

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PAMPA

JOÃO LUCAS DA SILVA

**OSTEOLOGIA CRANIANA DO DICINODONTE *RASTODON
PROCURVIDENS* (DICYNODONTIA: THERAPSIDA) ASSISTIDA POR
TOMOGRAFIA COMPUTADORIZADA**

**São Gabriel
2023**

JOÃO LUCAS DA SILVA

**OSTEOLOGIA CRANIANA DO DICINODONTE *RASTODON
PROCURVIDENS* (DICYNODONTIA: THERAPSIDA) ASSISTIDA POR
TOMOGRAFIA COMPUTADORIZADA**

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Federal do Pampa, como requisito parcial para obtenção do Título de Mestre em Ciências Biológicas.

Orientador: Felipe Lima Pinheiro

São Gabriel

2023

Ficha catalográfica elaborada automaticamente com os dados fornecidos
pelo(a) autor(a) através do Módulo de Biblioteca do
Sistema GURI (Gestão Unificada de Recursos Institucionais).

Ficha catalográfica

JOÃO LUCAS DA SILVA

Osteologia craniana do dicinodonte *Rastodon procurvidens* (Dicynodontia: Therapsida) assistida por tomografia computadorizada

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Federal do Pampa, como requisito parcial para obtenção do Título de Mestre em Ciências Biológicas.

Dissertação defendida e aprovada em: 10, fevereiro de 2023.

Banca examinadora:

Prof. Dr. Felipe Lima Pinheiro
Orientador
UNIPAMPA

Prof. Dr. Leonardo Kerber
UFSM

Prof. Dr. Tomaz Panceri Melo
UFRGS



Assinado eletronicamente por **FELIPE LIMA PINHEIRO, PROFESSOR DO MAGISTERIO SUPERIOR**, em 23/03/2023, às 11:31, conforme horário oficial de Brasília, de acordo com as normativas legais aplicáveis.



Assinado eletronicamente por **Leonardo Kerber, Usuário Externo**, em 23/03/2023, às 11:32, conforme horário oficial de Brasília, de acordo com as normativas legais aplicáveis.



Assinado eletronicamente por **Tomaz Panceri Melo, Usuário Externo**, em 23/03/2023, às 11:41, conforme horário oficial de Brasília, de acordo com as normativas legais aplicáveis.



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://sei.unipampa.edu.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **1052559** e o código CRC **8E9E6EF4**.

A todos que contribuíram para a minha formação até aqui. Em especial, aos meus pais e meu irmão.

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, agradeço ao meu orientador, o Dr. Felipe Lima Pinheiro, pela oportunidade de trabalhar no Laboratório de Paleobiologia da Universidade Federal do Pampa. A ele também agradeço pela orientação e pela amizade. Que um dia eu seja tão grande ser humano e pesquisador quanto ele.

Agradeço também aos meus familiares e amigos, da vida comum ao laboratório, pela força contínua e pelo apoio nos momentos mais difíceis. Ressalto a importância que Voltaire Dutra Paes Neto teve na realização desse trabalho. Sem ele, seria algo diferente e, sem dúvida, inferior. Também agradeço à Arielli Machado por incentivar minhas aventuras no R, e por me ajudar quando a lógica já não é o bastante.

Meus pais, Francisca Francineide Ferreira da Silva e Luiz Rosivan da Silva, bem como o meu irmão José Ronisvan da Silva, merecem muito mais que agradecimentos. Sem eles, nada teria sido possível. Alana Ingrid tem meus especiais agradecimentos, pelo apoio e confiança (que a mim faltou muitas vezes) de que eu seria capaz de finalizar este trabalho.

Agradeço à CAPES pelo apoio financeiro e ao PPGCB da UNIPAMPA pelo valoroso curso.

“Scientists, being as a rule more or less human beings, passionately stick up for their ideas, their pet theories. It's up to someone else to show you are wrong.”

Niles Eldredge

RESUMO

Dicinodontes foram importantes componentes das faunas dos períodos Permiano e Triássico, desempenhando o papel de herbívoros de pequeno, médio e grande porte. Seus fósseis são encontrados ao redor do mundo todo, inclusive no Brasil. No Brasil, seis gêneros são conhecidos: *Endothiodon* e *Rastodon* (ambos permianos); *Dinodontosaurus*, *Stahleckeria*, *Jachaleria* e *Sangusaurus* (táxons triássicos). A presente contribuição é dupla. Primeiro, reviso a diversidade de dicinodontes, com ênfase nos táxons brasileiros. O segundo trabalho reavalia a osteologia craniana do dicinodonte *Rastodon procurvidens* por meio do emprego de tomografia computadorizada. Além disso, o segundo estudo também conta com o emprego de análises de cluster sobre dados contínuos, para avaliar o impacto das proporções no agrupamento de táxons. Adicionalmente, uma Análise de Coordenadas Principais foi conduzida sobre os dados morfológicos discretos, com objetivo similar. O estudo sugere que *Rastodon procurvidens* é um membro do clado Emydopoidea e que, portanto, o enigma da origem dos bidentálios permanece em aberto.

Palavras-chave: Dicyodontia, diversidade, osteologia, paleobiologia

ABSTRACT

Dicynodonts were important components of Permian and Triassic faunas, playing the role of small, medium and large herbivores. Its fossils are found all over the world, including Brazil. In Brazil, six genera are known: *Endothiodon* and *Rastodon* (both Permian); *Dinodontosaurus*, *Stahleckeria*, *Jachaleria* and *Sangusaurus* (Triassic taxa). The present contribution is twofold. First, I review the diversity of dicynodonts, with emphasis on Brazilian taxa. The second study reevaluates the cranial osteology of the dicynodont *Rastodon procurvidens* with the help of computed microtomography. In addition, the second study also uses cluster analysis on continuous data to assess the impact of proportions on grouping taxa. Additionally, a Principal Coordinate Analysis was conducted on the discrete morphological data, to the same effect. The study suggests that *Rastodon procurvidens* is a member of the Emydopoidea clade and that, therefore, the enigma of the origin of bidentalians remains a conundrum.

Keywords: Dicynodontia, diversity, osteology, paleobiology

LISTA DE FIGURAS

Artigo 1

Figura 1 — Filogenia de Dicynodontia.....	17
Figura 2 — Bidentalia, relações filogenéticas.....	18
Figura 3 — <i>Endothiodon</i> cf. <i>bathystoma</i> (PV0226P)	20
Figura 4 — Holótipo de <i>Rastodon procurvidens</i> (UNIPAMPA 317) em vistas lateral direita e esquerda.....	31
Figura 5 — Holótipo de <i>Rastodon procurvidens</i> (UNIPAMPA 317) em vistas dorsal e ventral.....	32
Figura 6 — Crânios de <i>Sthaleckeria potens</i> (GPIT-PV-31384)	37
Figura 7 — Crânios adicionais de <i>S. potens</i> (espécimes GPIT-PV-30792 e GPIT-PV-31385)	38
Figura 8 — Holótipo de <i>Stahleckeria impotens</i> (MCP 272)	39
Figura 9 — Crânio de <i>Jachaleria candelariensis</i> (UFRGS PV0151T)	40
Figura 10 — Outro espécime (UFRGS PV0147T) de <i>Jachaleria candelariensis</i>	41
Figura 11 — Crânio de <i>Sangusaurus</i> sp. (CF-120)	43
Figura 12 — Crânios de <i>Dinodontosaurus tener</i> (espécimes MGB 592-126 e MCZ VPRA-1670)	44
Figura 13 — Outro espécime (UFRGS PV0115T) de <i>Dinodontosaurus tener</i>	45
Figura 14 — Espécimes de <i>Dinodontosaurus brevirostris</i> (espécimes UNLaR 15 e UNLaR 03)	46
Figura 15 — Reconstrução artística do dicinodonte <i>Rastodon procurvidens</i>	48
Figura 16 — Reconstrução artística do dicinodonte <i>Jachaleria</i>	51
Figura 17 — Reconstrução artística do dicinodonte <i>Sangusaurus</i>	52
Figura 18 — Reconstrução artística do dicinodonte <i>Stahleckeria</i>	53

Artigo 2

Figura 1 — Holótipo de <i>Rastodon procurvidens</i>	72
Figura 2 — Isosurface e ossos segmentados em destaque.....	74
Figura 3 — Premaxila, maxila direita e presa direita.....	79
Figura 4 — Ossos temporais e intertemporais esquerdos.....	82
Figura 5 — Esquamosal, jugal e pós-orbital esquerdos.....	84
Figura 6 — <i>Braincase</i> e outros elementos.....	89
Figura 7 — Ossos basisfenóide, pterigóide e basioccipital.....	91
Figura 8 — Rostro parasfenoidal, epipterigóides e proótico direito.....	93
Figura 9 — Quadrado direito.....	97
Figura 10 — Elementos mandibulares.....	99
Figura 11 — Análise de cluster K-means, sem <i>missing data</i>	107
Figura 12 — Impacto dos caracteres nas componentes principais.....	108
Figura 13 — Análise de cluster K-means, com <i>missing data</i>	110
Figura 14 — Morfoespaço: gráfico de Análise de Coordenadas Principais.....	111
Figura 15 — Filogenia simplificada.....	114

Sumário

ESTRUTURA	14
ARTIGO 1: DICINODONTES BRASILEIROS EM CONTEXTO: REVISÃO E CONSIDERAÇÕES PALEOBIOLÓGICAS	15
Resumo	15
Abstract	15
1. Introdução	16
2. Endothiodontia	18
3. Pylaecephalidae	21
4. Emydopoidea	22
4.1. <i>Kingoriidae</i>	23
4.2. <i>Cistecephalidae</i>	26
4.3. <i>Rastodon procurvidens</i>	31
5. Cryptodontia (Bidentalia)	33
6. Dicynodontoidea	35
7. Considerações paleobiológicas sobre os dicinodontes brasileiros	46
8. Conclusões e perspectivas futuras	53
9. Agradecimentos	55
10. Referências	55
ARTIGO 2: A BIG DEAL ON SMALL TUSKS: CT-ASSISTED CRANIAL OSTEOLOGY OF THE PERMIAN DICYNODONT <i>RASTODON PROCURVIDENS</i>	70
ABSTRACT	70
INTRODUCTION	70
MATERIAL AND METHODS	75
RESULTS	77
SYSTEMATIC PALEONTOLOGY	77
ANATOMICAL DESCRIPTION	77
DISCUSSION	103
ANATOMICAL AND MORPHOLOGICAL REMARKS	103
K-MEANS CLUSTERING AND PRINCIPAL COORDINATE ANALYSES	107
PHYLOGENETIC RESULTS	111
<i>RASTODON</i> AND THE BIDENTALIAN CONUNDRUM	114
CONCLUSION	115

REFERENCES.....	116
APÊNDICE 1: DADOS PARA AS ANÁLISES.....	121
Dados para construção de gráficos.....	121
Dados para análises de cluster	125
Dados para análise de coordenadas principais	130
APÊNDICE 2 — CÓDIGOS PARA REPLICAR OS RESULTADOS.....	144
Construção de gráficos	144
Análises de cluster — sem missing data	146
Análises de cluster — com imputação de missing data	151
Análise de coordenadas principais	156

ESTRUTURA

A presente contribuição consiste em dois artigos. O primeiro deles é um artigo (artigo 1) de revisão já submetido ao periódico *Terrae Didactica* e intitulado “Dicinodontes brasileiros em contexto: revisão e considerações paleobiológicas”. Uma vez que Dicynodontia é um gigantesco clado, tivemos que definir o escopo da revisão. Aliás, entender o escopo de uma pesquisa é de fundamental importância na atividade de pesquisa, uma vez que os recursos e o tempo são finitos. Tão finitos. Assim, pensando em contemplar a diversidade e registros brasileiros, o artigo de revisão foca no clado menos inclusivo contendo *Endothiodon* e *Dinodontosaurus*, que engloba todos os táxons brasileiros conhecidos até o presente momento. Nesse artigo, abordamos a taxonomia, distribuição geográfica e aspectos paleobiológicos dos dicinodontes contemplados, com ênfase nos táxons brasileiros. Finalmente, delineamos algumas linhas de investigação que podem ser seguidas futuramente.

O segundo artigo (artigo 2) lida com a osteologia craniana do dicinodonte *Rastodon procurvidens*. O artigo será submetido ao periódico *Zoological Journal of the Linnean Society* e tem como título “A Big Deal on Small Tusks: CT-assisted Cranial Osteology of the Permian Dicynodont *Rastodon procurvidens*”. Esse dicinodonte é conhecido através de um único espécime, abrigado na coleção paleontológica do Laboratório de Paleobiologia, Unipampa, São Gabriel. Para tornar a descrição mais precisa, foi empregada microtomografia computadorizada, o que nos permitiu isolar elementos do crânio e, conseqüentemente, facilitou o estudo minucioso deles. Nesse segundo artigo também lançamos mão de outras tecnologias, como análise filogenética por meio do software T.N.T., bem como análises de cluster performadas no ambiente de programação R. Todos os programas e pacotes utilizados estão identificados na seção “Material e Métodos” do artigo 2.

Cada artigo foi formatado e referenciado conforme as exigências dos periódicos aos quais a submissão está sujeita. Matrizes de dados e códigos foram providos como apêndices (1 e 2).

ARTIGO 1: Dicinodontes brasileiros em contexto: revisão e considerações paleobiológicas

Resumo

Dicinodontes foram terápsidos herbívoros cosmopolitas, com um mundialmente prolífico registro fóssil. No Brasil, os dicinodontes foram coletados, até agora, somente em depósitos no sul do país, especificamente Santa Catarina e Rio Grande do Sul. Os registros provêm do Permiano (*Endothiodon* e *Rastodon*) e Triássico (*Dinodontosaurus*, *Jachaleria*, *Stahleckeria* e *Sangusaurus*). Na presente contribuição revisamos parte considerável da diversidade de dicinodontes e onde ela ocorre, especificamente aquele clado menos inclusivo que inclui todos os registros brasileiros. Discutimos também aspectos filogenéticos e paleobiológicos pertinentes, especialmente em se tratando dos dicinodontes brasileiros. Finalmente, traçamos algumas linhas de investigação que podem ser abordadas através de estudos dos fósseis coletados no Brasil.

palavras-chaves: permiano, triássico, anomodontes

Abstract

Brazilian dicynodonts set in context: review and paleobiological aspects

Dicynodonts were cosmopolitan herbivorous therapsids, with a prolific fossil record worldwide. In Brazil, dicynodonts have so far been collected only from deposits in the southern part of the country, specifically Santa Catarina and Rio Grande do Sul states. Records come from from the Permian (*Endothiodon* and *Rastodon*) and Triassic (*Dinodontosaurus*, *Jachaleria*, *Stahleckeria* and *Sangusaurus*). In the present contribution we revise a considerable part of the diversity of dicynodonts and where they occur, specifically that less inclusive clade that includes all Brazilian records. We also discuss pertinent phylogenetic and paleobiological aspects, especially with respect to Brazilian dicynodonts. Finally, we outline some lines of investigation that can be approached through studies of fossils collected in Brazil.

keywords: anomodonts, permian, triassic

1. Introdução

Os dicinodontes foram diversos, cosmopolitas e diversificados terápsidos herbívoros que viveram entre meados do Permiano ao Neotriássico (Angielczyk & Kurkin, 2003, Fröbisch, 2009, Kammerer & Ordoñez, 2021). O afamado (por vezes infame) e controverso anatomista vitoriano Richard Owen (1860) originalmente erigiu Dicyodontia como sendo uma família alocada na Ordem Anomodontia, cerca de quinze anos depois dele ter descrito (o que viria ser) a primeira espécie dicinodonte, *Dicynodon lacerticeps* (Owen, 1845). Essa espécie, juntamente com *Ptychognathus* (= *Lystrosaurus*) compunha Dicyodontia, segundo Owen. Adicionalmente, Owen referiu o gênero *Oudenodon* a outra família de sinápsidos anomodontes, os Cryptodontia.

Owen (1860, p. 162) destacou algumas características dos dicinodontes, tais quais “presas em cada osso maxilar” e “uma boca em forma de bico, provavelmente coberta por queratina”. Embora alguns dicinodontes triássicos tivessem até mesmo perdido as presas (e.g, os stahleckeríneos *Jachaleria* e *Ischigualastia*, Vega *et al.*, 2004), a maioria das espécies de fato exibia uma dentição reduzida a um par de presas, e a ornamentação na superfície dos ossos do rostró é indicativa de uma cobertura queratinosa (Jasinowski & Chinsamy-Turan, 2012), formando uma espécie de bico talvez bastante similar ao que se pode ver nos quelônios. Além dessas características, o crânio dos dicinodontes era consideravelmente derivado se comparado à condição observada nos sinápsidos “basais” (Angielczyk & Kurkin, 2003). Adicionalmente, a mandíbula dos dicinodontes era capaz de realizar o movimento propalinal (*i.e.*, o vai-e-vem, para frente e para trás da mandíbula, uma provável adaptação à herbivoria (King *et al.*, 1989, King, 1994).

Conforme se aproximava o final do século XIX, a palavra “Dicyodontia” passou a ser usada para designar um grupo composto por terápsidos providos de um bico e dentição reduzida (geralmente restrita a um par de presas maxilares), ou seja, um uso similar ao que fazemos hoje (Kammerer & Angielczyk, 2009). Com o advento e posterior amplo uso da Sistemática Filogenética (Cladística) para reconstruir a filogenia dos grupos, surgiu a necessidade de definir o grupo cladisticamente. Modesto *et al.* (2003, p. 212), por exemplo, definiu Dicyodontia como sendo o grupo inclui “todos os anomodontes mais intimamente aparentados a *Dicynodon lacerticeps* do que a *Galeops whaitsi*”. Assim definido (e aqui aderimos a essa definição), vários clados dentro de Dicyodontia foram propostos ao longo dos anos. Kammerer & Angielczyk (2009) forneceram definições cladísticas para a maioria deles, as quais empregamos aqui.

Na presente contribuição, revisamos brevemente alguns dos sub-clados de dicinodontes consistentemente recuperados nas análises filogenéticas. Mais especificamente, todos os clados discutidos a seguir estão inseridos no grande grupo natural composto pelo ancestral comum entre *Endothiodon* e *Dinodontosaurus* — um clado não nomeado que inclui todos os representantes até então recuperados em rochas brasileiras (Figuras 1 e 2). Consideramos a distribuição geográfica e temporal desses grupos, e aspectos paleoecológicos, especialmente em se tratando dos dicinodontes do Permiano e Triássico do sul do Brasil. Finalmente, indicamos veredas que a paleontologia de dicinodontes, especialmente brasileiros, pode e deveria seguir.

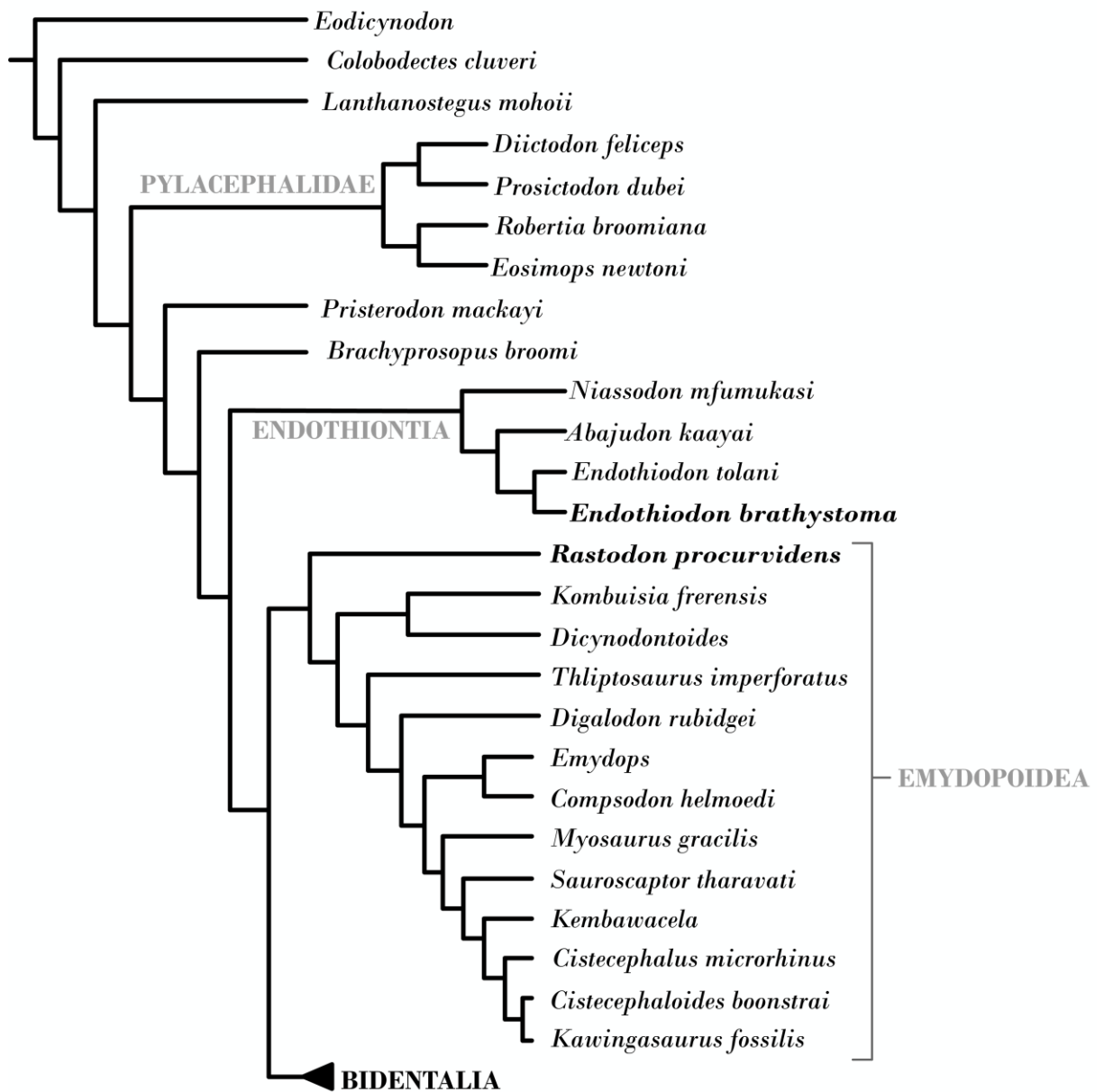


Figura 1. Filogenia de Dicynodontia. Topologia conforme Macungo et al. 2022.

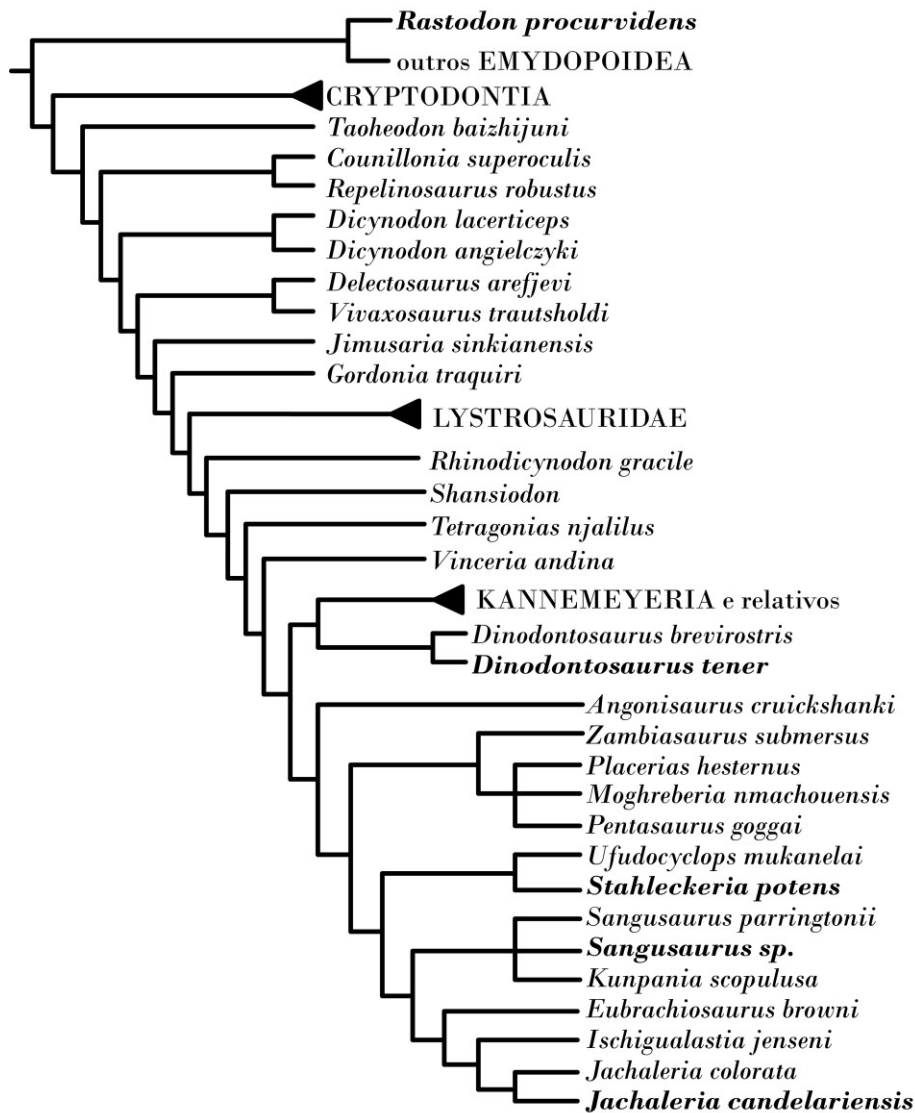


Figura 2. Bidentalia, relações filogenéticas. Topologia conforme Macungo et al. 2022.

2. Endothiodontia

Endothiodontia é o clado composto por “todos os táxons mais aparentados a *Endothiodon bathystoma* Owen, 1876, do que a *Diictodon feliceps* (Owen, 1876) Cluver & Hotton, 1981, ou *Dicynodon lacerticeps* Owen, 1845” (Kammerer & Angielczyk, 2009). O clado tem sido recuperado como uma ramificação da linhagem mais abrangente que inclui endotiodontes e os Therochelonina (Kammerer & Angielczyk, 2009, Angielczyk & Rubidge, 2010, 2013, Cox & Angielczyk, 2015, Boos et al., 2016, Olroyd et al., 2017). Segundo Olroyd et al. (2017) e Macungo et al. (2022), Endothiodontia contém pelo menos três gêneros válidos, todos restritos ao Permiano: *Abajudon*, *Niassodon* e *Endothiodon*. O gênero *Abajudon* é monoespecífico, sendo *A. kaayai* sua única espécie, que foi descrita com base em

espécimes provenientes da Tanzânia e Zâmbia (Angielczyk et al., 2014, Olroyd et al., 2017). Esse também é o caso do gênero *Niassodon*, que tem como única espécie *N. mfumukasi*, descrito a partir de um único espécime proveniente de Moçambique (Castanhinha et al., 2013). O gênero *Endothiodon*, por ter sua presença no Brasil, será especialmente discutido a seguir.

O gênero *Endothiodon* foi estabelecido por Owen (1876) e possui distribuição gondwânica, com materiais atribuídos encontrados na África do Sul, Moçambique, Zâmbia, Índia, Malawi, Tanzânia e Brasil (Cox & Angielczyk, 2015). Esse gênero exibe características bastante peculiares e incomuns para os padrões dicinodontes: o palato secundário é encurtado anteroposteriormente, uma longa fileira de dentes pré-maxilares e maxilares se arranja medialmente, os dentes da mandíbula são organizados no dentário em ondas de substituição, a sínfise dentária é estreita, voltada para cima e similar a um bico (Boos et al., 2013, Cox & Angielczyk, 2015, Macungo et al., 2020). Essas alterações são sugestivas de especialização alimentar, que serão discutidas na seção reservada para aspectos paleobiológicos e/ou paleoecológicos dos dicinodontes brasileiros.

Três espécies são geralmente consideradas válidas, ainda que com ressalvas: *E. bathystoma* Owen, 1876, *E. mahalanobisi* Ray, 2000, e *E. tolani* Cox & Angielczyk, 2015. A primeira espécie, *E. bathystoma*, é a mais conhecida e amplamente distribuída, tendo sido reportada nos já mencionados países, embora haja a possibilidade de que, embora do gênero *Endothiodon*, talvez o espécime brasileiro (proveniente de depósitos da Formação Rio do Rasto na Serra do Cadeado, Paraná) não se trate especificamente dessa espécie (Boos et al., 2013) (Figura 3). A espécie *E. mahalanobisi* é proveniente da Formação Kundaram, Índia. Enfatizamos que Cox & Angielczyk (2015) ressaltam que é preciso ainda avaliar ainda o status dessa espécie, pois há a possibilidade que os espécimes a ela atribuídos possam ser sub-adultos da espécie *E. bathystoma*. Da Formação Ruhuhu, na Tanzânia, provêm alguns espécimes que foram atribuídos por Cox & Angielczyk (2015) a uma nova espécie, *E. tolani*. Essa espécie possui uma característica única entre os *Endothiodon* — a presença de presas caniniformes maxilares (Cox & Angielczyk, 2015, Macungo et al., 2020).

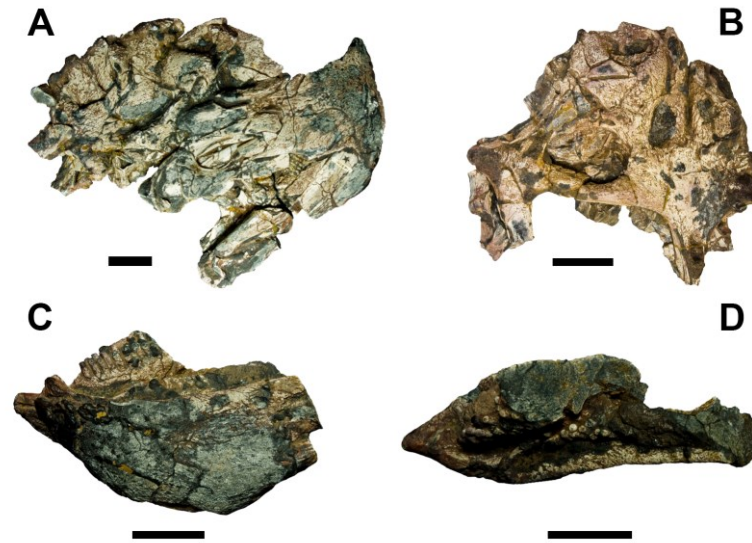


Figura 3. *Endothiodon* cf. *bathystoma* (PV0226P), coletado na Serra do Cadeado. Escala: 5 cm. Fotografias: Boos et al. 2013. Permissão de uso: cortesia de Alessandra Boos.

A presença do gênero *Endothiodon* na Formação Rio do Rasto tem implicações importantes (Kammerer & Ordoñez, 2021). Bioestratigraficamente, a Formação Rio do Rasto se correlaciona com assembleias fossilíferas do Guadalupiano do sul da África e Rússia, onde os dinocéfálios e temnospôndilos (especialmente archegosauroides e rhinesuquídeos) são os principais componentes (Langer, 2000, Cisneros et al., 2012, Boos et al., 2015, Malabarba et al., 2003, Pacheco et al., 2017, Dias et al., 2020). A presença do gênero no Guadalupiano do Brasil, na mesma unidade litoestratigráfica onde ocorrem dinocéfálios (*Pampaphoneus biccai*, Cisneros et al., 2012 e um tapinacefalídeo indeterminado, Boost et al., 2015) complica esse cenário, uma vez que *Endothiodon* não se encontra presente em outros afloramentos guadalupianos (Kammerer & Ordoñez, 2021).

No Grupo Beaufort (África do Sul), cujas biozonas são consideravelmente bem definidas, não se observa a sobreposição na ocorrência de dinocéfálios e *Endothiodon* (Day & Smith, 2020). Sobre a co-ocorrência de dinocéfálios e *Endothiodon* no Brasil, Boos et al. (2015) e Kammer & Ordoñez (2021) argumentam o que pode ser resumido em dois cenários distintos: (1) o gênero *Endothiodon* tem ocorrência mais antiga fora do continente Africano, inclusive co-ocorrendo com dinocéfálios, ou (2) os múltiplos horizontes da Formação Rio do Rasto com registros de tetrápodes são assíncronos. Esses autores favorecem o segundo cenário, uma vez que na Formação Ruhuhu (Tanzânia), onde há situação similar, a espécie *E. tohani* é proveniente de estratos que são superiores na coluna estratigráfica aos estratos nos quais se encontram dinocéfálios, sem co-ocorrência desses táxons. Boos et al. (2015)

reconhecem que (2) é provável, mas deixam em aberto a possibilidade de (1) representar a realidade.

