracterização de qualquer acidente ósseo nele presente e compreende: a localização do osso, orientação, morfologia, relevo e os contactos com outros ossos. Estas características são descritas com base nos planos anatómicos: sagital, coronal assim como a posição anatómica: dorsal, ventral, occipital, lateral direito e esquerdo (Rouvière e Delmas 2005). De um modo geral o PPM2019-38Z encontra-se bem preservado, porém apresenta deformações que complicam a interpretação de algumas estruturas anatómicas. Tais deformações incluem a compressão dorsoventral do espécime que culminou com a destruição de alguns ossos da arcada zigomática, do palato e do basicrânio (Fig. 9A, B).

Esta é uma descrição comparativa entre o PPM2019-38Z com outros espécimes de *Dicynodontoides* conhecidos a nível da bacia do Karoo da África do Sul, como também é comparado a outras espécies do graben de Metangula.

Nasal

O nasal (na) constitui a porção mais anterior do teto do crânio imediatamente posterior ao processo ascendente da pré-maxila (Fig. 9A). É limitado pelo pré-frontal lateralmente, o frontal posteriormente, pela pré-maxila anteriormente, e contacta a maxila nas suas margens ventrolaterais. A estrutura mais expressiva do nasal no PPM2019-38Z em vista dorsal é um par de bossas localizadas na sua extremidade anterior, próximo ao contacto com a pré-maxila (Fig. 9A). As bossas nasais aparecem em forma de protuberância com orlas circulares em vista dorsal. Estas bossas encontram-se afastadas entre elas, mas essa separação é fruto da anatomia real do espécime e não da deformação uma vez que outros espécimes de *Dicynodontoides* apresentam anatomia semelhante.

No PPM2019-38Z o nasal partilha um contacto estreitamente perpendicular ao eixo longitudinal do crânio com o frontal posteriormente, e recebe o processo ascendente da pré-maxila na sua margem anterior em vista dorsal.

Septomaxila

A septomaxila (smx) é um osso melhor observável em vista lateral que se encontra em forma de placa crescente confinada na margem externa da narina (Fig. 9A, B).

No PPM2019-38Z a septomaxila possui uma forma de lâmina crescente que segue a metade da curvatura do nasal tal como foi descrito em Angielczyk *et al.* (2008). Em contraste com outros dicynodontes, a septomaxila está afastada dentro da narina, o mesmo ocorre na septomaxila em *Digalodon rubidgei* (Kammerer *et al.*, 2015). Dentro da narina, a septomaxila contacta a maxila ao longo da sua margem externa no PPM2019-38Z.

A septomaxila do PPM2019-38Z tem uma exposição facial protuberante entre o nasal e a maxila, formando a extremidade posterior externa do nasal, assim como no *Sangusaurus* (Angielczyk *et al.*, 2018).

Pré-frontal

O pré-frontal (pfr) tem uma forma aproximada a um “D” no PPM2019-38Z e faz parte da superfície lateral do crânio em vista dorsal e contribui para margem anterior da órbita (Fig. 9A). O elemento possui um processo facial curto, que se projecta anteriormente à superfície lateral do crânio tal como o *Compsodon* (Angielczyk e Kammerer 2017).

O pré-frontal contacta o nasal anteriormente, o frontal posteriormente, o lacrimal na superfície lateral do crânio em vista dorsal. Ventralmente o pré-frontal possui um contacto curto com o processo posterior da maxila. O pré-frontal apresenta uma textura lisa, com formato de crescente em vista dorsal, ligeiramente elevado acima do nível do frontal (Fig. 9A).

O pré-frontal aparece com umas cristas salientes separadas das bossas nasais (bn), isto é, evidência da deformação taxonómica do tipo compressão no sentido dorso ventral sofrido pelo espécime. O PPM2019-38Z carece das bossas pré-frontais, diferindo-se assim do *Dicynodon angielczyki* do Graben de Metangula espécime PPM2019-47R.

Frontal

O frontal (fr) é um dos ossos que compõe a maior parte do teto craniano depois do nasal. Apresenta-se com uma forma subtriangular em vista dorsal, no espécime PPM2019-38Z, sendo

o vértice agudo do triângulo localizado no seu contacto com o pré-parietal (Fig. 9A). Na sua extensão lateral, o frontal contribui para a formação do bordo dorsal das órbitas.

A superfície dorsomedial do frontal é ligeiramente deprimida, porém as suas margens laterais terminam por meio de duas cristas que divergem a partir do forâmen pineal. Estas cristas marcam o contacto oblíquo entre o frontal e os pós-frontais no PPM2019-38Z (Fig. 9A), algo semelhante ao *Dicynodontoides* espécime NHCC LB117. Ainda em vista dorsal, o frontal contacta o pré-frontal no seu canto anterolateral. Apesar da má preservação da sutura entre o frontal e o pré-frontal, esta aparece suavemente convexa.

Pós-frontal

Apesar de esta zona não estar inteiramente bem preservada, consideramos que as suturas com o frontal medialmente e com o pós-orbital lateralmente se encontram visíveis. O pós-frontal (pfr) está exposto na superfície dorsal do crânio, forma uma grande contribuição para a margem da órbita, tem grandes contactos relativamente planares em forma de tira bem pronunciada com pós-orbital e frontal (Castanhinha *et al.*, 2013).

Apresenta-se sob forma triangular (com o vértice principal orientado posteriormente) na maioria dos dicinodontes onde ele não se encontra fundido com o pós-orbital, por exemplo no *Compsodon* (Angielczyk e Kammerer 2017). Outros dicinodontes, porém, não possuem o pós-frontal isolado, por exemplo, o *Endothiodon* espécime PPN2012-10-C3-β (ver figura 4B em Macungo *et al.*, 2020) e o *Dicynodontoides* NHCC LB17 (Fig. 9A).

O formato triangular do pós-frontal pode ser observado no PPM2019-38Z em vista dorsal, onde a base contacta o pós-orbital anteriormente e afunila posteriormente no contacto com o frontal (Fig. 9A). Nessa vista, o pós-frontal aparece orientado obliquamente em relação ao eixo principal do crânio e a sua superfície aparece ligeiramente aplanada, nivelado ao tecto do crânio e elevado acima do frontal (Fig. 9A). Tal como o *Compsodon helmoedi* (ver figura 9D no Angielczyk e Kammerer 2017).

Pós-orbital

Conforme o nome indica, 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 e Kammerer 2017). Esta contribuição do pós-orbital nas duas aberturas, torna-o consistindo em dois processos distintos, a barra pós-orbital anterior e um processo direcionado posteriormente contribui para a região intertemporal do crânio, que são separados por uma zona de transição que contacta com frontal (Angielczyk *et al.*, 2017).

Enquanto a barra pós-orbital descende verticalmente para contactar o jugal e o ramo zigomático do escamoso, a barra temporal estende-se anteroposteriormente para contactar o parietal.

No PPM2019-38Z processo direcionado posteriormente sobrepõe-se aos parietais largamente, tal como nalguns emidopóides como *Dicynodontoides* e *Kombuisia* (Cox 1959; Angielczyk e Kammerer 2017). Este processo intertemporal que contribui para o tecto, é elevado a nível da placa fina do parietal em forma de crista dorsalmente características que se assemelham aos dicinodontes tais como *Daptocephalus leoniceps*, *Dicynodon angielczyki* e de alguns emidopóides (*Dicynodontoides* e *Kombuisia*), porém, a barra intertemporal do PPM2019-38Z é longa anteroposteriormente diferente da condição do *Dicynodon angielczyki* (Kammerer 2019; Kammerer *et al.*, 2022).

O processo temporal anterior da órbita no PPM2019-38Z aparece orientado horizontalmente, a exposição dos pós-orbitais é semelhante à do *Dicynodontoides* espécime NHCC LB117, mas diferente do *Rastodon* em que o pós-orbital esquerdo encontra-se deformado tafonomicamente, dando a ideia de que está praticamente horizontal, o pós-orbital direito tem uma orientação praticamente vertical e estreita.

Em *Dicynodontoides* assim como no PPM2019-38Z parecem ter umas cristas dorsais no pós-orbital ao longo da parte média anterior da fossa temporal, delimitando o bordo medial da fenestra temporal. no meio destas cristas está o pré-parietal na zona mediana deprimida contrariando a condição do *Rastodon* (Boos *et al.*, 2016).

Lacrimal

O lacrimal (la) é um osso curto que forma margem anteroventral da cavidade orbital (Fig. 9A, B). No PPM2019-38Z o lacrimal está exposto em vista ventral assim como em vista dorsal é como acontece noutros dicinodontes, por exemplo, *Emydops oweni* (Fröbisch e Reisz 2008). *Dicynodontoides* do espécime NHCC LB117 (Ricardo Araújo, *comunicação pessoal*).

Em vista dorsal, o lacrimal faz um contacto oblíquo com o jugal no interior da órbita em relação ao plano sagital do crânio. (Kammerer *et al.*, 2015) descreve o contacto entre o lacrimal com uma pequena contribuição facial do pré-frontal e o processo posterior da maxila no *Digalodon*. No espécime PPM2019-38Z, o lacrimal aparece no contacto ventral do pré-frontal e no contacto lateral com a maxila diferente do *Daptocephalus leoniceps* em que o lacrimal é alongado anteroposteriormente entre a maxila e o pré-frontal (ver figura 6B em Kammerer 2019). Em vista ventral, o lacrimal localiza-se entre jugal e ectopterigóide, contacta a maxila anteriormente.

Uma fenda atravessa o lacrimal do PPM2019-38Z exactamente sobre a zona onde estaria o forâmen lacrimal, porém, devido a continuidade desta fenda para dentro da órbita, torna difícil identificar parte dela como pertencendo ao forâmen lacrimal. A razão que justifica esta dúvida é que o forâmen lacrimal tende a se localizar próximo ao assoalho lateral da órbita em muitos dicinodontes, como por exemplo, o *Niassodon mfumukasi*, *Emydops oweni* e *Compsodon helmoedi* (Fröbisch e Reisz 2008; Castanhinha *et al.*, 2013).

Pré-parietal

O pré-parietal (ppr) forma uma pequena porção medial no tecto do crânio. O pré-parietal é muito pequeno no PPM2019-38Z e forma a parede anterior do forâmen pineal, compondo aproximadamente a metade do forâmen pineal. O forâmen pineal (fp) do PPM2019-38Z é alongado e bem desenvolvido semelhante com *Dicynodontoides* do espécime NHCC LB117.

A superfície dorsal do pré-parietal aparece ligeiramente deprimida em relação à do frontal. O pré-parietal possui um formato semilunar quando observado em vista dorsal no PPM2019-38Z tal como acontece no *Dicynodontoides* espécimes BP/1/7648 e NHCC LB117. Em vista dorsal posteriormente o pré-parietal contacta as cristas parietais e anteriormente contacta medialmente o frontal (Fig. 9A).

Parietal

O parietal (Pa) é um osso par que se encontra exposto entre os pós-orbitais na região intertemporal do crânio. A sua contribuição na barra intertemporal é dada sob forma de crista bem saliente posicionada sobre eixo sagital do crânio, mas que se estende e alarga

posteriormente entre os pós-orbitais, tal como aparece no *Dicynodontoides* espécime NHCC LB117 (Ricardo Araújo, *comunicação pessoal*).

Tal como noutros dicinodontes o parietal do PPM2019-38Z bordeia a margem posterior do forâmen pineal (fp), sendo que a metade anterior é limitada pelo pré-parietal. O forâmen pineal do PPM2019-38Z possui forma oval, onde a margem anterior larga e afunila posteriormente (Fig. 9A). A forma alongada do forâmen pineal do PPM2019-38Z torna-o semelhante do *Dicynodontoides* espécime NHCC LB117.

Na sua extensão posterior (i.e., imediatamente posterior à crista parietal), o parietal contacta o escamoso ao longo de uma sutura em V invertido, e nesta zona, o parietal aparece em forma triangular em vista dorsal (Fig. 9A). A aparição do parietal sob forma de cristas bordando as margens laterais do forâmen pineal na região intertemporal observada no PPM2019-38Z também foi descrita para o *Endothiodon* (Macungo *et al.*, 2020). Porém, o *Endothiodon* possui em adição bossas que circundam o forâmen pineal designadas por bossas pineais (ver figura 5E/F em Macungo *et al.*, 2020).

Em vista lateral, não é possível observar o parietal no espécime PPM2019-38Z devido ao estado de preservação. Porém, na maioria dos dicinodontes (por exemplo, o *Niassodon mfumukasi*, *Kembawacela yajuwayeyi*), o parietal compõe-se também de um processo descendente que contacta o processo ascendente do epipterigóide (Castanhinha *et al.*, 2013; Araújo *et al.*, 2022). Assim, não se pode falar da presença ou ausência deste processo no PPM2019-38Z.

Tal como *Dicynodontoides* (ver Cox 1959), o parietal do PPM2019-38Z não se encontra exposto em vista occipital.

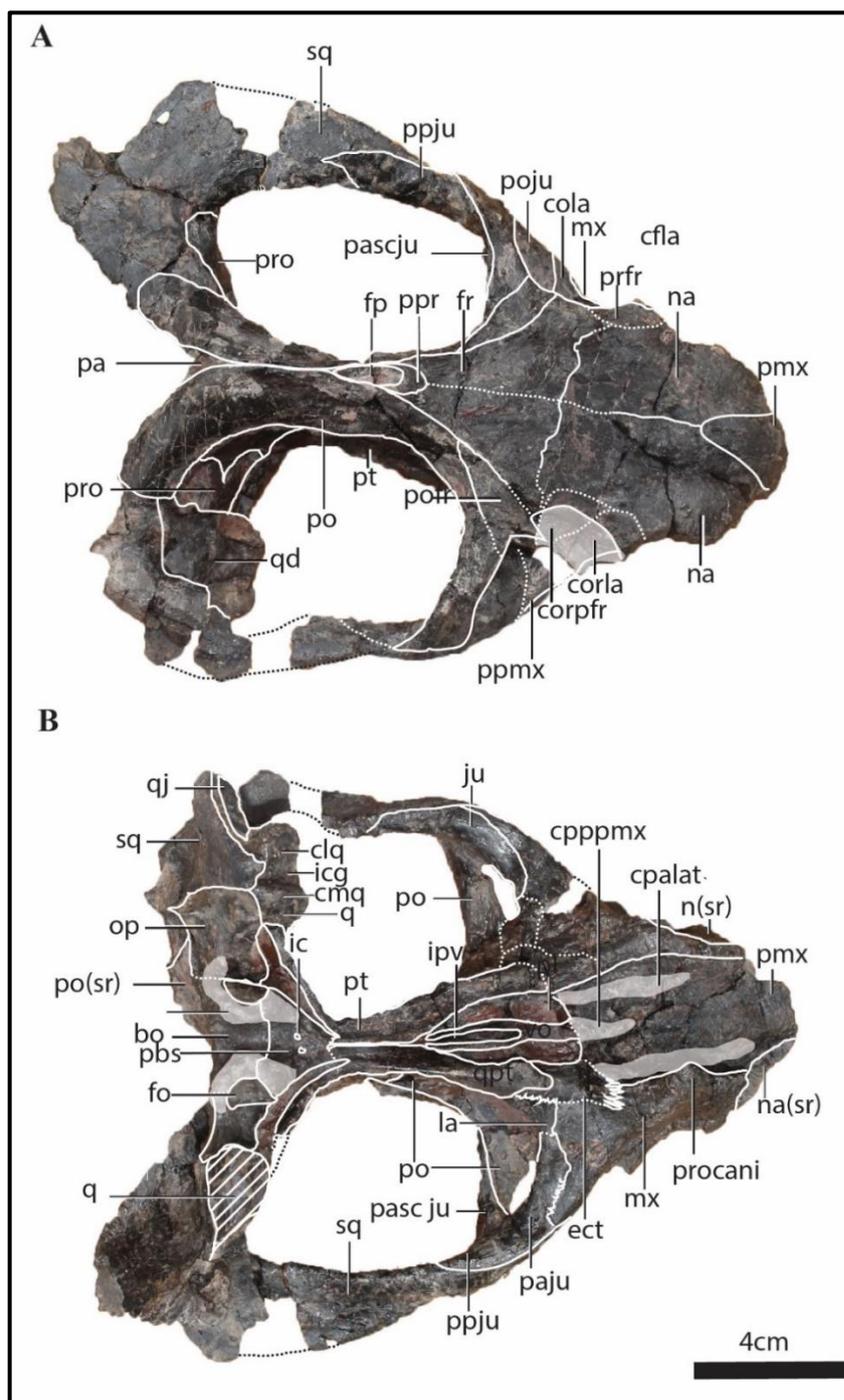


Figura 9: Imagem ilustrativa do espécime PPM2019-38Z em vista dorsal A e vista ventral B.

bo-basioccipital, **bn**-bossa nasal, **ccpppm**-crista palatina posterior da pré-maxila, **cola**-componente do lacrimal, **corla**-componente orbital do lacrimal, **coq**-côndilo do quadrado (**clq** - côndilo lateral, **cmq** - crista medial do côndilo), **ect**- ectopterigóide, **fr**-frontal, **fp**-forâmen

pineal, **fo**-fenestra oval, **fn**-fossa nasal, **ic**-carotidas internas, **ivp**-vazio interpterigóide, **ju**-jugal (**pasju**-processo ascendente do jugal, **pdesju**- processo descendente do jugal, **ppju**-processo posterior do jugal), **la**-lacrimal, **mx**:maxila (**ppmx**-processo posterior da maxila), **na**-nasal, **pfr**:pós-frontal, **prfr**:pre-frontal, **pmx**:pré-maxila, **Po**-pós-orbital, **pa**-parietal, **ppa**:pré-parietal, **pt**-pterigóide, **pl**-palatino, **pbs**-parabasesfenoide, **pca**-processo caninoforme, **qpt**:quilha-pterigóide, **smx**-septomaxila, **sq**-escamoso, **tb**- tuberosidade occipital, **vo**-vômer. Sombreado significa proeminências. O tracejado oblíquo indica zonas não inteiramente preservadas (barra de escala igual a 4 cm).

Pré -maxila

A pré-maxila (pmx) forma a extremidade mais anterior do palato e do crânio no geral. Nos dicynodontes, a pré-maxila é composta por uma placa fina ventral que contacta o vômer posteriormente, e um processo ascendente dorsal que contacta o nasal.

A pré-maxila pode ser observada em vista ventral, dorsal assim como lateral. (Fig. 9B, 10A, B). Em vista lateral a pré-maxila é um bocado saliente até ao encontro medial com nasal. Em vista dorsal a pré-maxila contacta o nasal através duma sutura em forma de V invertido, ainda nesta vista o focinho é saliente convexo, ligeiramente largo arredondado e curto se assemelha ao *Dicynodontoides* espécime NHCC LB117, mas diferente do *Dicynodon angielczyki* que possui uma contribuição triangular na superfície dorsal do focinho (Kammerer 2019).

Em vista ventral no PPM2019-38Z, a pré-maxila compõe a margem anterior dos palatinos e vômer, na superfície posterior da pré-maxila e marcada por uma crista mediana (cpppmx), ladeada por duas cristas por duas cristas anteriores pareadas (cpalat, Fig. 9B), semelhante a *Dicynodontoides* espécime NHCC LB117.

Maxila

A maxila (mx) compõe a margem ventral do nasal, na região lateral do palato. Somente a maxila direita encontra-se muito bem preservada no PPM2019-38Z e pode ser melhor observada em vista ventral (Fig. 9B). Ainda na mesma vista a maxila apresenta uma superfície lisa e com sulcos. Na margem mais anterior da maxila forma-se um processo caninoforme proeminente (pca, Fig. 9B). No PPM2019-38Z a maxila não detém as presas caniniformes nem dentes pós-

caninos, o mesmo acontece em *Dicynodontoides* espécime NHCC LB117, diferente dos endotiodontídeos (por exemplo: *Niassodon mfumukasi*, *Endothiodon bathystoma*), que apresenta fileiras de dentes (Castanhinha *et al.*, 2013; Macungo *et al.*, 2022).

No PPM2019-38Z a maxila ocorre um processo posterior (ppmx), que contacta o escamoso e jugal lateralmente, tal que acontece em *Dicynodon angielczyki* (Kammerer 2019). Em alguns espécimes como no *Compsodon* (Angielczyk e Kammerer 2017), assim como no PPM2019-38Z a maxila posteriormente entra em contacto com o jugal para formar o assoalho da órbita e a base do arco zigomático (Fig. 9B, ver também Angielczyk *et al.*, 2018).

Em vista lateral a maxila, apresenta uma forma triangular (Fig. 9B, 11A, B). Dorsalmente, a maxila é sobreposta pelo pré-frontal e nasal, anteriormente a maxila e pré-maxila estão separadas por uma depressão lateral onde se encontra localizada a fossa nasal (fn). A maxila contacta septomaxila na fossa nasal num canto entre a maxila e a pré-maxila na margem dorsal.

Jugal

O jugal (ju) é um osso par, 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. O jugal apresenta-se em forma de arco na superfície lateral da fenestra temporal. O jugal encontra-se em bom estado de preservação no PPM2019-38Z.

Três processos distintos compõem o jugal no PPM2019-38Z como noutros dicinodontes nomeadamente, processo anterior (panju), processo ascendente (pascju), processo posterior (ppju). O jugal não é expandido dorsalmente (Fig. 10A, B), diferente de *Dicynodon angielczyki* em que o jugal aparece muito expandido formando a base da barra pós-orbital e separação entre o pós-orbital e o escamoso (Kammerer 2019).

Enquanto o processo anterior do jugal contacta o processo posterior da maxila lateralmente, o processo ascendente contacta a barra pós-orbital ventralmente e o processo posterior do jugal aparece levemente côncavo contactando o processo zigomático do escamoso posteriormente (Fig. 9A, B).

Em vista lateral o jugal faz um contacto com a maxila anteriormente e o escamoso posteriormente. O jugal aparece em vista dorsal e ventral, em vista ventral o jugal contacta com

ectopterigóide e o processo posterior da maxila anteriormente e o ramo zigomático do escamoso posteriormente. Dorsalmente possui um contacto oblíquo com o lacrimal no interior da órbita, e pós-orbital posteriormente.

Vômer

O vômer (vo) é um osso da zona ventral do palato que borda a vacuidade interpterigoidal, anteriormente contacta os palatinos e pterigóide lateralmente e pela pré-maxila anteriormente (Fröbisch e Reisz 2008).

Em vista ventral, o vômer possui uma forma de “Y” disposto horizontalmente, em que a base corresponde a placa vomeriana anterior e as duas asas aos processos posteriores que contactam os pterigóides flanqueando a vacuidade interpterigoidal (Fig. 9B).

O vômer encaixa-se entre os palatinos lateralmente, e forma a margem posterior da vazia interpterigoidal (ivp, Fig. 9B). A placa vomeriana apresenta-se fina em toda a sua extensão, e só se observa em vista ventral. Posteriormente, o vômer do PPM2019-38Z bifurca-se para contactar os ramos palatais do pterigóide. Anteriormente o vômer é interceptado por crista palatal posterior da pré-maxila (cpppmx, Fig. 9B), tal como nos *Dicynodontoides nowacki* e *recurvidens* (Kammerer *et al.*, 2011)

Palatino

O palatino (pl) localiza-se na porção anterior medial da região do palato e pode ser melhor observado em vista ventral no PPM2019-38Z (Fig. 9B).

O palatino contacta lateralmente o pterigóide e ectopterigóide através de uma sutura interdigitada com a maxila (mx) semelhante com *Dicynodontoides* espécime NHCC LB117. Ainda em vista ventral nenhum traço do forâmen palatino ou palatino lateral pode ser visto no PPM2019-38Z devido à compressão dorsoventral que o espécime sofreu. Em adição ao efeito da deformação, pouco se pode dizer sobre a presença ou ausência da fossa labial no espécime PPM2019-38Z, embora sabendo-se da sua presença em dicinodontóides na intersecção entre a maxila, o jugal e o palatino (por exemplo, *Dicynodon angielczyki* em Kammerer 2019, Cumbane 2022; Kammerer *et al.*, 2022). Porém, a ausência desta fossa no PPM2019-38Z é

partilhada com emidopóides (por exemplo, *Compsodon helmoeidi* em Angielczyk e Kammerer 2017), e pode ser usado como caractere diferenciador destes grupos.

Os palatinos no PPM2019-38Z têm uma morfologia típica dos dicinodontes, consiste em almofadas achatadas, relativamente alto anteriormente e baixo posteriormente, entre os palatinos encontra-se o vómer envolvido dividindo-os em duas partes (Angielczyk e Kammerer 2017; Kammerer 2019)

Pterigóide

O pterigóide (pt) é um osso em forma de “X” localizado na zona ventral do crânio, isto é, que compõe as paredes laterais e posterior do palato. O pterigóide se divide-se em três partes, dois ramos que estendem anteriormente para contactar o ectopterigóide, uma placa medial que separa o palato do basicrânio, e um par de ramos quadráticos que se estendem posteriormente a partir da placa medial (Fröbisch e Reisz, 2008; Angielczyk *et al.*, 2008; Angielczyk e Kammerer 2017; Macungo *et al.*, 2020, 2022).

O aspecto geral do pterigóide é semelhante em todos os dicinodontes, excepto a morfologia de cada uma das partes do pterigóide, isto é, todos diferem no formato da placa mediana, nos processos existentes, no ângulo de divergência dos ramos anteriores e posteriores a partir da placa mediana. Por exemplo, as reconstruções ilustradas em Macungo *et al.*, (2022), relacionadas à orientação dos ramos posteriores e anteriores do pterigóide, podem ser úteis na distinção das diversas espécies de dicinodontes.

Os ramos anteriores (palatais) estendem-se para contactar os palatinos medialmente e ectopterigóide anteriormente, estes ramos anteriores suportam a quilha do pterigóide (qpt) ventralmente na sua margem mais anterior, que possui cerca de 1,06 cm de altura em vista lateral. A quilha do pterigóide não se observa no ramo esquerdo do pterigóide devido ao estado de preservação do espécime.

A placa mediana separa o palato do basicrânio forma a margem posterior da vacuidade interpterigoidal, sobre ela desenvolve-se a crista oesofágea no PPM2019-38Z (Fig. 1B). É a partir da placa mediana, que os ramos do pterigóide se bifurcam anterior e posteriormente, como também é aqui onde há palato se co-ossificação com o basisfenóide posteriormente. A crista

oesofágea mede um comprimento de 2,02 cm, posteriormente a crista oesofágea termina imediatamente anterior aos forâmens das carótidas internas em vista ventral e é por aqui que o limite entre o pterigóide e o basisfenóide se localiza (Fig. 9B).

Os ramos quadráticos estendem-se posteriormente a partir da placa mediana e contactam o quadrado posteriormente. Os ramos posteriores e anteriores do pterigóide fazem um ângulo lateral de $28,939^\circ$, e os ramos posteriores do pterigóide em relação à placa mediana possui um ângulo de $122,346^\circ$.

Escamoso

O escamoso (sq) é o osso que marca o término lateral do crânio, e nos dicinodontes é subdividido em três processos, nomeadamente, o processo temporal, o quadrático e zigomático (Angielczyk *et al.*, 2017).

O processo zigomático sofreu uma compressão dorsoventral e a rotação lateral oblíqua da barra temporal durante a preservação no PPM2019-38Z. Porém, restos deste processo podem ser identificados no seu lado direito. O processo zigomático do escamoso faz um contacto oblíquo com jugal e pós-orbital no espécime PPM2019-38Z, compondo a parede lateral da fenestra temporal. Importa realçar que a abertura temporal tem uma forma oval (Fig. 10A, B).

O processo temporal do escamoso contribui para a formação da borda posterior da barra temporal, contacta o pós-orbital dorsomedialmente, inclina-se para contactar o interparietal, o tabular e forma um terço lateral da margem da fenestra pós-temporal na região posterior do crânio (Fig. 9A, 12).

O processo quadrático estende-se ventralmente para suportar o quadrado e o quadratojugal. Possui um longo contacto horizontal e vertical com o processo paraoccipital do opistótico. No PPM2019-38Z a intercepção dos processos temporal e zigomático do escamoso forma um a incisura (insq, Fig. 11). Esta incisura forma um ângulo agudo, apesar de o espécime ter sido comprimido dorsoventralmente. A presença desta incisura no escamoso é conhecida no *Dicynodontoides*, *Kombuisia* e *Compsodon* entre outros emidopóides (Kammerer *et al.*, 2015).

O processo zigomático do PPM2019-38Z é menos expandido mediolateralmente possui um curto contacto com o jugal e a maxila lateralmente, ao passo que no *Dicynodon angielczki* o

ramo zigomático do escamoso é muito expandindo anteriormente, e cobre grande porção suborbital da maxila em vista lateral (Kammerer 2019).

Quadrado

O quadrado (qd) é um osso formado por dois côndilos que através dos quais a mandíbula se articula com o crânio (Fröbisch e Reisz *et al.*, 2008; Castanhinha *et al.*, 2013). Os dois côndilos do quadrado designam-se medial (cmq) e lateral (clq), encontram-se bem preservados no quadrado esquerdo do PPM2019-38Z (Fig. 1B).

Os côndilos do quadrado no PPM2019-38Z encontram-se desarticulados da mandíbula.

O côndilo medial (cmq) é mais comprido dorsoventralmente em relação ao côndilo lateral, são separados por uma pequena escavação mediana.

O quadrado contacta o ramo posterior do pterigóide ventralmente. Em vista dorsal contacta o escamoso dentro da fenestra temporal. O quadrado e quadratojugal medialmente contactam o processo paraoccipital do opistótico na região occipital (Fig. 10A, B, 12).

Quadratojugal

O quadratojugal (qj) é um osso com aspecto subtriangular cujo contorno medial é convexo no PPM201938-Z (Fig. 11B). A sua posição em vista anterior cobre totalmente a face anterior do escamoso quando os dois estão co-ossificados. Aparece sob forma triangular em vista anterior é largo na superfície anterior do escamoso, estreitando-se na direção ventral no contacto com o quadrado.