3. Pylaecephalidae

Pylaecephalidae foi proposto por van Hoepen (1934), tendo seu nome derivado do gênero *Pylaecephalus* (= *Diictodon*, Sullivan & Reisz, 2005, Kammerer *et al.*, 2011). Filogeneticamente é formado por “todos os táxons mais intimamente aparentados a *Diictodon feliceps* (Owen, 1876) Cluver & Hotton, 1981, do que *Priesterodon mackayi* Huxley, 1868, *Endothiodon bathystoma* Owen, 1876, ou *Dicynodon lacerticeps* Owen, 1845” (Kammerer & Angielczyk, 2009, p. 5). Algumas análises recuperam Pylaecephalidae como grupo-irmão de Emydopoidea (ver próxima seção) (Kammerer *et al.*, 2013, Kammerer *et al.*, 2015), enquanto outras, alternativamente, encontram que o grupo é uma divergência anterior, formando o mais “basal” sub-clado de dicinodontes (Angielczyk, 2007, Kammerer *et al.*, 2011, Angielczyk & Rubidge, 2013, Macungo *et al.*, 2022). Como no primeiro caso Pylaecephalidae está incluso no grupo menos inclusivo que contém todos os dicinodontes brasileiros (foco da presente contribuição), optamos por discutir esse clado aqui.

Quatro gêneros geralmente compõem o clado Pylaecephalidae (Angielczyk & Rubidge, 2013, Boos *et al.*, 2016, Day & Rubidge, 2020): *Eosimops*, *Robertia*, *Prosictodon* e *Diictodon*. Day & Rubidge (2020) propuseram duas subzonas para a Biozona *Tapinocephalus*: Subzonas *Eosimops - Glanosuchus* (inferior) e *Diictodon - Styraecocephalus* (superior). Na primeira subzona co-ocorrem *Eosimops* e *Robertia*, sendo os mais antigos registros do grupo, portanto, na segunda todos os quatro gêneros co-ocorrem. O gênero *Diictodon*, notável por ser muito comum no Karoo, tem ampla distribuição estratigráfica e paleobiogeográfica (Angielczyk & Rubidge, 2010): os mais antigos espécimes foram coletados da Biozona *Tapinocephalus*, na subzona supramencionada, enquanto que os últimos registros ocorrem um pouco antes do limite Permiano-Triássico, na Biozona *Daptocephalus* (Viglietti *et al.*, 2016, Viglietti, 2020). Essa ocorrência marca o limite superior da distribuição temporal de Pylaecephalidae. O gênero ainda é notável por ser o membro do grupo com mais ampla distribuição, considerada pangeana (Angielczyk & Sullivan, 2008), com ocorrências na África do Sul, Zâmbia e China. Os outros gêneros são, até agora, restritos à África do Sul. Devido à abundância de espécimes e estudos, o gênero *Diictodon* é o pylaecephalídeo discutido em maiores detalhes aqui.

Além de herbívoros, sabe-se que os pylaecephalídeos eram animais escavadores, como é o caso do gênero *Diictodon*, para o qual a evidência é bastante contundente. Embora não fossem tão especializados quanto os cistecephalídeos, *Diictodon* possuía, entre outras características, “um corpo cilíndrico, membros curtos com o segmento distal menor em comparação ao proximal, metacarpais curtos, robustos, mão longa e ampla, e uma cauda curta” (Ray & Chinsamy, 2003, p. 178). Adicionalmente, as garras das mãos eram longas e suficientemente adaptadas ao ato de cavar, enquanto que o membro posterior exibia garras curtas e capazes de remover o solo (Ray & Chinsamy, 2003). Em concordância com a anatomia, foram descobertas paleotocas contendo esqueletos de *Diictodon*, tendo sido sugerido que, além de serem usadas para propósitos de regulação térmica, é provável que as porções terminais em tais tocas fossem usadas como câmaras de nidificação (brood chambers), o que é reforçado pela presença de fósseis de indivíduos imaturos encontrados nessas câmaras (Smith, 1987, Smith *et al.*, 2021).

O gênero *Diictodon* ainda exhibe algumas outras características interessantes. Eram animais pequenos, uns dos menores dicinodontes conhecidos, com o crânio medindo em média cerca de 9 cm de comprimento, o que faz sentido à luz das outras evidências de que esses animais eventualmente habitavam tocas (Sullivan *et al.*, 2003). Outra peculiaridade é histológica: Chinsamy & Rubidge (1993) demonstraram que os elementos apendiculares estudados por eles mostravam um crescimento uniforme, contrastando com a condição observada em outros dicinodontes, cujo crescimento era periodicamente retardado. Adicionalmente, argumenta-se que *Diictodon* exibia dimorfismo sexual bem acentuado: um sexo possuía presas bem desenvolvidas, enquanto o outro não (Sullivan *et al.*, 2003, Sullivan & Reisz, 2005). É possível que dimorfismo semelhante ocorresse no gênero *Robertia*, o que é ainda um foco de discussão (Angielczyk & Rubidge, 2013). Finalmente, o gênero *Diictodon* é único entre os pylaecephalídeos por, entre outros aspectos, não ter dentes além das presas, enquanto que os demais gêneros exibem dentes em ambas as arcadas, superior e inferior (Angielczyk & Rubidge, 2010, 2013).

4. Emydopoidea

O grupo foi proposto por Van Hoepen (1934) e, posteriormente, re-examinado por Cluver e King (1983). Filogeneticamente é formado por “todos os táxons mais intimamente aparentados a *Emydops aractatus* (Owen, 1876), Broom, 1913, do que a *Oudenodon bainii* Owen, 1860a, ou *Dicynodon lacerticeps* Owen, 1845” (Kammerer & Angielczyk, 2009, p. 8). Quatro famílias têm sido alocadas nesse clado: Kingoriidae, Cistecephalidae, Emydopidae e

Myosauridae. Por razões de escopo, apenas Kingoriidae e Cistecephalidae serão discutidas em maiores detalhes aqui. Ressaltamos somente a composição taxonômica das demais famílias: Myosauridae é composta somente por *Myosaurus gracilis* Haughton 1917, enquanto Emydopidae é representada pelos gêneros *Compsodon* Van Hopen 1934 e *Emydops* Broom 1912 (ver Macungo *et al.*, 2022).

4.1. **Kingoriidae**

Kingoriidae King, 1988, é o clado formado “por todos os táxons mais intimamente relacionados a *Kingoria* [= *Dicynodontoides*] *nowacki* (von Huene, 1942) Cox, 1959, do que a *Myosaurus gracilis* Haughton, 1917, ou *Cistecephalus microrhinus* Owen, 1876” (Kammerer & Angielczyk, 2009, p. 10). Pelo menos quatro gêneros já foram atribuídos a Kingoriidae: *Dicynodontoides*, *Kumbuisia*, *Niassodon* e *Thliptosaurus*. O gênero *Niassodon*, contudo, não será discutido aqui, uma vez que análises filogenéticas mais recentes (Boos *et al.*, 2016, Angielczyk & Kammerer., 2017, Kammerer, 2019, Macungo *et al.*, 2022) têm recuperado esse gênero como membro da linhagem Endothiodontia (*contra* Castanhinha *et al.*, 2013 e Angielczyk *et al.*, 2016).

O gênero *Dicynodontoides* contém atualmente pelo menos duas espécies válidas, *Dicynodontoides nowacki* e *Dicynodontoides recurvidens*. Esse gênero tem uma história taxonômica complexa, para além do escopo da presente contribuição (para uma discussão mais aprofundada, recomendamos Angielczyk *et al.*, 2009). *Dicynodontoides nowacki* foi originalmente descrita por von Huene (1942) com base em espécimes provenientes da Bacia Ruhuhu, Formação Usili, Tanzânia, tendo sido atribuída ao gênero *Dicynodon*. Posteriormente, Cox (1959) argumentou que, na verdade, a espécie era de um gênero distinto, batizado por ele de *Kingoria*. Mais recentemente, Angielczyk *et al.* (2009) avaliaram a taxonomia do gênero *Dicynodontoides* (Broom, 1940) e o reconheceram como um “sinônimo subjetivo sênior” de *Kingoria*, acomodando as duas espécies já mencionadas. Os espécimes atribuídos a *Dicynodontoides recurvidens* são exclusivos da Bacia do Karoo, África do Sul, com uma distribuição estratigráfica que se estende da porção superior da Biozona *Pristerognathus* à Biozona *Daptocephalus* (Angielczyk *et al.*, 2009, Viglietti *et al.*, 2016). Outros espécimes atribuídos ao gênero *Dicynodontoides* são conhecidos da Índia (Ray & Bandyopadhyay, 2003), Malawi (Jacobs *et al.*, 2005, Angielczyk *et al.*, 2009) e Zâmbia (Angielczyk *et al.*, 2009).

Há duas espécies de kingoriídeos alocadas no gênero *Kombuisia*. A primeira espécie descrita, *Kombuisia frerensis* (Hotton, 1974, re-descrita por Fröbisch, 2007), foi reportada com base em dois espécimes provenientes da Formação Burgersdorp (Triássico Inferior -

Triássico Médio, Bacia do Karoo, África do Sul). que renderam esses espécimes são da Biozona *Cynognathus*, subzona B, correspondendo ao começo do Anisiano (Fröbisch *et al.*, 2010). A outra espécie é *Kombuisia antarctica*, conhecida através de dois espécimes provenientes das Montanhas Transantárticas (Antártica), especificamente da porção inferior da Formação Fremouw, que se correlaciona com a Biozona *Lystrosaurus* (Permiano Superior - Triássico Inferior, Gastaldo *et al.*, 2020), na África do Sul, e tem sido interpretado como de idade induana (Triássico Inferior) (Fröbisch *et al.*, 2010, Kammerer, 2019).

O gênero *Thliptosaurus* foi proposto por Kammerer (2019). A espécie *Thliptosaurus imperforatus*, até agora a única do gênero, foi descrita com base em um único espécime (crânio e mandíbula) proveniente de depósitos da Biozona *Daptocephalus* (Changhsingiano, Permiano), coletados em Stoffelton, nas proximidades de Bulwer, KwaZulu-Natal, África do Sul (Kammerer, 2019). Embora Macungo *et al.* (2022) tenham removido *Thliptosaurus* de Kingoriidae, ainda discutiremos o gênero nessa seção.

Entre os gêneros de kingoriídeos aqui discutidos, há certa disparidade de tamanho, embora, talvez com a exceção de *Dicynodontoides*, possam ser todos considerados dicinodontes de pequeno porte (i.e., comprimento do crânio <150 mm, Angielczyk *et al.*, 2009, Kammerer, 2019). Segundo Angielczyk *et al.* (2009), espécimes de *Dicynodontoides* variam, em termos de comprimento médio do crânio, entre 120.9 mm (espécimes sul-africanos) e 161.1 mm (espécimes tanzanianos), notavelmente, um espécime sul-africano possivelmente do gênero conta com seus 240 mm de comprimento, portanto acima do tamanho utilizado para classificar um dicinodonte como de pequeno porte (Angielczyk *et al.*, 2009, Kammerer, 2019). O único espécime do gênero do Permiano terminal da África do Sul, *Thliptosaurus* tem um comprimento basal do crânio de 86 mm, apenas (Kammerer, 2019). Quanto ao gênero triássico *Kombuisia*, a espécie *K. frerensis* possui crânio levemente maior do que *K. antarctica* — 76.8 mm contra 73 mm (maior espécime), respectivamente (Fröbisch *et al.*, 2010).

Quanto à dentição, é digno de nota que espécimes sul-africanos e tanzanianos de *Dicynodontoides* também exibem uma curiosa diferença: a presença de presas é mais comum entre os primeiros. Na análise de Angielczyk *et al.* (2009), 69% dos espécimes sul-africanos possuem presas, contra 38% dos espécimes tanzanianos. Não há dentes pós-caninos reportados para nenhum dos kongoriídeos aqui discutidos, embora não se possa descartar a possibilidade em *Thliptosaurus* (Cox, 1959, Fröbisch, 2007, Fröbrish *et al.*, 2010, Kammerer, 2019). A mandíbula, o conhecimento presente sugere, era edêntula.

Hotton (1986) propôs que a postura usual da cabeça em *Dicynodontoides* seria voltada para o substrato, possivelmente indicando que os principais componentes de sua dieta ali estariam. Os processos caniniformes funcionariam como uma espécie de cortador de papel. Além disso, King (1990) reporta que foi sugerido que a mandíbula poderia ter a função de esmagar alimentos moles e pequenos, uma vez que a cobertura queratinosa palatal é reduzida em *Dicynodontoides*. Alternativamente, King (1990) reconta que Cox (1959) havia sugerido que a parte anterior da mandíbula era usada para “fuçar” o solo em busca de raízes e outros potenciais alimentos. Em tom conciliador, King (1990, p. 122) propõe que talvez os indivíduos arrancassem “itens razoavelmente moles (invertebrados em substratos lamacentos) e os engolissem sem muita preparação”. Esses hábitos ainda carecem de avaliação para os gêneros *Kumbisia* e *Thliptosaurus*.

Quanto à locomoção, a anatomia pós-craniana do gênero *Dicynodontoides* é um tanto incomum para os padrões dicinodontes (ver King, 1985). Segundo King (1990, p. 124), os *Dicynodontoides* “tinham um membro posterior que aparentemente maximizava a agilidade e, talvez, velocidade, mas um membro anterior desenhado muito mais para a tração do que velocidade”. King (1985) sugeriu que, possivelmente, enquanto o membro posterior se modificou de modo a permitir maior agilidade, adquirindo até mesmo parassagitalidade na movimentação, o membro anterior pode ter se mantido mais conservado por talvez ser usado para cavar (King, 1990). Contudo, embora haja alguma indicação de que o membro anterior poderia ser utilizado nessa atividade, de maneira geral ele não parece tão especializado para tal hábito (King, 1985, Angielczyk *et al.*, 2009). Os outros dois gêneros carecem de informação pós-craniana e, portanto, qualquer inferência é tentativa, feita apenas por comparação com *Dicynodontoides*, o que pode não ser adequado.

A espécie *Thliptosaurus imperforatus* exhibe uma característica bastante interessante: a ausência ou redução extrema do forame pineal, o que lhe rendeu o apropriado epíteto específico (Kammerer, 2019). Entre os anomodontes, o fechamento do forame pineal é raro, e os únicos kingoriídeos nos quais esse forame se encontra ausente são *Kombuisia frerensis* e *Thliptosaurus imperforatus*, embora haja uma tendência de redução do mesmo nessa família em comparação a outros dicinodontes (Kammerer, 2019). E quais as implicações disso? Com base no que sabemos a respeito de répteis viventes, o forame é um correlato osteológico do complexo pineal (olho pineal + glândula pineal), o qual tem um papel na regulação térmica, comportamental ou fisiológica (Kammerer, 2019). Uma vez que mudança climática ao longo da transição do Permiano para o Triássico envolveu aumento global de temperatura e deriva continental voltada para o equador, Benoit *et al.* (2016) cogitaram a possibilidade que a

redução ou perda do forame pineal entre os terápsidos pode ter sido devido a um relaxamento da pressão sobre a função termorregulatória.

De fato, há evidência de uma tendência à redução do forame pineal em lagartos modernos conforme sua distribuição geográfica tende ao equador, onde as temperaturas médias são mais elevadas e se torna menos importante discernir os ciclos sazonais e de luminosidade (Gundy *et al.*, 1975). Contudo, Benoit *et al.* (2016) julgaram essa hipótese como menos provável. Alternativamente, eles avaliam que a perda/redução do forame pode estar correlacionada com o advento da endotermia em cinodontes e, possivelmente, independentemente em terocefálios. Contudo, tendo em vista que essa perda também ocorre em Kingoriidae, que geralmente não são considerados endotérmicos, Kammerer (2019) sugere que a primeira hipótese seja digna de mais atenção.

4.2. *Cistecephalidae*

Cistecephalidae (Broom, 1903) é o clado formado por “todos os táxons mais proximamente relacionados a *Cistecephalus microrhinus* (Owen, 1876), do que a *Myosaurus gracilis* (Haughton, 1917), ou *Kingoria nowacki* (von Huene, 1942)” (Kammerer & Angielczyk, 2009, p. 10). O monofiletismo da família tem sido consistentemente reafirmado (e.g. Angielczyk 2007, Fröbisch & Reisz, 2008, Angielczyk *et al.*, 2019, Macungo *et al.*, 2022), embora as relações internas sejam ainda motivo de avaliação (Angielczyk *et al.*, 2019). Por exemplo, recentemente Macungo *et al.* (2022), recuperaram algumas alterações internas no clado ao incluir um cistecephalídeo da Malásia, que foi posteriormente atribuído a *Kembawacela yajuwayeyi* por Araújo *et al.* (2022). *Kembawacela yajuwayeyi* encontra-se proximamente relacionado a *Kembawacela kitchingi*, enquanto *Cistecephalus microrhinus* forma um clado com *Kawingasaurus fossilis* e *Cistecephaloides boonstrai*. Desta forma, taxonomicamente, o grupo é formado pelos gêneros *Cistecephalus*, *Kembawacela*, *Kawingasaurus* e *Cistecephaloides*. A espécie *Saurosaptor tharavati* inicialmente descrita como um *Cistecephalidae* (Kammerer *et al.*, 2016) atualmente forma com essa família o clado mais inclusivo *Kistecephalia*.

O gênero *Cistecephalus* foi primeiramente descrito por Owen (1876) e, por apresentar raros materiais pós-cranianos, todas as espécies já descritas para o gênero foram diferenciadas por meio de características cranianas, tais como: tamanho, formato geral e pela presença ou não de bordas supraorbitais elevadas (Nasterlack *et al.*, 2012). Inicialmente, Owen (1876) apresentou seis espécies pertencentes a este gênero, algo contestado por Broom (1923), que considerou apenas três espécies válidas naquele momento. Contudo, Broom (1948) adicionou outras três espécies à diversidade taxonômica de *Cistecephalus*. Não obstante Keyser (1973)

atribuiu todos os espécimes à espécie *Cistecephalus microrhinus*, pois a maioria dos crânios foram alterados tafonomicamente, logo, as medidas não eram confiáveis nem o formato geral do crânio poderia ser usado como uma característica capaz de diferenciar essas espécies (Nasterlack *et al.*, 2012).

Kembawacela kitchingi é um Cistecephalidae com forte suporte filogenético por possuir um teto craniano largo, uma vacuidade interpterigóidea altamente reduzida, uma região occipital inclinada anteriormente e a presença de um forame estapedial (Angielczyk *et al.*, 2019). Já quanto às relações internas do grupo, *K. kitchingi* se distingue de todos os outros Cistecephalidae pela presença de presas caniniformes. Na maioria dos espécimes conhecidos, uma calha na superfície ventral da placa meso-ventral vomerina, um interparietal possuindo um par de processos anteriores que se estendem em direção à superfície dorsal do crânio, cercando o forame pineal mas, por outro lado, restrito à superfície occipital, tais fatores possuem fraco suporte filogenético, com a característica mais distintiva sendo a presença de presas em quase todos os espécimes conhecidos, isto indica que a variação dentro do clado é algo mais tênue (Angielczyk *et al.*, 2019). O holótipo NHCC LB18, composto por um crânio e mandíbula completos, mas parcialmente deformado, foi coletado próximo à fronteira sul do North Luangwa National Park (Província do Norte, Zâmbia) na Bacia Mid-Luangwa. Os depósitos nos quais foi encontrado aponta para uma idade Wuchiapingiana - Changhsingiano inicial (Angielczyk *et al.*, 2019).

Apesar de dicinodontes potencialmente apresentarem uma variação entre machos e fêmeas em relação à presença de presas (ver, por exemplo, a discussão acima quanto ao gênero *Diictodon*), *K. kitchingi* é considerada uma espécie distinta por duas razões: alguns dos caracteres como a presença de uma fossa lateral ao processo caniniforme em *Cistecephalus* é altamente consolidado na espécie, enquanto a ausência do forame pineal em *Kawingasaurus* é incomum entre dicinodontes (Angielczyk *et al.*, 2019). Este último caractere, entretanto, é observado em alguns emydopoideos, como os já mencionados anteriormente na devida seção. Somando-se a isso, é improvável que os espécimes que possuem presas em *K. kitchingi* façam parte de variações intraespecíficas de uma espécie distinta, devido ao alto nível de endemismo apresentado por dicinodontes (Angielczyk *et al.*, 2019, Kammerer *et al.*, 2016). Se considerarmos *K. kitchingi* um sinônimo de *S. tharavati* por lembrar moderadamente a espécie indiana, e a presença de presas seja considerada dimorfismo sexual em *S. tharavati*, a distância geográfica entre os dois implicaria ou em uma coleta grandemente enviesada sexualmente em ambas as bacias ou na improvável separação geográfica entre machos e fêmeas (Angielczyk, *et al.*, 2019).

Kembawacela yajuwayyeyi Araújo et al., (2022) é conhecida a partir do holótipo, DMMM-PK-16-1, coletado em 2016 nos Chiweta Beds, norte do Malawi. Esses depósitos são correlacionados com a Biozona *Cistecephalus* do Karoo sendo, portanto, tidos como Wuchapingiano em idade (Kruger et al., 2015; Rubidge et al., 2013; Araújo et al., 2022). O holótipo consiste exclusivamente em um crânio parcialmente preservado, e a espécie é diagnosticada por uma autapomorfia presente no pterigóide: um agudo processo posterior na crista esofágica separado do seu contralateral. É diferente de *K. kitchingi*, pois o processo jugal ascendente forma a maior parte da porção medial da barra pós-orbital, entre outras características (Araújo et al., 2022).

Kawingasaurus fossilis, da Formação Kawinga, na Tanzânia, cujo holótipo consiste em um crânio, foi nomeada por Cox (1972) a partir de espécimes primariamente descritos como pertencentes ao gênero *Cistecephalus*. Na diagnose craniana *Kawingasaurus* (*sensu* Cox, 1972), seria um edêntulo dicinodonte de pequeno porte, com crânio que afunila anteriormente, tanto em vista dorsal como em vista ventral. Possui 5cm de largura e 4 cm de comprimento. Também apresenta o rostro achatado que se expande lateralmente, órbitas pequenas direcionadas anterodorsalmente. Adicionalmente, as barras interorbital e intertemporal são largas. Ainda, não há forame pineal, mas o forame estapedial está presente. Seu arco zigomático é esguio e sua vacuidade interpterigóidea é fechada, além de possuir uma região ocular inflada. Esta espécie possui uma cintura peitoral e membros anteriores extremamente especializados, como um úmero curto e largo com grandes áreas para inserção muscular, e uma ulna com grande processo olécrano, priorizando força no movimento em vez de velocidade de movimento, sendo semelhante a animais com hábito escavador (Cox, 1972).

Cistecephaloides boonstrai Cluver 1974, é um Cistecephalidae descrito com base em um crânio e mandíbula parcialmente intemperizados, encontrado próximo a Alice, na Província do Cabo, em depósitos da Zona de Assembleia de *Cistecephalus*, da Bacia do Karoo, na África do Sul, apresentando uma idade Wuchiapingiana (Lopingiano) (Cluver, 1974, Smith, 2020). Descrito pela primeira vez em 1974, esta espécie pode ser diagnosticada por regiões intertemporal e interorbital amplas, órbitas reduzidas e robustas barras pós-orbitais, bem como uma combinação de outras características (Cluver, 1974, p. 138).

Geograficamente, *Cistecephalidae* se distribui entre África do Sul, (e.g. Smith, 2020) Índia (e.g. Kammerer *et al.*, 2016), Tanzânia (e.g. Cox, 1972) e Zâmbia (e.g. Angielczyk *et al.*, 2019). Estratigraficamente, *C. microrhinus* e *Cistecephaloides boonstrai* estão contidos na Biozona *Cistecephalus*, Grupo Beaufort, Supergrupo Karoo. Bioestratigraficamente, esta zona está “acima da Subzona *Tropidostoma - Gorgonops* da ZA de *Endothiodon* e abaixo da

Subzona *Dicynodon - Theriognathus* da ZA de *Daptocephalus*” (Smith, 2020, p. 181). Datações radiométricas da Bacia do Karoo feitas por Rubidge *et al.* (2013) apontam uma idade Wuchiapingiana para esta biozona. Já *Sauroscaptor tharavati*, foi encontrado na Formação Kundaram, localizada na porção noroeste da Bacia Pranhita-Godavari (Ray, 2000). Tal formação localiza-se abaixo da Formação Barakar e acima da Formação Kamthi (Kammerer *et al.*, 2016), podendo ser correlacionada com as Biozonas *Tropidostoma* e *Cistecephalus* do Grupo Beaufort, tendo idade Lopingiana (Ray, 2000). De acordo com Cox (1972) *Kawingasaurus fossilis*, pertence à antiga Formação Kawinga, com idade similar à ZA de *Cistecephalus*. Hoje, a Formação Kawinga, da Bacia Ruhuhu da Tanzânia é conhecida como Formação Usili (Sidor *et al.*, 2010). Por último, *Kembawacela kitchingi* pertence à Formação Madumabisa Mudstone, Bacia Mid-Luangwa, na Zâmbia (Angielczyk *et al.*, 2019). De acordo com Angielczyk & Kammerer (2017), após revisão bioestratigráfica de Viglietti *et al.* (2016), que possivelmente sobrepõe partes das Biozonas *Cistecephalus* e *Daptocephalus*, tal correlação significa uma idade Wuchiapingiana - Changhsingiano inicial (Angielczyk *et al.*, 2019).

Com base em adaptações relacionadas ao aumento da força de ossos individuais ou de grupos de ossos integrados, refletindo no aumento no tamanho e força dos músculos, todas essas adaptações semelhantes às apresentadas por Cox (1972) para *K. fossilis*, Cluver (1978) sugerem que *Cistecephalus* também se trata de um dicinodonte com hábito escavador ativo. Visto que *Cistecephalus*, *K. fossilis* e *Cistecephaloides* possuem crânios semelhantes e os dois primeiros possuem também membros anteriores e cintura peitoral similares, Cluver (1978) infere o mesmo hábito para *Cistecephaloides*. Portanto, a família Cistecephalidae seria adaptada a um mesmo estilo de vida escavador.

Após analisar as suturas naso-frontais interdigitantes em diversos dicinodontes, Kammerer (2021) classificou Cistecephalidae como um grupo com alta complexidade na interdigitação naso-frontal. Na análise elaborada por Kammerer (2021), entretanto, um espécime de *C. microrhinus* aparece como um *outlier*, com baixo grau de interdigitação. Se estas suturas se desenvolvem como resultado de intensas forças compressivas durante a escavação de tocas, o *outlier* (CGS RMS410) não teria passado por tal estresse. Visto que a localidade que produziu este espécime possui outros representantes de *C. microrhinus* com diferentes graus de interdigitação, diferenças no tipo de solo não seria uma possibilidade (Kammerer, 2021). Apenas especulações são possíveis para este caso, como as discutidas por Kammerer (2021): (1) este animal poderia ter ocupado uma toca pré-existente e se alimentava principalmente na superfície, possibilidade conflitante com a extensa gama de especializações

pós-cranianas relacionadas à fossorialidade apresentadas por cistecefalídeos; (2) Este indivíduo poderia estar incapacitado de alguma forma e seria cuidado por outro co-específico, não havendo, contudo, evidências esqueléticas que apontem para esta possibilidade; (3) por último, é possível considerar cistecefalídeos como eussociais e CGS RMS410 pertenceria à um grupo não-escavador. Não obstante, por haver grande amostragem para a espécie, somado à ausência de outros indivíduos com baixa complexidade sutural, esta última possibilidade parece improvável.

Outro aspecto importante sobre os cistecefalídeos é a sua distribuição geográfica. São considerados animais com alto grau de endemismo, com todas as espécies nomeadas ocorrendo em uma única bacia deposicional (Kammerer et al., 2016). De acordo com Angielczyk *et al.*, 2019, a única co-ocorrência de Cistecephalidae em uma mesma Bacia se dá entre os gêneros *Cistecephaloides* e *Cistecephalus* no Karoo. Porém, enquanto *Cistecephaloides* foi coletado por Cluver (1974) nas redondezas da cidade de Alice, próxima à margem Oriental da Bacia, *Cistecephalus* é encontrado em uma região mais central da Bacia do Karoo.

Quanto à sua paleobiologia, a evidência fóssil sugere que travam-se de dicinodontes fossoriais especializados (Cox, 1972; Keyser, 1973; Cluver, 1974; Kammerer et al., 2016). Adaptações ao estilo de vida fossorial podem ser vistas, por exemplo, no esqueleto pós-craniano de *Cistecephalus*, conforme originalmente apresentado por Cluver (1978) e sumarizado em Kammerer (2021): o úmero é robusto e seus côndilos se expandem amplamente; a ulna exibe um processo olécrano alongado, a mão alargada e os pés consideravelmente móveis. Kammerer (2021) e Macungo et al. (2022) também sumarizam características cranianas relacionadas à fossorialidade, o que indica que também usavam a cabeça nas atividades fossoriais. Por exemplo, os cistecefalídeos tendem a exibir um alto grau de ossificação da região occipital; adaptações cranianas (e.g., pneumaticidade craniana) que permitiam melhor sensibilidade sons de baixa frequência; forame pineal situado posteriormente no crânio; e desenvolvimento de forte musculatura atlanto-occipital. Aliado a isso está a considerável complexidade sutural identificada por Kammerer (2021). Embora essas características sozinhas não impliquem necessariamente em comportamento fossorial, a combinação delas em Cistecephalidae sugere não só esse estilo de vida, mas o emprego da cabeça nas atividades de escavação. Crânio e pós-crânio eram adaptados a um estilo de vida consideravelmente especializado.

4.3. *Rastodon procurvidens*

Rastodon procurvidens (Figuras 4 e 5) foi nomeado e parcialmente descrito por Boos *et al.* (2016), embora já tivesse sido mencionado na literatura especializada anteriormente (Dias-da-Silva, 2012, Boos *et al.*, 2013, 2015) e, antes disso, discutido em um resumo (Ilha & Dias-da-Silva, 2010). Trata-se de um único espécime, o holótipo (UNIPAMPA PV317P), com crânio quase completo e mandíbula bem preservados, bem como elementos pós-cranianos que aguardam descrição. O material foi coletado em afloramento localizado na Fazenda Boqueirão, no município de São Gabriel, Rio Grande do Sul, e provém de depósitos do Membro Morro Pelado (Guadalupiano/Lopingiano) da Formação Rio do Rasto. A presença do gênero *Pampaphoneus* nesse afloramento foi usada como base por Boos *et al.* (2016) para propor que *R. procurvidens* é de idade guadalupiana, uma vez que há afinidades entre o gênero *Pampaphoneus* com anetossaurídeos (Dinocephalia) da Rússia e África do Sul.

A**B**

Figura 4. Holótipo de *Rastodon procurvidens* (UNIPAMPA PV317P), um possível emydopoideo do Permiano brasileiro. Vistas lateral direita (A) e esquerda (B). Escala: 1 cm. Fotografias: Felipe Pinheiro.



Figura 5. Holótipo de *Rastodon procurvidens* (UNIPAMPA PV317P) em vistas dorsal (A) e ventral (B). Escala: 1 cm. Fotografias: Felipe Pinheiro.

Com um crânio medindo 86 mm, *Rastodon procurvidens* é diagnosticado por uma série de características, as mais conspícuas sendo a presença de um par de pequenas presas curvadas e projetadas para frente, bem como um processo retroarticular bem desenvolvido e bulboso (Boos et al., 2016). Simão-Oliveira et al. (2019) estudaram a cavidade endocranial do holótipo por meio de CT-scan, sendo possível reconstruir o encéfalo, orelha interna, canais vasculares, nervos cranianos, recessos maxilares e cavidade nasal. Através da reconstrução morfológica de tais estruturas, Simão-Oliveira et al. (2019) foram capazes de realizar algumas inferências de importância paleobiológica: a cabeça, por exemplo, seria posicionada levemente virada para baixo em vida, conforme indicado pela orientação dos canais semicirculares. Adicionalmente, *Rastodon procurvidens* exibe recessos maxilares não-comprimidos,

indicando que, como em outros dicinodontes, há uma correlação entre a redução das presas e o aumento dos recessos.

Em discordância com a avaliação preliminar de Ilha & Dias-da-Silva (2010), que interpretava *Rastodon* como um pylaecephalídeo, Boos et al. (2016) recuperaram esse táxon como o membro mais “basal” de Bidentalía. Isso teria uma implicação importante. Dado que Bidentalía é um diverso clado com extenso registro no Wuchiapingiano da Bacia do Karoo, esperava-se encontrá-los também em depósitos do Guadalupiano. Contudo, apesar dos esforços de prospecção e intensa coleta, não há ainda um registro de bidentálio para o Guadalupiano da Bacia do Karoo, o que pode implicar que a diversificação do clado se deu em outro lugar, fora do continente africano (Boos et al., 2016).

A descoberta de *Rastodon*, portanto, parece indicar que esse é o caso, já que a maioria das análises filogenéticas incluindo *Rastodon* o recuperam como bidentálio basal (Angielczyk & Kammerer, 2017, Kammerer, 2018, 2019a, b, Kammerer et al., 2019, Angielczyk et al., 2021). Todavia, não é sempre esse o caso. Kammerer & Smith (2017) recuperam o táxon em questão como dicinodonte posicionado anteriormente à divergência entre Emydopoidea e Bidentalía. Embora corroborando a posição filogenética “padrão”, Kammerer & Ordóñez (2021) argumentaram que os caracteres que permitem a inclusão do gênero *Rastodon* em Bidentalía são frágeis. Também argumentam que a morfologia da sínfise mandibular de *Rastodon* se assemelha mais aos emydopoideos do que aos membros de Bidentalía. Adicionalmente, esses autores notam que, nesse gênero, as proporções cranianas são similares ao kingoriídeo *Dicynodontoides*, e que fenestrada mandibular é ocluída de uma forma muito similar à condição única observada nos kingoriídeos.

Graças ao emprego de tomografia computadorizada, Macungo et al. (2022) foram capazes de estudar a região occipital de emydopoideos em maiores detalhes e também adicionaram 11 novos caracteres à matriz de Kammerer & Ordóñez (2021). Um dos resultados obtidos é que *Rastodon* seria realmente um emydopoideo basal. Como ressaltado por Kammerer & Ordóñez (2021), o palato de *Rastodon*, importante para avaliar a presença de algumas características diagnósticas, ainda não foi completamente descrito e, em conjunto com estudos tomográficos da superfície dorsal mandibular e descrição do pós-crânio, seria possível melhor avaliar a posição do gênero *Rastodon* na filogenia dos dicinodontes.

5. Cryptodontia (Bidentalía)

Bidentalía Bain *vide* Owen, 1876, é definido como “todos os táxons mais intimamente aparentados a *Aulocephalodon bainii* (Owen, 1845) Seeley, 1898 e *Dicynodon lacerticeps* Owen, 1845, do que a *Emydops arctatus* (Owen, 1876) Broom, 1913a” (Kammerer &

Angielczyk, 2009, p. 10). O nome do clado provém do fato de que a maioria dos seus integrantes, embora não todos, tem sua dentição reduzida a um par de presas maxilares (Kammerer & Angielczyk, 2009). Há basicamente duas grandes divisões em Bidentalialia: Cryptodontia e Dicynodontoidea, de tal maneira que uma definição alternativa para Bidentalialia pode se referir a esses dois clados e todos aqueles táxons mais relacionados a eles do que a Emydopoidea (Boos et al., 2016). No presente trabalho, discutiremos Cryptodontia de maneira breve, para que possamos dar mais atenção aos registros brasileiros.

Cryptodontia Owen, 1860b, é o clado formado por “todos os táxons mais intimamente aparentados a *Oudenodon bainii* Owen, 1860, do que a *Emydops arctatus* (Owen, 1876) Broom, 1913, ou a *Dicynodon lacerticeps* Owen, 1845” (Kammerer & Angielczyk, 2009, p. 11). Os criptodontes são componentes bastante comuns das faunas terrestres neopermianas e são caracterizados pela presença de uma crista pós-caniniforme e saliências nasais pareadas (Kammerer et al., 2015b). Cryptodontia é subdividido geralmente em três famílias: Oudenodontidae, Rhachiocephalidae e Geikiidae (Kammerer et al., 2011, Kammerer et al., 2013, Kammerer et al., 2015b). Algumas vezes, Cryptodontia é recuperado como sendo parafilético (Boos et al., 2016, Olroyd et al., 2017, Olivier et al., 2019).

Oudenodontidae Cope, 1871, é composto por três gêneros que têm sido consistentemente recuperados formando um clado — *Oudenodon* Owen, 1860a, *Tropidostoma* Seeley, 1889, e *Australobarbarus* Kurkin, 2000. Os dois primeiros gêneros são da época Lopingiano e estão ambos presentes na Biozona *Tropidostoma*, Grupo Beaufort, África do Sul (Kammerer & Smith, 2017). Já o gênero *Oudenodon* estende sua distribuição temporalmente, presente adicionalmente nas sucessivas Biozonas *Cistecephalus* e *Daptocephalus* (Botha & Angielczyk, 2007, Viglietti et al., 2016, Viglietti, 2020), enquanto *Tropidostoma* está restrito à sua Biozona epônima. O gênero *Australobarbarus* é proveniente da fauna Kotelnich, do Severodviniano da Rússia (Kurkin, 2000).

Rachiocephalidae Maisch, 2000, é um clado composto por dois gêneros sul-africanos — *Rhachiocephalus* Seeley, 1898, e *Kitchinganomodon* Maisch, 2002b. Ambos os gêneros possuem registros em depósitos do Permiano Superior da Bacia do Karoo (África do Sul), mas *Rhachiocephalus* também possui ocorrência adicional na Bacia Ruhuhu, Tanzânia (Maisch, 2004). Esses dicinodontes são notáveis por serem os maiores dicinodontes conhecidos do Permiano e por exibirem um crânio extremamente longo e baixo (Kammerer & Angielczyk, 2009).

Geikiidae Nopcsa, 1923, é um grupo de dicinodontes Neopermianos com crânios largos, curtos e possuidores de massivas bossas nasais (Kammerer & Angielczyk, 2009).

Quatro gêneros válidos são alocados a Geikiidae (Kammerer & Smith, 2017): *Geikia* Newton, 1893, *Aulacephalodon* Seeley, 1898, *Pelanomodon* Broom, 1938, e *Bulbasaurus* Kammerer & Smith, 2017. O gênero *Geikia* possui registros na Formação Hopeman Sandstone Formation, Escócia (espécie *G. elginensis*), e Formação Usili, Tanzânia (espécie *G. locusticeps*) (Rowe, 1980, Maisch & Gebauer, 2005, Sidor et al., 2010). Os demais gêneros possuem ocorrências na Bacia do Karoo, África do Sul (Kammerer et al., 2015b, Kammerer & Smith, 2017). Espécimes de *Bulbasaurus* são todos provenientes da Biozona *Tropidostoma* e são, portanto, mais antigos que os espécimes conhecidos de *Aulacephalodon* (mais antiga ocorrência na Biozona *Cistecephalus*) e *Pelanomodon* (Biozonas *Cistecephalus* e *Daptocephalus*) (Viglietti et al., 2016, Kammerer & Smith, 2017, Smith, 2020, Viglietti, 2020). Entre os geikiídeos, *Geikia* e *Pelanomodon* se destacam pela ausência de presas (Kammerer et al., 2015b).

6. Dicynodontoidea

Este clado é definido por “todos os táxons mais aparentados a *Dicynodon lacerticeps* Owen, 1845, do que a *Oudenodon bainii* Owen, 1860a, ou *Emydops arctatus* (Owen, 1876) Broom, 1913” (Kammerer & Angielczyk, 2009, p.13). Geralmente, o conteúdo de Dicynodontoidea inclui alguns táxons permianos e uma maioria de táxons triássicos, numa topologia que inclui uma série de táxons “basais”, *Dicynodon* e uma divergência entre Lystrosauridae e Kannemeyeriiformes, este último o grupo mais diverso (Kammerer et al., 2011, Kammerer et al., 2013, Olroyd et al., 2017). Os registros brasileiros atribuídos a Dicynodontoidea são todos kannemeyeriiformes triássicos e são alocados em quatro gêneros: *Dinodontosaurus*, *Stahleckeria*, *Jachalera* e *Sangusaurus*. O primeiro é comumente recuperado em uma posição mais “basal” na linhagem da qual faz parte o clado Stahleckeriidae, do qual são membros os outros três táxons encontrados no Brasil (Kammerer et al., 2011, Boos et al., 2016, Angielczyk & Kammerer, 2017, Olroyd et al., 2017, Kammerer et al., 2019, Kammerer & Ordoñez, 2021, Angielczyk et al., 2021), alternativamente, *Dinodontosaurus* as vezes é recuperado como kannemeyeriiformes “basal” (Vega-Dias et al., 2004, Kammerer & Smith, 2017). Bioestratigraficamente, os materiais brasileiros atribuídos a *Dinodontosaurus*, *Stahleckeria* e *Sangusaurus* ocorrem na Biozona *Dinodontosaurus* (Ladiniano-Carniano), enquanto a mais recente ocorrência de dicynodontes triássicos no Brasil é o gênero *Jachalera*, cujos registros são da Biozona *Riograndia* (Schultz et al., 2020). Nos próximos parágrafos desta seção, as diagnoses resumidas oferecidas para os quatro táxons em

questão foram todas baseadas em Kammerer & Ordoñez (2021), uma ampla e competente revisão sobre os dicinodontes sul-americanos.

Stahleckeria Huene, 1935, é conhecido através de muitos espécimes, com material craniano e pós-craniano relativamente abundante. *Stahleckeria* possuía um crânio grande (comprimento do crânio = ~60 cm) e é caracterizado, entre outras minúcias anatômicas, pela “combinação de uma barra intertemporal relativamente curta e larga na qual os pós-orbitais se estendem por todo o comprimento e o processo anterior do pós-parietal se estende por aproximadamente metade do comprimento” (Kammerer & Ordoñez, 2021, p. 23). Há três espécies atribuídas a esse gênero: A espécie tipo, *Stahleckeria potens* Huene (1935) (figuras 6 e 7), *Stahleckeria lenzii* Romer & Price (1944), e *Stahleckeria impotens* Lucas (2002) (possível sinônimo de *S. potens*, Vega-Dias et al., 2005, Kammerer & Ordoñez, 2021) (figura 8). Até 2013 os registros das três (ou duas) espécies estavam restritos ao Brasil, especificamente ao Rio Grande do Sul. Contudo, Abdala et al. (2013) constataram a presença de *S. potens* na Formação Omingonde, Namíbia. Adicionalmente, Mancuso & Irmis (2019) descreveram uma porção de ulna proveniente da Formação Chañares, Argentina, e atribuíram o registro ao gênero *Stahleckeria*. Kammerer & Ordoñez (2021), embora reconhecendo a dificuldade de um diagnóstico a nível específico, sugeriram que esse material guarda extrema semelhança com o observado em *S. potens* e pode indicar, portanto, que a espécie era amplamente distribuída geograficamente.



Figura 6. Crânios de *Sthaleckeria potens* (GPIT-PV-31384). Vistas lateral esquerda (A), occipital (B), ventral (C) e dorsal (D). Escala: 5 cm. Fotografias: cortesia de Christian Kammerer.

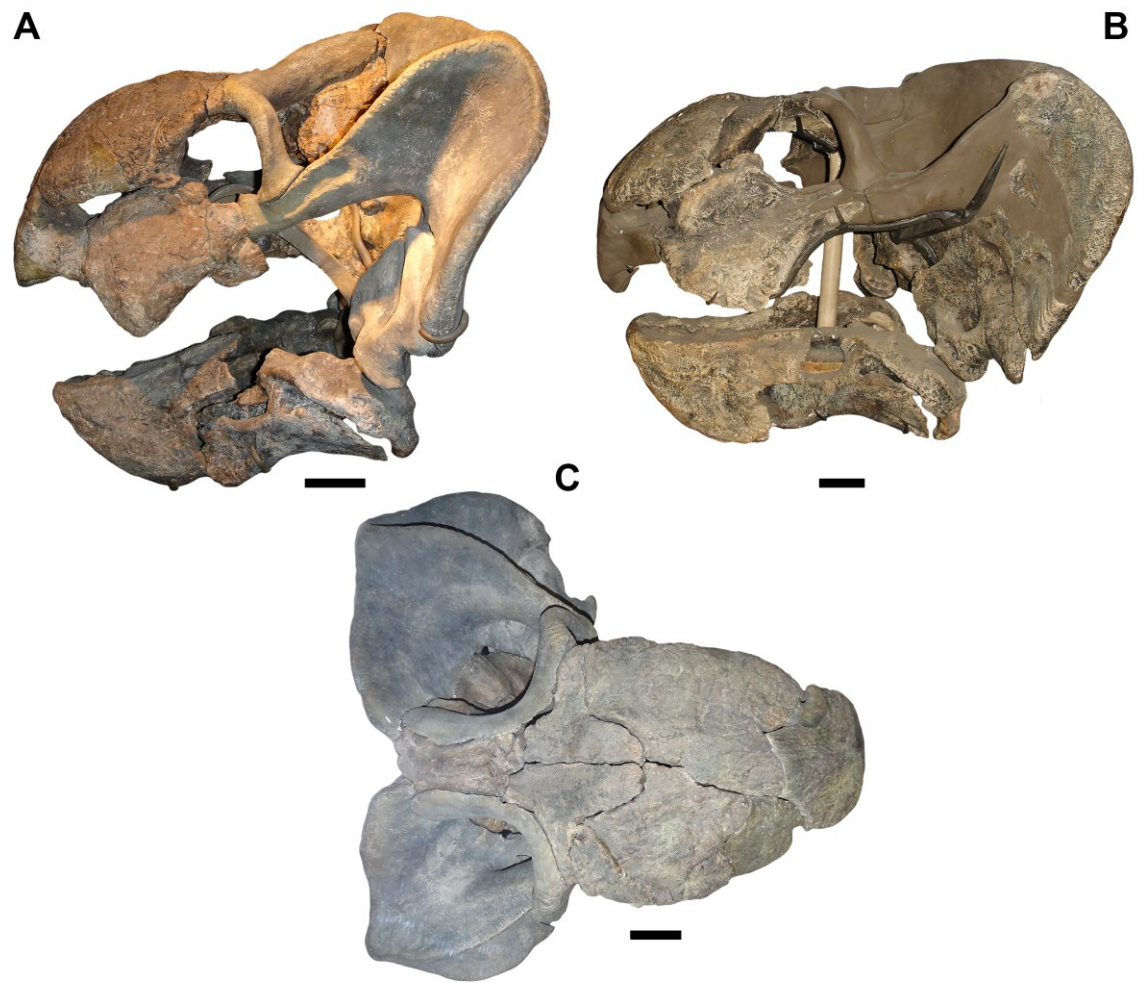


Figura 7. Crânios adicionais de *S. potens*. A e C: espécime GPIT-PV-30792 em vistas lateral esquerda e dorsal, respectivamente; B: espécime GPIT-PV-31385 em vista lateral esquerda. Escala: 5 cm. Fotografias: cortesia de Christian Kammerer.

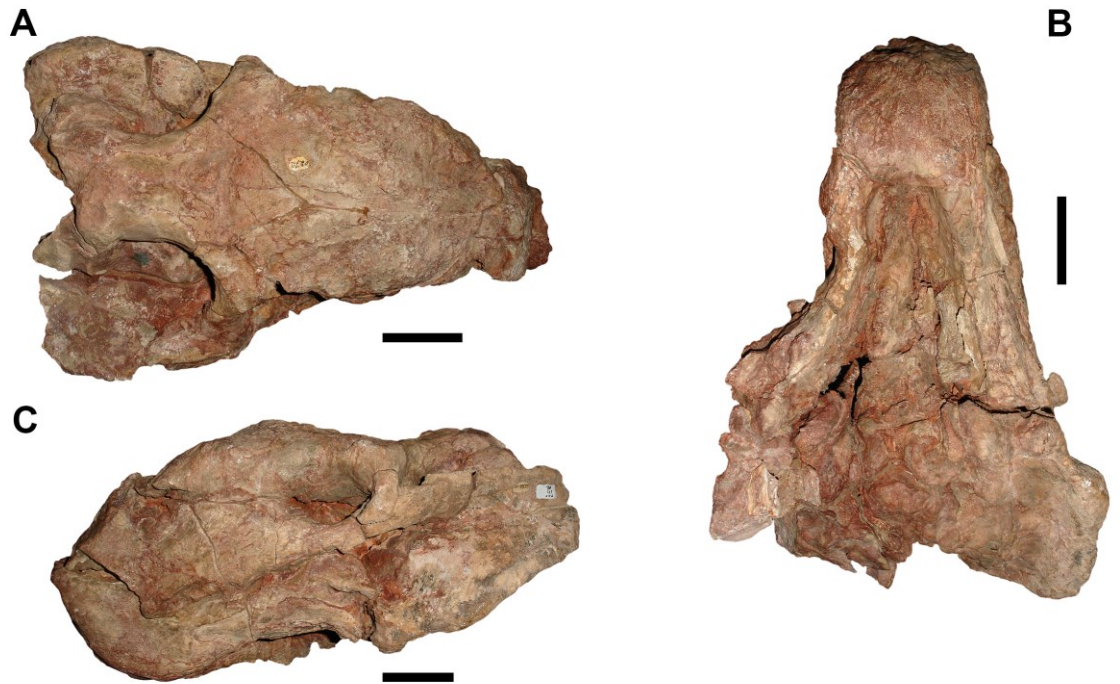


Figura 8. Holótipo de *Stahleckeria impotens* (MCP 272). Espécime em vistas dorsal (A), ventral (B) e lateral esquerda (C). Escala: 5 cm. Fotografias: cortesia de Christian Kammerer.

Outro stahleckeriídeo com ocorrência no Brasil é o gênero *Jachaleria* Bonaparte, 1971. Entre outros detalhes anatômicos, *Jachaleria* (comprimento máximo do crânio estimado em ~ 50cm) pode ser diagnosticado pela presença de um arco zigomático acentuadamente inclinado e dorsoventralmente estreito (Kammerer & Ordoñez, 2021). Duas espécies são geralmente consideradas válidas: a espécie-tipo *Jachaleria colorata* Bonaparte (1971) e a espécie referida *Jachaleria candelariensis* Araújo & Gonzaga (1980). Até o presente momento, *J. colorata* é endêmica da Argentina, enquanto *J. candelariensis* (figuras 9 e 10) é endêmica do Brasil. O holótipo de *J. colorata*, um crânio (faltando a porção anterior do rosto) e mandíbula, foi coletado na Quebrada dos Jachaleros, na Província de San Juan, Argentina. Outro espécime atribuído a essa espécie consiste em um crânio quase completo em ótimo estado de preservação, mas que ainda aguarda descrição formal (Martínez et al., 1998, Ordoñez et al., 2019, Kammerer & Ordoñez, 2021).

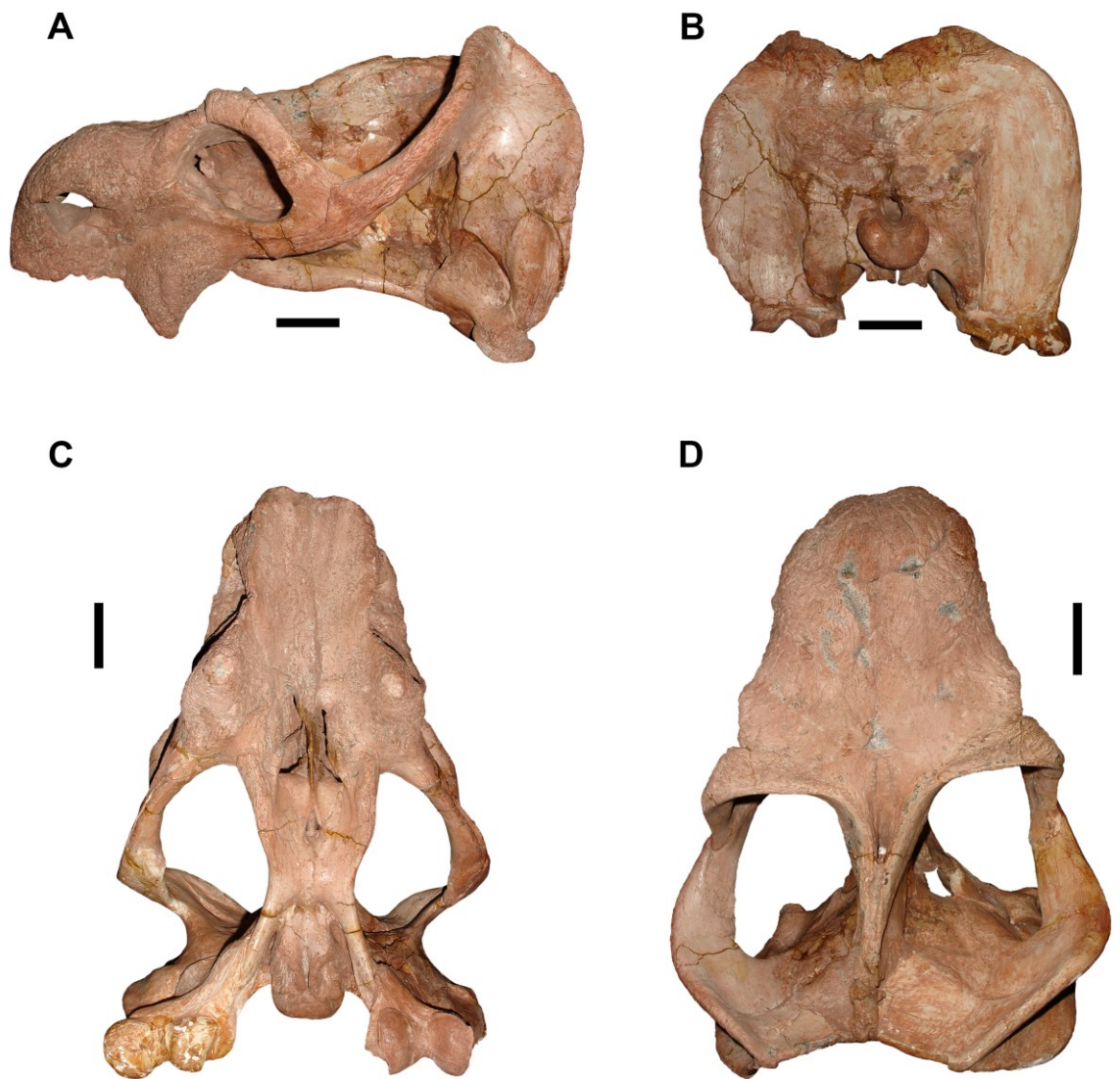


Figura 9. Crânio de *Jachaleria candelariensis* (UFRGS PV0151T). Espécime em vistas lateral esquerda (A), occipital (B), ventral (C) e dorsal (D). Escala: 5 cm. Fotografias: cortesia de Christian Kammerer.

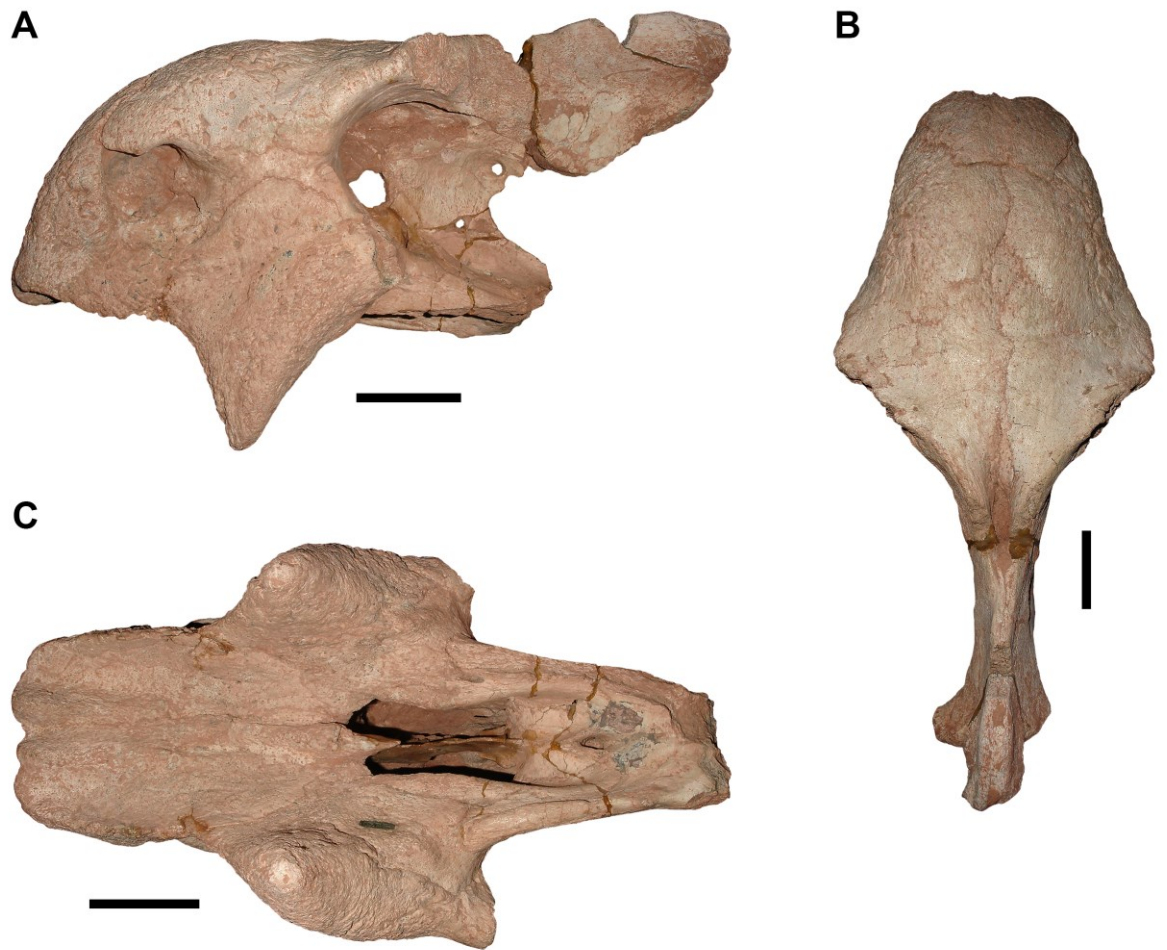


Figura 10. Outro espécime (UFRGS PV0147T) de *Jachaleria candelariensis*. Espécime em vistas lateral esquerda (A), dorsal (B) e ventral (C). Escala: 5cm. Fotografias: cortesia de Christian Kammerer.

O holótipo de *Jachaleria candelariensis*, proveniente de Candelária (RS), consiste em um crânio quase completo em excelente estado de preservação (um dos mais bem preservados materiais cranianos de kannemeyeriiformes), bem como vários elementos pós-cranianos. Numerosos espécimes coletados na localidade tipo, representando pelo menos quatro indivíduos, também foram referidos a essa espécie (Vega-Dias & Schultz, 2004, Kammerer & Ordoñez, 2021). Kammerer & Ordoñez 2021) enfatizam que, devido à natureza desses espécimes (muitos elementos pós-cranianos, pelo menos dois crânios, muitos em excelente estado de preservação), *J. candelariensis* foi alvo de diversos estudos (listados no artigo referido anteriormente) e é, portanto, um dos mais bem conhecidos dicinodontes da América do Sul. Embora muito similar a *J. colorata*, *J. candelariensis* difere desta última devido à presença do processo caniniforme ventralmente orientado, bem como pela margem dorsal

mais aguda do esquamosal na extremidade posterior do zigoma (Kammerer & Ordoñez, 2021).

O terceiro kannemeyeriiforme do triássico brasileiro é do gênero *Sangusaurus* Cox 1969, diagnosticado por nasais alongados ateroposteriormente, elementos esses que apresentam uma desenvolvida crista mediana, que posteriormente termina em uma grande protuberância disposta sobre os frontais. Esse diagnóstico, contudo, é incerto, uma vez que a espécie tipo foi erigida com base em material fragmentário, o que dificulta uma comparação apropriada com o material brasileiro (Kammerer & Ordoñez, 2021). Duas espécies são reconhecidas: *S. edentatus* (espécie tipo) e *S. parringtonii*. O material brasileiro atribuído a *Sangusaurus*, CF-120 (Figura 11), consiste em um crânio parcial (~ 45 cm de comprimento) que preserva a região orbital anterior e o rosto. O espécime foi coletado na Sanga Pascual, município de Bom Retiro, no estado do Rio Grande do Sul, como os demais dicinodontes do Triássico brasileiro até então. Foi originalmente descrito por Peruzzo & Araújo-Barberena em 1995 como um registro do gênero *Ischigualastia*, anteriormente (e atualmente) considerado restrito à Argentina. A identificação taxonômica permaneceu incerta dada a natureza fragmentária dos espécimes do gênero, até que a descrição de um crânio bem preservado por Angielczyk et al. (2018) permitiu uma melhor avaliação da morfologia. Assim, Kammerer & Ordoñez (2021) sugeriram que CF-120 e *S. parringtonii* compartilham a supramencionada diagnose. Portanto, o espécime CF-120 é considerado uma ocorrência brasileira do gênero, a primeira fora da África — os materiais até então conhecidos são provenientes da Zâmbia e Tanzânia (Kammerer & Ordoñez, 2021).

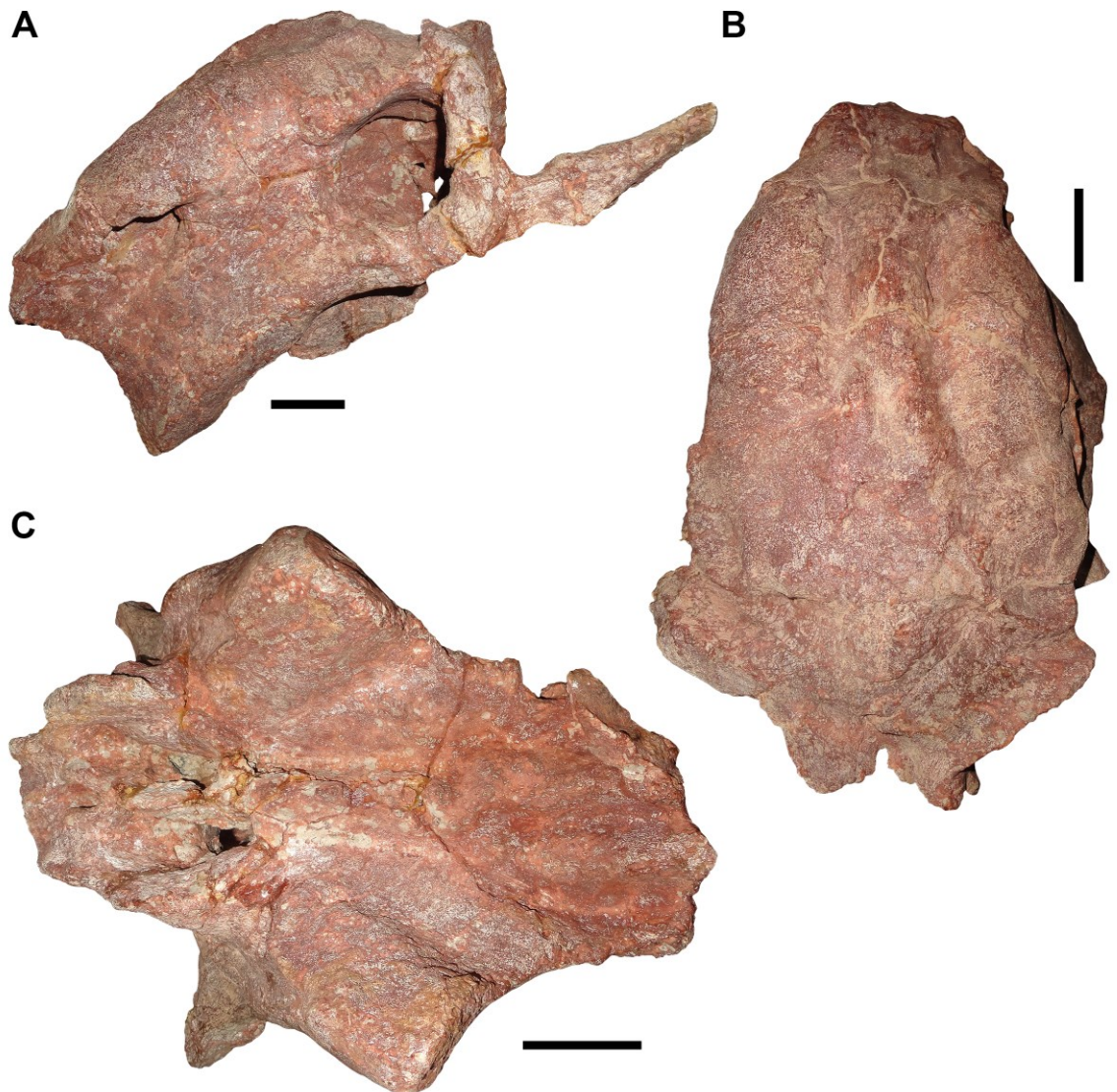


Figura 11. Crânio de *Sangusaurus* sp. (CF-120). Espécime em vistas lateral esquerda (A), dorsal (B) e ventral (C). Escala: 5 cm. Fotografias: cortesia de Christian Kammerer.

Dinodontosaurus é o quarto gênero kannemeyeriiforme conhecido para o Triássico brasileiro. Seus primeiros — de muitos — espécimes foram coletados por von Huene e colaboradores em Chiniquá, Rio Grande do Sul entre 1928 - 1929, e posteriormente atribuídos a duas espécies por von Huene (1935), *Dicynodon tener* e *Dicynodon turpior* (Morato, 2006, Maisch, 2021, Kammer & Ordoñez, 2021). Enquanto esses primeiros espécimes eram majoritariamente elementos pós-cranianos, Tupí-Caldas (1936) descreveu um o primeiro crânio substancialmente completo, erigindo um novo gênero e nova espécie: *Diodontosaurus pedroarum* (hoje *Dinodontosaurus*). Expedições posteriores, desta vez coordenadas por Llewellyn Ivor Price e Theodore White, realizadas entre 1936-1937, coletaram diversos

espécimes, entre eles MCZ VPRA-1670, com base no qual Romer (1943) descreveu o novo gênero e espécie *Dinodontosaurus oliveirai*. O desenvolvimento taxonômico posterior foi caótico, mas vale ressaltar que Cox (1968) descreveu *Dinodontosaurus brevirostris* com base em material proveniente da Formação Chañares, Argentina. Em sua revisão taxonômica recente, Kammerer & Ordoñez (2021) consideram como válidas apenas duas espécies, uma brasileira e outra argentina, *Dinodontosaurus tener* (figuras 12 e 13) e *Dinodontosaurus brevirostris*, respectivamente. Os espécimes brasileiros provêm da Supersequência Santa Maria (Schultz et al., 2020).