Na sua margem anterolateral, o quadratojugal contacta firmemente o escamoso. O quadratojugal encontra-se fundido ventralmente ao côndilo lateral do quadrado. Somente o quadratojugal direito está bem preservado no espécime PPM2019-38Z, sendo côncavo anteriormente (Fig. 10A, 11).

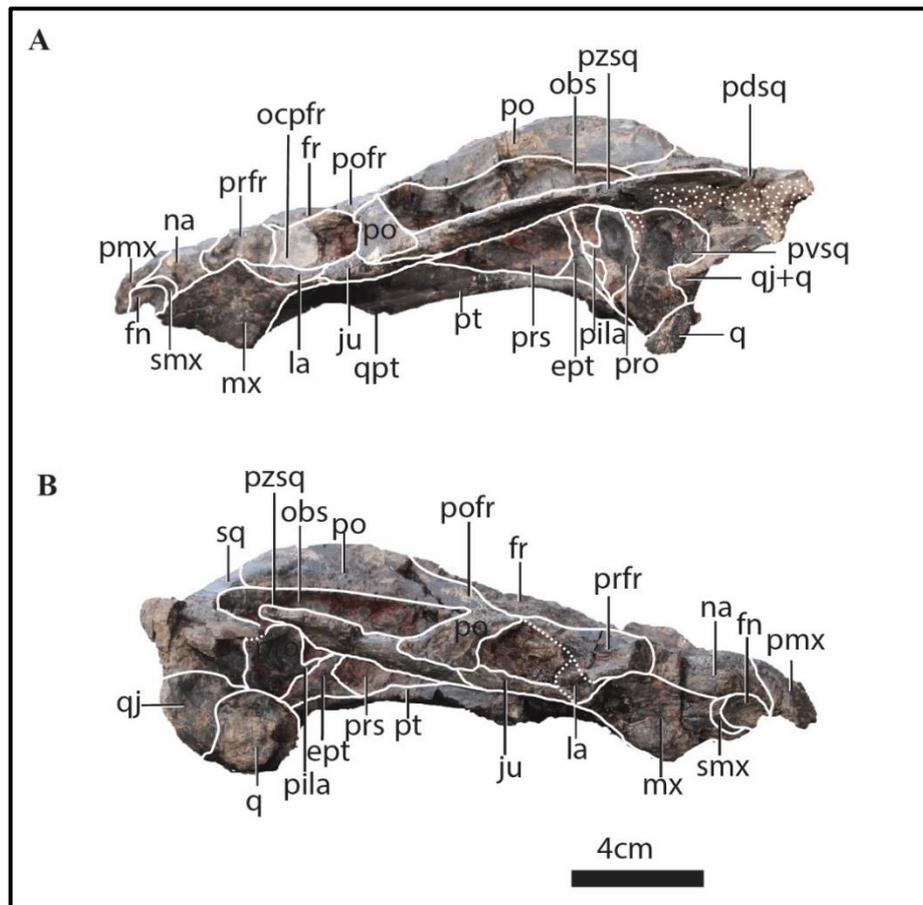


Figura 10: Imagem ilustrativa do espécime PPM2019-38Z, A vista lateral esquerda B vista lateral direita.

ept-epipterigóide, **ect**-ectopterigóide, **fn**-fossa nasal, **la**-lacrimal, **obs**-orbitosfenóide, **pro**-proótico, **pzsq**-processo zigomático do escamoso, **pofr**-pós-frontal, **po**-pós-orbital, **prs**-paraesfenóide, **pila**-pila antótica, **q**-quadrado, **smx**-septomaxila, **sq**-escamoso. Ponteado significa presença da matriz. O tracejado significa incerteza nas suturas entre ossos.

Parabasisfenóide e Parasfenóide

O parabasisfenóide (pbs) constitui a porção posterior da base do crânio, resultado da fusão entre paraesfenóide e o basisfenóide em vista ventral. No PPM2019-38Z, não é observável a fusão entre os dois ossos (parasfenóide e basisfenóide), pois o paraesfenóide não é visível em vista dorsal. Por exemplo, no *Myosaurus* o parasfenóide e o basisfenóide estão fundidos (Macungo *et al.*, 2022).

O basisfenóide pode ser observado em vista ventral no PPM2019-38Z onde se sutura com a placa mediana do pterigóide e continua posteriormente em forma de cristas ascendentes que sobrepõe o basioccipital na tuberosidade basioccipital. Nesta zona o basisfenóide compõe a margem anterior das fenestra oval. O osso possui uma forma subtriangular no PPM2019-38Z em vista ventral, assim como acontece com muitos dicynodontoides (Castanhinha *et al.*, 2013; 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 mediolateral, ou seja, é perpendicular ao eixo principal do crânio. Ainda na superfície ventral o basisfenóide aparece pareado pelos pequenos forâmens das carótidas internas com forma de oval, imediatamente posterior à crista oesofágea (Angielczyk e Kammerer 2017). As carótidas internas (ic) têm uma distância entre si de 0,5 cm no PPM2019-38Z (Fig. 9A).

O paraesfenóide (prs) localiza-se na porção medial do crânio em vista lateral e sobrepõe o pterigóidedorsalmente. No PPM2019-38Z o parasfenóide é constituído pelo rostro do parasfenóide triangular anteriormente em forma de lâmina e por uma placa mediana robusta anteroventralmente.

A placa mediana do parasfenóide é co-ossificada com basisfenóide e o proótico posteriormente e anteriormente com pterigóide. O parasfenóide é amplo posteriormente e afina anteriormente (Fig. 10A, B).

Ectopterigóide

O ectopterigóide (ect) é um elemento que compreende a região anteriomedial do palato. Possui uma pequena exposição na margem lateral anterior do pterigóide na extremidade anterior do crânio em vista ventral. A sua superfície é suavemente deprimida no PPM2019-38Z criando um sulco raso, mas a textura é lisa em vista dorsal.

O ectopterigóide contacta o lacrimal lateralmente na margem ventral da órbita, anteriormente partilha um contacto interdigitado com o processo posterior da maxila tal como acontece em *Dicynodontoides* espécime NHCC LB117, por fim faz um pequeno contacto com palatino medialmente (Fig. 9B).

O ectopterigóide esquerdo não aparece bem preservado no PPM2019-38Z, sendo que os contornos foram inferidos.

Orbitoesfenóide

O orbitoesfenóide (obs) constitui a parte medial do crânio separando o palato do tecto do crânio e pode ser observado somente em vista lateral no PPM2019-38Z (Fig. 10A, B). É definido como possuindo uma forma de “Y” em descrições à base de tomografia microcomputadorizada (i. e., via μ CT-Scan) em que as asas dorsais suportavam o frontal e o vazio dorsal abrigava os bolbos olfativos (Castanhinha *et al.*, 2013; Laaß 2015; Macungo *et al.*, 2022). Tipicamente o orbitosfenóide têm, processos principais, nomeadamente, duas asas dorsais e uma componente ventral que pode contactar o parasfenóide. Porém, estas componentes só são observadas em vista lateral, no caso do PPM2019-38Z (Fig. 10A, B). A zona mais dorsal corresponde às asas, e a ventral corresponde ao mesetmóide em vista lateral. Nesta mesma vista, o orbitosfenóide do PPM2019-38Z exhibe uma morfologia aparentemente sub-triangular.

Epipterigóide

O epipterigóide (ept) consiste num osso com aspecto tubular que se estende dorsalmente para conectar os parietais, e desenvolve uma base longa que assenta sobre o pterigóide (Macungo *et al.*, 2022). Nos casos onde epipterigóide está melhor preservado, a parte mais dorsal do processo ascendente deste osso expande-se anteriormente (Kammerer 2019).

O epipterigóide é melhor observado em vista lateral, contacta anteriormente o proótico, o parietal posteriormente, contacta o parasfenóide dorsalmente e o pterigóide ventralmente.

No espécime PPM2019-38Z somente a platina epipterigóide está preservada e repousa sobre a superfície dorsal da placa mediana do pterigóide posteriormente.

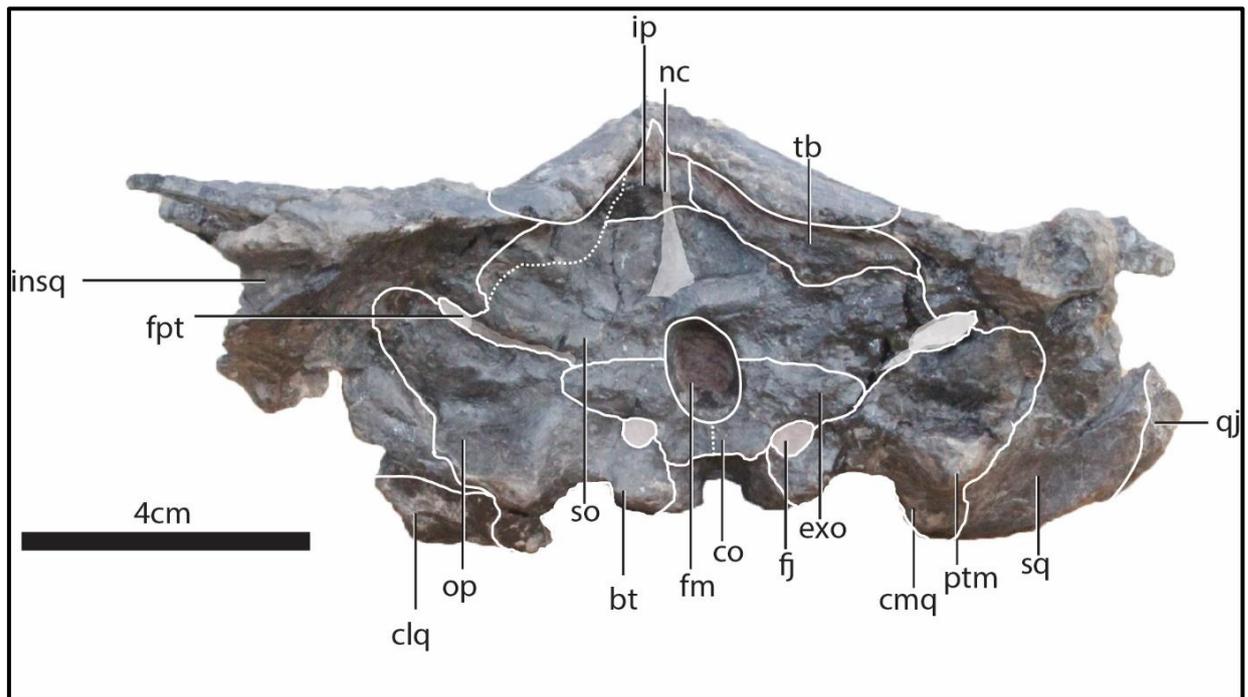


Figura 11: Imagem ilustrativa do espécime PPM2019-38Z em vista posterior (região occipital).

co- côndilo occipital, **cmq-**côndilo medial do quadrado, **clq-** côndilo lateral do quadrado, **exo-** exoccipital, **fj-**forâmen jugular, **fm-**forâmen magno, **fpt-**fenestra pós-temporal, **ip-** intertemporal, **insq-**incisura escamosal, **nc-**crista nugal, **op-**opistótico, **ptm-**processo timpânico, **q-**quadrado **qj-**quadratojugal, **sq-**escamoso, **so-**supraoccipital, **tb-**tabular. O tracejado indica a incerteza na sutura. Sombreado indica proeminência (i.e., crista nugal) ou forâmens (i.e., forâmen jugular, fenestra pós-temporal).

Interparietal/ pós-parietal

O interparietal (ip) compõe a superfície mais posterior no assoalho da barra intertemporal. É um osso orientado verticalmente em relação ao forâmen magno na margem dorsal da região occipital.

O interparietal curva-se ventralmente ao encontro do supraoccipital adquirindo uma forma triangular, em que a base se alarga no contacto com o supraoccipital e se afina no contacto com o parietal (Fig. 11).

O interparietal encontra-se na zona mediana do occipital, entre os tabulares, contacta o parietal dorsalmente, ventralmente contacta o supraoccipital.

No PPM2019-38Z o interparietal não contribui para o tecto do crânio, diferente de *Oudenodon bainii* em que o interparietal tem uma exposição no tecto do crânio (Kammerer *et al.*, 2011). A crista nugal aparece menos pronunciada no interparietal comparativamente ao supraoccipital é orientada paralelamente ao plano do crânio.

Tabular

O tabular (tb) sobrepõe a superfície dorsal do supraoccipital entre o escamoso e o interparietal. Aparece como osso lenticular no PPM2019-38Z quando observado em vista occipital.

Devido à compressão dorsoventral o PPM2019-38Z, o tabular direito é o mais preservado, possuindo um formato subtriangular (Fig. 11). A deformação causou a formação de pequenas cristas horizontais no encontro entre o tabular e o supraoccipital.

Supraoccipital

O supraoccipital (so) é um osso ímpar, que forma a metade dorsal do forâmen magno (fm) na região occipital. Possui uma forma de “U” invertido se julgado a partir do limite dorsal do forâmen magno. O supraoccipital é muito expandido lateralmente formando um aspecto de asas, morfologia já descrita para o *Niassodon mfumukasi* em Castanhinha *et al.*, (2013).

A superfície posterior do supraoccipital no PPM2019-38Z encontra-se deprimida, em toda a sua extensão, com excepção da crista nugal proeminente que se encontra a meia-altura do supraoccipital para cima atravessando o interparietal (Fig. 11). esta morfologia do supraoccipital no PPM2019-38Z é semelhante à condição do *Dicynodontoides* espécime NHCC LB117. A crista nugal tem uma forma triangular que afunila-se do supraoccipital ao interparietal no PPM2019-38Z.

Dorsalmente, o supraoccipital contacta o interparietal ao longo de uma sua sutura suavemente ondulada (Fig. 11). Esta ondulação deve-se ao facto da existência de um pequeno lobo dorsal do supraoccipital (*sensu* Macungo *et al.*, 2022) exactamente na zona mediana do supraoccipital. A ondulação dorsal do supraoccipital prolonga-se até ao contacto com o tabular. Na sua extensão ventral, o supraoccipital contacta o exoccipital e opistótico, e o escamoso lateralmente. O supraoccipital forma a margem dorsal da fenestra pós-temporal, encontra-se a altura média

lateral e orientada obliquamente em relação a forâmen magno, em forma de elipse, sendo que o opistótico contribui para a margem ventral e o escamoso a margem lateral da fenestra.

O forâmen magno forma-se na margem ventral do supraoccipital é limitado pelo exoccipital lateral e ventralmente nos dicinodontes (Kammerer *et al.*, 2015). Conforme ilustrado na (Fig. 11), o forâmen magno possui um contorno circular no PPM2019-38Z.

Exoccipital

O exoccipital (exo) é um elemento par, que constitui a metade ventral do forâmen magno (fm), no PPM2019-38Z, observável na região occipital do crânio (Fig. 11).

O exoccipital contacta o basioccipital ventralmente, o supraoccipital dorsalmente, e o opistótico lateralmente nos dicinodontes (Angielczyk e Kammerer 2017). Na sua extensão ventral, o exoccipital forma os dois terços dorsais do côndilo occipital (co). Este côndilo é definido pela porção fusão de basioccipital e do exoccipital. Quando bem preservado, o exoccipital é descrito como tendo duas componentes principais que são côndilo exoccipital que sobrepõe o basioccipital e a componente dorsal que ladeia o forâmen magno (Macungo *et al.*, 2022). No PPM2019-38Z, porém, o côndilo exoccipital sofreu uma quebra parcial, pelo que a proporção da contribuição deste elemento no côndilo occipital não pode ser determinada.

O bordo ventral do exoccipital forma o forâmen jugular. O par de forâmen jugular localiza-se lateralmente ao côndilo occipital, ventralmente ao opistótico. Estes forâmens possuem uma morfologia circular quando observados em vista posterior, é por meio deles que passamos nervos glossofaríngeo, vagoaccessório (Cox 1959; Castanhinha *et al.*, 2013).

Opistótico

O opistótico (op) é um osso localizado na região occipital do crânio, contribui para formar o bordo ventral da fenestra pós-temporal uma porção posterior da fenestra oval e borda anteriormente o forâmen jugular (Castanhinha *et al.*, 2013).

Nalguns dicinodontes, o opistótico fica fundido inseparavelmente ao prótico, formando o periótico (Fröbisch e Reisz 2008), Porém, a separação entre os dois ossos pode ser observada no PPM2019-38Z. A comparação do opistótico em dicinodontes é dividida em corpo principal que se estende do exoccipital até o escamoso, e o processo ventromedial que descende

ventralmente para contactar o basioccipital (Macungo *et al.*, 2022). Estas duas componentes podem ser observadas no PPM2019-38Z (Fig. 10A, B). Em vista posterior, o opistótico contacta o proótico anteriormente, supraoccipital dorsalmente, o exoccipital medialmente e descende ventralmente para contactar o basioccipital. O contacto com o basioccipital segue um contorno convexo (Fig. 11).

A fenestra pós-temporal forma-se na margem dorsal do opistótico junto ao contacto com o supraoccipital e o escamoso e exhibe um aspecto elíptico em vista posterior (Fig. 11). Em vista posterior, o processo paraoccipital do opistótico é subtriângular onde na região lateral se localiza no contacto com o escamoso. O aspecto posterior do opistótico do PPM2019-38Z é caracterizado pela presença de duas cristas que divergem posteriormente a partir do contacto com exoccipital (Fig. 11). Ainda na vista posterior o opistótico possui uma depressão rasa entre as cristas oblíquas. Esta depressão foi interpretada como hospedeira dos músculos atlanto-occipitais nos emidopóides (Macungo *et al.*, 2022). Imediatamente na superfície anterior as cristas oblíquas exatamente no contacto entre opistótico e escamoso, forma-se um forâmen distinto (Fig. 11).

Na superfície posteroventral do opistótico em dicinodontes desenvolve-se o processo timpânico proeminente em forma de espinha (Cox 1959), que tem como função de suportar os músculos atlanto-occipitais (Macungo *et al.*, 2022). Esta estrutura é especificamente desenvolvida em emidopóides, assim como no PPM2019-38Z, com uma presença notável tanto quanto em *Emydops* (Kammerer *et al.*, 2015). No *Dicynodontoides* espécime NHCC LB117 o processo timpânico (ptm) contribui para a margem ventral lateral da fenestra pós-temporal, mais próximo ao contacto entre o escamoso e o opistótico.

O opistótico no PPM2019-38Z é composto por um processo ventromedial que se encontra orientado verticalmente em relação ao forâmen jugular e este processo se assemelha a um tubérculo. Na margem lateral na região do contacto entre basioccipital e opistótico subsiste um sulco vertical, que é separado pelo processo ventromedial com o corpo principal do opistótico (Macungo *et al.*, 2022).

Basioccipital

O basioccipital (bo) constitui a margem ventral do côndilo occipital. Este aparece mal preservado, assim sendo, não permite afirmar com certeza o grau de contribuição do basioccipital para a formação do côndilo occipital (Fig. 11).

Em vista ventral o basioccipital faz uma sutura coronal em relação ao basisfenóide. O basioccipital possui um contacto com o opistótico desde a margem posterior da fenestra oval até na margem anterior do forâmen jugular, porém o basioccipital não contribui para formação do forâmen jugular. Na margem dorsal do basioccipital o forâmen jugular é circunscrito pelo opistótico e exoccipital, o basioccipital não contribui para a formação do côndilo, assim como *Kembawacela* (Angielczyk *et al.*, 2019).

O basioccipital contribui para o bordo medial da fenestra oval. A fenestra oval forma-se na convergência entre basioccipital, opistótico posteriormente, proótico anterolateralmente.

Proótico

O proótico (pro) é um osso que compõe a porção anterior da região occipital, na parede anterolateral da caixa craniana. No PPM2019-38Z o proótico aparece bem preservado, mas somente visível em vista lateral e apresenta uma superfície suave (Fig. 11A, B).

Conforme descrito em outros dicinodontes, o proótico é composto por duas unidades, o corpo principal posteriormente (processo alar) e a pila antótica anteriormente, ambos se estendendo dorsalmente, e separadas pela incisura trigeminal (Castanhinha *et al.*, 2013). O corpo principal aparece em forma de "D" no PPM2019-38Z e é escavado pelo forâmen facial de forma circular anterior. A incisura trigeminal possui uma forma de "V" no PPM2019-38Z.

A pila antótica encontra-se medialmente em relação a proótico e epipterigóide (Fig. 10A, B), e a sua base se co-ossifica na margem anterior do corpo principal do proótico. A pila antótica é bem desenvolvida direcionada anterodorsalmente em forma de varinha semelhante ao *Dicynodontoides* do espécime NHCC LB117.

O proótico compõe a metade ventral da fenestra oval, faz contacto convexo com o basioccipital, o parabasisfenóide e o opistótico posteriormente em vista ventral.

CAPÍTULO IV: DISCUSSÃO DOS RESULTADOS

4.1. Identificação taxonómica

PALEONTOLOGIA SISTEMÁTICA

Clado: SYNAPSIDA Osborn, 1903

Ordem: THERAPSIDA Broom, 1905

Subordem: ANOMODONTIA Owen, 1860

Infraordem: DICYNODONTIA Owen, 1860

Superfamília: EMYDOPOIDEA Van Hoepen, 1934

Família: KINGORIIDAE King, 1988

Género: *DICYNODONTOIDES* Broom, 1940

Espécie: *DICYNODONTOIDES* SP.

Características diagnósticas: No PPM2019-38Z a pré-maxila é bastante larga e não afunilada, em forma de “V” invertido anteriormente em vista dorsal; não possui as presas caniniformes, o crânio é mais longo do que estreito; presença de duas cristas longitudinais paralelas na superfície palatina da pré-maxila; bossas nasais presentes em forma de inchaço com orlas circulares; exposição do parietal em forma de crista na região intertemporal; barra intertemporal fina longa anteroposteriormente; forâmen pineal presente em forma de elipse onde a margem anterior é larga e afunila posteriormente; pterigóides alongados anteroposteriormente; presença de uma depressão em forma de sulco na região mais anterior da pré-maxila; ausência do sulco longitudinal na superfície da placa ventral do vômer; presença de uma incisura dorsolateral no escamoso.

Superfamília Emydopoidea

O espécime PPM2019-38Z apresenta características extremamente semelhantes aos emidopóides, a razão pela qual a discussão será feita dentro desta superfamília.

Família Cistecephalidae

A família Cistecephalidae é constituída pelas seguintes espécies *Cistecephalus microrhinus* (Keyser 1965), *Kawinguisaurus fóssil* (Cox 1972), *Cistecephaloides boonstrai* (Cluver 1974A), *Sauroscaptor tharavati* (Kammerer *et al.*, 2016), *Kembawacela kitchingi* (Angielczyk *et al.*, 2019) e *Kembawacela yajuwayeyi* (Araújo *et al.*, 2022). Do modo geral a família Cistecephalidae é extremamente diferente do PPM2019-38Z por apresentarem um crânio amplo e em forma de caixa (Macungo *et al.*, 2022 e 2023); por apresentarem um focinho curto, ausência de contacto entre a maxila e o pré-frontal (Cox 1972); possuem uma região intertemporal expandida com amplos parietais (Macungo *et al.*, 2022); algumas espécies são caracterizadas ainda por possuir presas caniniformes (Angielczyk *et al.*, 2019); outras apresentam bossas bossas pré-frontais (Cluver 1974).

Família Myosauridae

O único táxone conhecido desta família até então é *Myosaurus gracilis* o conhecido que apresenta um crânio bastante diminuto (Boos *et al.*, 2016). O *Myosaurus* é caracterizado pela ausência das bossas nasais, ausência da crista nugal (Kammerer e Angielczyk 2009), diferente do PPM2019-38Z que possui as bossas nasais sob forma de inchanço e com orlas circulares. Por outro lado, a posição estratigráfica do *Myosaurus* é relativamente superior (Triássico) em relação ao PPM2019-38Z (Pérmico), portanto, é pouco provável que o PPM2019-38Z seja um *Myosaurus*.

Família Emydopidae

A família Emydopidae é representada pelas espécies *Emydops* (Fröbisch e Reisz 2008) e *Compsodon helmoedi* (Angielczyk e Kammerer 2017). O *Compsodon* apresenta uma superfície dorsal do frontal fortemente elevada e nivelada ao pós-frontal (Angielczyk e Kammerer 2017), diferente do PPM2019-38Z onde a superfície dorsal do frontal é rasa, os pós-frontais são ligeiramente elevados (Fig. 12A). O *Compsodon* é caracterizado pela ausência cristas palatinas (Angielczyk e Kammerer 2017), diferente do espécime PPM2019-38Z em que possui duas cristas na superfície palatina da pré-maxila (Fig. 12 A, C).

O PPM2019-38Z não detém presas caniniformes diferindo-se assim do *Emydops oweni* que contém um par de presas (Fröbisch e Reisz 2008). No *Emydops* o supraoccipital é curto com uma superfície lisa, e se estende mais ventralmente cobrindo a margem dorsal e lateral do forâmen magno quando observado em vista occipital (Fröbisch e Reisz 2008). Ao passo que no PPM2019-38Z o supraoccipital forma apenas metade dorsal do forâmen magno, aparece com uma superfície deprimida e com crista nugal que se estende dorsalmente até ao interparietal.

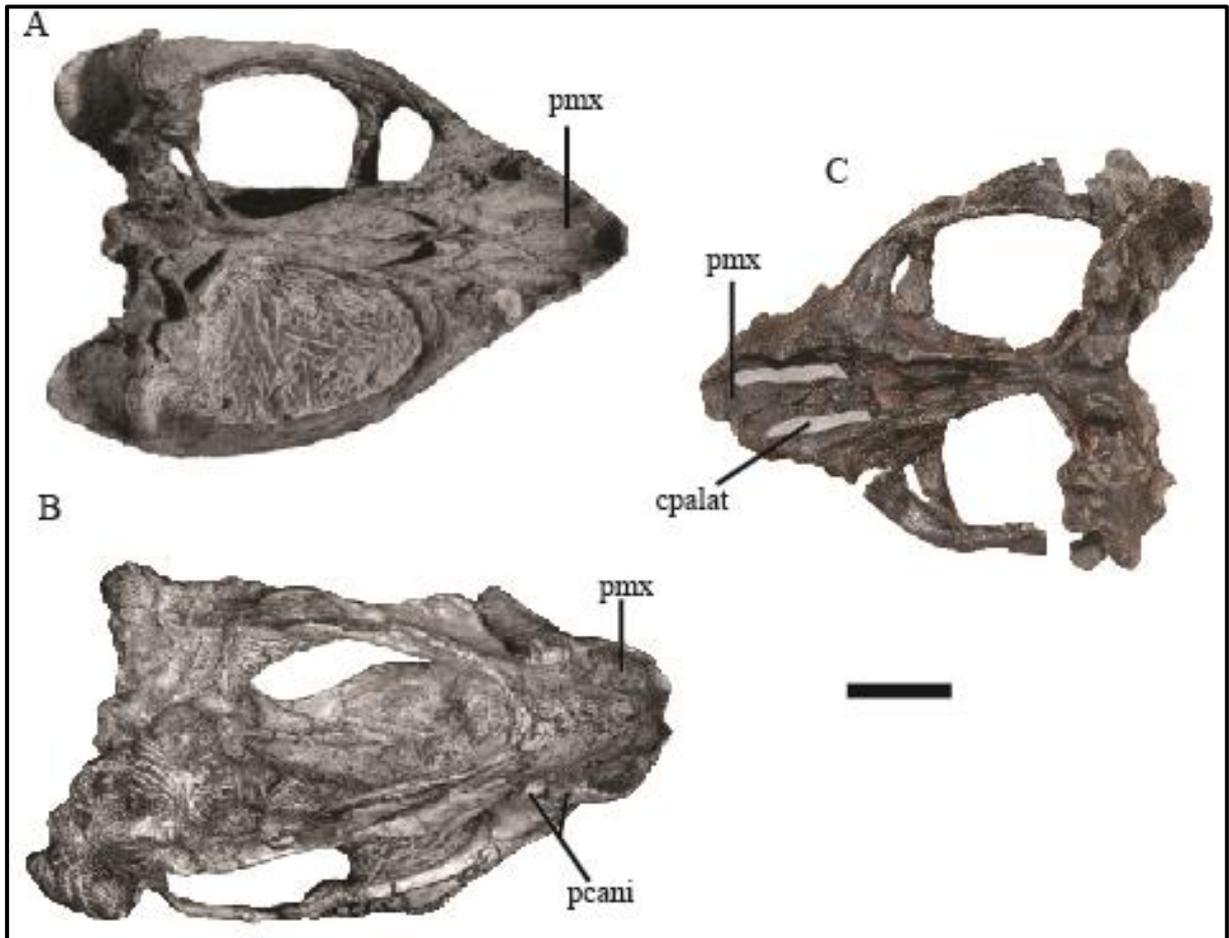


Figura 12: Imagem comparativa da região da pré-maxila do *Compsodon helmoedi* (A), *Emydops* (B) e espécime PPM2019-38Z (C) em vista ventral (barra de escala equivalente a 4 cm).

Família Kingoriidae

A família Kingoriidae é constituída pelas seguintes espécies *Kombuisia frerensis* (Cox 1959; Fröbisch 2006), *Dicynodontoides recurvidens*, *Dicynodontoides nowacki* (Kammerer *et al.*, 2011), e *Thliptosaurus imperforatus* (Kammerer 2019). Porém, as análises mais recentes (ver análise filogenética Fig. 16) demonstram uma forte instabilidade definição do *Thliptosaurus imperforatus* como kingorídeo.

O *Thliptosaurus* é caracterizado por possuir uma região intertemporal larga (embora não comparada aos cistecefalídeos), e pela ausência do forâmen pineal (Kammerer 2019), contrastando à condição do espécime PPM2019-38Z que possui uma região intertemporal fina e com o forâmen pineal.