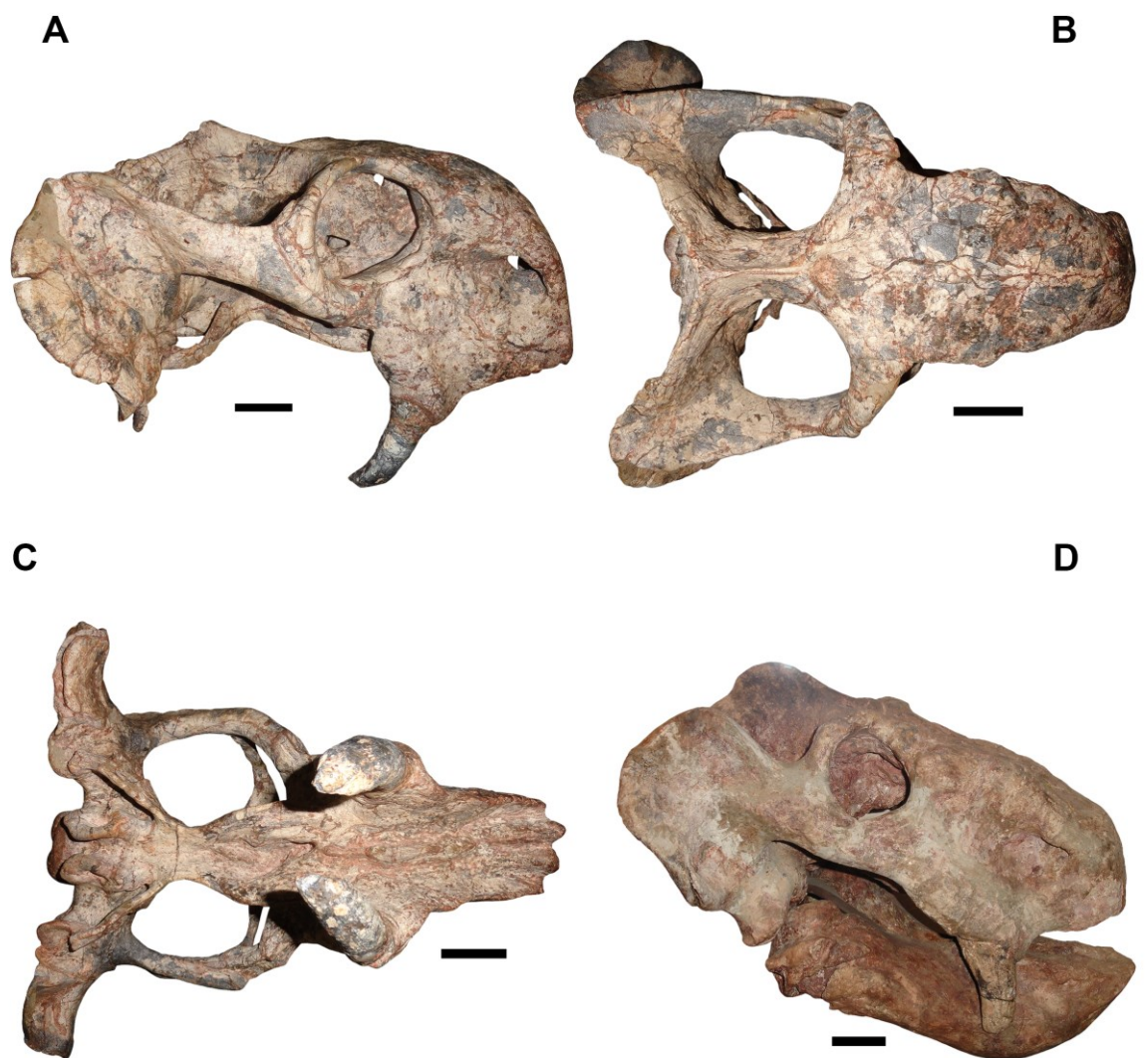


Figura 12. Crânios de *Dinodontosaurus tener*. Espécime MGB 592-126 em vistas lateral (A), dorsal (B) e ventral (C). Espécime MCZ VPRA-1670 (holótipo de

Dinodontosaurus oliveirai) em vista lateral esquerda (D). Escala: 5 cm. Fotografias: cortesia de Christian Kammerer.

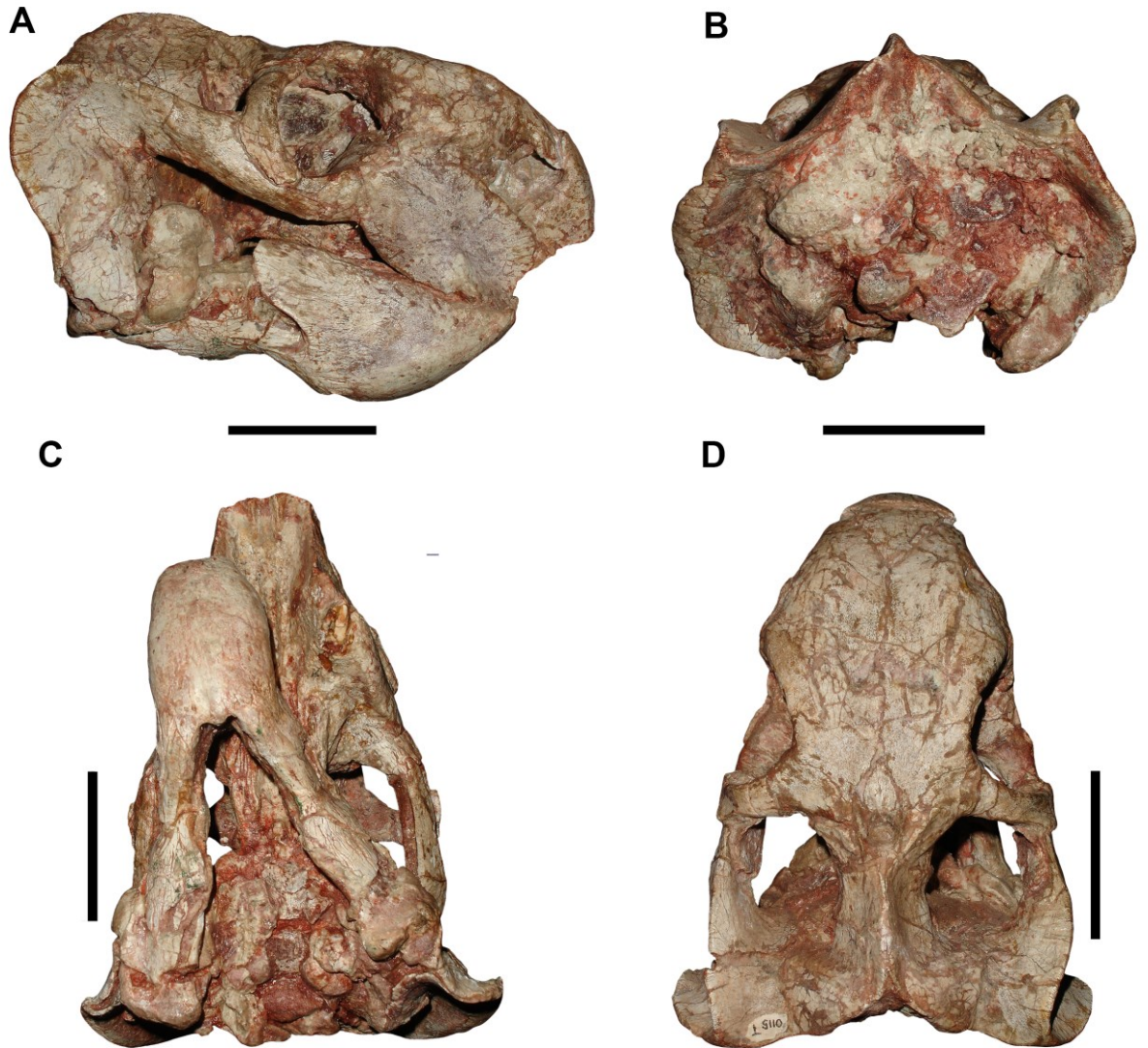


Figura 13. Outro espécime (UFRGS PV0115T) de *Dinodontosaurus tener*. Crânio em vistas lateral direita (A), occipital (B), ventral (C) e dorsal (D). Escala: 5 cm. Fotografias: cortesia de Christian Kammerer

Com um crânio medindo cerca de 40 cm de comprimento em média, *Dinodontosaurus* é diagnosticado por uma combinação de caracteres, entre eles frontais que possuem processos medianos anteriores “tab-like”, presença de um curvado e alongado processo suborbital do pós-orbital, além da presença do processo caniniforme fortemente destacado do arco zigomático (Kammerer & Ordoñez, 2021). Contrastando com a condição observada nos outros táxons brasileiros — *Stahleckeria*, *Jachaleria* e *Sangusaurus* sp. — há presença de

presas hipertrofiadas em indivíduos grandes de *Dinodontosaurus* (Vega-Dias et al., 2004, Kammerer & Ordoñez, 2021). Embora aspectos tafonômicos e ontogenéticos não devam ser ignorados (Morato et al. 2008, Ugalde et al., 2020). A espécie *D. tener* pode ser considerada diferente de *D. brevirostris* (figura 14) com base em várias características cranianas (discutidas em Kammerer & Ordoñez, 2021), como proporções da fenestra temporal e rostro (mais estreito transversalmente em *D. tener*), além da presença de uma constrição na barra intertemporal situada imediata e posteriormente ao forame pineal.

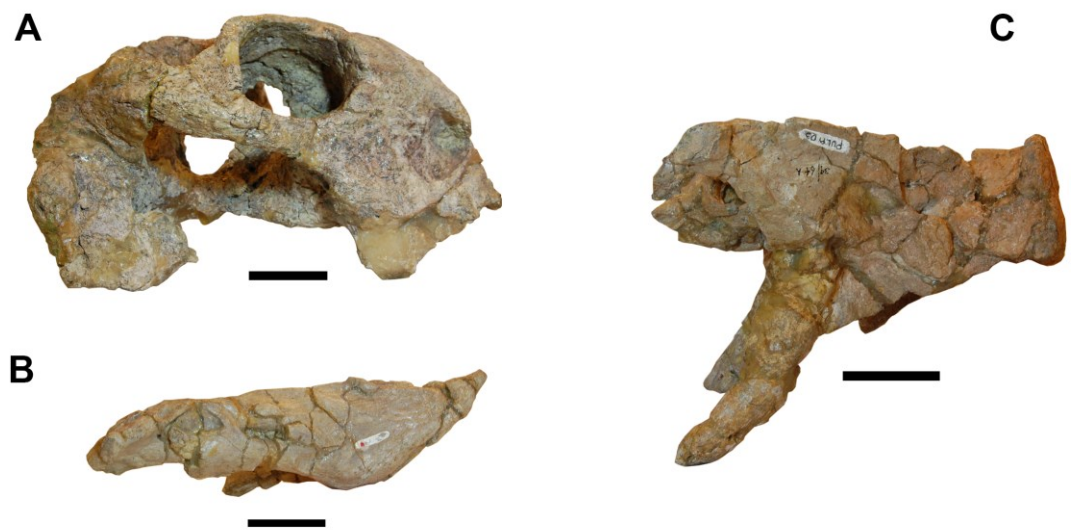


Figura 14. Espécimes de *Dinodontosaurus brevirostris*. A, holótipo (UNLaR 15) de *D. brevirostris* em vista lateral direita; B: vista lateral direita do espécime UNLaR 03, uma mandíbula; C: vista lateral direita de um rostro parcial, também espécime UNLaR 03. Escala: 5 cm. Fotografias: cortesia de Juan Escobar.

7. Considerações paleobiológicas sobre os dicinodontes brasileiros

De forma geral, os dicinodontes são herbívoros, como sugere, por exemplo, a presença de um “bico” queratinoso, inferido com base na presença de forames que se distribuem na região rostral (Jasinoski & Chinsamy-Turan, 2012), bem como uma série de adaptações cranianas e mandibulares para herbivoria. Os dicinodontes brasileiros não destoavam de tal regra, demonstrando claras adaptações para a herbivoria. Quanto ao porte dos dicinodontes brasileiros, apenas *Rastodon* é classificado como de pequeno porte. *Endothiodon*, *Sangusaurus* e *Dinodontosaurus* são classificados como de médio a grande porte. *Jachaleria* e *Stahleckeria*, por sua vez, são considerados de grande porte (Kammerer & Ordoñez, 2021).

A seguir, discutimos o que há de apresentado na literatura quanto às especificidades de cada gênero brasileiro.

O pequeno dicinodonte *Rastodon procurvidens* (figura 15) exibe um par de pequenas presas curvadas para frente (i.e., procurvas), que poderiam ter sido utilizadas na alimentação, já que, durante o movimento propalinal, a face labial das presas provavelmente fazia contato com a mandíbula (Boos et al., 2016). Simão-Oliveira et al. (2020) estudou a morfologia endocraniana de *R. procurvidens*, também estimando a massa corporal dessa táxon, cerca de 1.9 quilogramas. De maneira geral, a morfologia endocraniana é consistente com um encéfalo sobretudo dedicado ao refinamento mecânico e movimento. Segundo Simão-Oliveira et al. (2020), o corpo pineal compunha fração considerável do volume do mesencéfalo de *R. procurvidens*. Em vida, tal estrutura abrigaria a glândula pineal e o olho parietal, com esse último funcionando como órgão fotorreceptor, auxiliando o animal a identificar a variação de luminosidade do ambiente. Além disso, um olho pineal bem desenvolvido é sugestivo de capacidades termorreguladoras melhoradas, de tal forma que podemos considerar que a fisiologia de *Rastodon procurvidens* respondia de forma eficiente às variações na temperatura e clima (Simão-Oliveira et al., 2020). Sem destoar dos dicinodontes a ele mais relacionados, *Rastodon procurvidens* exibe baixo grau de encefalização, conforme duas métricas investigadas por Simão-Oliveira et al. (2020). Adicionalmente, nesse táxon, a morfologia da orelha interna, relativamente pequena para um dicinodonte, é consistente com a interpretação de que se trata de um animal com destreza para realizar movimentos verticais com a cabeça, mas não tanto para movimentação horizontal, numa condição similar aos animais fossoriais (Simão-Oliveira et al., 2020). Além disso, a orientação da orelha interna sugere que a cabeça era levemente posicionada para baixo em vida. Benoit et al. (2018) haviam sugerido que os recessos maxilares comprimidos dos dicinodontes são um reflexo do super-desenvolvimento das presas, e que o alargamento desses recessos em diversos táxons está associado à perda das presas e desenvolvimento dos processos caniniformes (e.g., bidentálios). Em *R. procurvidens* as presas são pequenas e os recessos são bem desenvolvidos, descomprimidos, reforçando o padrão descrito pelo referido trabalho, como ressalta Simão-Oliveira et al. (2020).



Figura 15. Reconstrução artística do dicinodonte *Rastodon procurvidens*. Artista: Voltaire Dutra Paes Neto.

Entre os dicinodontes, *Endothiodon* é particularmente interessante, uma vez que apresenta múltiplas fileiras de dentes, quando a maioria dos dicinodontes têm dentição reduzida (Olroyd et al., 2021). Por sinal, sugere-se que no gênero *Endothiodon* as restrições impostas pela evolução de adaptações ao movimento propalinal tenham sido quebradas, uma vez que esses dicinodontes seriam capazes de realizar movimentos transversais das arcadas (Cox & Angielczyk, 2015). Debruçando-se sobre a evolução da condição observada no gênero, Olroyd et al. (2021) concluíram que: as múltiplas fileiras de dentes desenvolvem-se devido a migração labial dos dentes e seus alvéolos, uma condição única entre tetrápodes (uma conclusão que se aplica pelo menos a *E. bathystoma*). Adicionalmente, fileiras de dentes são menos comuns na arcada dentária superior do que na inferior, devido a uma menor migração labial na primeira se comparada à segunda. Por fim, *Endothiodon* exhibe fileiras adicionais de dentes no dentário, situados distalmente, e que serviam provavelmente à função de fazer contato contínuo entre as almofadas palatinas e os dentes mandibulares durante o movimento postero-lateral de mastigação. *Endothiodon* também era único entre os amniotas, extintos ou viventes, na conformação morfológica da região occipital, quadrado, mandíbula e porção anterior do palato, o que talvez permita inferir que tratava-se de um herbívoro bastante especializado, cuja alimentação baseava-se em uma limitada variedade de matéria vegetal (Cox & Angielczyk, 2015). Outra contribuição importante para o entendimento do gênero *Endothiodon* avaliou a anatomia do labirinto ósseo e fez estimativas da massa corporal para o gênero. Nesse estudo, Araújo et al. (2018) notam que *Endothiodon cf. bathystoma* exhibe canais semicirculares de excentricidade elevada e quase ortogonais, conformação consistente com especialização para movimentos rápidos com a cabeça, comuns ao comportamento de forrageio e processamento de alimentação. Adicionalmente, Araújo et al. (2018) estimaram a massa dos espécimes estudados (três ao todo) entre 116 a 182 quilogramas. Uma vez que *Endothiodon* é abundante nos depósitos Permianos de Moçambique, Araújo et al. (2018)

sugerem que eles seriam os equivalentes paleozóicos dos atuais grandes mamíferos pastadores africanos.

Morato (2006) fez uma série de contribuições importantes para a compreensão morfofuncional do gênero *Dinodontosaurus*. Nesse gênero, como para outros dicinodontes, o corte do alimento seria realizado entre o limite anterior do processo caniniforme e o dentário, quando do movimento de retração da mandíbula. Morato (2006) observa, ainda, que possivelmente o alimento seria triturado por meio da oposição contra o palato. A conformação das margens anteriores das arcadas é arranjada de tal forma que o bico poderia realizar uma função de tesoura. Dada a corpulência de *Dinodontosaurus*, bem como a conformação da musculatura e a robustez da mandíbula, é provável que esses animais se alimentassem de matéria vegetal mais dura. Morato (2006) ressalta, entretanto, que os filhotes talvez se alimentassem de matéria vegetal menos rígida, dado a performance reduzida de sua musculatura em comparação aos adultos, e ainda especula que talvez os progenitores fornecessem alimento pré-mastigado.

Adicionalmente, Morato (2006) também investigou a função das presas caniniformes em *Dinodontosaurus*. O autor concluiu que as presas têm caráter de ornamentação, tendo em vista que as análises morfofuncionais realizadas por ele sugerem que os *Dinodontosaurus* não poderiam utilizar suas presas para alimentação ou defesa, devido à impossibilidade de utilizá-las com a mandíbula aberta. Outra revelação importante diz respeito ao teste de uma hipótese proposta por Cruickshank (1978), segundo a qual dicinodontes poderiam ser bípedes facultativos, análogos às preguiças terrícolas. Entretanto, Morato (2006) e Morato et al. (2008) rejeitaram essa hipótese (pelo menos quanto ao gênero *Dinodontosaurus*), pois a morfologia geral, localização do centro de massa, bem como indicadores de habilidades atléticas, refutam a analogia com as preguiças terrícolas, sendo compatíveis com um animal quadrúpede.

Morato (2006) também estimou, com base em silhuetas tridimensionais geradas por computador, que os adultos de *Dinodontosaurus* poderiam atingir 300 Kg, e seriam animais ramoneadores não-seletivos, uma vez que os indivíduos do gênero exibem rostro relativamente largo e um occiput reto, sugestivo de animais que forrageiam vegetação à altura da cabeça. No diz respeito à postura, os membros anteriores se dispunham conforme a condição plesiomórfica (abduzida), enquanto os posteriores se adequavam a uma condição derivada, aduzidos (Morato, 2006). Essa condição provavelmente se aplica aos outros táxons do Triássico brasileiro (Francischini, 2014). Finalmente, ainda há sugestão de comportamento gregário para o gênero *Dinodontosaurus*. Ugalde et al. (2018) reportaram fósseis em

associação de pelo menos seis indivíduos juvenis atribuíveis ao referido gênero *Dinodontosaurus*. Após considerações tafonômicas pertinentes (e.g., aglomeração por transporte), Ugalde et al. (2018) sugerem que o registro é consistente com juvenis em associação, que morreram devido abandono, nutrição insuficiente ou doenças, fortemente sugerindo comportamento gregário em *Dinodontosaurus*.

Francischini (2014) levanta uma série de informações importantes sobre o gênero *Jachaleria* (figura 16). Surkov e Benton (2008) sugeriram, com base na proporcionalidade entre largura e altura do occiput, que *Jachaleria* seria um ramoneador, talvez habitante de ambientes fechados (e.g., florestas). Adicionalmente, Morato et al. (2007) ressaltam que, dado sua mandíbula alongada e mais baixa (em comparação com *Dinodontosaurus* e *Stahleckeria*), os *Jachaleria* se alimentariam de matéria vegetal mais macia do que os outros dois gênero recém mencionados. Assim como *Stahleckeria* e *Sangusaurus*, *Jachaleria* é um gênero de animais edêntulos. Francischini (2014) sugere que os processos caniniformes presentes nesses táxons pudessem estar coberto por material queratinoso, e portanto poderiam desempenhar um papel ecológico similar ao das presas, seja ele qual for. O autor ainda informa que o palato secundário de *Jachaleira candelariensis* é bastante ossificado e rugosidades em sua superfície indicam a presença de uma cobertura queratinosa, contra a qual o material vegetal seria pressionado e processado em partículas menores.



Figura 16. Reconstrução artística do dicinodonte *Jachaleria*. Artista: Voltaire Dutra Paes Neto.

Angielczyk et al. (2018) estudaram a morfologia funcional e sistema de alimentação do gênero *Sangusaurus* (figura 17) com base em espécimes atribuídos à espécie *Sangusaurus parringtonii*. Comparado à maioria dos dicinodontes, *S. parringtonii* tinha uma mordida relativamente poderosa, como sugere o rostro desenvolvido e alto, bem como o occiput transversalmente alargado. A mandíbula também exibe adaptações no sentido de resistir ao forte estresse mecânico gerado pela mordida. Das pré-maxilas, dentários e maxilas há uma série de proeminentes e profundas rugosidades, provavelmente resultante do remodelamento ósseo sob a ranfoteca, talvez induzido pela forças consideráveis atuantes durante o processo de alimentação. No palato secundário e ao longo das margens interiores do bico, há elevações que provavelmente eram cobertas pela ranfoteca e seriam usadas para cortar material vegetal através do movimento vertical entre as arcadas, com uma leve componente palinal. Adicionalmente, Angielczyk et al. (2018) discutem que a cavidade oral de *S. parringtonii* é expandida transversalmente, algo que seria ainda mais exagerado graças à cobertura queratinosa, sugerindo possível dissipação das forças de mastigação em uma componente de movimento transversal. Os autores argumentam, então, que esse sistema morfofuncional único presente em *Sangusaurus* representa uma forma alternativa de explorar a vegetação triássica

subsequente ao evento de extinção P-Tr. As conclusões gerais de Angielczyk et al. (2018) talvez se apliquem ao gênero *Sangusaurus*, e portanto ao *Sangusaurus* sp. brasileiro, mas claro que especificidades poderiam existir.



Figura 17. Reconstrução artística do dicinodonte *Sangusaurus*. Artista: Voltaire Dutra Paes Neto.

Quando comparado aos outros três gêneros com ocorrência no Brasil, *Stahleckeria* (figura 18) tem sido menor foco de estudos. No que se refere à sua alimentação, provavelmente forrageava matéria vegetal mais rígida, como *Dinodontosaurus* (Francischini, 2014). Um aspecto interessante sobre *Stahleckeria* é que desde sua descrição por Von Huene (1935), tem-se notado aspectos paleopatológicos. Vega & Maisch (2013) discutiram as possíveis patologias observadas em *Stahleckeria*. Estudando um esqueleto composto, os autores identificaram na escápula uma lesão consistente com um cisto de inclusão epidermal ou que pode ter sido gerada por avulsão muscular. Na porção distal do úmero e do fêmur do mesmo espécime, irregularidades, rugosidades e protuberâncias poderiam ter sido causadas por doença hidática. Ainda sobre o úmero, é possível que as lesões tenham resultado de avulsão muscular. A lesão distal no fêmur também é consistente com osteomielite, o mesmo sendo sugerido para lesões na porção proximal da tíbia. Infecções fúngicas também poderiam ter sido responsáveis por algumas dessas lesões nos mencionados elementos apendiculares.



Figura 18. Reconstrução artística do dicinodonte *Stahleckeria*. Artista: Voltaire Dutra Paes Neto.

8. Conclusões e perspectivas futuras

Os dicinodontes foram importantes componentes das faunas permianas e triássicas, tendo evoluído considerável diversidade e disparidade morfológica, embora mantendo uma arquitetura comum adaptada para a herbivoria. Embora os dicinodontes triássicos brasileiros sejam conhecidos há bastante tempo, os registros permianos são relativamente recentes. A paleontologia de dicinodontes brasileiros ainda tem muito a realizar, certamente. A seguir, exemplificamos alguns caminhos que podem ser tomados.

Em primeiro lugar, há o fato de que o esqueleto pós-craniano de *Rastodon procurvidens* aguarda descrição. É particularmente importante que a descrição seja realizada. Se *Rastodon* é de fato um emydopoideo basal como tem sido recentemente favorecido (Macungo et al., 2022), seu esqueleto como um todo se torna muito mais relevante para entender a partir de qual plano corporal básico evoluíram táxons especializados como os cistecephalídeos. Apesar de suas autapomorfias, o crânio de *Rastodon* é bastante generalizado para os padrões dicinodontes. Será que o esqueleto pós-craniano seguirá o mesmo padrão? É uma pergunta que precisa ser respondida.

Outra linha investigativa ainda envolve o dicinodonte *Rastodon procurvidens*. Dado que a posição filogenética de *Rastodon* tem implicações evolutivas importantes para a origem

de Bidentalía (Boos et al., 2016), como já discutimos aqui, é preciso buscar mais sinas filogenéticos que possam ajudar a ter mais precisão no posicionamento filogenético do táxon, ou seja, a busca por eventuais sinapomorfias. O uso de tomografia computadorizada seria de grande ajuda, uma vez que a região palatal e occipital contém caracteres informativos (Kammerer & Ordoñez, 2021), que são facilmente acessados externamente, ou até mesmo são impossíveis de visualizar, dada a oclusão da mandíbula contra o palato. Enquanto escrevemos, há um estudo sendo desenvolvido justamente nesse sentido (Da Silva et al., in prep.).

Adicionalmente, Araújo et al. (2022) chamaram atenção para uma avaliação mais sistemática da pila antótica em dicinodontes. Devido sua fragilidade e posição dentro do basicrânio, ela tem sido pouco explorada na literatura. Como ressaltam Araújo et al., a pila antótica tem função, em alguns lagartos e arcossauros, como sítio de ancoragem para músculos que auxiliam na movimentação dos olhos. Portanto, estudar a pila antótica é investigar a função oculomotora. Particularmente interessante é a sugestão de Surkov & Benton (2004) de que dicinodontes do Triássico não possuíam pila antótica ossificada. Com o emprego de tomografia computadorizada, seria possível avaliar se esse é ou não o caso. Táxons brasileiros do triássico poderiam fornecer o material de base para uma avaliação inicial. O ideal, contudo, é uma grande amostragem, contendo o maior número de táxons possível, já que variação intraespecífica pode estar presente.

A paleontologia de dicinodontes brasileiros ainda pode contribuir de outras maneiras. Por exemplo, persiste o enigma da origem dos bidentálios. Eles tiveram sua origem no continente africano, ou teriam surgido em outro lugar e só então migrado para lá? Dado que a origem dos bidentálios provavelmente se deu no Guadalupiano (Kammerer & Ordoñez, 2021) e que no Brasil a Formação Rio do Rasto tem depósitos dessa época, a prospecção e coleta nesses depósitos pode, eventualmente, acabar revelando um bidentálio basal Guadalupiano fora do continente africano, como se pensava que fosse o caso de *Rastodon procurvidens* (Boos et al., 2016).

Adicionalmente, os esforços de coleta em depósitos Permianos do Brasil podem acabar revelando uma diversidade até então escondida. Os únicos registros brasileiros até agora são de um endotiodonte (*Endothidon*) e um emydopoideo (*Rastodon*), mas é bastante plausível que também existiram aqui membros de outras linhagens de dicinodontes. Dada a relação que se faz entre a fauna da Formação Rio do Rasto e a Biozona *Tapinocephalus* do Karoo (Kammerer & Ordoñez, 2021), não seria surpresa se fossem coletados outros emydopoideos, pylaecephalideos e dicinodontes basais (Day & Rubidge, 2020). Aliás, isso talvez resultasse na diminuição da diferença no número de ocorrências de dicinodontes que

observamos quando comparamos as faunas permianas e triássicas brasileiras, pois essa última têm pelo menos o dobro de ocorrências de gêneros da primeira, sem falar na prolífico número de espécimes triássicos.

Embora haja a possibilidade de que de fato os dicinodontes eram pouco numerosos aqui durante o permiano, ou que simplesmente o registro fóssil tenha sido pouco fidedigno ao registrar a diversidade pretérita, vale a pena reforçar os esforços de coleta (sempre com muita atenção à estratigrafia!) em depósitos permiano, pois pode ser o caso de que haja toda uma riqueza de dicinodontes ainda por ser descoberta.

9. Agradecimentos

João Lucas da Silva agradece à CAPES pelo financiamento, a Christian Kammerer, Alessandra Boos, Agustín Martinelli e Juan Escobar, pelas imagens gentilmente cedidas, bem como a Voltaire Dutra Paes Neto e o Museu de Candelária pelas reconstruções artísticas cedidas.

10. Referências

- Abdala, F., Marsicano, C. A., Smith, R. M., & Swart, R. (2013). Strengthening western gondwanan correlations: a brazilian dicynodont (Synapsida, Anomodontia) in the middle triassic of Namibia. *Gondwana Research*, 23(3), 1151-1162. doi.org/10.1016/j.gr.2012.07.011
- Angielczyk, K. D. (2007). New specimens of the Tanzanian dicynodont “Cryptocynodon” parringtoni von Huene, 1942 (Therapsida, Anomodontia), with an expanded analysis of Permian dicynodont phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27(1), 116-131. [doi.org/10.1671/0272-4634\(2007\)27\[116:NSOTTD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2007)27[116:NSOTTD]2.0.CO;2)
- Angielczyk, K. D., & Kammerer, C. F. (2017). The cranial morphology, phylogenetic position and biogeography of the upper Permian dicynodont *Compsodon helmoedi* van Hoepen (Therapsida, Anomodontia). *Papers in Palaeontology*, 3(4), 513-545. doi.org/10.1002/spp2.1087
- Angielczyk, K. D., & Kammerer, C. F. (2017). The cranial morphology, phylogenetic position and biogeography of the upper Permian dicynodont *Compsodon helmoedi* van Hoepen (Therapsida, Anomodontia). *Papers in Palaeontology*, 3(4), 513-545. doi.org/10.1002/spp2.1087
- Angielczyk, K. D., & Kurkin, A. A. (2003). Phylogenetic analysis of Russian Permian dicynodonts (Therapsida: Anomodontia): implications for Permian biostratigraphy and

Pangaeian biogeography. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 139(2), 157-212.

doi.org/10.1046/j.1096-3642.2003.00081.x

Angielczyk, K. D., & Rubidge, B. S. (2010). A new pylaecephalid dicynodont (Therapsida, Anomodontia) from the Tapinocephalus assemblage zone, Karoo basin, Middle Permian of South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(5), 1396-1409.

doi.org/10.1080/02724634.2010.501447

Angielczyk, K. D., & Rubidge, B. S. (2010). A new pylaecephalid dicynodont (Therapsida, Anomodontia) from the Tapinocephalus assemblage zone, Karoo basin, Middle Permian of South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(5), 1396-1409.

doi.org/10.1080/02724634.2010.501447

Angielczyk, K. D., & Rubidge, B. S. (2013). Skeletal morphology, phylogenetic relationships and stratigraphic range of *Eosimops newtoni* Broom, 1921, a pylaecephalid dicynodont (Therapsida, Anomodontia) from the Middle Permian of South Africa. *Journal of Systematic Palaeontology*, 11(2), 191-231. doi.org/10.1080/14772019.2011.623723

doi.org/10.1080/14772019.2011.623723

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.org/10.1671/0272-4634\(2008\)28\[788:DFOADT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2008)28[788:DFOADT]2.0.CO;2)

Angielczyk, K. D., Hancox, P. J., & Nabavizadeh, A. (2017). A redescription of the Triassic kannemeyeriiform dicynodont *Sangusaurus* (Therapsida, Anomodontia), with an analysis of its feeding system. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 37(sup1), 189-227.

doi.org/10.1080/02724634.2017.1395885

Angielczyk, K. D., Huertas, S., Smith, R. M., Tabor, N. J., Sidor, C. A., Steyer, J. S., ... & Gostling, N. J. (2014). New dicynodonts (Therapsida, Anomodontia) and updated tetrapod stratigraphy of the Permian Ruhuhu Formation (Songea Group, Ruhuhu Basin) of southern Tanzania. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34(6), 1408-1426.

doi.org/10.1080/02724634.2014.880448

Angielczyk, K. D., Liu, J., & Yang, W. (2021). A redescription of *Kunpania scopulosa*, a bidentallic dicynodont (Therapsida, Anomodontia) from the? Guadalupian of northwestern China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 41(1), e1922428.

doi.org/10.1080/02724634.2021.1922428

Angielczyk, K. D., Rubidge, B. S., Day, M. O., & Lin, F. (2016). A reevaluation of *Brachyprosopus broomi* and *Chelydontops altidentalis*, dicynodonts (Therapsida, Anomodontia) from the middle Permian Tapinocephalus Assemblage Zone of the Karoo

Basin, South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 36(2), e1078342.

doi.org/10.1080/02724634.2016.1078342

Angielczyk, K. D., Sidor, C. A., Nesbitt, S. J., Smith, R. M., & Tsuji, L. 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.

doi.org/10.1671/039.029.0427

Araújo, D. C., & Gonzaga, T. D. (1980). Uma nova espécie de *Jachaleria* (Therapsida, Dicynodontia) do Triássico do Brasil. In *Actas del II Congreso Argentino de Paleontología y Biostratigrafía/I Congreso Latinoamericano de Paleontología* (Vol. 1, pp. 159-174).