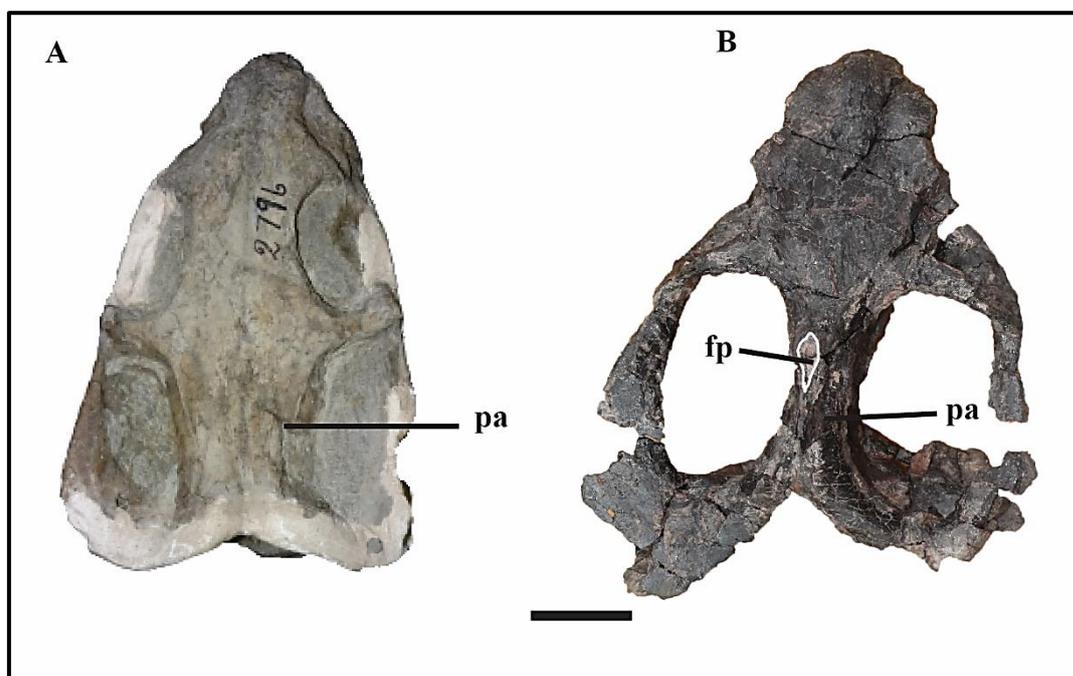


Figura 13: Comparação em vista dorsal do *Thliptosaurus* (A) e (B) espécime PPM2019-38Z (barra de escala equivalente 2 cm).

No *Kombuisia frerensis* o pós-orbital não se sobrepõe completamente aos parietais na região intertemporal (i.e., verifica-se uma exposição lateral do pós-orbital na região intertemporal do crânio), ao passo que no PPM2019-38Z sobrepõe-se completamente aos parietais. Por outro lado, o *Kombuisia* não possui o forâmen pineal ao passo que o espécime PPM2019-38Z

apresenta um forâmen pineal alongado e bem desenvolvido, tal como de *Dicynodontoides* (Kammerer *et al.*, 2011). Outra diferença que marca os dois espécimes é a morfologia do pré- parietal, no *Kombuisia* aparece sob forma elíptica e no espécime PPM2019-38Z encontra-se em forma de meia lua numa superfície deprimida em vista dorsal (Fig. 14A,B).

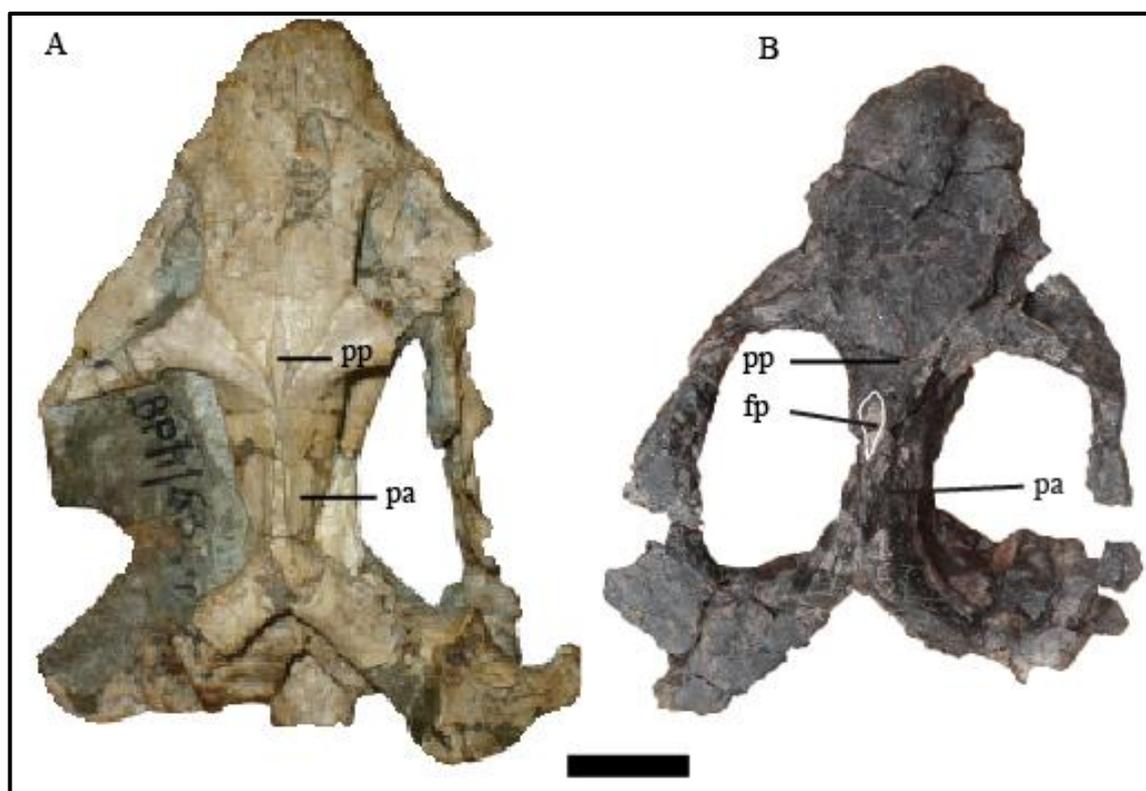


Figura 14: Comparação do *Kombuisia* (A) e espécime PPM2019-38Z (B) em vista dorsal (barra de escala equivalente 2 cm).

O PPM2019-38Z assemelha-se mais ao *Dicynodontoides* pois ambos são caracterizados por pós-orbitais inclinados ventralmente e sobrepostos ao parietal (i.e., exposição lateral do pós-orbital na região intertemporal) resultando numa região intertemporal em forma de crista ; por possuir um forâmen pineal elipsoidal; crista oesofágea bem desenvolvida (Kammerer *et al.*, 2011). Outras características em comum são uma depressão com uma área oval anteriormente na superfície palatina da pré-maxila, presença da crista nucal que compõe toda superfície occipital do supraoccipital.

O PPM2019-38Z e o *Dicynodontoides* espécime NHCC LB117 possuem o pós-frontal em forma de triângulo quando observado em vista dorsal, porém, o pós-frontal está co-ossificado ao pós-orbital nos holótipos de *D. recurvidens* e *D. nowacki* (Kammerer *et al.*, 2011).

O *Dicynodontoides recurvidens* se difere com *Dicynodontoides nowacki* na sua maioria pelas características morfométricas, outra diferença que separa estes dois espécimes é a morfologia pós-craniana (Angielczyk *et al.*, 2014).

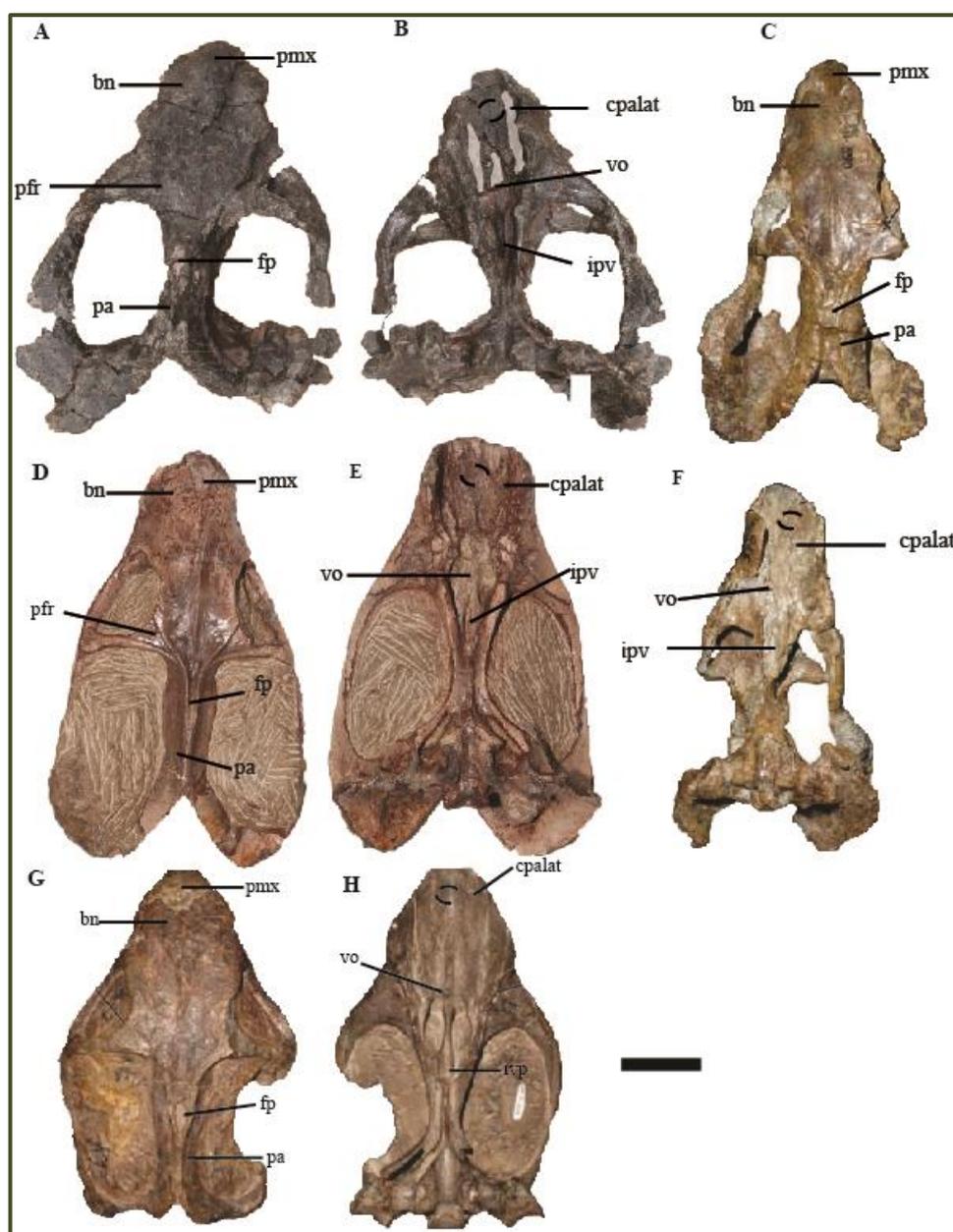


Figura 15: Comparação entre espécime PPM2019-38Z e outros *Dicynodontoides*.

Espéme PPM2019-38Z em vista dorsal (A) e (B) vista ventral; *Dicynodontoides* espécime NHCC LB 117 em vista dorsal (D) e (E) vista ventral; *Dicynodontoides recurvidens* holótipo vista dorsal (C) e (F) vista ventral; *Dicynodontoides nowacki* holótipo em vista dorsal (G) e (H) vista ventral. Estes espécimes podem ser identificados como *Dicynodontoides* com base seguintes características **pmx-** em forma de “V” invertido anteriormente, **fp-** forâmen pineal alongado e bem desenvolvido, **pa-** parietal em forma de crista com a sobreposição do pós-orbital na região intertemporal, **cpalat-** cristas palatinas presentes **vo-** placa média de vômer com uma área com depressão circular na superfície anterior da **pré-maxila** e vista ventral, **ipv-** vazio interpterigoide presente e outra característica que a próxima o PPM2019-38Z dos *Dicynodontoides* é a ausência da cova ou sulco longitudinal na superfície ventral do vômer (barra de escala equivalente a 2 cm).

4.2. Posição filogenética do espécime PPM2019-38Z

O espécime PPM2019-38Z é reconstruído como um kingorídeo, espécie irmão do *Kombuisia* e *Dicynodontoides* (Fig. 16). O PPM2019-38Z assemelha-se ao *Kombuisia* pois ambos possuem uma depressão no pré-parietal (Char.45), possuem fina exposição do parietal na região intertemporal em forma de crista.

Por outro lado, diversos caracteres unem o PPM2019-38Z ao *Dicynodontoides* nomeadamente: Char. 1, compartilham o mesmo comprimento da região pré-orbital do crânio em relação ao comprimento longitudinal do crânio; Char. 3, dimensão da largura mínima do tecto do crânio na zona interorbital em relação ao comprimento longitudinal do crânio; Char. 7, possuem a mesma altura da quilha pterigóidea anterior em vista lateral; Char. 8, mesma largura da placa pterigóidea em relação ao comprimento da base do crânio; Char. 13, possuem o mesmo ângulo do occipital em relação ao palato expresso pela razão entre o comprimento dorsal e longitudinal do crânio; Char. 183, o supraoccipital tem uma crista nugal proeminente vertical.

A relação entre os espécimes PPM2019-38Z e PPM2019-106R é definida pelos seguintes caracteres: Char. 3, a dimensão da largura mínima do tecto do crânio na zona interorbital em relação ao comprimento basal do crânio; Char. 9, mesmo ângulo formado pelos ramos posteriores do pterigóide; Char. 12, mesmo ângulo entre o processo ascendente e zigomático do escamoso; Char. 13, possuem a mesma angulação do occipital em relação ao palato que é

calculado através da razão entre o comprimento dorsal e longitudinal do crânio e Char. 74, ambos são caracterizados pela ausência de cova ou sulco na placa ventral média do vômer.

O PPM2019-38Z difere-se do PPM2019-106R por PPM2019-38Z apresentar um comprimento maior da região interorbital do crânio, maior comprimento do palato secundário da pré-maxila Char. 1, o PPM2019-38Z possui menor ângulo dos ramos posteriores do pterigóides em relação ao PPM2019-106R e por outra este possui um contacto sutural entre escamoso e maxila diferente do PPM2019-38Z Char. 66. Os espécimes moçambicanos (PPM2019-38Z e PPM2019-106R) diferem-se do *Dicynodontoides* sul africanos na dimensão da largura da placa mediana pterigóide em relação ao comprimento da base do crânio Char.8, os espécimes sul africanos apresentam um pós-frontal, mas não apresentam presas caninas.

Novos rearranjos à família Kingoriidae

A análise filogenética efectuada neste trabalho resultou em pequenos rearranjos na família Kingoriidae relativamente à posição do *Thliptosaurus imperforatus* (Fig. 16). Kingoriidae era conhecido como composto por *Thliptosaurus*, *Kombuisia* e *Dicynodontoides* (Kammerer 2019). O resultado da análise filogenética feita neste trabalho resultou no desagrupamento do *Thliptosaurus* da sua família Kingoriidae, colocando-o, porém, um táxone mais derivado em relação ao *Kombuisia* e *Dicynodontoides* (Fig. 16). O desagrupamento do *Thliptosaurus* foi motivado pela ausência do forâmen pineal (Char.54) e por incluir o pré-parietal nivelado com o tecto de crânio (Char. 45). A posição do *Thliptosaurus* na presente análise coloca-o como um táxone-irmão do clado que contém *Myosaurus* e *Cistecephalus*. A instabilidade do *Thliptosaurus* como kingorídeo é conhecida em análises anteriores, onde ele figura como um táxone-irmão do clado contendo o *Digalodon rubidgei*, os emidopídeos, miosaurídeos e cistecefalídeos (Macungo *et al.*, 2022).

Tabela 2: Caracteres que aproximam o PPM2019-38Z a *Dicynodontoides*.

| Caracteres | PPM2019-38Z | <i>Dicynodontoides</i> |
|---|-------------|------------------------|
| Comprimento da região pré-orbital do crânio em relação ao comprimento longitudinal do crânio. | 0.287 | 0.269 |
| Largura mínima do tecto do crânio na zona interorbital em relação ao comprimento longitudinal do crânio. | 0.268 | 0.248 |
| Altura da quilha pterigóidea anterior em vista lateral. | 1.07 | 1.492 |
| Largura da placa pterigóidea em relação ao comprimento da base do crânio. | 1.07 | 1.492 |
| Ângulo do occipital em relação ao palato expresso pela razão entre o comprimento dorsal e longitudinal do crânio. | 0.887 | 0.798 |
| O supraoccipital tem uma crista nugal proeminente vertical. | Presente | Presente |

Emydopoidea

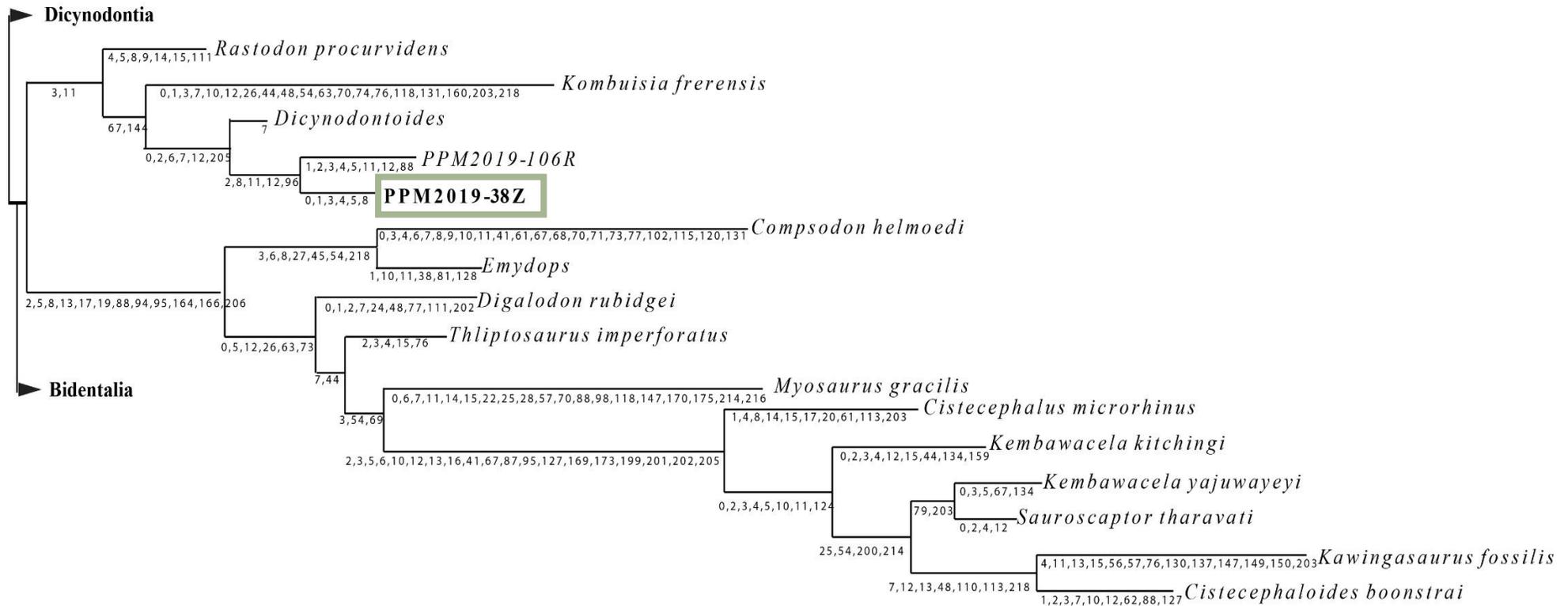


Figura 16: Resultado da análise filogenética, cladograma dos *Emydopoidea* ilustrando a posição do espécime PPM2019-38Z como um *Dicynodontoides*.

4.3. Ocorrência do *dicynodontoides* no karoo

O *Dicynodontoides* é um género contendo duas espécies que a sua ocorrência é conhecida em apenas duas grandes bacias do Karoo, nomeadamente o *D. recurvidens* na bacia principal da África do Sul, e *D. nowacki* na bacia de Ruhuhu em Tanzânia (Angielczyk *et al.*, 2009 e Angielczyk 2015).

Em termos temporais, o *Dicynodontoides recurvidens* ocorre na *Endothiodon*, *Cistecephalus* e *Daptocephalus* Assemblage Zone (AZs) (Rubige 1995; Angielczyk *et al.*, 2009 e Smith 2020). Por outro lado, o *Dicynodontoides nowacki* ocorre na Formação Usili, que é correlacionável a *Cistecephalus/Daptocephalus* Assemblage Zone na bacia do Karoo na África do Sul (Angielczyk *et al.*, 2009; Smith 2020 e Kammerer *et al.*, 2023).

A presença de *Dicynodontoides* na Formação K6 (espécime PPM2019-38Z) permite fazer a correlação do membro K6a2 com a *Endothiodon*, *Cistecephalus* e *Daptocephalus* AZs da bacia principal do Karoo na África do Sul. Em termos sequenciais da deposição dos estratos no graben de Metangula, a correlação do membro K6a2 com a *Endothiodon*, *Cistecephalus* e *Daptocephalus* AZs corrobora com os trabalhos anteriores, pelas seguintes razões. (1), Castanhinha *et al.*, (2013) sugeriu a correlação da Formação K5 com a *Cistecephalus* AZ, motivado pela presença de *Endothiodon* em ambas bacias. Esta correlação foi posteriormente apoiada por Araújo *et al.*, (2020), com adição de mais espécies nomeadamente *Daptocephalus leoniceps* (Murane 2023) e *Oudenodon bainii* (Siteo 2023). Observa que a Formação K6 em si sobrepõe a Formação K5 (Verniers *et al.*, 1989). (2), Kammerer *et al.*, (2022) propõe a correlação da Formação K5 (membro K5c) com a *Cistecephalus/Daptocephalus* AZ devido a presença do *Dicynodon angielczyki* no referido membro. Estes dois trabalhos corroboram um com outro, uma vez que um é continuidade do outro em termos de discussão biostratigráfica. (3), a correlação do membro K6a2 com a *Endothiodon*, *Cistecephalus* e *Daptocephalus* é ampla, pois espécies *Diictodon*, *Priesterodon* registadas em qualquer destas AZs (Smith 2020), ainda não foram descritas no graben de Metangula mas poderão vir a ocorrer. O relatório do PaleoMoz (2019) refere a presença de *Priesterodon* no graben de Metangula, mas este espécime ainda não foi oficialmente descrito ou publicado.

A ocorrência de *Dicynodontoides recurvidens* em estratos mais jovens no graben de Metangula complementa a informação sugerida pelos trabalhos mencionados acima. O facto é que o membro K6a2 deve ser então correlacionado a *Endothiodon*, *Cistecephalus* e *Daptocephalus* AZs, que é uma assembleia estratigraficamente mais antiga que a *Cistecephalus/Daptocephalus* AZs (Rubidge 1995).

Indo por esta segunda hipótese, o membro K6a2 seria correlacionável ao *Daptocephalus* AZ, e esta correlação certifica com a sugerida por Araújo *et al.*, (2020) e Kammerer *et al.*, (2022) para o graben de Metangula, mas também com Angielczyk (2015) sobre a correlação da ocorrência do *D. nowacki* na bacia de Ruhuhu formação Usili com a *Dicynodon (Daptocephalus)* AZ bacia principal da África do Sul.

Por outro lado, o *Dicynodontoides recurvidens* é conhecido pela sua longa distribuição temporal na bacia principal do Karoo onde cobre estratos desde a *Endothiodon*, *Cistecephalus* e *Daptocephalus* AZs (Kammerer *et al.*, 2011, Smith 2020). Assim sendo, a presença do *D. recurvidens* espécime PPM2019-38Z em estratos mais jovens do graben de Metangula, permite correlacionar o membro K6a2 a *Daptocephalus* AZ da bacia principal do Karoo da Africa do Sul.

Esta correlação significa uma ligeira redução em termos de distribuição temporária desta espécie no graben de Metangula se comparado a bacia principal do Karoo, i.e., o *Dicynodontoides* em Moçambique (espécime PPM2019-38Z e PPM2019-106R), ambos colhidos em estratos relativamente jovens: K6a2 para PPM2019-38Z e K5c para o PPM2019-106R. A adição deste espécime no graben vem reforçar as certezas da correlação desta bacia com as outras contemporâneas do Karoo propostas por Castanhinha *et al.*, (2013), Araújo *et al.*, (2020) e Kammerer *et al.*, (2022).

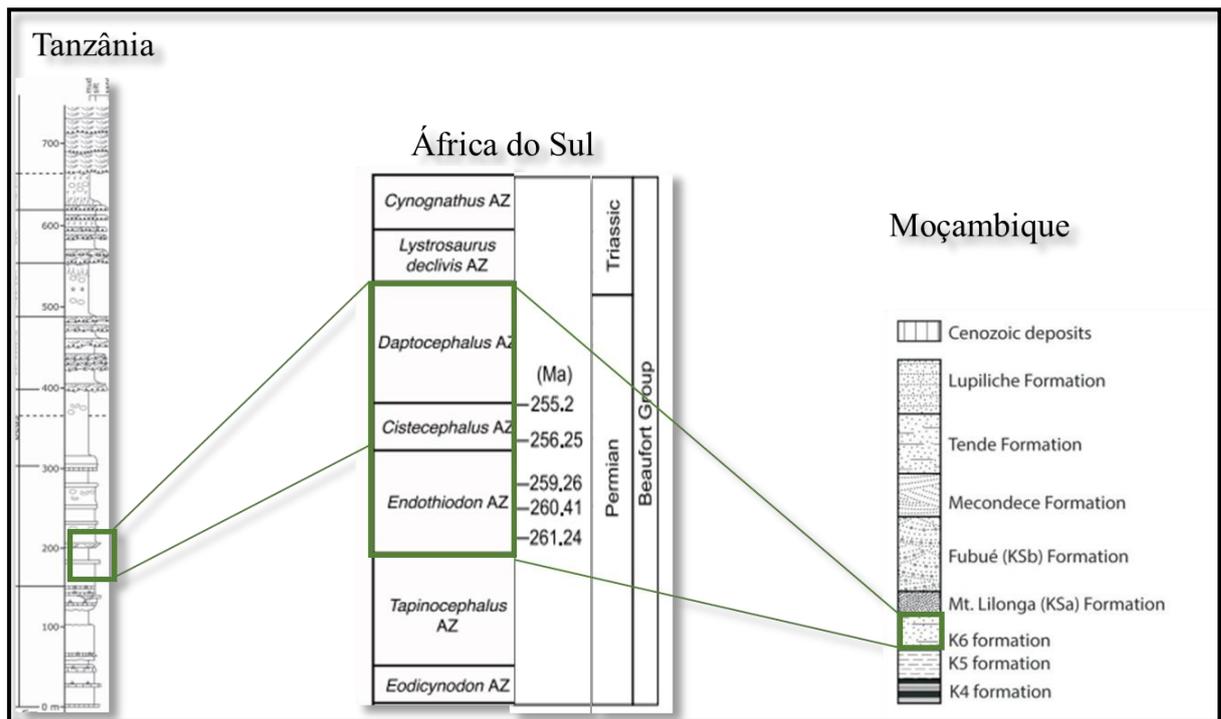


Figura 17: Colunas estratigráficas representando correlação bioestratigráfica entre bacias de Karoo da Tanzânia, África do sul e Moçambique. Adaptado de (Angielczyk *et al.*, 2014, Kammerer *et al.*, 2023 e Castanhinha *et al.*, 2013) respetivamente.

CAPÍTULO V: CONCLUSÃO

A metodologia proposta para a realização deste trabalho conduziu a obtenção das seguintes conclusões:

- As técnicas de preparação mecânica e química possibilitaram a remoção de toda a matriz que envolvia o espécime PPM2019-38Z, resultando na exposição completa do crânio;
- Com a exposição do crânio, foi possível identificar todos os ossos que compõem o espécime, bem como as estruturas anatómicas diversas;
- As seguintes características anatómicas conduziram a determinação do PPM2019-38Z como kingoriideo, concretamente *Dicynodontoides* sp.: pré-maxila em forma de "V" invertido anteriormente, forâmen pineal alongado e bem desenvolvido, parietal em forma de crista com a sobreposição do pós-orbital na região intertemporal, cristas palatinas presentes, placa média do vômer com uma área com depressão circular na superfície anterior da pré-maxila e vazio interpterigóide alongado;
- A codificação e inclusão do PPM2019-38Z na análise filogenética envolvendo dicinodontes, resultou na colocação deste espécime como táxone-irmão do *Kombuisia*;
- A descoberta do *Dicynodontoides* sp. no graben de Metangula permite fazer uma correlação bioestratigráfica com a bacia principal do Karoo da África do Sul e bacia de Tanzânia.