Araújo, R., Fernandez, V., Rabbitt, R. D., Ekdale, E. G., Antunes, M. T., Castanhinha, R., ... & Martins, R. M. (2018). *Endothiodon* cf. *bathystoma* (Synapsida: Dicynodontia) bony labyrinth anatomy, variation and body mass estimates. *PLoS one*, 13(3), e0189883.

doi.org/10.1371/journal.pone.0189883

Araújo, R., Macungo, Z., Fernandez, 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*, 196, 104726.

doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2022.104726

Araújo, R., Macungo, Z., Fernandez, 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*, 196, 104726.

doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2022.104726

Benoit, J., Abdala, F., Manger, P. R., & Rubidge, B. S. (2016). The sixth sense in mammalian forerunners: Variability of the parietal foramen and the evolution of the pineal eye in South African Permo-Triassic eutheriodont therapsids. *Acta Palaeontologica Polonica*, 61(4), 777-789. doi.org/10.4202/app.00219.2015

Benoit, J., Angielczyk, K. D., Miyamae, J. A., Manger, P., Fernandez, V., & Rubidge, B. (2018). Evolution of facial innervation in anomodont therapsids (Synapsida): Insights from X-ray computerized microtomography. *Journal of morphology*, 279(5), 673-701.

doi.org/10.1002/jmor.20804

Bonaparte, J. F. (1971). Annotated list of the South American Triassic tetrapods.

In *Proceedings and Papers of the 2 Gondwana Symposium* (pp. 665-682).

Boos, A. D. S., Kammerer, C. F., Schultz, C. L., & Neto, V. P. (2015). A tapinocephalid dinocephalian (Synapsida, Therapsida) from the Rio do Rasto Formation (Paraná Basin,

Brazil): taxonomic, ontogenetic and biostratigraphic considerations. *Journal of South American Earth Sciences*, 63, 375-384. doi.org/10.1016/j.jsames.2015.09.003

Boos, A. D. S., Kammerer, C. F., Schultz, C. L., & Neto, V. P. (2015). A tapinocephalid dinocephalian (Synapsida, Therapsida) from the Rio do Rasto Formation (Paraná Basin, Brazil): taxonomic, ontogenetic and biostratigraphic considerations. *Journal of South American Earth Sciences*, 63, 375-384. doi.org/10.1016/j.jsames.2015.09.003

Boos, A. D., Kammerer, C. F., Schultz, C. L., Soares, M. B., & Ilha, A. L. (2016). A new dicynodont (Therapsida: Anomodontia) from the Permian of southern Brazil and its implications for bidentalians origins. *PLoS One*, 11(5), e0155000. doi.org/10.1371/journal.pone.0155000

Boos, A. D., Schultz, C. L., Vega, C. S., & Aumond, J. J. (2013). On the presence of the Late Permian dicynodont *Endothiodon* in Brazil. *Palaeontology*, 56(4), 837-848. doi.org/10.1111/pala.12020

Botha, J., & Angielczyk, K. D. (2007). An integrative approach to distinguishing the Late Permian dicynodont species *Oudenodon bainii* and *Tropidostoma microtrema* (Therapsida: Anomodontia). *Palaeontology*, 50(5), 1175-1209. doi.org/10.1111/j.1475-4983.2007.00697.x

Broom, R. (1903). On the classification of the theriodonts and their allies. *Report of the South African Association for the Advancement of Science*, 1, 286-295.

Broom, R. (1912, December). On some new fossil reptiles from the Permian and Triassic beds of South Africa. In *Proceedings of the Zoological Society of London* (Vol. 82, No. 4, pp. 859-876). Oxford, UK: Blackwell Publishing Ltd.

Broom, R. (1923, December). 34. On the Structure of the Skull in the Carnivorous Dinocephalian Reptiles. In *Proceedings of the Zoological Society of London* (Vol. 93, No. 4, pp. 661-684). Oxford, UK: Blackwell Publishing Ltd.

Broom, R. (1938). On two new anomodont genera. *Annals of the Transvaal Museum*, 19(2), 247-250.

Broom, R. (1940). On some new genera and species of fossil reptiles from the Karroo beds of Graaff-Reinet. *Annals of the Transvaal Museum*, 20, 157-192.

Broom, R. (1947). A Contribution to our Knowledge of the Vertebrates of the Karroo Beds of South Africa. *Earth and Environmental Science Transactions of The Royal Society of Edinburgh*, 61(2), 577-629. doi.org/10.1017/S0080456800004865

Castanhinha, R., Araujo, R., Junior, L. C., Angielczyk, K. D., Martins, G. G., Martins, R. M., ... & Wilde, F. (2013). Bringing dicynodonts back to life: paleobiology and anatomy of a new

emydopoid genus from the Upper Permian of Mozambique. *PLoS One*, 8(12), e80974.

doi.org/10.1371/journal.pone.0080974

CB, C. (1969). Two new dicynodonts from the Triassic Ntawere Formation, Zambia. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology*, 17, 255-294.

Chinsamy, A., & Rubidge, B. S. (1993). Dicynodont (Therapsida) bone histology: phylogenetic and physiological implications. *Palaeontologia africana*, 30, 97-102.

Cisneros, J. C., Abdala, F., Atayman-Güven, S., Rubidge, B. S., Şengör, A. C., & Schultz, C.

L. (2012). Carnivorous dinocephalian from the Middle Permian of Brazil and tetrapod

dispersal in Pangaea. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(5), 1584-1588.

doi.org/10.1073/pnas.111597510

Cluver, M. A. (1974). The skull and mandible of a new cistecephalid dicynodont. *Annals of the South African Museum*, 64, 137-155.

Cluver, M. A., & GM, K. (1983). A reassessment of the relationships of Permian Dicynodontia (Reptilia, Therapsida) and a new classification of dicynodonts.

Cluver, M. A., & GM, K. (1983). A reassessment of the relationships of Permian Dicynodontia (Reptilia, Therapsida) and a new classification of dicynodonts.

Cluver, M. A., & Hotton, N. III. (1981). The genera Dicynodon and Diictodon and their bearing on the classification of the Dicynodontia (Reptilia, Therapsida). *Annals of the South African Museum*, 83, 99-146.

Cluver, M.A. (1978). The skeleton of the mammal-like reptile *Cistecephalus* with evidence for a fossorial mode of life. *Annals of the South African Museum*, 76, 213-246.

Cope, E. D. (1871). *On the Homologies of Some of the Cranial Bones of the Reptilia: And on the Systematic Arrangement of the Class*. J. Lovering.

Cox, C. B. (1959). On the anatomy of a new dicynodont genus with evidence of the position of the tympanum. In *Proceedings of the Zoological Society of London* (Vol. 132, No. 3, pp. 321-367). Oxford, UK: Blackwell Publishing Ltd.

Cox, C. B. (1972). A new digging dicynodont from the Upper Permian of Tanzania. *Studies in Vertebrate Evolution.*, 173-189.

Cox, C. B., & Angielczyk, K. D. (2015). A new endothiodont dicynodont (Therapsida, Anomodontia) from the Permian Ruhuhu Formation (Songea Group) of Tanzania and its feeding system. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35(4), e935388.

doi.org/10.1080/02724634.2014.935388

Cruickshank, A. R. I. (1978). Feeding adaptations in Triassic dicynodonts. *Palaeontologia africana*, 21, 121-132.

- Day, M. O., & Rubidge, B. S. (2020). Biostratigraphy of the Tapinocephalus assemblage zone (Beaufort group, Karoo Supergroup), South Africa. *South African Journal of Geology* 2020, 123(2), 149-164. doi.org/10.25131/sajg.123.0012
- Day, M. O., & Smith, R. M. H. (2020). Biostratigraphy of the Endothiodon Assemblage Zone (Beaufort Group, Karoo Supergroup), South Africa. *South African Journal of Geology* 2020, 123(2), 165-180. doi.org/10.25131/sajg.123.0011
- de Simão-Oliveira, D., Kerber, L., & L Pinheiro, F. (2020). Endocranial morphology of the Brazilian Permian dicynodont Rastodon procurvidens (Therapsida: anomodontia). *Journal of Anatomy*, 236(3), 384-397. doi.org/10.1111/joa.13107
- Dias, E. V., Silva, S. D. D., & Schultz, C. L. (2020). A new short-snouted rhinesuchid from the Permian of southern Brazil. *Revista brasileira de paleontologia. Vol. 23, no. 2 (Apr./Jun. 2020), p. 98-122.*
- Dias-da-Silva, S. (2012). Middle–Late Permian tetrapods from the Rio do Rasto Formation, southern Brazil: A biostratigraphic reassessment. *Lethaia*, 45(1), 109-120. doi.org/10.1111/j.1502-3931.2011.00263.x
- Francischini Filho, H. R. (2014). Paleobiologia de Jachalera Candelariensis Araújo & Gonzaga, 1980 e comentários sobre a termorregulação em dicynodontia.
- Fröbisch, J. (2007). The cranial anatomy of Kombuisia frerensis Hotton (Synapsida, Dicynodontia) and a new phylogeny of anomodont therapsids. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 150(1), 117-144. doi.org/10.1111/j.1096-3642.2007.00285.x
- Fröbisch, J. (2009). Composition and similarity of global anomodont-bearing tetrapod faunas. *Earth-Science Reviews*, 95(3-4), 119-157. doi.org/10.1016/j.earscirev.2009.04.001
- Fröbisch, J., & Reisz, R. R. (2008). A new species of Emydops (Synapsida, Anomodontia) and a discussion of dental variability and pathology in dicynodonts. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(3), 770-787. [doi.org/10.1671/0272-4634\(2008\)28\[770:ANSOES\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2008)28[770:ANSOES]2.0.CO;2)
- Fröbisch, J., Angielczyk, K. D., & Sidor, C. A. (2010). The Triassic dicynodont Kombuisia (Synapsida, Anomodontia) from Antarctica, a refuge from the terrestrial Permian-Triassic mass extinction. *Naturwissenschaften*, 97(2), 187-196. doi.org/10.1007/s00114-009-0626-6
- Gastaldo, R. A., Kamo, S. L., Neveling, J., Geissman, J. W., Looy, C. V., & Martini, A. M. (2020). The base of the Lystrosaurus Assemblage Zone, Karoo Basin, predates the end-Permian marine extinction. *Nature Communications*, 11(1), 1-8. doi.org/10.1038/s41467-020-15243-7
- Gundy, G. C., Ralph, C. L., & Wurst, G. Z. (1975). Parietal eyes in lizards: zoogeographical correlates. *Science*, 190(4215), 671-673. doi.org/10.1126/science.1237930

- Hammer, W. R., & Cosgriff, J. W. (1981). *Myosaurus gracilis*, an anomodont reptile from the Lower Triassic of Antarctica and South Africa. *Journal of Paleontology*, 410-424.
- Haughton, S. H. (1917). Investigations in South African Fossil Reptiles and Amphibia. 10. Descriptive catalogue of the Anomodontia, with especial reference to the examples in the South African Museum. *Annals of the South African Museum*, 12, 127-174.
- Hotton III, N. (1986). Dicynodonts and their role as primary consumers.
- Hotton, N. (1974). A new dicynodont (Reptilia, Therapsida) from Cynognathus Zone deposits of South Africa.
- Huene, F. V. (1942). Die Anomodontier des Ruhuhu-Gebietes in der Tübinger Sammlung. *Palaeontographica Abteilung A*, 154-184.
- Huene, F. Von. (1935). Die fossilen Reptilien des Südamerikanischen Gondwanalandes. Ergebnisse der Sauriergrabungen in Südbrasilien 1928–29. 1. Ordnung Anomodontia. - 92 pp., Munich (C. H. Beck'sche Verlagsbuchhandlung).
- Huxley, T. H. (1868). I.—On Saurosternon Bainii, and Pristerodon McKayi, Two New Fossil Lacertilian Reptiles from South Africa. *Geological Magazine*, 5(47), 201-205.
doi.org/10.1017/S0016756800207784
- Ilha, A. L. R., & Dias-da-Silva, S. (2010). Novo registro de dicinodonte (Therapsida: Anomodontia) na Formação Rio do Rasto (Guadalupeano da Bacia do Paraná). *PaleoRS*, 2010.
- Jacobs, L. L., Winkler, D. A., Newman, K. D., Gomani, E. M., & Deino, A. (2005). Therapsids from the Permian Chiweta Beds and the age of the Karoo Supergroup in Malawi. *Palaeontologia Electronica*, 8(1), 28A-23.
- Jasinoski, S. C., & Chinsamy-Turan, A. (2012). Biological inferences of the cranial microstructure of the dicynodonts Oudenodon and Lystrosaurus. *Forerunners of Mammals. Radiation, Histology, Biology*, 148-176.
- Kammerer, C. F. (2018). The first skeletal evidence of a dicynodont from the lower Elliot Formation of South Africa. *Palaeontologia africana*, 52, 102-128.
- Kammerer, C. F. (2019). A new dicynodont (Anomodontia: Emydopoidea) from the terminal Permian of KwaZulu-Natal, South Africa. *Palaeontologia africana*, 53, 179-191.
- Kammerer, C. F. (2019a). A new dicynodont (Anomodontia: Emydopoidea) from the terminal Permian of KwaZulu-Natal, South Africa. *Palaeontologia africana*, 53, 179-191.
- Kammerer, C. F. (2019b). Revision of the Tanzanian dicynodont *Dicynodon huenei* (Therapsida: Anomodontia) from the Permian Usili formation. *PeerJ*, 7, e7420.
doi.org/10.7717/peerj.7420

- Kammerer, C. F. (2021). Elevated cranial sutural complexity in burrowing dicynodonts. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 449. doi.org/10.3389/fevo.2021.674151
- Kammerer, C. F., & Angielczyk, K. D. (2009). A proposed higher taxonomy of anomodont therapsids. *Zootaxa*, 2018(1), 1-24. doi.org/10.11646/ZOOTAXA.2018.1.1
- Kammerer, C. F., & de los Angeles Ordoñez, M. (2021). Dicynodonts (Therapsida: Anomodontia) of South America. *Journal of South American Earth Sciences*, 108, 103171. doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103171
- Kammerer, C. F., & de los Angeles Ordoñez, M. (2021). Dicynodonts (Therapsida: Anomodontia) of South America. *Journal of South American Earth Sciences*, 108, 103171. doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103171
- Kammerer, C. F., & Smith, R. M. (2017). An early geikiid dicynodont from the Tropicostoma Assemblage Zone (late Permian) of South Africa. *PeerJ*, 5, e2913. doi.org/10.7717/peerj.2913
- Kammerer, C. F., Angielczyk, K. D., & Fröbisch, J. (2011). A comprehensive taxonomic revision of Dicynodon (Therapsida, Anomodontia) and its implications for dicynodont phylogeny, biogeography, and biostratigraphy. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31(sup1), 1-158. doi.org/10.1080/02724634.2011.627074
- Kammerer, C. F., Angielczyk, K. D., & Fröbisch, J. (2011). A comprehensive taxonomic revision of Dicynodon (Therapsida, Anomodontia) and its implications for dicynodont phylogeny, biogeography, and biostratigraphy. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31(sup1), 1-158. doi.org/10.1080/02724634.2011.627074
- Kammerer, C. F., Angielczyk, K. D., & Fröbisch, J. (2015). Redescription of Digalodon rubidgei, an emydopoid dicynodont (Therapsida, Anomodontia) from the Late Permian of South Africa. *Fossil Record*, 18(1), 43-55. doi.org/10.5194/fr-18-43-2015
- Kammerer, C. F., Angielczyk, K. D., & Fröbisch, J. (2015). Redescription of Digalodon rubidgei, an emydopoid dicynodont (Therapsida, Anomodontia) from the Late Permian of South Africa. *Fossil Record*, 18(1), 43-55. doi.org/10.5194/fr-18-43-2015
- Kammerer, C. F., Angielczyk, K. D., & Fröbisch, J. (2016). Redescription of the geikiid Pelanomodon (Therapsida, Dicynodontia), with a reconsideration of ‘Propelanomodon’. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 36(1), e1030408. doi.org/10.1080/02724634.2015.1030408
- Kammerer, C. F., Bandyopadhyay, S., & Ray, S. (2016). A new taxon of cistecephalid dicynodont from the upper Permian Kundaram Formation of India. *Papers in Palaeontology*, 2(4), 569-584. doi.org/10.1002/spp2.1055

- Kammerer, C. F., Fröbisch, J., & Angielczyk, K. D. (2013). On the validity and phylogenetic position of *Eubrachiosaurus browni*, a kannemeyeriiform dicynodont (Anomodontia) from Triassic North America. *PLoS One*, 8(5), e64203. doi.org/10.1371/journal.pone.0064203
- Kammerer, C. F., Fröbisch, J., & Angielczyk, K. D. (2013). On the validity and phylogenetic position of *Eubrachiosaurus browni*, a kannemeyeriiform dicynodont (Anomodontia) from Triassic North America. *PLoS One*, 8(5), e64203. doi.org/10.1371/journal.pone.0064203
- Keyser, A. W. (1973). A preliminary study of the type area of the *Cistecephalus* zone of the Beaufort Series, and a revision of the anomodont family Cistecephalidae.
- King, G. M. (1985). The postcranial skeleton of *Kingoria nowacki* (von Huene)(Therapsida: Dicynodontia). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 84(3), 263-289. doi.org/10.1111/j.1096-3642.1985.tb01801.x
- King, G. M. (1988). Anomodontia. *Handbuch der Paläoherpetologie 17C. Handbuch der Paläoherpetologie*. New York, Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 174.
- King, G. M. (1989). *Dicynodonts: a study in palaeobiology*. Springer.
- King, G. M. (1994). The early anomodont *Venjukovia* and the evolution of the anomodont skull. *Journal of Zoology*, 232(4), 651-673. doi.org/10.1111/j.1469-7998.1994.tb04620.x
- King, G. M., Oelofsen, B. W., & Rubidge, B. S. (1989). The evolution of the dicynodont feeding system. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 96(2), 185-211. doi.org/10.1111/j.1096-3642.1989.tb01826.x
- Kruger, A., Rubidge, B. S., Abdala, F., Chindebvu, E. G., & Jacobs, L. L. (2015). *Lende chiweta*, a new therapsid from Malawi, and its influence on burnetiamorph phylogeny and biogeography. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35(6), e1008698. doi.org/10.1080/02724634.2015.1008698
- Kurkin, A. A. (2000). New dicynodonts from the Upper Permian of the Vyatka Basin. *Paleontological Journal*, 34.
- Langer, M. C., Eltink, E., de Souza Bittencourt, J., & Rohn, R. Serra do Cadeado, PR.
- Lucas, S. G. (2002). A new dicynodont from the Triassic of Brazil and the tetrapod biochronology of the Brazilian Triassic. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 21, 131-141.
- Macungo, Z., Benoit, J., Fernandez, V., & Araújo, R. (2022). X-ray microcomputed and synchrotron tomographic analysis of the basicranial axis of emydopoid dicynodonts: implications for fossoriality and phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society*. doi.org/10.1093/zoolinlean/zlac033

Macungo, Z., Benoit, J., Fernandez, V., & Araújo, R. (2022). X-ray microcomputed and synchrotron tomographic analysis of the basicranial axis of emydopoid dicynodonts: implications for fossoriality and phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society*.

doi.org/10.1093/zoolinlean/zlac033

Macungo, Z., Loide, I., Zunguza, S., Nhamutole, N., Maharaj, I. E. M., Mugabe, J., ... & Araújo, R. (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.

doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2019.103647

Maisch, M. W. (2000). Observations on Karoo vertebrates. Part 1. The taxonomic status of Rhachiocephalus usiliensis (von Huene, 1942)(Therapsida, Dicynodontia) from the Upper Permian Kawinga Formation of Tanzania. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Monatshefte*, 15-28. [10.1127/njgpm/2000/2000/15](https://doi.org/10.1127/njgpm/2000/2000/15)

Maisch, M. W. (2002). Observations on Karoo and Gondwana vertebrates. Part 4: the taxonomic status of the late Permian rhachiocephalid Platycyclops crassus Broom, 1948 (Therapsida: Dicynodontia) from the South African Karoo. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Monatshefte*, 362-372. [10.1127/njgpm/2002/2002/362](https://doi.org/10.1127/njgpm/2002/2002/362)

Maisch, M. W. (2004). Postcranial morphology of Rhachiocephalus Seeley, 1898 (Therapsida: Dicynodontia) from the Upper Permian of Tanzania and the status of Platypodosaurus robustus Owen, 1880. *Geologica et Palaeontologica*, 38, 161-175.

Maisch, M. W. (2021). An unusual historic dicynodont specimen (Therapsida: Dicynodontia) from the Dinodontosaurus assemblage zone of the Santa Maria formation (middle triassic) of Rio Grande do Sul, Brazil. *PalZ*, 95(1), 129-144. doi.org/10.1007/s12542-020-00525-8

Maisch, M. W., & Gebauer, E. V. (2005). Reappraisal of Geikia locusticeps (Therapsida: Dicynodontia) from the upper Permian of Tanzania. *Palaeontology*, 48(2), 309-324.

doi.org/10.1111/j.1475-4983.2005.00451.x

Malabarba, M. C., Abdala, F., Weiss, F. E., & Perez, P. A. (2003). New data on the late Permian vertebrate fauna of Posto Queimado, Rio do Rasto Formation, southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 6, 49-54.

Mancuso, A. C., & Irmis, R. B. (2019). The Large-Bodied Dicynodont Stahleckeria (Synapsida, Anomodontia) from the Upper Triassic (Carnian) Chañares Formation (Argentina); New Data for Triassic Gondwanan Biogeography. *Ameghiniana*, 57(1), 45-57.

doi.org/10.5710/AMGH.20.12.2019.3302

- Martínez, R. N., Milana, J. P., & Alcober, O. (1998). Nuevos hallazgos de paleovertebrados en la base de la Formación Los Colorados (Triásico Superior), de la Provincia de San Juan: importancia estratigráfica y paleofaunística. *Acta Geológica Lilloana*, 18, 167.
- Modesto, S., Rubidge, B., Visser, I., & Welman, J. (2003). A new basal dicynodont from the Upper Permian of South Africa. *Palaeontology*, 46(1), 211-223. doi.org/10.1111/1475-4983.00295
- Morato, L., Schultz, C. L., Vega-Dias, C., Silva, F. D., & Kindlein Jr, W. I. L. S. O. N. (2008). Discussing a myth: biomechanical comparisons between Dinodontosaurus (Synapsida, Dicynodontia) and extinct ground sloths. *Arquivos do Museu Nacional*, 66(1), 145-154.
- Morato, L. (2006). Dinodontosaurus (Synapsida, Dicynodontia): reconstruções morfológicas e aspectos biomecânicos. *Unpublished M. Sc. thesis, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil.*
- Nasterlack, T., Canoville, A., & Chinsamy, A. (2012). New insights into the biology of the Permian genus Cistecephalus (Therapsida, Dicynodontia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32(6), 1396-1410. doi.org/10.1080/02724634.2012.697410
- Newton, E. T. (1892). On Some New Reptiles from the Elgin Sandstone. *Proceedings of the Royal Society of London*, 52, 389-391.
- Nopcsa, F. (1923). *Die familien der reptilien* (No. 2). Gebrüder Borntraeger.
- Olivier, C., Battail, B., Bourquin, S., Rossignol, C., Steyer, J. S., & Jalil, N. E. (2019). New dicynodonts (Therapsida, Anomodontia) from near the Permo-Triassic boundary of Laos: implications for dicynodont survivorship across the Permo-Triassic mass extinction and the paleobiogeography of Southeast Asian blocks. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 39(2), e1584745. doi.org/10.1080/02724634.2019.1584745
- Olroyd, S. L., LeBlanc, A. R., Araújo, R., Angielczyk, K. D., Duhamel, A., Benoit, J., & Amaral, M. (2021). Histology and μ CT reveal the unique evolution and development of multiple tooth rows in the synapsid Endothiodon. *Scientific Reports*, 11(1), 1-23. doi.org/10.1038/s41598-021-95993-6
- Olroyd, S. L., Sidor, C. A., & Angielczyk, K. D. (2017). New materials of the enigmatic dicynodont Abajudon kaayai (Therapsida, Anomodontia) from the lower Madumabisa Mudstone Formation, middle Permian of Zambia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 37(6), e1403442. doi.org/10.1080/02724634.2017.1403442
- Ordoñez, M. D. L. A., Cassini, G. H., Vizcaíno, S. F., & Marsicano, C. A. (2019). A geometric morphometric approach to the analysis of skull shape in Triassic dicynodonts

(Therapsida, Anomodontia) from South America. *Journal of Morphology*, 280(12), 1808-1820. doi.org/10.1002/jmor.21066

Owen, R. (1845). Description of certain Fossil Crania, discovered by AG Bain, Esq., in Sandstone Rocks at the South-eastern Extremity of Africa, referable to different Species of an extinct Genus of Reptilia (Dicynodon), and indicative of a new Tribe or Sub-order of Sauria. *Quarterly Journal of the Geological Society*, 1(1), 318-322.

doi.org/10.1144/GSL.JGS.1845.01.001.73

Owen, R. (1859). On the orders of fossil and recent Reptilia and their distribution in time. *Report of the British Association for the Advancement of Science, 1859*, 153-166.

Owen, R. (1876). *Descriptive and illustrated catalogue of the fossil Reptilia of South Africa in the collection of the British Museum*. British Museum.

Owen, R. (1876). *Descriptive and illustrated catalogue of the fossil Reptilia of South Africa in the collection of the British Museum*. British Museum.

Pacheco, C. P., Eltink, E., Müller, R. T., & Dias-da-Silva, S. (2017). A new Permian temnospondyl with Russian affinities from South America, the new family Konzukoviidae, and the phylogenetic status of Archegosauroidae. *Journal of Systematic Palaeontology*, 15(3), 241-256. doi.org/10.1080/14772019.2016.1164763

Peruzzo, C. S., & Araujo-Barberena, D. C. (1995). Sobre a ocorrência do gênero *Ischigualastia* Cox, 1962 na Formação Santa Maria, Triássico do Rio Grande do Sul. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 67(2), 175-182.

Ray, S. (2000). Endothiodont dicynodonts from the late Permian Kundaram formation, India. *Palaeontology*, 43(2), 375-405. doi.org/10.1111/1475-4983.00132

Ray, S. (2000). Endothiodont dicynodonts from the late Permian Kundaram formation, India. *Palaeontology*, 43(2), 375-405. doi.org/10.1111/1475-4983.00132

Ray, S., & Bandyopadhyay, S. (2003). Late Permian vertebrate community of the Pranhita–Godavari valley, India. *Journal of Asian Earth Sciences*, 21(6), 643-654. [doi.org/10.1016/S1367-9120\(02\)00050-0](https://doi.org/10.1016/S1367-9120(02)00050-0)

Ray, S., & Chinsamy, A. (2003). Functional aspects of the postcranial anatomy of the Permian dicynodont *Diictodon* and their ecological implications. *Palaeontology*, 46(1), 151-183. doi.org/10.1111/1475-4983.00292

Romer, A. S. (1943). *Recent mounts of fossil reptiles and amphibians in the Museum of Comparative Zoology*. Museum of Comparative Zoology.

Romer, A. S., & Price, L. I. (1944). *Stahleckeria lenzii*, a giant Triassic Brazilian dicynodont. Museum of Comparative Zoology.

- Rowe, T. (1980). The morphology, affinities, and age of the dicynodont reptile *Geikia elginensis*. *Aspects of vertebrate history*, 269-194.
- Rubidge, B. S., Erwin, D. H., Ramezani, J., Bowring, S. A., & de Klerk, W. J. (2013). High-precision temporal calibration of Late Permian vertebrate biostratigraphy: U-Pb zircon constraints from the Karoo Supergroup, South Africa. *Geology*, 41(3), 363-366. doi.org/10.1130/G33622.1
- Schultz, C. L., Martinelli, A. G., Soares, M. B., Pinheiro, F. L., Kerber, L., Horn, B. L., ... & Melo, T. P. (2020). Triassic faunal successions of the Paraná Basin, southern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 104, 102846. doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102846
- Seeley, H. G. (1889). Researches on the structure, organisation, and classification of the fossil reptilia. VI. On the anomodont reptilia and their allies. *Proceedings of the Royal Society of London*, 44(266-272), 381-383.
- Seeley, H. G. (1898). On *Oudenodon (Aulacocephalus) pithecops* from the *Dicynodon* Beds of East London, Cape Colony. *Geological Magazine*, 5(3), 107-110.
- Sidor, C. A., Angielczyk, K. D., Weide, D. M., Smith, R. M., Nesbitt, S. J., & Tsuji, L. A. (2010). Tetrapod fauna of the lowermost Usili Formation (Songea Group, Ruhuhu Basin) of southern Tanzania, with a new burnetiid record. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(3), 696-703. doi.org/10.1080/02724631003758086
- Sidor, C. A., Angielczyk, K. D., Weide, D. M., Smith, R. M., Nesbitt, S. J., & Tsuji, L. A. (2010). Tetrapod fauna of the lowermost Usili Formation (Songea Group, Ruhuhu Basin) of southern Tanzania, with a new burnetiid record. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(3), 696-703. doi.org/10.1080/02724631003758086
- Smith, R. M. (1987). Helical burrow casts of therapsid origin from the Beaufort Group (Permian) of South Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 60, 155-169. [doi.org/10.1016/0031-0182\(87\)90030-7](https://doi.org/10.1016/0031-0182(87)90030-7)
- Smith, R. M. H. (2020). Biostratigraphy of the Cistecephalus Assemblage Zone (Beaufort Group, Karoo Supergroup), South Africa. *South African Journal of Geology* 2020, 123(2), 181-190. doi.org/10.25131/sajg.123.0013
- Smith, R. M., Angielczyk, K. D., Benoit, J., & Fernandez, V. (2021). Neonate aggregation in the Permian dicynodont *Diictodon* (Therapsida, Anomodontia): Evidence for a reproductive function for burrows?. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 569, 110311. doi.org/10.1016/j.palaeo.2021.110311

Sullivan, C., & Reisz, R. R. (2005). Cranial anatomy and taxonomy of the Late Permian dicynodont Diictodon. *Annals of Carnegie Museum*, 74(1), 45-75. [doi.org/10.2992/0097-4463\(2005\)74\[45:CAATOT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2992/0097-4463(2005)74[45:CAATOT]2.0.CO;2)

Sullivan, C., Reisz, R. R., & Smith, R. M. (2003). The Permian mammal-like herbivore Diictodon, the oldest known example of sexually dimorphic armament. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1511), 173-178. doi.org/10.1098/rspb.2002.2189

Surkov, M. V., & Benton, M. J. (2004). The basicranium of dicynodonts (Synapsida) and its use in phylogenetic analysis. *Palaeontology*, 47(3), 619-638. [doi.org.10.1111/j.0031-0239.2004.00382.x](https://doi.org/10.1111/j.0031-0239.2004.00382.x)

Tupí-Caldas, J. L. (1936). Paleontologia do Rio Grande do Sul. O fóssil de São Pedro. *Revista do Instituto Histórico e Geológico do Rio Grande do Sul*, 16, 241-243.

Ugalde, G. D., Müller, R. T., de Araújo-Júnior, H. I., Dias-da-Silva, S., & Pinheiro, F. L. (2020). A peculiar bonebed reinforces gregarious behaviour for the Triassic dicynodont Dinodontosaurus. *Historical Biology*, 32(6), 764-772. doi.org/10.1080/08912963.2018.1533960

van Hoepen, E. C. N. (1934). Oor die indeling van die Dicynodontidae na aanleiding van nuwe vorme. *Palaeontologiese Navorsing van die Nasionale Museum, Bloemfontein*, 2, 67-101.

Vega, C. S., & Maisch, M. W. (2013). Pathological features in upper permian and middle triassic Dicynodonts (Synapsida, Therapsida). In *Early evolutionary history of the synapsida* (pp. 151-161). Springer, Dordrecht.

Vega-Dias, C., & Schultz, C. L. (2004). Postcranial material of *Jachaleria candelariensis* Araújo and Gonzaga 1980 (Therapsida, Dicynodontia), Upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. *PaleoBios*, 24(1), 7-31.

Vega-Dias, C., Maisch, M. W., & Schultz, C. L. (2004). A new phylogenetic analysis of Triassic dicynodonts (Therapsida) and the systematic position of *Jachaleria candelariensis* from the Upper Triassic of Brazil. (With 8 figures and 1 table). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 231(2), 145-166.

Vega-Dias, C., Maisch, M. W., & Schwanke, C. I. B. E. L. E. (2005). The taxonomic status of *Stahleckeria impotens* (Therapsida, Dicynodontia): redescription and discussion of its phylogenetic position. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 8(3), 221-228.