6. Recomendações

- Recomenda-se fazer um μ CT-scan do espécime PPM2019-38Z, do modo a ter uma visualização interna do crânio principalmente na região do palato, para certificar a presença ou ausência das presas caninas visto que o *Dicynodontoides* descrito por Cox 1959 possui as presas.
- Recomenda-se a revisão taxonômica de todos os espécimes de *Dicynodontoides*, uma vez que actualmente, sem a existência de características anatómicas diagnósticas ao nível da espécie é impossível refinar mais detalhadamente a sua taxonomia.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. ANGIELCZYK, K.D. & SULLIVAN, C. (2008). *Diictodon feliceps* (Owen, 1876), a dicynodont (Therapsida, Anomodontia) species with a Pangaeian distribution, *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28:3.788-802, doi: 10.1671/0272-4634(2008)28.
2. ANGIELCZYK, KENNETH D., SIDOR, CHRISTIAN A., NESBITT, STERLING J., SMITH, ROGER M. H., TSUJI, LINDA A. (2009). Taxonomic revision and new observations on the postcranial skeleton, biogeography, and biostratigraphy of the dicynodont genus *dicynodontoides*, the senior subjective synonym of *kingoria* (therapsida, anomodontia), *Journal of vertebrate paleontology* 29(4):1174-1187.
3. ANGIELCZYK, K.D. & COX, C. B. (2015). Distinctive emydopoid dicynodont (Therapsida, Anomodontia) mandibles from the Permian Ruhuhu and Usili formations (Songea Group), Ruhuhu Basin, Tanzânia, *Journal of Vertebrate Paleontology* doi.org/10.1080/02724634.2015.1008699.
4. ANGIELCZYK, D. KENNETH E KAMMERER, F. CHRISTIAN (2017). The cranial morphology, phylogenetic position and biogeography of the upper Permian Dicynodont *Compsodon helmoedi* van hoepen (Therapsida, Anomodontia), *Papers in Paleontology*, pp.1-33, doi: 10.1002/spp2.1087.
5. ANGIELCZYK D. KENNETH, Hancox P. John e Nabavizadeh, Ali (2018). A redescription of the Triassic kannemeyeriiform dicynodont *Sangusaurus* (Therapsida, Anomodontia), with an analysis of its feeding system, *Journal of vertebrate paleontology* doi:10/1080/02724634.2017.1395885.
6. ANGIELCZYK, KENNETH, BENOIT, JULIEN., RUBIDGE, S. BRUCE (2019). A new tusked cistecephalid dicynodont (Therapsida, Anomodontia) from the upper Permian upper Madumabisa mudstone formation, Luangwa basin, Zambia, *Papers in Paleontology*, pp. 1-42, doi: 10.1002/spp2.1285.
7. ANGIELCZYK, KENNETH D. LIU, JUN E YANG WAN (2021). Redescription of *Kunpania scopulosa*, a Bidentalid Dicynodont (Therapsida, Anomodontia) from the Guadalupian of Northwestern China, *Journal of vertebrate paleontology* doi: 10.1080/02724634.2021.1922428.

8. ARAÚJO R., CASTANHINHA R., and JÚNIOR L. C. (2012). A new anomodont taxon from the Mozambican Karoo (Niassa Province), Late Permian. In: Lopes, F. C., Andrade, A. I., Henriques, M. H., Quinta-Ferreira, M., Barata, M. T. & Pena dos Reis, R. (Coords). Para Conhecer a Terra. Memórias e Notícias de Geociências no Espaço Lusófono. Imprensa da Universidade de Coimbra, Cap. 14, p. 142-150.
9. ARAÚJO, R., MACUNGO, Z., SMITH, R., TOLAN, S., ANGIELCZYK, K., CROWELEY, J., MISSILE D., MUGABE, J. (2020). The first lower Triassic tetrapod fossils from Metangula Graben (Niassa Province Mozambique) and their biostratigraphic significance, *Palaeontologia africana* 54: 56-68.
10. ARAÚJO, R., MACUNGO, Z., FERNDEZ V., CHINDEBVU, E.G., JACOBS L.L. (2022). *Kembawacela yajuwayeyi* n. sp., a new cistecephalid species (Dicynodontia: Emydopoidea) from the upper permian of Malawi, *Journal of African Earth Sciences* doi: 10.1016/j.jafrearsci.2022.104726.
11. ANTUNES, M. T. (1975). Sur Quelques Reptiles Du Karoo de Maniamba, Moçambique. *Colloque International Du Centre National de la Scientifiue: Prlblemes actueles de Paleontologie-evolucion des vertebres* 218, 371-378.
12. BOOS, A.D.S. KAMMERER, SCHULTZ, C.F., SOARES, M.B., ILHA, A.L.R. (2016). A New Dicynodont (Therapsida: Anomodontia) from the Permian of Southern Brazil and Its Implications for Bidentalain Origins. *PLoS ONE* 11(5): e0155000.
13. BROOM, R. (1905). On the use of them Anomodontia, records of the Albany Museum, 1: pp. 266-269.
14. BROOM, R. (1940). On some new genera and species of fossil reptiles from the Karoo beds of Graaff-Reinet. *Annals of the Transvaal Museum* 20:157–192.
15. CATAUNEANU, WOPFNER (2005). The Karoo Basins of South-Central Africa, *Journal of African Earth Sciences*, 211-253.
16. CASTANHINHA, R. ARAUJO R., JUNIOR LC, ANGIELCZYK KD., MARTINS GG, ET AL. (2013). Bringing Dicynodonts Back to Life: Paleobiology and Anatomy of a New Emydopoid Genus from the Upper Permian of Mozambique. *PLoS ONE* 8(12): e80974. doi: 10.1371/journal.pone.0080974.
17. CLUVER, A.M. (1974). The skull and mandible of a new Cistecephalid Dicynodont, South Africa Museum, Cape Town.

18. COX, C.B. (1959). On the anatomy of a new Dicynodont genus with evidence of the position of the tympanum, Zoology Department.
19. COX, C.B. (1972). A new digging dicynodont from the upper Permian of Tanzania, studies in vertebrate evolution.
20. CUMBANE, K.J. (2021). Descrição anatômica comparativa e identificação taxonômica de um novo dicinodonte: *Dicynodon cf. Angielczyk* da formação K5c do graben de metangula- província do Niassa, Projecto Científico, Departamento de Geologia Universidade Eduardo Mondlane.
21. Dutra, B. A. M. (2015). Therapsida, Dicynodontia: aspectos gerais e registros brasileiros, trabalho de conclusão de curso apresentado a Universidade Federal do Paraná para obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas.
22. FROBISCH, J. (2006). The cranial anatomy of *Kombuisia frerensis* Hotton (Synapsida, Dicynodontia) and a new phylogeny of anomodont therapsids, *Zoological Journal of the Linnean Society*, 150, 117-144.
23. FROBISCH, 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, doi:10.1671/0272-46334(2008)228[770 ANSOES]2.0.CO.
24. HENRI, ROVIÈRE. ANDRÉ DELMAS (2005). Anatomia humana, descritiva topografia y funcional 11ª edição, faculdade de medicina Necker Enfants Malades, Universidade de René Descartes.
25. HOEPEN, E. C. N. VAN. (1934). Oor die indeling van die Dicynodontidae na aanleiding van new vorme. *Paleontologiese Navorsing van die Nasional Museum* 2:67–101.
26. KAMMERER, C.F., ANGIELCZYK, K.D. (2009). A proposed higher taxonomy of anomodont therapsids, *Zootaxa* 2018: 1-24.
27. KAMMERER, C.F., ANGIELCZYK, K, D., AND FRÖBISCH, J. (2011). A Comprehensive Taxonomic Revision of *Dicynodon* (Therapsida, Anomodontia) and Its Implications for Dicynodont Phylogeny, Biogeography, and Biostratigraphy, *Journal of*

- Vertebrate Paleontology, 31(6):1-158. 2011. Published By: The Society of Vertebrate Paleontology.
28. KAMMERER, C.F., ANGIELCZYK, K.D., FROBISCH, J. (2015). Redescription of *Digalodon rubidgei*, an emydopoid dicynodont (Therapsida, Anomodontia) from the late Permian of South Africa, fossil record, 18, 43-55, doi: 10.5194/fr-18-43-2015.
29. KAMMERER, CHRISTIAN F., SASWATI BANDYOPADHYAY and SANGHAMITRA RAY (2016). A new taxon of cistecephalid dicynodont from the upper permian kundaram formation of India.
30. KAMMERER, C.F. (2019). Revision of the Tanzanian dicynodont *Dicynodon huenei* (Therapsida, Anomodontia) from the Permian Usili formation, Peerj 7: e7420, doi: 10.7717/peerj.7420.
31. KAMMERER, C.F., ARAÚJO, R., CUMBANE, K.J., MACUNGO, Z., SMITH, ROGER M.H., E ANGIELCZYK, K.D. (2022). New material of *Dicynodon angielczyki* (Synapsida: Anomodontia) from Mozambique and Zambia with biostratigraphic implications for African permo-triassic besian, Journal of vertebrate paleontology doi.org/10.1080/02724634.2021.2041652.
32. KEYSER, A.W, GOW, C.E., AND RUBIDGE, B.S. (1965). On the morphology of the Anomodont genus Cistecephalus, Palentolongi Afr., 32,75-82(1995).
33. KING, G. M. (1988). Anomodontia; in P. Wellnhofer (ed.), Handbuch der Palaoherpetologie, 17 C. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 174 pp.
34. LAA, MICHAEL (2015). Bone-Conduction Hearing and Seismic Sensitivity of the Late Permian Anomodont *Kawingasaurus fossilis*, Journal of morphology 276:121-143(2015) doi 10.1002/jmor.20325.
35. LATIMER, E.M., Gow C.E., Rubidge B.S. (1995). Dentition and Feeding niche of Endothiodon (Synapsida, Anomodontia), Paleontologia Africana 32. pp. 75-82.
36. MACUNGO, Z. A. (2016). Descrição osteológica e identificação taxonômica de vários fósseis de vertebrados do Niassa, Departamento de Geologia UEM.
37. MACUNGO, Z., I. LOIDE, ZUNGUZA, S., NHAMUTOLE, N. MAHARAJ. I. E:M., ET AL. (2020). *Endothiodon* (Therapsida, Anomodontia) specimens from the middle/late Permian of the Metangula Graben (Niassa Province, Mozambique) increase complexity to the taxonomy of the genus, Journal of African Earth Sciences 163, 103647.

38. MACUNGO, Z., BENOIT J., FERNANDEZ V., AND ARAÚJO R. (2022). X-ray microcomputed and synchrotron tomographic analysis of the basicranial axis of the basicranial axis of emydopoid dicynodonts: implications for fossoriality and phylogeny, *Zoological Journal of the linnean society*, 2022, XX,1-46. With 12 Figuras.
39. MACUNGO Z., ARAÚJO, R., BROWNING, 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) In Lee, Y.-N. *Windows into sauropsid and synapsid evolution*. Dinosaur Science Center Press, Hwaseong City, South Korea.
40. MURANE, JENIFA T.F. (2023). Osteologia de um novo dicinodonte: *Daptocephalus cf. leoniceps* (anomodontia: dicynodontoidea) do graben de metangula, província de Niassa (Moçambique), Projecto Científico, Departamento de Geologia Universidade Eduardo Mondlane.
41. MUZAZAILA, M.V. (2021). Descrição osteológica de um novo espécime de dicinodonte do graben de metangula, província de Niassa. Departamento de geologia da Universidade Eduardo Mondlane.
42. PAULINO, F.J.P. (2009). Proposta duma 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.
43. SITOE, BENJAMIN (2023). Descrição anatómica e análise filogenética de um crânio de *Oudenodon bainii*. novo táxon para o graben de Metangula, província do Niassa, Projecto Científico, Departamento de Geologia Universidade Eduardo Mondlane.
44. SMITH, R.M.H. (2020). Biostratigraphy of the *Cistecephalus* Assemblage Zone (Beaufort Group, Karoo Supergroup), South Africa, Geogical Society of South Africa.
45. RUBIDGE (ed) (1995). Biostratigraphy of the beaufort group (karoo supergroup) Bernard Price Institute for Palaeontological Research.
46. VASCONCELOS, L. (2009). Cool in Mozambique, Symposium on Gondwana Coals.
47. VERNIERS, J., JORDAN, P.P, PAULIS, R.V, FRASCA-SPADA, L. and De BROCK, F.R. (1989). The Karoo Graben of Metangula, Northern Mozambique *Journal of African Earth*, Vol .9 (1), pp. 137-158.

8. Anexos



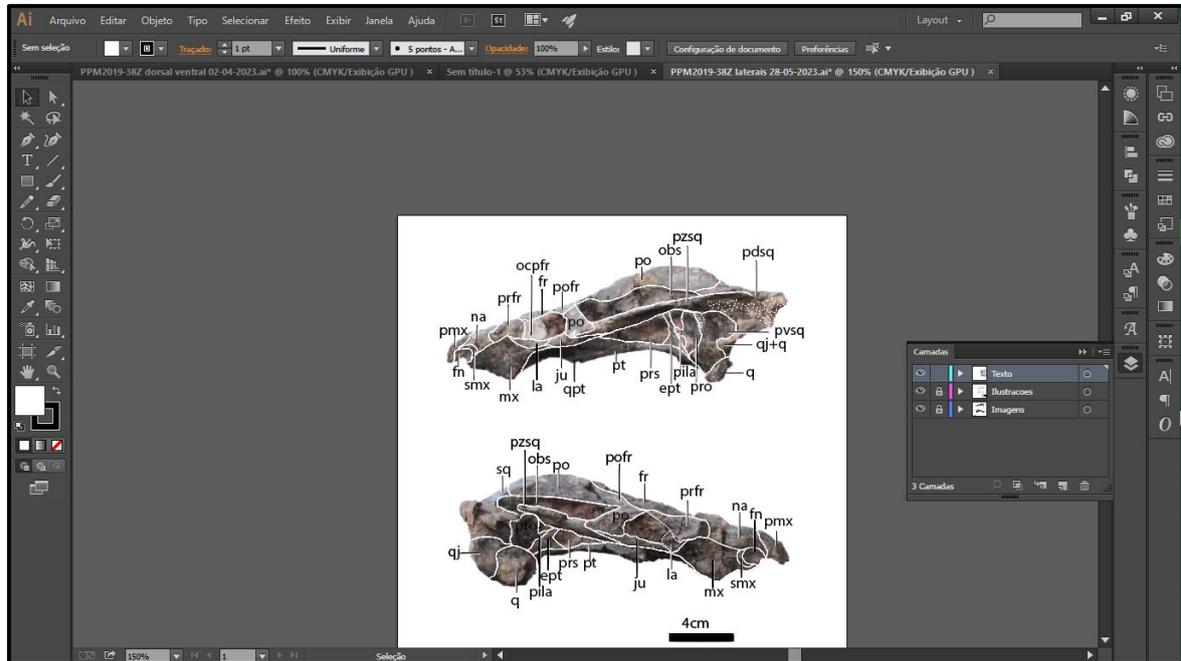
Imagem da amostra no gesso



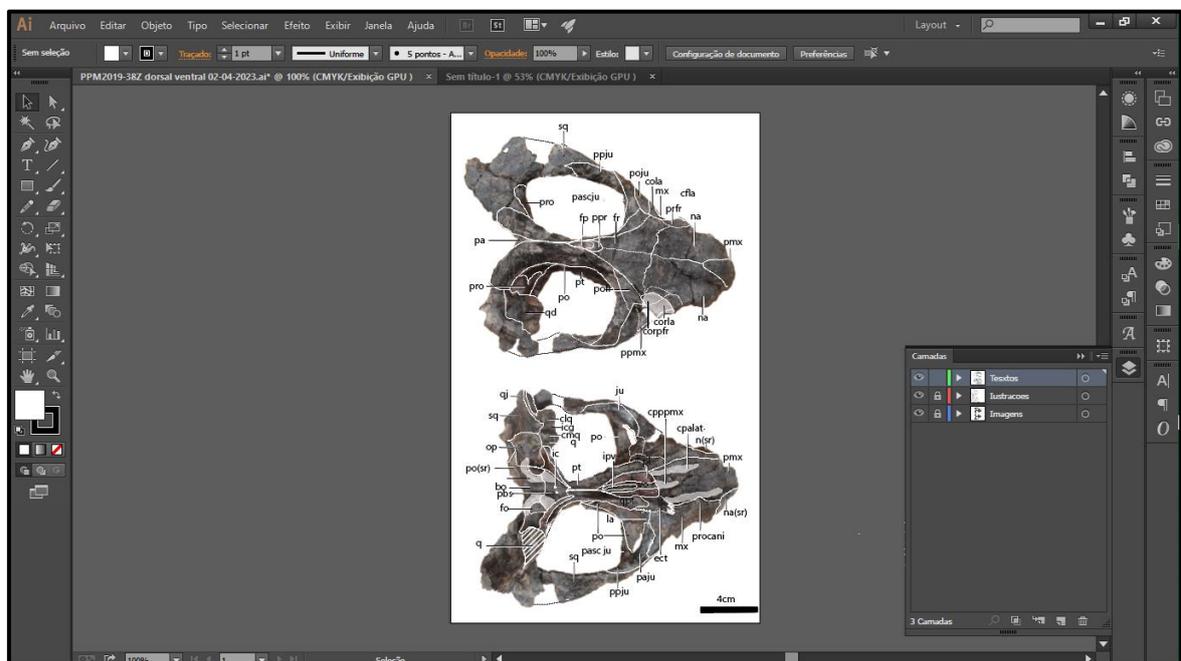
Ilustração da amostra aberta

Anexo 1: Ilustração do espécime PPM2019-38Z antes da preparação. (A- amostra no gesso e B- amostra aberta envolvendo a matriz).