Viglietti, P. A. (2020). Biostratigraphy of the Daptocephalus Assemblage Zone (Beaufort Group, Karoo Supergroup), South Africa. *South African Journal of Geology* 2020, 123(2), 191-206. doi.org/10.25131/sajg.123.0014

Viglietti, P. A., Smith, R. M., Angielczyk, K. D., Kammerer, C. F., Fröbisch, J., & Rubidge, B. S. (2016). The Daptocephalus Assemblage Zone (Lopingian), South Africa: a proposed biostratigraphy based on a new compilation of stratigraphic ranges. *Journal of African Earth Sciences*, 113, 153-164. doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2015.10.011

ARTIGO 2: A BIG DEAL ON SMALL TUSKS: CT-ASSISTED CRANIAL OSTEOLOGY OF THE PERMIAN DICYNODONT *RASTODON PROCURVIDENS*

João Lucas da Silva, Voltaire Dutra Paes Neto, Felipe Lima Pinheiro

ABSTRACT

Dicynodonts were major components of permo-triassic herbivorous faunas. Their fossil record is widespread, with occurrences all around the globe. In Brazil, dicynodont fossil is known only from the southern region of the country, both from Permian and Triassic deposits. The Permian Brazilian dicynodont *Rastodon procurvidens* is enigmatic, and at the same time of major importance to the understanding of the evolution of dicynodonts during the Guadalupian epoch. Here we reassess the cranial osteology of *Rastodon procurvidens* assisted by microcomputed tomography. We found that *Rastodon* is similar to emydopodoids in several aspects of its morphology, such as the supraoccipital surface, the morphology of the prootic, and the slit-like mandibular fenestra occluded by a dentary lamina. Indeed, our phylogenetic analysis recovered *Rastodon* as the earliest diverging emydopoid, in accordance with recently proposed phylogenetic hypothesis, and contrasting with the common position of this taxon as the earliest diverging bidentalians. From the cluster analysis that we performed, is clear that continuous characters are the main culprits for the inclusion of *Rastodon* among the bidentalians in most analysis. Additionally, we also performed a Principal Coordinate Analysis, which showed that *Rastodon* occupies a region of the morphospace share with emydopoids, and other non-bidentalians.

INTRODUCTION

Dicynodontia is a clade of extinct herbivorous therapsids that thrived from the Guadalupian (Permian) to the Late Triassic. Dicynodont fossils are found throughout the world but, in Brazil, their occurrence is restricted to Permian and Triassic rocks of the Paraná Basin. Both Brazilian permian occurrences, the trans-gondwanan *Endothiodon* and the indigenous *Rastodon procurvidens*, are known from single specimens and were collected from the Rio do Rasto Formation, (Boos *et al.*, 2013; Boos *et al.*, 2016). On the other hand, the triassic brazilian dicynodonts are represented by several specimens collected from the Santa Maria Supersequence, and are referred to three dicynodontoid genera — *Dinodontosaurus*, *Stahleckeria* and *Jachaleria* (e.g. Schultz *et al.*, 2020).

Rastodon procurvidens was named and partially described by Boos *et al.* (2016), although it had already been mentioned in other contributions (Dias-da-Silva, 2012; Boos *et al.*, 2013, 2015) and, before that, briefly presented in an abstract (Ilha & Dias-da-Silva, 2010). Its holotype, UNIPAMPA 317 (Fig. 1), consists of a well-preserved, almost complete skull occluded to the lower jaws, as well as postcranial elements awaiting description. The specimen was collected from an outcrop located at the “Fazenda Boqueirão” (Boqueirão farm), in the municipality of São Gabriel, Rio Grande do Sul, and comes from deposits of the Morro Pelado Member (Guadalupian/Lopingian) of the Rio do Rasto Formation. The co-occurrence with the anteosaurid *Pampaphoneus biccai* Cisneros *et al.*, 2012, and the archegosaurid *Konzhukovia sangabrielensis* Pacheco *et al.* 2016 , as well as lateral correlations with the Karoo Basin and the Russian Platform, were used to ground the proposition by Boos *et al.* (2016) of a Guadalupian age to *R. procurvidens* (Boos *et al.*, 2016; Day & Rubidge, 2020; Kammerer & Ordoñez, 2021).

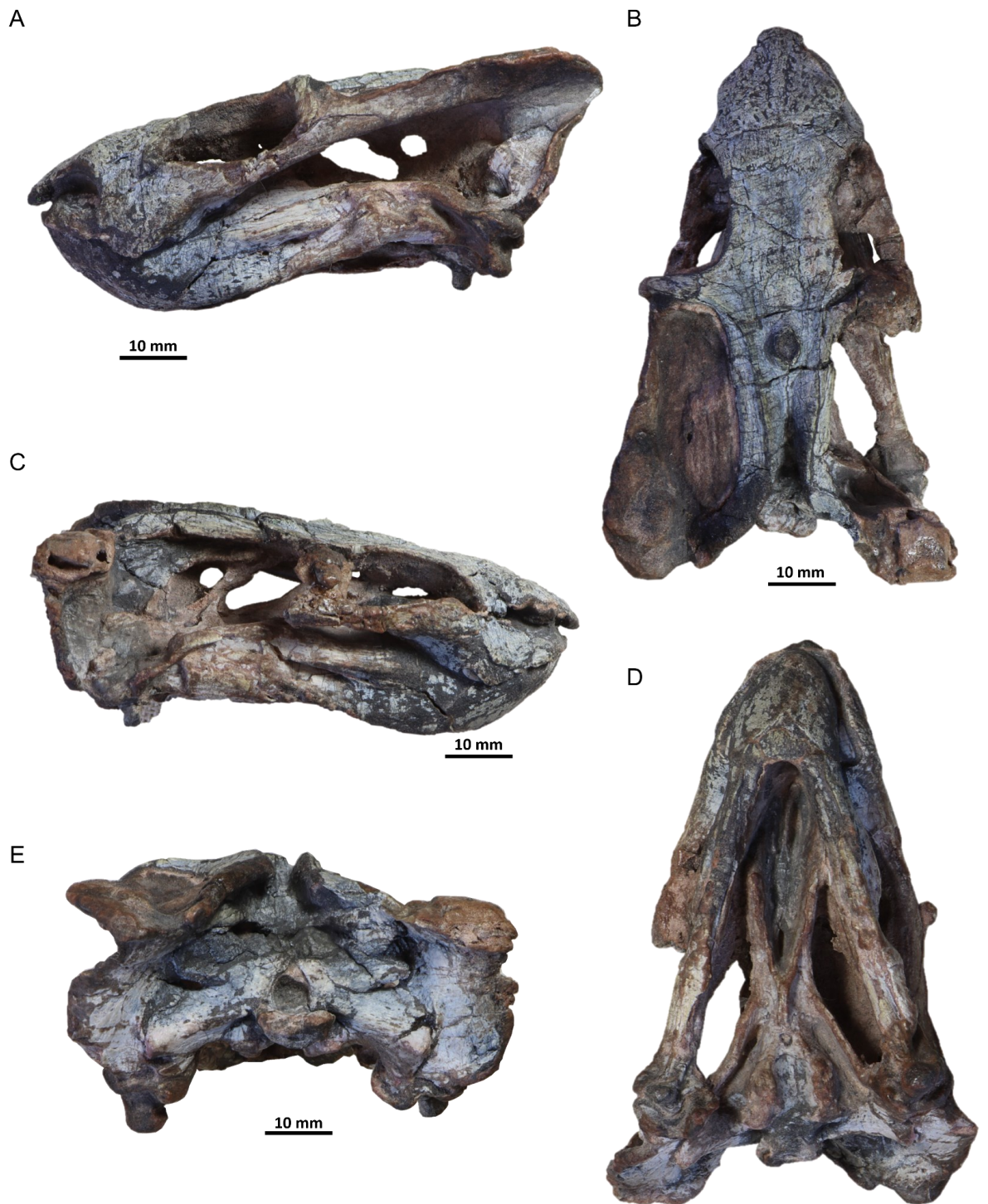


Figure 1. The holotype (UNIPAMPA 317) of *Rastodon procurvidens* in (A) left lateral, (B) dorsal, (C) right lateral, (D) ventral, and (E) posterior views.

Rastodon procurvidens was diagnosed by a number of features, the most conspicuous being the presence of a pair of small, forward-projecting curved tusks, as well as a well-developed, bulbous retroarticular process (Boos *et al.*, 2016). Simão-Oliveira *et al.* (2020) studied the endocranial cavity of the holotype using CT-scanning, making it possible to

reconstruct the brain endocast, inner ear, vascular channels, cranial nerves, maxillary recesses and nasal cavity. Through the morphological reconstruction of these, Simão-Oliveira *et al.* (2020) were able to make some inferences of paleobiological importance: the head, for example, would be positioned slightly downward in life, as indicated by the orientation of the inner ear; additionally, *R. procurvidens* exhibits non-compressed maxillary recesses indicating that, as in other dicynodonts, there is a correlation between the reduction of the tusks and an increase in the recesses.

In disagreement with the preliminary assessment by Ilha & Dias-da-Silva (2010), who interpreted *Rastodon* as a pylaecephalid, Boos *et al.* (2016) recovered this taxon as the earliest diverging member of Bidentalia. This would have important implications. Given that Bidentalia is a diverse clade with an extensive record in the Wuchiapingian of the Karoo Basin, it was expected that their remains would also be present in Guadalupian deposits. However, despite the expressive collection efforts, there is still no record of a bidentalium from the Guadalupian of the Karoo Basin, which may imply that the diversification of the clade took place elsewhere, outside the African continent (Boos *et al.*, 2016).

The discovery of *Rastodon*, therefore, seemed to indicate that this was the case, as most phylogenetic analyses including *Rastodon* recovered it as a basal bidentalium (Angielczyk & Kammerer, 2017; Kammerer, 2018, 2019a, 2019b; Kammerer *et al.*, 2019; Angielczyk *et al.*, 2021). However, this is not always the case. The analysis by Kammerer & Smith (2017) recovered *Rastodon procurvidens* as a dicynodont that diverged prior to the divergence between Emydopoidea and Bidentalia. Although corroborating the “standard” phylogenetic position, Kammerer & Ordóñez (2021) argued that the characters that allow the inclusion of the genus *Rastodon* within Bidentalia are fragile. They also argue that the morphology of the mandibular symphysis of *Rastodon* is more similar to emydopoids than to bidentalians. Additionally, these authors note that in this genus the cranial proportions are similar to what is displayed by the kingoriid *Dicynodontoides*, and that the mandibular fenestra is occluded in a very similar way to the unique condition observed in kingoriids.

Thanks to the use of computed tomography, Macungo *et al.* (2022) were able to study the occipital region of emydopoids in greater detail, as well as added 11 new characters to the dataset of Kammerer & Ordoñez (2021). As a result, their analyses recovered *Rastodon* as the earliest diverging emydopoid. As highlighted by Kammerer & Ordoñez (2021), the palate of *Rastodon*, important to assess the presence of some diagnostic features, has not yet been fully described and, in conjunction with tomographic studies of the dorsal surface of the lower jaw and description of the postcranium, it would be possible to better to evaluate the position of

the genus *Rastodon* in the phylogeny of dicynodonts. Here we provide a CT-based cranial osteology of *Rastodon* holotype (Fig. 2), which allowed us to reassess its anatomy and phylogenetic position.

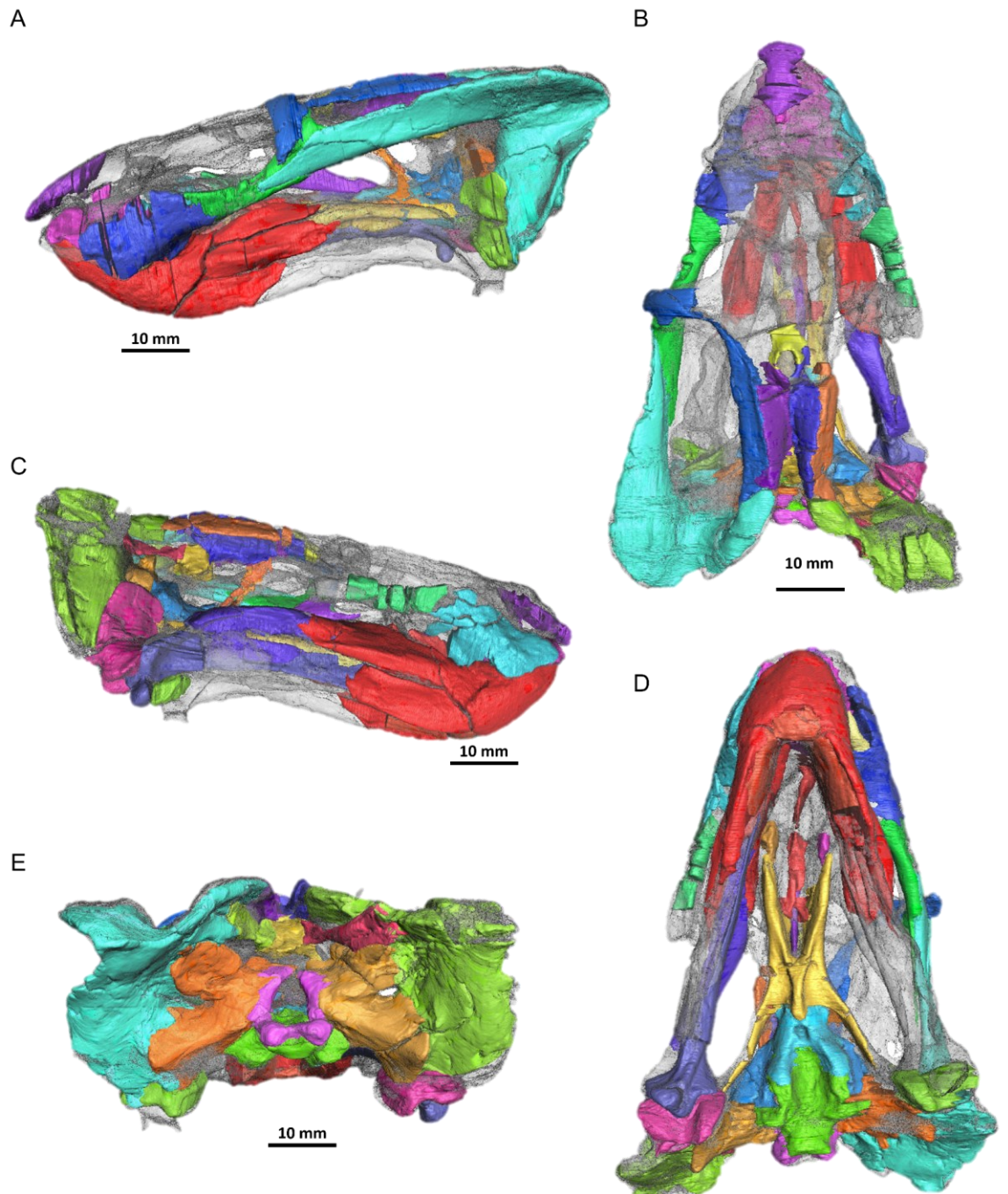


Figure 2. Isosurface and segmented bones highlighted in (A) left lateral, (B) dorsal, (C) right lateral, (D) ventral, and (E) posterior views.

MATERIAL AND METHODS

METHODS

X-ray microcomputed tomography and 3D-modeling

High-resolution X-ray microcomputed tomography imaging (μ CT scan) was conducted using a Skyscan 1173 at the Laboratório de Sedimentologia e Petrologia (PUCRS). The tomograph routine used a voltage of 130 kV and 61 μ A of current. The raw scan data resulted in 2964 tomographic slices, that were posteriorly binned in ImageJ, which resulted in 1482 slices with a voxel size of 69.87 μ m. Three-dimensional reconstruction of each bone element of *Rastodon procurvidens* was performed using Avizo 7.1, mostly using the ‘brush tool’ and interpolation of around five slices. Most of the elements were easily discerned, but occasionally it is difficult to discern the sutural contacts which preclude us from confidently delimiting some of the skull roof, anterior palate and braincase. However, through position and first-hand observation of the specimen the sutural contacts of the majority of the bone elements were reconstructed, except the suture between the supraoccipital and opisthotic, elements that were segmented together. The suture of the frontals with the nasals, frontals with the preparietals, the exoccipital and the opisthotics and the overall shape of the palatal region of the premaxilla were very difficult to establish, thus the resulting models should be used carefully. The 3D-models and their pictures were generated from the Generated Surface function of Avizo.

Phylogenetic analysis

In order to test the phylogenetic relationships of *Rastodon procurvidens*, especially with regard to the affinities of this operational taxonomic unit (OTU) within Bidentalia/Emydopoidea, we performed two independent (but related) phylogenetic analyses. In both of them, we used a fully revised scoring of *R. procurvidens*, according to the new data revealed by μ CT scans (this work). The full dataset, including new scores for *R. procurvidens* is available as a supplementary material. The chosen data matrix was that of Macungo *et al.* (2022), which, by its turn, is an update to the original dataset of Kammerer *et al.* (2011). Macungo *et al.* (2022) data matrix consists of 120 OTUs, 23 continuous characters and 190 discrete characters. The analyses were performed with the use of software TNT 1.5 (Goloboff & Catalano, 2016). Our first analysis included all characters proposed by Macungo *et al.*

(2022). In a second (preferred) essay, we excluded continuous characters 4, 6, 10 and 12 from the original dataset. The *a priori* exclusion of characters followed a statistical assessment of congruence between continuous and discrete characters in this particular data matrix (see below). We used Mesquite 3.70 to edit *R. procurvidens* scores. In accordance with what was proposed by Macungo *et al.* (2022), characters 58, 61, 79, 140, 150, 151 and 166 were set as additive. Search strategy in TNT 1.5 used sectorial searches (New Technology, tree-drifting, 10 cycles) until the best score was hit 20 times. Trees were TBR-collapsed for the consensus calculation. Bremer support values were calculated by TBR tree swapping (maximum of 10 suboptimal trees retained). Symmetric resampling was done with 100 replications. We note that the search strategies we employed can be easily replicated with the use of the ‘aquickie’ TNT script.

Clustering and PCoA analyses

It has been argued in the literature (Kammerer & Ordoñez, 2021) that skull proportions of *Rastodon* are similar to emydopois, which was not recovered by most published phylogenies. In order to test this, we performed K-Means Clustering Analyses in the R programming environment (R Core Team, 2022) on the first sixteen continuous data from Macungo *et al.* (2022), which correspond to cranial and mandibular measurements. Our main intent was to evaluate if the clusters produced are consistent with the phylogenetic hypothesis or not, and if the two methods are congruent. Code and dataset are provided as supplementary material. For the K-means cluster analyses we used the R package *factoextra* (Kassambara & Mundt, 2020), as well as R base function *kmeans()*. First, we performed a cluster analysis on thirty-five taxa and thirteen characters, without missing data, what led us to remove characters 1, 6 and 10. A second analysis included data input with the use of the *mice()* function in the *mice* package (van Buuren & Groothuis-Oudshoorn, 2011). This resulted in considering all sixteen characters and eighty-five taxa. All taxa and characters are listed in the supplementary material. The optimal number of clusters was calculated via the *fviz_nbclust()* function (“silhouette” method) in the *factoextra* package. We also performed Principal Component Analyses to assess the impact of characters on each principal component. For these analyses we use *prcomp()* base function.

Additionally, we performed Principal Coordinate Analysis on 190 characters and 99 taxa from the Macungo *et al.* (2022) dataset. Our main aim was to test if *Rastodon*’s position falls within the bidentalians morphospace. A Gower distance matrix was generated via *get_gower_function()* in the package *EvoPhylo* (Simões *et al.*, 2022). The PCoA itself was

performed with the help of *pcoa()* function in *ape* package (Paradis & Schliep, 2019). Also, packages *ggrepel* (Slowikowski, 2021) and *ggforce* (Pedersen, 2022) were used in constructing the PCoA plot.

RESULTS

SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

THERAPSIDA BROOM, 1905
ANOMODONTIA OWEN, 1859
DICYNODONTIA OWEN, 1859
EMYDOPOIDEA VAN HOEPEN, 1934
RASTODON PROCURVIDENS BOOS et al., 2016

Holotype. UNIPAMPA 317, an almost complete skull with occluded lower jaws and undescribed postcranial material.

Locality and horizon. The holotype was collected from an outcrop at the Fazenda Boqueirão (Boqueirão Farm), in the municipality of São Gabriel, Rio Grande do Sul state, Brazil. The deposits that yielded *Rastodon*'s holotype are exposures of the Morro Pelado Member of the Rio do Rasto Formation, Paraná Basin, and are interpreted as Guadalupian in age (Boos et al., 2016; Kammerer & Ordoñez, 2021). Other specimens collected from this outcrop include two specimens of the anteosaurid dinocephalian *Pampaphoneus biccai* (Cisneros et al., 2022; Santos et al., 2023 in prep), and the temnospondyl *Konzhukovia sangabiensis* (Pacheco et al., 2016).

ANATOMICAL DESCRIPTION

General skull morphology. Despite many cracks in several bones, the skull is well-preserved and almost complete, only lacking the right temporal bar. Its basal skull length is 86 mm, as measured from the rostral tip to the posterior limit of the occipital condyle. Since the skull gradually widens posteriorly, it has a roughly triangular outline in dorsal and ventral views, reaching its maximum width at the squamosals, approximately at the level of the foramen magnum. The basal skull length is roughly five times the minimum width of the interorbital skull roof. The preorbital region accounts for about 19.7% of the total basal skull length. In this region are placed the external nares. The orbits are large, longer than taller, and have

ellipsoidal outlines in lateral view. The temporal fenestrae are separated from the orbit by the postorbital bone. These openings are large (55% of the basal skull length), ellipsoidal and antero-posteriorly elongate opening. On the skull roof, the pineal foramen is positioned posterior to the the level of the postorbital bars. In *Rastodon* the angulation of the occiput relative to the palate is 0.79, a measure expressed as the ratio of dorsal and basal skull length.

Premaxilla. As is the case for most dicynodonts, the anteriormost preserved portion of the snout is formed by the premaxillae (Fig. 3A, B, D), which are fused along their midline. It is notable, however, that exceptions to this condition do exist within Dicynodontia (e.g. *Eodicynodon* and *Colobodectes*; Angielczyk & Kurkin, 2003). In UNIPAMPA 317, the anterior tip of the fused premaxillae is missing, so that the premaxillary internarial septum (insp, Fig. 3A) is incomplete. The premaxillae contribute to a short portion of the snout, a common condition among emydopoids (Kammerer et al., 2015). They form a narrow and elongate dorsal process (dpmx, Fig. 3A, D) bordered by the nasals, which runs for almost half of their length, so that, in the dorsal view, the premaxillae, as preserved, are “mushroom-shaped”. The dorsal process is squeezed between the nasals and bears an anterior boss, and its posterior tip is non-bifurcated. Additionally, the antero-dorsal surface of the premaxillae is ornamented with an array of foramina. The palatal surface of the premaxilla is not exposed in lateral view. A smooth median ridge is present anterodorsally. While reporting this ridge, Boos *et al.* 2016 suggested that a similar structure would be known for the dicynodonts *Prosictodon dubei* and *Emydops oweni*. It should be noted, however, that, in the description of *E. oweni*, Fröbisch & Reisz (2008) did not mention such structure, and that, concerning *P. dubei* Angielczyk & Rubidge (2010, p. 1397) state: “There is no evidence of a median longitudinal ridge on the snout, but weathering makes it impossible to determine whether a ridge was originally present”. There is a subtle contact between the left premaxilla and the semicircular left septomaxilla, which is housed within the narial aperture. Posterior to this latter contact, the premaxilla meets the maxilla on the ventral margin of the external nares. The premaxillae make the anteromedial surface of the secondary palate, and contact the vomer posteriorly. Anterior to the vomer is the premaxillary posterior median ridge (pmr, Fig. 3B). Similar to *Compsodon helmoedi*, there are no median anterior ridges on the anterior portion of the secondary palate, but a well-marked, round depression is visible along its midline (Angielczyk & Kammerer, 2017). Although our interpretation on the presence or absence of palatal ridges of phylogenetic importance on the premaxilla is tentative due to the

poor contrast between matrix and bone, it seems safe to assume that premaxillary teeth are absent.

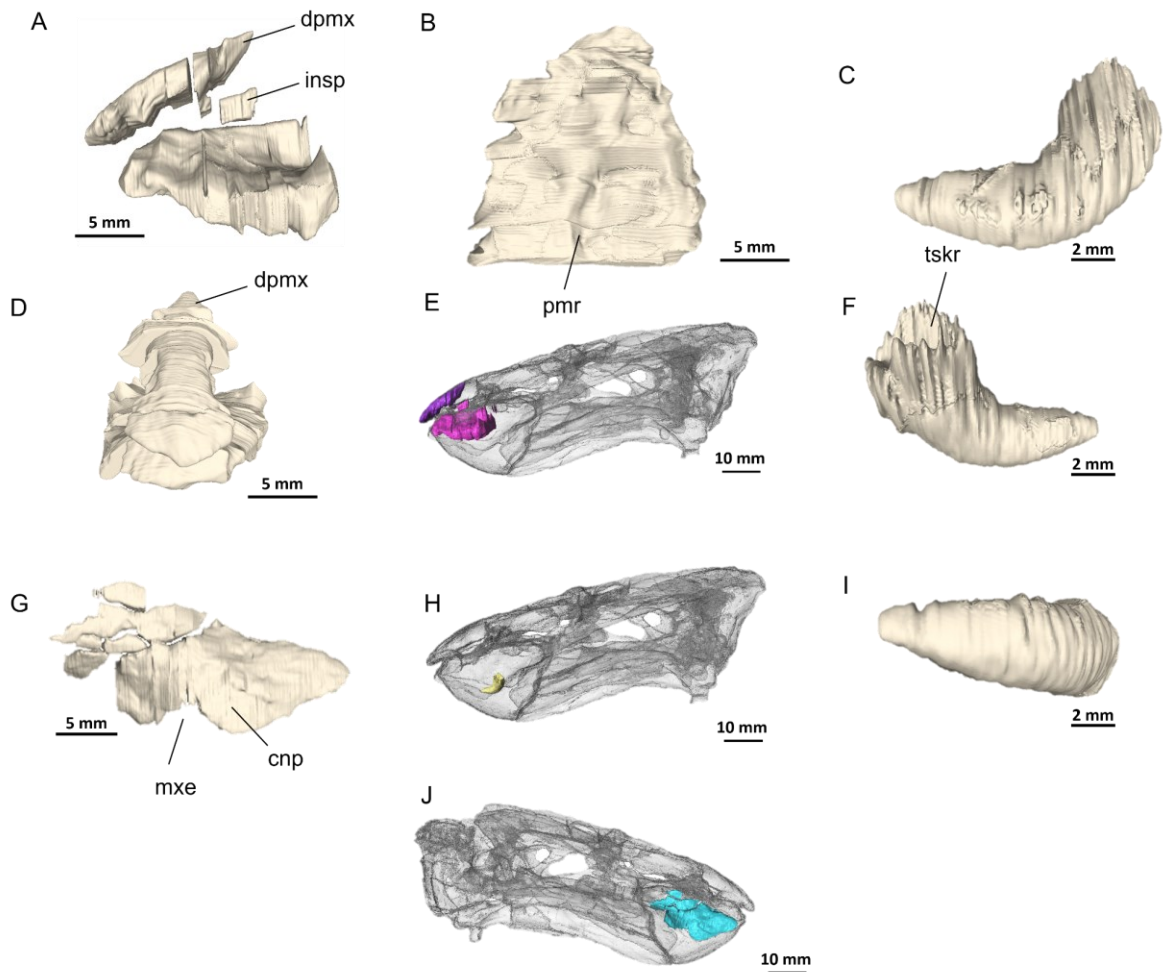


Figure 3. The premaxilla, and right maxilla and tusk of UNIPAMPA 317. Premaxilla in (A) left lateral, (B) medial and (D) anterior views. Right tusk in (C) medial, (F) lateral and (I) ventral views. Anatomical positions depicted in (E), (H), and (J). cnp, caniniform process; dpmx, dorsal process of the premaxillae; insp, internarial septum; mx, maxillary embayment; pmr, premaxillary median ridge.

Septomaxilla. Apart from its position inside the external nares and its contact with the maxilla, no further information can be obtained from the septomaxilla.

Maxilla. The maxilla (Fig. 3G, J) is a large, tetradicated, dominant element on the facial portion of the skull, and contributes to the palate and to the posterior and ventral parts of the external nares. Distinct foramina pierce the surface of the maxillae. Ornamentation of maxillae, premaxillae and nasals is interpreted as evidence of a keratinous covering (Jasinowski

& Chinsamy-Turan, 2012). The maxilla contacts the premaxilla and septomaxilla anteriorly and the nasal dorsally, between the lacrimal and external naris. Also, the maxilla meets the lacrimal in a V-shaped suture anterior to the orbit. Additionally, the maxilla forms the ventrally-directed caniniform process (cnp, Fig. 3G), and tapers posteriorly to form a process that overlies the jugal (thus not contributing to compose the ventral rim of the orbit) and contacts the zygomatic process of the squamosal at the anterior end of the arch. There is no contact between maxilla and prefrontal. A weak caniniform process is present, with its ventral edge being positioned anterior to the orbit, and lacking a postcaniniform keel. In the palatal rim, anterior to the caniniform process, the maxilla bears a notched depression. Unique among dicynodonts, the ventral surface of the caniniform process bears a ventro-lateral embayment (mxe, Fig. 3G) at the level of the anterior margin of the orbit, where a small, procurved tusk is housed. CT-scan data does not show the presence of additional maxillary teeth. A vascular foramen pierces the palatal rim posterior to the caniniform process of each maxillae. In addition to that foramen, only the right maxilla bears another one, more anteriorly positioned. On the palate, the maxillae form most of the palatal rim and the lateral portion of the secondary palate. Posteriorly, the maxilla makes a ventral contact with the palatine. CT-scan does not suggest contact between the maxilla and the pterygoid.

Dentition. The dentition is reduced to two small, markedly procurved high-crowned tusks (externally hypsodont, *sensu* Koenigswald *et al.*, 1999), with open roots. The attachment to the alveolus, as seen in CT-scans, is consistent with dental gomphosis. The tusk is roughly “comma-shaped” or “banana-shaped” in lateral and medial views. The apex of the crown points anteriorly, thus forming an almost right angle with the posterior part of the tusk, where it is inserted. Longitudinal striations follow the tusk curvature. Additionally, the surrounding alveolous has substantially greater diameter than the tusk, a feature visible by direct observation and confirmed by CT-scan data, which may be an indication that they had erupted not long before the death of this particular specimen (Boos *et al.* 2016). The wide-opened pulp cavity is conical and restricted to the first third of the tusk length.

Nasal. The anterodorsal surface of the snout is mainly composed by the nasals, which also form the dorsal margin of the external nares. The nasals surround the ascending process of the premaxillae, and are bordered by the prefrontals posterolaterally, by the frontals posteriorly, and laterally by the maxillae and lacrimals (better preserved on the left side). The suture between both nasals is weakly interdigitated. Also, the nasofrontal suture is of minimal interdigitation (*sensu* Kammerer, 2021). In some dicynodontoids (e.g., *Lystrosaurus*

maccaigi) and cryptodonts (e.g., *Bulbasaurus phylloxyron*) this suture is close to the premaxilla (Kammerer *et al.*, 2011; Kammerer & Smith, 2017); in *Rastodon* the distance between the premaxillae and the nasofrontal suture is roughly half the length of the nasals in dorsal view. Nasal bosses are present. They overhang the dorsoposterior surface of the external nares, meet posteromedially as in *Thliptosaurus imperforatus* (Kammerer, 2019a), and are confluent with the premaxillae anteriorly, such that the whole boss is diamond-shaped. Additionally, the texture of the boss surface is rugose and, as in the maxillae and premaxillae, an array of foramina is present. The nasal ornamentation distribution is triangular-shaped on each individual bone.

Prefrontal. The prefrontals are crescentic bones that contribute to the anterodorsal rim of the orbits, as is typical of emydopoids (Castanhinha *et al.*, 2013). The prefrontal contacts the nasals anteromedially, the lacrimal ventrally, and the frontal posteriorly. The prefrontal-frontal suture is small and interdigitated. There is no indication of a prefrontal boss, and the prefrontal does not contact the maxilla. As reported in the original description (Boos *et al.*, 2016), a conspicuous notch is present between the nasal and prefrontal on both sides in the dorsal view. Prefrontal ornamentation is present in the shape of anterolaterally- to posteromedially-oriented striations.

Lacrimal. The left lacrimal of the holotype is better preserved than the right one. The lacrimal is visible in the dorsal view, forming the anteroventral corner of the orbit. Both external view and CT scans do not suggest the presence of a contact between the lacrimal and the septomaxilla. Anteriorly, on the facial surface of the skull, this bone contacts the maxilla, the facial contribution of the prefrontal and, possibly, the nasal. Posteriorly, the lacrimal meets the jugal, forming an oblique suture on the suborbital plate. Additionally, the lacrimal develops medially, over the maxillary recess, partially obscuring the nasal cavity. Near the contact with the jugal, an oval foramen pierces the lacrimal surface, i.e., the lacrimal foramen. It is positioned more posteriorly than in other taxa, such as *Compsodon helmoedi* (Angielczyk & Kammerer, 2017). As noted by Boos *et al.* (2016), the lacrimal bulges out laterally to form a protuberance at the anterior rim of the orbit.

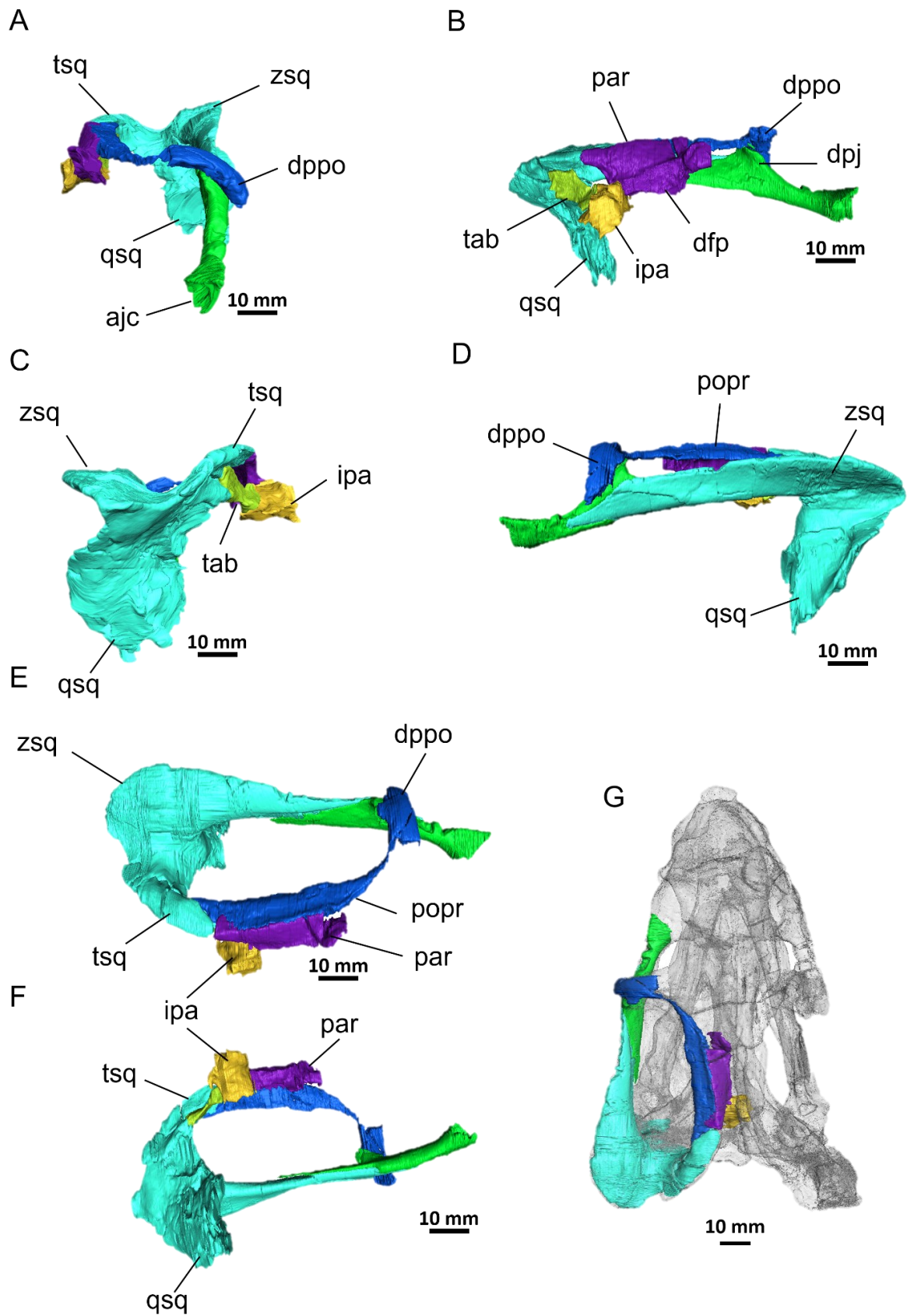


Figure 4. Left temporal and intertemporal bones in (A) anterior, (B) medial, (C) posterior, (D) lateral, (E) dorsal, and (F) ventral views. Anatomical position depicted in (G). ajc,

anterior jugal cavity; dfp, descending flange of the parietal; dpj, dorsal process of the jugal; dppo, descending process of the postorbital; ipa, interparietal; par, parietal; popr, posterior process of the postorbital; qsq, quadrate ramus of the squamosal; tab, tabular; tsq, temporal ramus of the squamosal; zsq, zygomatic ramus of the squamosal.

Jugal. We segmented the left, better preserved, jugal (Fig. 4, 5G-K). The ascending process of this bone (dpj, Fig. 5G-J) composes the medioventral portion of the postorbital bar, where it contacts the postorbital. Anteriorly, the jugal contributes to most of the suborbital bar, and is overlapped laterally by the maxilla. Also, it contacts the lacrimal antero-dorsally. Additionally, the anterior portion of the jugal is expanded medially and dorso-ventrally, forming a cavity (ajc, Fig. 5H-J), which is the anterior bony enclosure of the maxillary recesses described by De Simão-Oliveira *et al.* (2020). Laterally, and anterior to the postorbital bar, the jugal forms a triangular slot to fit the anterior squamosal process (jssq, Fig. 5G). This contact extends posteriorly, as the jugal tapers and develops as a lamina, visible on the ventral surface of the zygomatic arch. The whole contact surface between the jugal and the squamosal is triangular in shape. As typical of dicynodonts, a suborbital jugal boss is absent. The nature of the maxilla-squamosal contact exposes the jugal dorsally and ventrally.

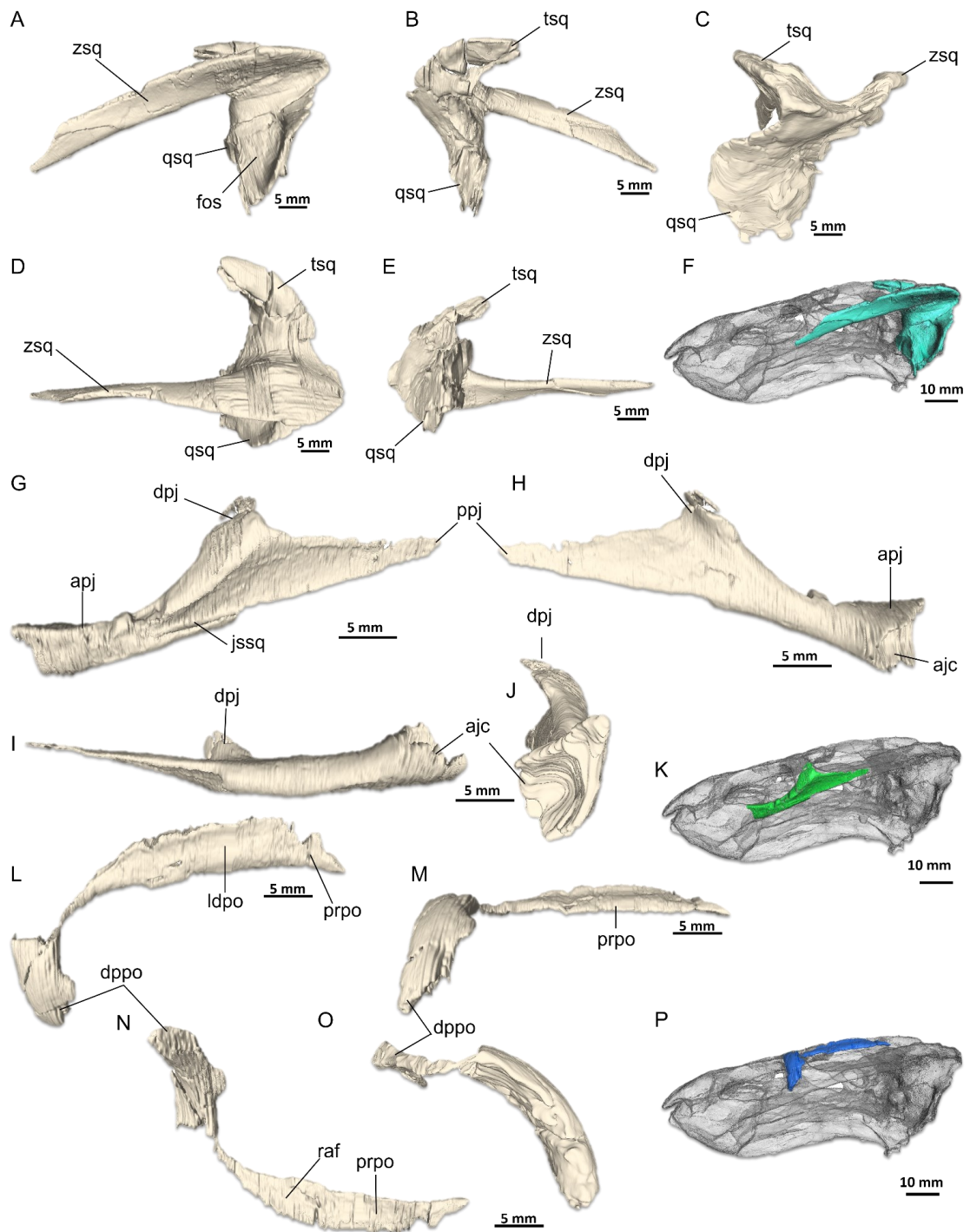


Figure 5. Left squamosal in (A) left lateral, (B) medial, (C) posterior, (D) dorsal, and (E) ventral views. Left jugal in (G) lateral, (H) medial, (I) ventral, and (J) anterior views. Left postorbital in (L) dorsal, (M) lateral, (N) ventral, and (O) anterior views. Anatomical positions are depicted in (F), (K), and (P) of the skull in left lateral view (E, F, P). Abbreviations: apj, anterior process of the jugal; ajc, anterior jugal cavity; dpj, dorsal process of the jugal; dppo, descending process of the postorbital; fos, fossa; jssq, jugal slot for the squamosal; popr, postorbital ridge; ppj, posterior process of the jugal; prpo, posterior ramus of the postorbital;

ldpo, longitudinal depression of the postorbital; qsq, quadrate ramus of the squamosal; raf, roof of the adductor fossa; tsq, temporal ramus of the squamosal; zsq, zygomatic ramus of the squamosal.

Frontal. The frontals are major contributing elements to the skull roof, mostly restricted to the interorbital region, which is depressed relative to the surrounding bones. The lateral surfaces of the frontals compose most of the dorsal rim of the orbits (as in most dicynodonts) and are raised relative to the medial interorbital depression. Also, the frontals extend posteriorly to contribute with the anterior portion of the intertemporal region. A medial, almost straight suture marks the contact between both frontals. Anteriorly, the sutures between the frontals and nasals are interdigitated, but its complexity is low (Kammerer, 2021). Posteriorly, the frontals meet the preparietal to form a U-shaped (Castanhinha *et al.*, 2013) or arch-shaped (Boos *et al.*, 2016) suture, which, together with the immediate adjacent surfaces of both bones is slightly raised relative to the surrounding area, thus forming a small fronto-preparietal protuberance. Medially, immediately anterior to this protuberance, the frontals are slightly depressed. As it tapers posteriorly, the posterior process of the frontal extends back to “a level immediately posterior to the mid-length of the pineal foramen” (Boos *et al.*, 2016, p. 7), and is bracketed by the anterior lateral and medial processes of the parietal. In the dorsal view, the suture between the frontal and the postfrontal is diagonally oriented. Posterolaterally, near the orbital rim, the frontal displays an indentation to contact the postfrontal. Since the ethmoid is poorly preserved, it is not possible to assess whether this bone contacted the frontals.

Postfrontal. The right postfrontal is poorly preserved, whereas the left one is in better condition, and is therefore our source of anatomical information. The retention of this bone is not common among emydopoids (Angielczyk & Kammerer, 2017). The postfrontal has a roughly triangular morphology. Posterior to the orbit, the postfrontal is raised above the terminal, posterior portion of the frontal and the preparietal bone. The anterior portion of the postfrontal is slightly depressed between the frontal and postorbital. Laterally, the postfrontal adds a small contribution to the posterodorsal portion of the orbital rim. In the dorsal view, at the orbital rim, the anterolateral part of this bone has a gentle projection, which fits inside the posterolateral frontal indentation (see above). From its expanded, anterolateral base, the frontal tapers posteromedially. Its anteromedial side contacts the frontals, while the concave, posteromedial side meets the postorbital. The tapered posterior end of the postfrontal makes contact with the tip of the anterior lateral process of the parietal on the raised surface.

Preparietal. The preparietal is an unpaired median element of the skull roof. It is broader anteriorly, where it is delimited by the frontals. Roughly ovoid in shape, it is longer than wider. The medial anterior processes of the parietals flank the preparietal posterolaterally. Posteriorly, the terminal portion of the preparietal forms the anterior half of the pineal boss (*sensu* Sullivan & Reizs, 2005) around the preparietal foramen, which is elliptical in shape. The posterior half of this foramen is bordered by the parietals. The preparietal is almost flush with the medial surface of the frontals, except on the fronto-preparietal protuberance. Lateral ridges bounding the preparietal are absent in *R. procurvidens*, as is the case for most dicynodonts.

Parietal. The parietal bones (Fig. 4B, E, F) are conspicuous elements of the skull roof, being mostly exposed in the dorsal view. The parietals are anteroposteriorly longer than they are broad. Each parietal is composed of two anterior processes, one posterior extension and an internal descending flange (Fig. 4B). The parietals meet each other at the sagittal plane, through a mostly straight suture. The lateral anterior process contacts the postfrontal anteriorly and the posterior process of the frontal medially. As to the medial anterior process of the parietal, it makes contact with the posterior process of the frontal laterally, and meets the preparietal medially. At their medial, elevated bases, the medial anterior processes make the posterior half of the preparietal foramen. Laterally, the parietal meets the postorbital to form a ridge, where the suture runs anteroposteriorly, slightly inclined medially (as seen from dorsal view), from the anterior lateral process of the parietal to the level of the posterior corner of temporal fenestra. Due to the nature of this contact, most of the parietal surface faces dorsomedially, and the medial suture between the parietals is positioned in a sulcus. The posterior portion of the parietal surface faces mostly medially. Also, the parietal-postfrontal ridge is convex in lateral view, being taller near the level of mid-length of the temporal fenestra. The ventral flange of the parietal contacts the ascending ramus of the epipterygoid, then extends posteriorly to contact the interparietal medially, and the supraoccipital ventrolaterally. While the postorbital forms the roof of the adductor fossa, the descending flange of the parietal, almost perpendicular to the postfrontal wall, is responsible for the medial wall of this fossa. Additionally, the ventral flange composes the dorsal portion of the skull roof that covers the midbrain (De-Simão Oliveira et al., 2020). Finally, the preparietal contacts the squamosal posteriorly.

Postorbital. As for the postfrontals, the left postorbital (Fig. 4, 5L-P) is our best source of information, since the right one is weathered. This bone is a large element of the skull roof,

and is formed mainly by its descending process (dppo, Fig. 4A, B, D, E; Fig. 5L-O) and posterior ramus (prpo, Fig. 4D, E; Fig. 5L-N). The postorbital descending process forms most of the narrow postorbital bar, and the posterior process borders the temporal fenestra, a typical pattern of dicynodonts. As for the composition of the postorbital bar, Boos *et al.* (2016, p. 9) stated that the descending process of the postorbital appears to be the sole element, but warned that “If a dorsal spur of the jugal is present, it must be small and confined to the (unprepared) medial face of the postorbital bar”. Indeed, as discussed before, our CT-data asserts the presence of a dorsal spur. The lateral surface of the postorbital bar is not ornamented with a boss. Anteromedially, the postorbital contacts the postfrontal bone. Medially, the postorbital and the parietal initiate contact immediately posterior to the postfrontal-frontal suture. As it extends posteriorly, the postorbital-parietal suture is situated in a long medial, dorsolaterally-facing ridge, until the postorbital meets the squamosal near the end of the skull roof. This dorsolaterally-facing posterior ramus has no sharp break in slope, and is not strongly biplanar (*sensu* Kammerer *et al.* 2015). A longitudinal depression along the posterior ramus of the postorbital probably represents the attachment site for the *M. adductor mandibulae externus medialis* (Crompton & Hotton, 1967). The ventral surface of the postorbital forms the roof of the adductor fossa (Angielczyk & Kammerer, 2017).

Squamosal. The squamosal is the largest element of the skull roof, composing the zygomatic arch, most of the posterolateral part of the skull roof and the lateral margins of the occiput. In lateral view, the dorsal margin of the squamosal lies ventrally to the rest of the skull roof, not departing from the prevalent condition in dicynodonts (except for *Stahlekerinae*). The squamosal can be divided into its zygomatic (zsq), temporal (tsq) and quadrate ramus (qsq) (Fig. 4, 5). The zygomatic ramus is transversely expanded and slightly twisted posteriorly. As the zygomatic ramus develops anteroposteriorly, the angle formed between its surface and the coronal plane decreases, such that its posterior portion forms the most acute angle with the referred plane. This posterior portion bears a rough texture, possibly an additional area for the origin of the *M. adductor mandibulae externus lateralis* (see below; Angielczyk, 2004). Anteriorly, the zygomatic ramus makes contact with the maxilla, lateral to the jugal. As the anterior portion of the zygomatic and the posterior part of the maxilla are narrow, the jugal is exposed dorsally and ventrally. The postorbital bar is located posteriorly to the squamosal-maxilla contact, where no contact between the descending process of the postorbital and the squamosal is seen. As revealed by CT-data, the zygomatic ramus of the squamosal medially overlaps the jugal in an extensive contact (Fig. 4D, E). No ornamentation is present on the

surface of the zygomatic process. Additionally, this process extends beyond the occipital condyle, as typical of dicynodonts. At the posterior corner of the temporal fenestra, the zygomatic ramus meets the temporal ramus in an obtuse angle (Fig. 4C; Fig. 5C). The latter process then makes ventral contact with the supraoccipital and the tabular (tab, Fig. 4C). Anteriorly, the temporal ramus meets the parietal and postorbital. From below the contact between the temporal and zygomatic rami, the quadrate ramus develops, flaring laterally (Fig. 4, 5). In posterior view, a dorsolateral notch is visible below the zygomatic process, as the quadrate process acquires a convex outline in the posterior view. This latter process forms the lateral rim of the post-temporal fenestra (Fig. 6B), which is elliptical in shape, is positioned at the level of the foramen magnum (Fig. 6F), and separates the supraoccipital from the opisthotic laterally. Below and lateral to the post-temporal fenestra, the lateral, convex part of the opisthotic contacts the concave, medial portion of the quadrate ramus of the squamosal. As the quadrate ramus develops ventrally, it finally contacts the quadrate. Due to its lateral expansion, the quadrate ramus obscures the quadratojugal in posterior view. A fossa (fos, Fig. 5A) is present on the anterior face of the quadrate process, where the quadrate-quadratojugal complex is housed. Such fossa possibly marks the origin site of the *M. adductor mandibulae externus lateralis* (Angielczyk, 2004; Angielczyk et al., 2016).

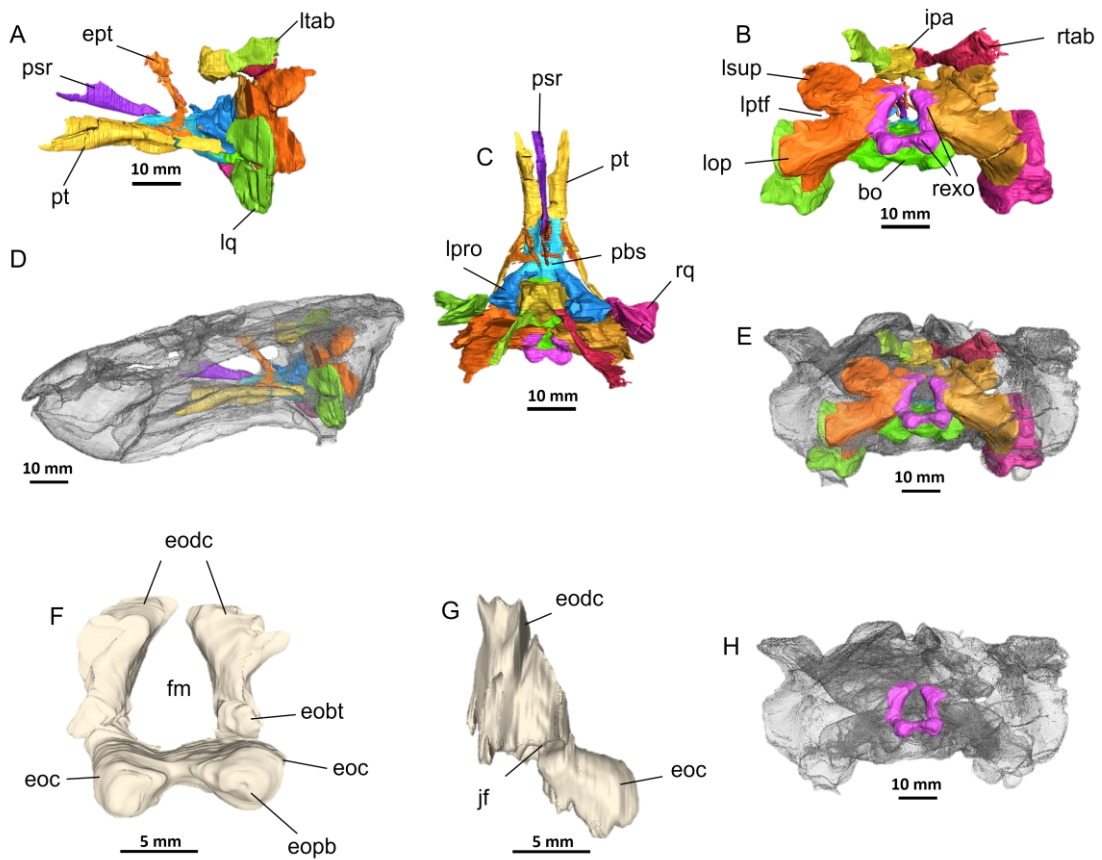


Figure 6. Brainscase and Other elements of UNIPAMPA 317 in (A) left lateral, (B), posterior, and (C) dorsal views. (F) and (G), exoccipitals in posterior and left lateral views, respectively. Anatomical positions are depicted in (D), (E) and (H). bo, basioccipital; eodc, exoccipital dorsal component; eoc, exoccipital condyle; eobt, exoccipital buttress; eopb, exoccipital posterior bulge; ept, epipterygoid; fm, foramen magnum; ipa, interparietal; lop, left opisthotic; lpro, left prootic; lptf, left post-temporal fenestra; lq, left quadrate; lsup, left supraoccipital; ltab, left tabular; pt, pterygoid; pbs, parabasisphenoid; psr, parasphenoid rostrum; rexo, right exoccipital; rq, right quadrate; rtab, right tabular.

Vomer. Not departing from the dicynodont condition, in *Rastodon* the vomer is an unpaired palatal element. It contacts the premaxillae anteriorly, level with the tusks and giving continuity to the premaxillary posterior median ridge. Presumably, the vomer contacts the palatines laterally. However, the palatines are poorly preserved. The vomer is the medial component of the dorsal roof of the choana (Angielczyk & Kammerer, 2017). Anteriorly, the mid-ventral vomerine plate runs along the midline of the palate. Posterior to the vomerine plate, the vomer acquires a blade-like conformation, without a median trough (contra Boos *et*

al., 2016). Further posteriorly, the vomer bifurcates to make the anterior edge of the interpterygoid vacuity, at the same spot where it makes contact with the medial walls of the anterior rami of the pterygoid.

Palatine and ectopterygoid. The palatines are present, although their limits are hard to define. It seems to make extensive medial contact with the vomer, and ventral contact with the ectopterygoid. The ectopterygoid is a small elongate element anterior to the pterygoid. Unfortunately, the preservation and low x-ray penetration in this region hinders further considerations.

Pterygoid. The pterygoid (Fig. 6A, B; Fig. 7F-J) is the dominant palatal element, being formed by the following main components: the anterior (ptpr) and the quadrate rami (ptqr), and the main (medial) pterygoid plate (ptmp) (Fig. 7F-I). This plate accounts for 12% of the basal skull length. As typical in dicynodonts, the pterygoid is X-shaped in ventral view due to the divergent nature of its anterior and quadrate rami, which meet at the medial pterygoid plate. The pterygoid morphology departs from a X in that the angle between the anterior rami is much smaller than that between the quadrate rami. Also, the anterior rami are more robust than the mediolaterally flattened quadrate rami, although none is particularly wide in ventral view. As is typical of emydopoids (e.g., *Dicynodontoides*, Cox, 1959) the anterior rami are essentially straight. Anteriorly, each anterior ramus meets its corresponding ectopterygoid. Additionally, in lateral view, the palatal ramus is taller anteriorly than posteriorly (Fig. 7H, I). As the anterior rami begin to diverge, they outline the posterior margin of the conspicuous, ovoid interpterygoid vacuity. As most non-dicynodontoid dicynodonts, the posterior edges of this vacuity are dorsal to the median plate. The anterior rami bear ventral ridges (ptvr, Fig. 7G) that extend posteriorly until they contact their respective ridges that come from the large crista oesophagea (co, Fig. 7G), exclusively formed by the pterygoid, on the surface of the broad median pterygoid plate. The presence of these “well-developed ridges extending from the crista oesophagea anteriorly along the pterygoid rami” is part of *Rastodon*’s original diagnosis (Boos *et al.*, 2016, p.5). Posteriorly, the median plate meets the parabasisphenoid in a transversal interdigitated suture. This median plate bears a lateral lamina in *Rastodon* (ptll, Fig. 7H, I). Further posteriorly, as the quadrate ramus diverge laterally, it is finally wedged by the paraoccipital and the quadrate.

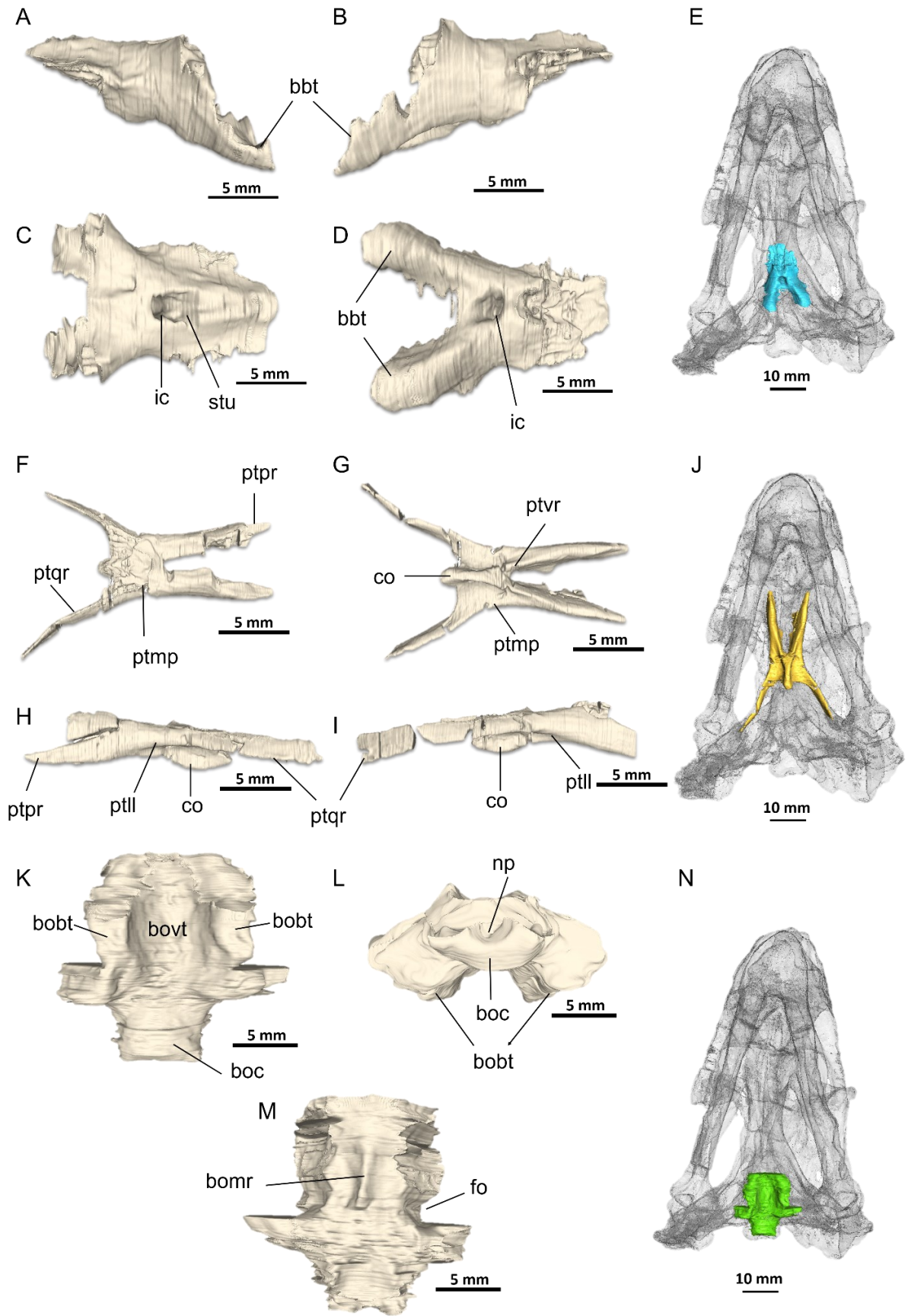


Figure 7. Basisphenoid in (A) left lateral, (B) right lateral, (C) dorsal, and (D) ventral views. Pterygoid in (F) dorsal, (G) ventral, (H) left lateral, and (I) right lateral views. Basioccipital in (K) ventral, (L) posterior, and (M) dorsal views. Anatomical positions depicted in (E), (J), and (N). boc, basioccipital condyle; bobt, basioccipital basitubera; bomr, basioccipital median ridge; co, crista oesophagea; fo, fenestra ovalis; np, notochordal pit; ptll, pterygoid lateral lamina; ptmp, pterygoid medial plate; ptp, pterygoid palatal ramus; ptqr, pterygoid quadrate ramus; ptvr, pterygoid ventral ridge.

Epipterygoid. The epipterygoid consists of two portions, the ventral footplate, and the ascending ramus (epfp and epar, respectively, Fig. 8J-N). The epipterygoid footplate is anteroposteriorly expanded, much longer than taller. Its posterior, pointed end is ventral to the pila antotica. As in emydopoids, the epipterygoid footplate overlies the quadrate ramus of the pterygoid (Fig. 6A), and contacts the parabasisphenoid medially; this contact is absent in *Myosaurus* (Macungo *et al.*, 2022). The ascending ramus projects dorsally, while forming an acute angle with the footplate. Where the ascending ramus contacts the descending flange of the parietal dorsally, it is expanded anteroposteriorly as in *Kembawacela yajuwayeyi* (Araújo *et al.*, 2022). The midbrain was laterally supported by the epipterygoids (Simão-Oliveira *et al.*, 2020).

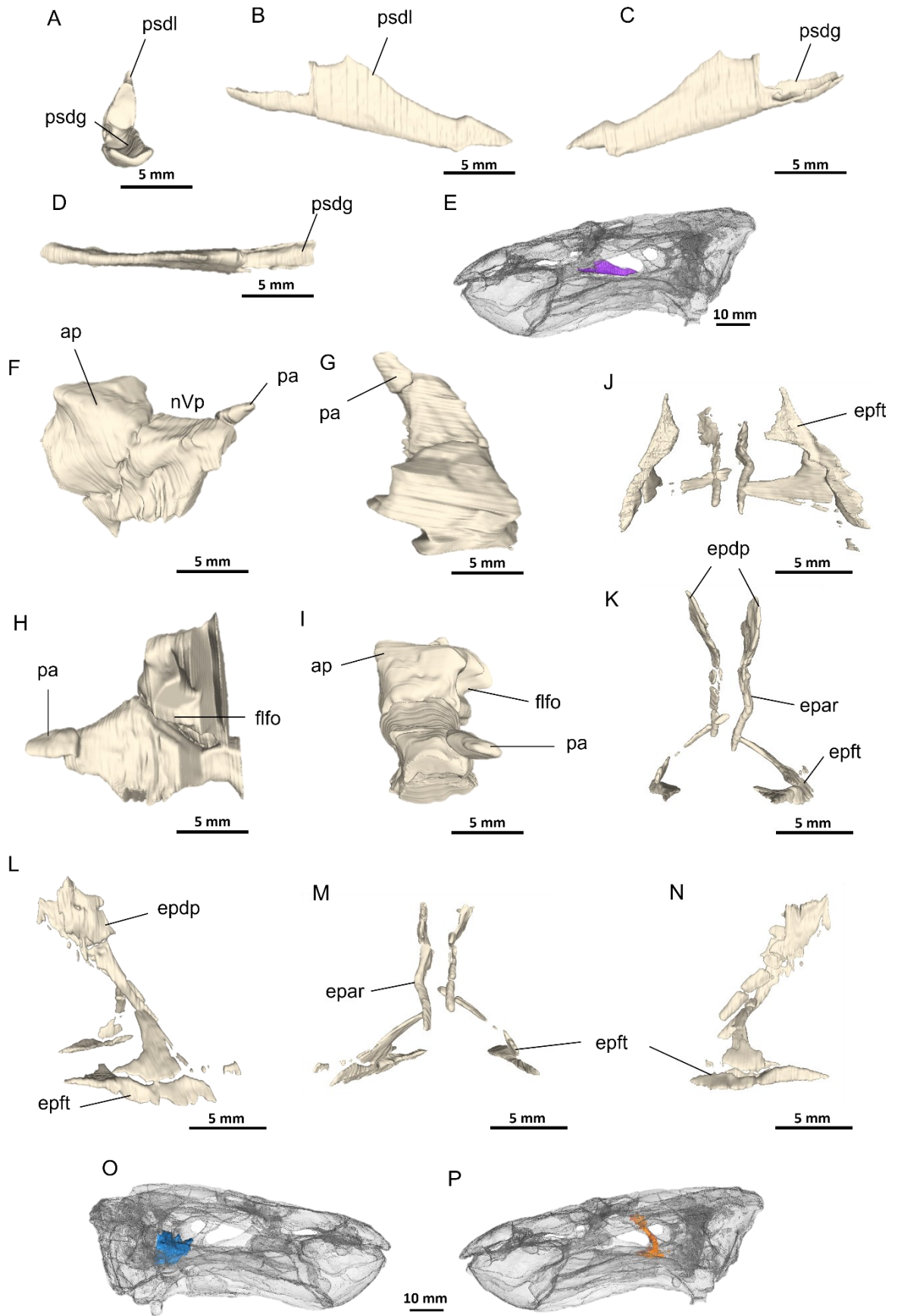


Figure 8. Parasphenoidal rostrum in (A) anterior, (B) left lateral, (C) right lateral, and (D) dorsal views. Right prootic in (F) lateral, (G) dorsal, (H) medial, and (I) anterior views. Epipterygoids in (J), ventral, (K) anterior, (L) left lateral, (M), posterior, and (N) left lateral views. Anatomical positions are depicted in (E), (O), and (P). ap, alar process; epar, epipterygoid ascending ramus; epdp, epipterygoid dorsal plate; epft, epipterygoid foot plate; flfo, flocular fossa; nVp, nerve V passage; pa, pila antotica.