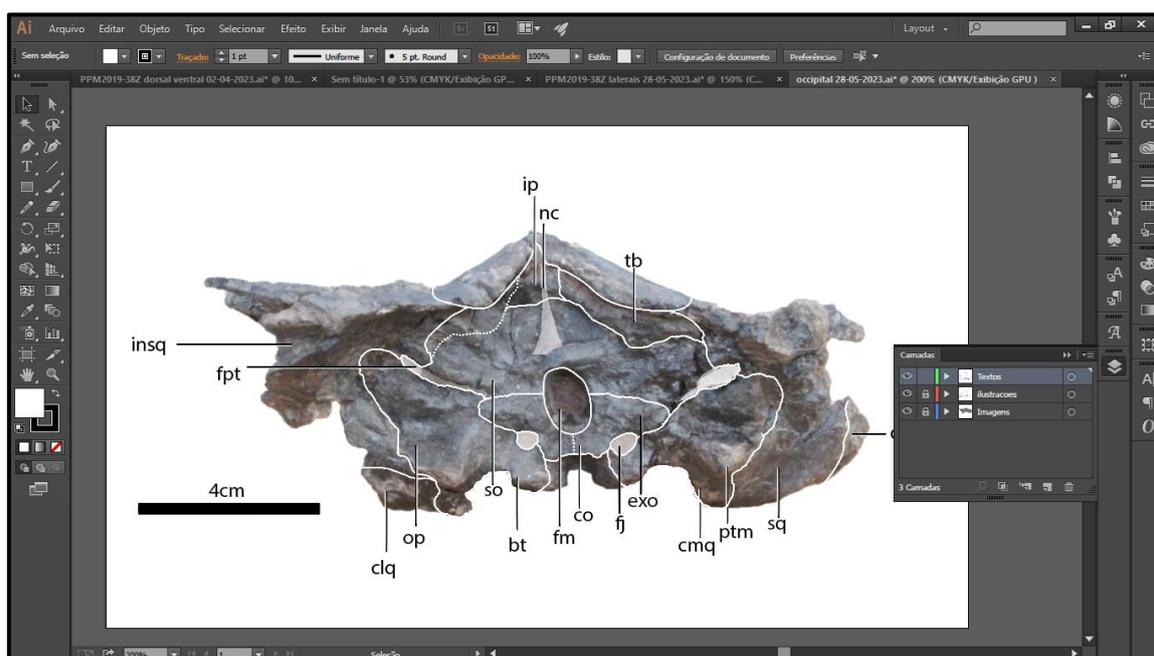
Ilustração do espécime no processo de delimitação das estruturas anatômicas e identificação.



Anexo 2: Ilustração da vista lateral direito e esquerdo.



Anexo 3: Ilustração em vista dorsal e ventral.

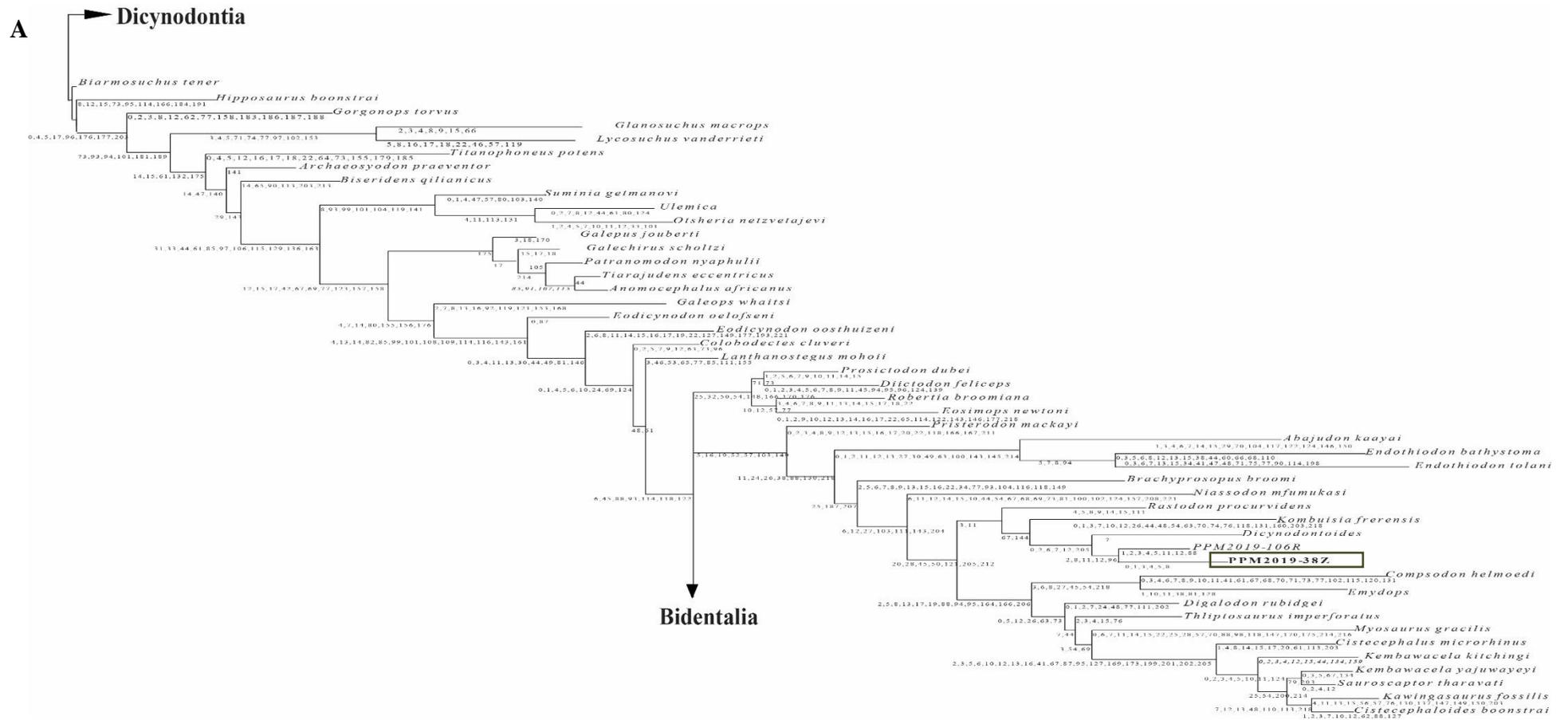


Anexo 4: Ilustração da região occipital.

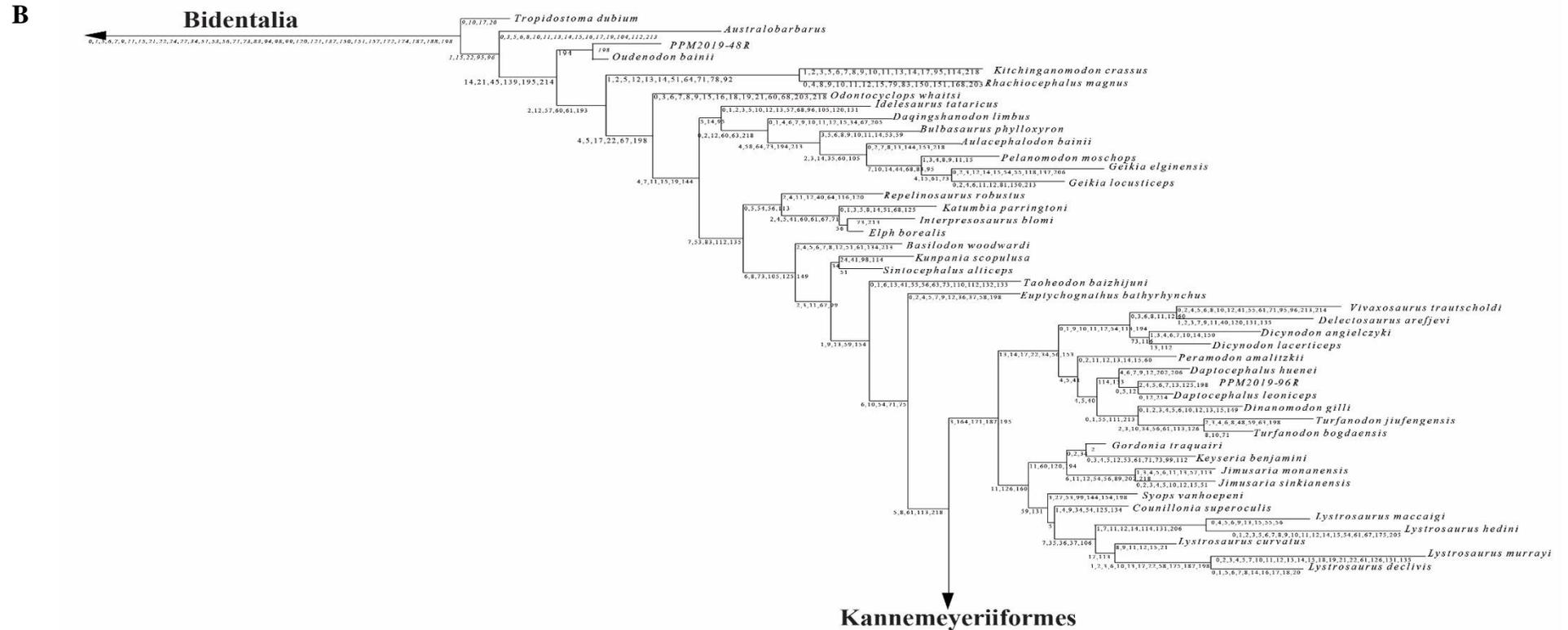


Anexo 5: Ilustração da fase da identificação das estruturas anatómica através da lupa binocular.

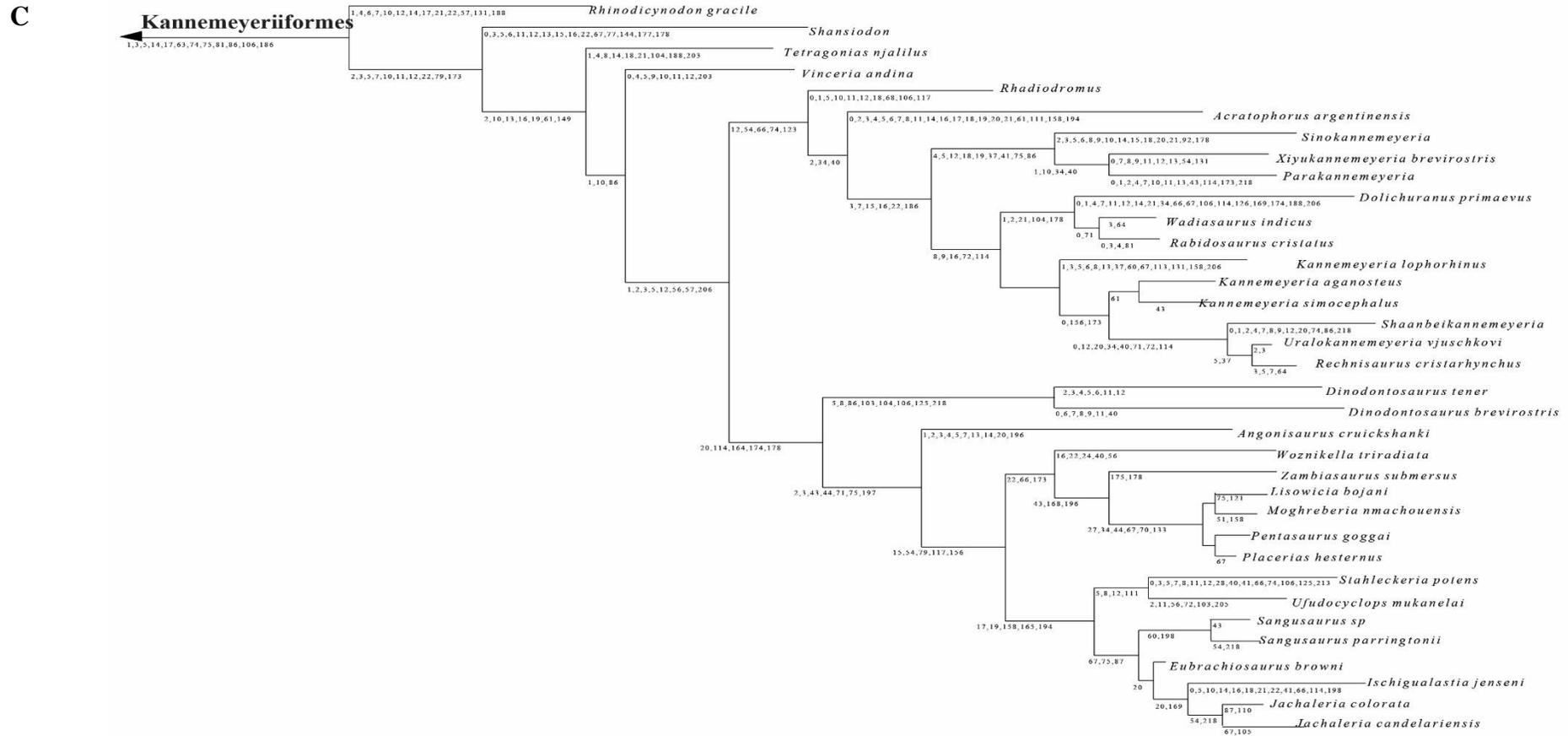
Cladograma de apomorfias (dividida em A, B e C).



Anexo 6: Cladograma de apomorfia (A).



Anexo 7: Cladograma de apomorfia (B).



Anexo 8: Cladograma de apomorfia (C).