Parabasisphenoid. The parasphenoid and the basisphenoid are fused to form the parabasisphenoid (pbs, Fig. 6C; Fig. 7A-E), a bone that contacts the median pterygoid plate anteriorly in an interdigitated suture, as seen externally. However, CT-scan reveals that the parabasisphenoid overlies the pterygoid. The parasphenoid portion is not clenched between the pterygoids and therefore is not part of the median plate, similar to *Cistecephalus*, but contrasting with *Kawingasaurus* and *Kembawacela* (Keyser, 1973; Angielczyk et al., 2019). Posteriorly it meets the basioccipital (although the nature of the sutural contact is hard to ascertain, externally or internally), and makes posterodorsal contact with the prootic on each side. The parasphenoid rostrum (psr, Fig. 6A, C; Fig. 8, A-E) is present dorsal and anterior to the parabasisphenoid, extending past over the interpterygoid vacuity. On the ventral surface of the parabasisphenoid, just posterior to the pterygoid crista oesophagea, there is a single, subcircular internal carotid foramen (ic, Fig. 7D). Posterior to this foramen, two ridges develop posterolaterally, becoming wider to form the basal tubera (bbt, Fig. 7A, B, D). Externally, a sutural contact appears to separate the parabasisphenoid from the basal tubera. Indeed, CT-scans suggest that the posterior portion of the parabasisphenoid has a small contribution to the anteriormost portion of the basal tubera. On the dorsal surface of the parabasisphenoid, posterior to the carotid foramen, the sella turcica is present in dicynodonts (stu, Fig. 7C); we were not able to find this feature in *Rastodon*. As in *Myosaurus*, no tuberculum sellae is present, and the clinoid process is absent/reduced (Macungo et al., 2022).

Basioccipital. This is a large, longer than wide, element on the ventral and posterior surface of the basicranium. The basioccipital (bo, Fig. 6B; Fig. 7K-N) is narrower anteriorly, at the contact with the parabasisphenoid. It expands laterally to form the robust, rounded basal tubera. These basal tubera delimit a trough-like structure on the ventral surface of the basioccipital (bobt, Fig. 7K, L), which gives this bone an inverted U-shape in posterior view, as what is displayed by *Pristerodon* (Macungo et al., 2022). Furthermore, the basioccipital surface forming the floor of the trough is concave (bovt, Fig. 7K), and it does not bear an intertuberal ridge. On the lateral surface of the posterior portion of the basitubera are the

concave stapedial facets. Posterior to the stapedial facet is located the fenestra ovalis (fo, Fig. 7M), delimited posteriorly by the basioccipital and opisthotic, and the parabasisphenoid anteriorly. As typical in dicynodonts, the occipital condyle is composed of three lobes: the ventral lobe (voc, Fig. 7K-L) is formed by the basioccipital, while the exoccipitals compose the two laterodorsal lobes (Fig. 6B). In ventral view, the basioccipital condyle has a subquadrangular outline, while, in the posterior view, it is bean-shaped. Its dorsal edge is concave, and the ventral one is rounded. As in *Niassodon*, the articular surface is pitted, and CT-scans reveal an internal open canal, the notochordal pit (np, Fig. 7L). In posterior view, where the basioccipital, exoccipital and opisthotic meet, a conspicuous jugular foramen lateral to the occipital condyle is seen on each side. On its dorsal surface the basioccipital bears two longitudinal depressions flanking a median ridge (bomr, Fig. 7M). As to the brain, the basioccipital and opisthotics supported the hindbrain ventrally (Simão-Oliveira et al., 2020).

Exoccipital. The exoccipital has a dorsal and ventral components fused together to form an oblique buttress (eobt, Fig. 6F). The dorsal component (eodc, Fig. 6F, G) is reniform and contributed extensively to the height of the foramen magnum (fm, Fig. 6F), which is delimited by the dorsal components of exoccipitals laterally and dorsally, and the basioccipital ventrally, with slight (if any) supraoccipital dorsal contribution. The exoccipitals contribute with laterodorsal lobes to the occipital condyle (eoc, Fig. 6F, G).

Supraoccipital. The supraoccipitals form the dorsoposterior aspect of the braincase (Fig. 6B). It can be anatomically divided in three portions: the medial lobe and the two lateral, transversely broad allae or wings (Castanhinha et al., 2013; Macungo et al., 2020, 2022). Its contact with other bones is better seen in the posterior view. Dorsally, the medial portion of the supraoccipital may have contacted the interparietal, although this area is damaged in UNIPAMPA 317. Due to preservation, it is hard to be certain as to whether the supraoccipital contributes to the dorsal portion of the foramen magnum. However, it does seem to be the case, although its contribution is really small. Since the medial lobe is damaged, the presence or absence of a nuchal crest becomes hard to ascertain (see discussion, however). Laterodorsally and laterally, the supraoccipital wings meet the tabulars (Fig. 6B) and squamosals, respectively. Medially, the supraoccipital and the dorsal component of the exoccipital meet. Ventral do this contact, the supraoccipital contacts the opisthotic, with the formation of the oval post-temporal fenestra (lptf, Fig. 6B) between them, bounded by the squamosal laterally. As in *Dicynodontoides*, there is a dorsolateral depression on the allae (best seen in the left wing in UNIPAMPA 317), where the *rectus capitis dorsalis minor*

muscle would attach (Cox, 1959; Macungo *et al.*, 2022). On its anterior surface, the supraoccipital bears a transverse crest. The area between this crest and the ventral contact with the prootic is concave.

Opisthotic. The opisthotics form a transversely broad element on the posteroventral aspect of the braincase (Fig. 6B). The opisthotic is contacted by the exoccipital dorsal component medially, and the supraoccipital dorsomedially. Laterally, the paroccipital process of the opisthotic meets the quadrate process of the squamosal, and lateroventrally it contacts the quadrate and the posterior ramus of the pterygoid. Besides the lateral component of these expansions, the paraoccipital processes are also directed ventrally, such that their ventral limits are below the level of the basitubera in posterior view. Additionally, the lateral ends of the paroccipital processes are dorsoventrally expanded. Also, the opisthotic form the dorsolateral edge of the fenestra ovalis. As to its surface, the paroccipital process of the opisthotic is strongly convex, and bears no depressions or sulci (present in cistecephalids). In this respect, the morphology of UNIPAMPA 317 is more similar to the “featureless” condition of *Compsodon*, *Dicynodontoides* and *Emydops* (Macungo *et al.*, 2022). On its anterior face, the opisthotic meets the prootic (Fig. 6C).

Prootic. Anatomically, it can be divided into an anterior ascending ramus and a posterior main body (Macungo *et al.*, 2022). It is crescent-shaped in anterolateral view, and the floccular fossa (flfo, Fig. 8H, I) excavates its medial wall. As the alar process (*sensu* Castanhinha *et al.*, 2013) of the posterior body develops dorsally to contact the supraoccipital (ap, Fig. 8F, I), it forms the anterolateral wall of the braincase. In the anterior view, the prootic strongly bulges laterally, giving the posterior main body a triangular shape. Anteriorly, the pila antotica develops anteromedially towards the epipterygoid (Fig. 6A, C). The morphology of the pila antotica resembles that of emydopoids, for example, *Compsodon*, *Myosaurus* and *Kembawacela* (Angielczyk & Kammerer, 2017; Angielczyk *et al.*, 2019; Macungo *et al.*, 2022, Araújo *et al.*, 2022).

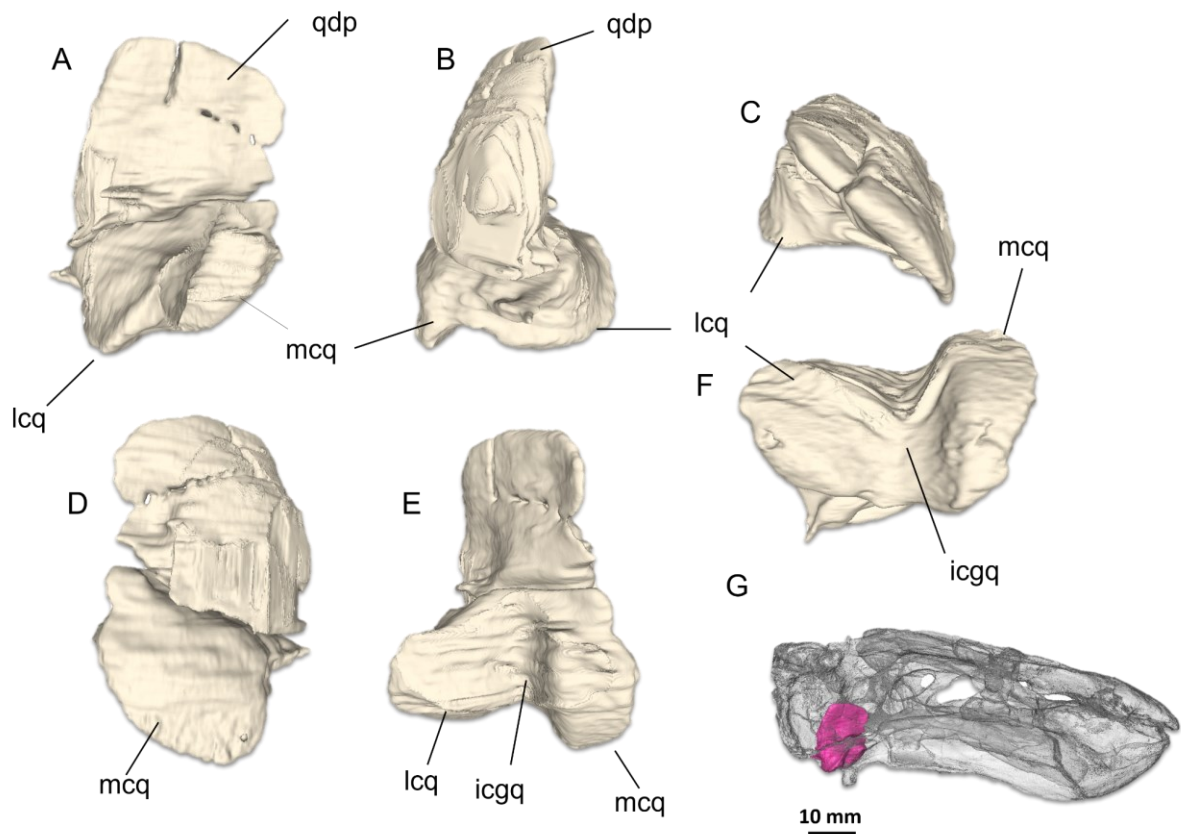


Figure 9. Right quadrate in (A) lateral, (B) posterior, (C) dorsal, (D) medial, (E) anterior, and (F) ventral views. Anatomical position depicted in (G). icgq, intercondylar groove of the quadrate; lcq, lateral condyle of the quadrate; mcq, medial condyle of the quadrate; qdp, quadrate dorsal process.

Quadrate — *Quadratojugal*. The quadrate (Fig. 6A-C; Fig. 9) has an inverted-Y shape (*sensu* Araujo et al., 2022), and is formed by an anterolaterally-facing plate-like dorsal body (qdp, Fig. 9A, B), and two well developed ventral condyles, the medial one being narrower than the lateral one (mcq and lcq, respectively, in Fig. 9). The quadrate lies anterior to the terminal portion of the ventral process of the squamosal. Its dorsal body further contacts the prootic and the lateral portion of the quadrate ramus of the pterygoid medially, and its lateral condyle meets the quadratojugal laterally. This later suture was only revealed by the CT scans. A conspicuous intercondylar groove (icgq, Fig. 9E, F) runs between the two. In ventral view, the lateral and medial edges of the quadrate are convex, while the anterior and posterior borders are, respectively, concave and convex. The thin, plate-like quadratojugal meets the lateral condyle of the quadrate medially and ventrally. CT-scan shows a medial suture between these bones, which are housed at the adductor fossa. The quadratojugal is hidden from posterior

view by the quadrate ramus of the squamosal. It contributes to the medial wall of the adductor fossa, making thus a lateral contact with the quadrate ramus of the squamosal.

Interparietal. The unpaired interparietal (ipa, Fig. 4B, C, E, F; Fig. 6B) lies between the crest-like postorbital-parietal ridges. This small stripe of bone does not contribute to the intertemporal skull roof, but slopes posteroventrally to contact the supraoccipital at the midline of the skull, and is contacted by the tabulars on each side. A small nuchal crest is present on the posterior half of the interparietal surface, similar to the condition displayed by *Compsodon* (Angielczyk & Kammerer, 2017). There is no contact between the interparietal and the squamosal.

Tabular. The tabulars (Fig. 4B, C; Fig. 6A,B B) are thin, elongated elements positioned on the dorsolateral portion of the occiput, ventral to, and making contact with, the parietals (anteriorly) and squamosals (posteriorly). Also, the tabular contacts the squamosal laterally. Medially, the tabulars meet the interparietal, while the ventral contact with the supraoccipital is manifested at its posterior end. The squamosal precludes contact between tabular and opisthotic.

Mandible. Despite the presence of several cracks, all the mandibular elements are preserved on both sides of the lower jaw, with varying degrees of preservation, nevertheless. As preserved, the mandible is in occlusion with the upper jaw, thus blocking the view of the dorsal surface of the mandibular symphysis, only accessed by microtomography. A slit-like mandibular fenestra is present, delimited by the dentary, surangular and angular. Notably, a dentary lamina (dl, Fig. 10A) occludes the fenestra in lateral view, as in the emydopoids *Kombuisia frerensis* and *Dicynodontoides*. The Meckelian canal is delimited by the prearticular medially, and angular and surangular laterally.

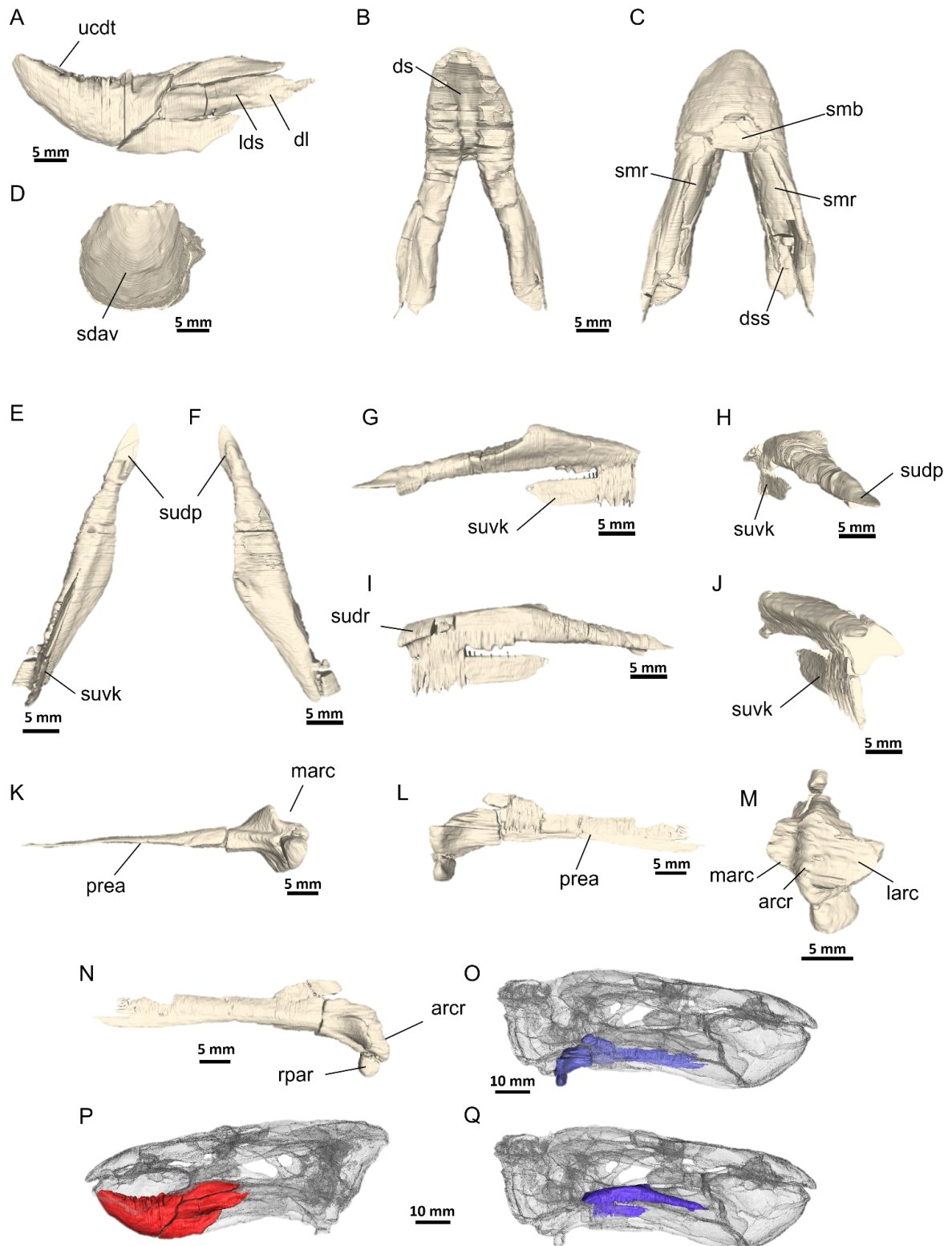


Figure 10. Dentaries and splenial in (A) left lateral, (B) dorsal, (C) ventral, and (D) anterior views. Right surangular in (E) ventral, (F) dorsal, (G) medial, (H) anterior, (I) lateral, and (J) posterior views. Right prearticular-articular complex in (K) ventral, (L) lateral, (M), and (N) medial views. Anatomical positions depicted in (O), (P) and (Q). arcr, articular cotylar ridge; dl, dentary lamina; ds, dentary symphysis; dss, dentary slot for the surangular; larc, left

articular cotyle; lds, lateral dentary shelf; marc, medial articular cotyle; prea, prearticular; rpar, retroarticular process of the articular; sdav, smooth dentary anteroventral surface; smb, splenial median body; smr, splenial mandibular ramus; sudp, surangular dentary process; sudr, surangular dorsoposterior rim; suvk, surangular ventral keel.

Splenial. Both splenials are fused into a slender and boomerang-shaped single element (Fig. 10C), mostly restricted to the ventromedial part of the mandibular symphysis. Its anterior portion (median body, *sensu* Castanhinha *et al.*, 2013) participates in the mandibular symphysis, between the dentaries, while its two rami run posteriorly, bordered by the prearticular (medially) and angular (laterally).

Dentary. The dentary is the dominant element of the mandible, composing more than half of it (Fig. 10A-D, P). It overlaps the surangular above the mandibular fenestra, while the contact with the angular happens below the fenestra, where a posterior triangular projection of the dentary is accommodated by the angular. Additionally, the contact with the splenial is attained ventrally (Fig. 10C). The dentaries meet medially at the mandibular symphysis, which has a convex anteroventral surface, without a medial ridge (Fig. 10D). Numerous foramina pierce the anteroventral surface of the dentaries and extend further back, reaching the anterior end of the mandibular fenestra, hinting at the extension of the keratinous covering on the mandible. No suture between the dentaries is discernible, even on CT-scans. The fused dentaries form an upward curving (ucdt, Fig. 10A), shovel-shaped structure, the tip of which is rounded and bears a depression on its posterior surface. Such conformation is very similar to the typical emydopoid condition, as pointed out by Kammerer & Ordoñez (2021). Dentary tables and posterior dentary sulci are absent. A flattened area on the dorsal surface of the posterior dentary process may represent the insertion site for the *adductor externus medialis* muscle (King *et al.*, 1989; Crompton & Hotton, 1967). Posterior to the symphysis, where the dentary obscures the mandibular fenestra, a well-developed, relatively thick lateral dentary shelf (lds, Fig. 10A) flares laterally. It has been hypothesized that such a shelf is the attachment site for *M. adductor mandibulae externus lateralis* in dicynodonts (Angielczyk *et al.*, 2019). Most of the dorsal surface of the lateral dentary shelf is flat, but the posterior portion of this surface bears a laterodorsally-facing depression. Below the dentary shelf, a dentary lamina develops and obscures most of the mandibular fenestra in lateral view (dl, Fig. 10A). Dorsal to the dentary shelf, the dentary slopes medio-dorsally, forming a cutting blade, which makes the

posterior part of the mandibular rami almost as tall as the anterior tip of the mandibular symphysis in lateral view.

Angular. The angular is the dominant lateral post-dentary element of the mandibular ramus. It composes most of the ventral and lateral surfaces of this part of the mandible. This bone does not contribute to the symphysis. Anteriorly, below the mandibular fenestra, the angular is bifurcated in lateral view, forming an anterolateral trough to receive the posterior process of the dentary. The upper anterior process of the angular forms the ventral margin of the mandibular fenestra. In ventral view, the anterior elongate triangular portion of the angular is squeezed between the splenial (medially) and the dentary (laterally). Posterior to the mandibular fenestra, the angular is a thin sheet of bone that makes medial contact with the surangular, and its ventral portion flares medially to underlie the prearticular. Also posterior to the mandibular fenestra, a relatively large, unornamented reflected lamina develops; its lateral surface is convex and smooth. We follow Olroyd & Sidor's (2022) terminology for the angular and reflected lamina. It is best preserved on the right side of the specimen, which permitted better reconstruction of the bony lamina as well as the angular cleft. The dorsal notch of the lamina begins at the level of the mandibular fenestra, and a ridge extends dorsally towards the surangular. The angular gap is conspicuous between the arched bony rim (formed by the surangular) and the posterior end of the reflected lamina. Such space houses the external fossa of the angular. An anterodorsal fossa is present anterior to the reflected lamina, ventral to the mandibular fenestra. Due to preservation, it is not possible to ascertain the presence of a posteroventral fossa on the angular, a common feature among dicynodonts (Olroyd & Sidor, 2022).

Surangular. The dorsal border of the mandible posterior to the dentary is made up by the surangular (Fig. 10E-J, Q). In lateral view, the surangular is a strip of bone dorsoposterior to the angular as seen externally; CT-scan reveal, however, that the surangular is thicker dorsally, and plate-like ventrally (Fig. 10G-I). This later plate, or keel (*sensu* Castanhinha et al., 2013; suvk, Fig. 10E, G-J), is medial to the angular and lateral to prearticular-articular. Anteriorly, the surangular (sudp, Fig. 10E, F, H), roughly circular in cross-section, slots into the dentary (dss, Fig. 10C), a contact that begins anterior to the mandibular fenestra as revealed by CT data, such that the surangular makes the dorsal roof of the mandibular fenestra, medial to the ventrally projecting dentary lamina, and it is block from lateral view by the dentary for almost all the fenestra length; in medial view, however, the surangular is

exposed from the beginning of the mandibular fenestra. Below the fenestra, the surangular initiates contact with the angular bone laterally. Further posteriorly, in addition to the lateral contact with the angular, the surangular now meets the articular medially. As the surangular proceeds posteriorly to meet the quadrate it develops laterally to form a rim (sudr, Fig. 10I). The anterior exposed half of the dorsal surface of the surangular is flattened to slightly convex, then it begins to slope posteroventrally just above the posterior end of the reflected lamina. In lateral view, no surangular vertical lamina hinders the articular bone.

Prearticular-Articular. Reflecting the plesiomorphic dicynodont condition, articular and prearticular are fused together (Fig. 10K-O). The prearticular part of this fused unit develops as a sub-rectangular bony lamina on the medial side of the mandible, and it is thus excluded from the lateral side, what is typical in dicynodonts (Angielczyk et al., 2019). While its lateral surface is slightly concave, its medial surface is convex. The prearticular part is bracketed by the splenial and the angular anteriorly. As it develops posteriorly, it forms the medial wall of the Meckelian canal, while the lateral wall is made by the angular and dentary (anteriorly), and by the surangular (posteriorly). The prearticular part makes lateral and ventral contact with the surangular and angular, respectively. Past the Meckelian canal, the fused prearticular-articular expands dorsoventrally. Medial to the surangular, the articular part of the unit forms with the latter bone a posterolaterally-directed suture. Not departing from the typical articular conformation in dicynodonts, a pronounced, rounded ridge (arcr, Fig. 10M, N) divides two cotyles to receive the quadrate condyles. The division, however, is asymmetrical: the lateral articulation facet is mediolaterally wider than the medial one. This is the reverse of the condition observed in *Kembawacela kitchingi* (Angielczyk et al., 2019). The medial articular surface (marc, Fig. 10K, M) is positioned more anteriorly (relative to the posterior ridge of the articular) than the lateral surface. In lateral view, both the articular facets slightly depart from the vertical orientation (the medial more than the lateral). Additionally, the lateral surface is both anteroposteriorly longer (as in *Kembawacela kitchingi*), and dorsoventrally taller than the medial one. Ventral to the articular surfaces and ridge stands the bulky, bulbous retroarticular process (rpar, Fig. 10N), diagnostic of *R. procurvidens*. This process projects ventrolaterally, as seen in anterior view. Finally, the articular is widely separated from the reflected lamina, and its joint surfaces are larger than that of quadrate.

DISCUSSION

ANATOMICAL AND MORPHOLOGICAL REMARKS

It seems, according to our CT-data interpretations, that *Rastodon procurvidens* lacked anterior ridges on the palatal surface of the premaxillae, like in many emydopoids (except for *Digalodon*; Kammerer et al., 2015). In addition, similar to what is displayed by the emydopoids *Dicynodontoides*, *Compsodon*, and *Emydops*, as well as by endothiodonts and *Brachyprosopus* (Angielczyk et al., 2016), a rounded, medial depression is present on the palatal surface of the premaxillae. As is typical of therochelonians, our CT-data indicates that a posterior median ridge is present on the posterior palatal surface of the premaxillae. However, it is hard to tell if there is a flattened, expanded anterior area, as in emydopoids (e.g., *Compsodon*; Angielczyk & Kammerer, 2017) or not.

Regarding the small, procurved tusks of *R. procurvidens*, the attachment to the alveolus (as seen in CT-scans) is consistent with dental gomphosis, because the periodontal space is present (see figure 3 in LeBlanc et al., 2018; and figure 2 in Whitney et al., 2021). Additionally, similar to *Pristerodon*, *Lystrosaurus*, and the emydopoid *Dicynodontoides*, the roots are well opened (Whitney et al., 2021, figure 2). Furthermore, the wide-opened pulp cavity observed in CT-scans of *R. procurvidens* is perhaps indicative of continuous deposition of dentine and tooth eruption (Whitney et al. 2021).

The lacrimal bone of UNIPAMPA 317 is visible in the dorsal view. This feature varies among taxa; some show dorsal exposure of the lacrimal (e.g., *Compsodon*, Angielczyk & Kammerer, 2017), while others do not (*Pelanomodon*, Kammerer et al., 2016a). In *R. procurvidens*, the lacrimal foramen is positioned much more posteriorly than in other emydopoids. This contrasts, for example, with the much anterior position of the lacrimal foramen displayed by *Compsodon helmoedi*, at the very anterior corner of the orbit (Angielczyk & Kammerer, 2017), or *Digalodon rubidgei*, in which the lacrimal foramen is positioned anteriorly, “near the top of the lacrimal” (Kammerer et al., 2015, p. 47).

Rastodon retained a preparietal bone, which is present in most emydopoids, but was lost in cistecephalids (Cox, 1972; Keyser, 1973; Cluver 1974; Kammerer et al., 2016b; Angielczyk et al., 2019). Additionally, anterior to the fronto-preparietal suture, the frontals are depressed relative to the surrounding bones, a condition perhaps equivalent to that reported for *Compsodon*. In this taxon, “just anterior to its suture with the preparietal, a depression is present on the dorsal surface of the frontal that is bounded by the raised lateral rim of the bone, the midline ridge bearing the mid-frontal suture, and the raised surface of the

preparietal” (Angielczyk & Kammerer, 2017, p. 523). A similar depression is seen in the geikiid *Pelanomodon* (Kammerer et al., 2016a) but, in this later, the depression is not immediately posterior to the referred sutured, as seen in *R. procurvidens*. As a final commentary on the preparietal, it has been suggested (Kammerer et al., 2011; Kammerer, 2019a) that, in juvenile dicynodonts, this bone is relatively larger compared to adults. In *R. procurvidens*, the preparietal is proportionately large, maybe indicating an early ontogenetic stage. There are known exceptions, however (e.g. *Diictodon*; Kammerer, 2019a).

Within Emydopoidea, the presence of prefrontals (as is the case for *R. procurvidens*) is only known among the emydopids *Emydops* and *Compsodon* (Fröbisch & Reisz, 2008; Angielczyk & Kammerer, 2017). Therefore, depending on whether kingoriids are more basal than emydopids (e.g., Macungo et al., 2022) and the inclusion or not of *Thiliposaurus* among kistecephalians (e.g., Kammerer, 2019), the loss of the postfrontals occurred once or at least twice within Emydopoidea.

In contrast with what Boos et al. (2016) stated about the vomer, the blade-like vomerine plate does not seem to bear a median trough in *Rastodon*. This is not unusual for a therochelonian (*sensu* Kammerer & Angielczyk, 2009). Among the diverse bidentalians, only *Idelesaurus*, *Tropidostoma* and *Vivaxosaurus* bear a median trough on the mid-ventral vomerine plate, as reflected in the codings of these taxa in Macungo’s et al. (2022) dataset (see also Botha & Angielczyk, 2007). Emydopoids also may or may not bear a medial trough on the vomer. Examples of the first case are *Dicynodontoides*, *Compsodon* and *Kembawacela* (Angielczyk & Kammerer, 2017; Angielczyk et al., 2019; Macungo et al., 2022; Araújo et al., 2022).

In *Rastodon* both the dorsal and ventral surfaces of the parabasisphenoid are pierced by a single, continuous subcircular foramen for the passage of the internal carotid, which contrasts with the common dicynodont condition of two ventral foramina and one dorsal foramen for the internal carotids (Surkov & Benton, 2004). Emydopoids bear paired, ventral internal carotid foramina as well (Cox, 1959, Cluver, 1974; Angielczyk & Kammerer, 2017; Macungo et al., 2022; Araújo et al., 2022). The same condition is seen in *Pristerodon* and *Niassodon* (Castanhinha et al., 2013; Macungo et al., 2022). In *Dicynodontoides* and *Myosaurus*, these paired foramina exit dorsally as a single foramen (Surkov & Benton, 2004; Macungo et al., 2022). On the other hand, two dorsal foramina are present in *Kawingasaurus* and *Pristerodon* (Macungo et al., 2022). As in *Rastodon*, the internal carotids of the pylaecephalid *Diictodon feliceps* entered and exited through a single foramen (Surkov & Benton, 2004). However, it is known that there was interspecific variation in this character in

D. feliceps, at least as to the ventral foramen (Sullivan & Reisz, 2005). Since *R. procurvidens* is known from a single specimen, it is currently impossible to tell if a single enter-exit route for the internal carotids is variable within this species.

Macungo et al. (2022) proposed a character (185) related to the morphology of the pila antotica. According to the authors, this character would manifest in three states: (0) robust and rounded base; (1) narrow, long and rod-like; (3) tall and anteroposteriorly expanded. *Diictodon* and *Pristrodon* exemplify the plesiomorphic (0) state (Sullivan & Reisz, 2005), while *Brachyprosopus*, *Niassodon* and *Eosimops* bear long and rod-like pilae antotica (Angielczyk & Rubidge, 2013; Castanhinha et al., 2013; Angielczyk et al., 2016). In emydopoids for which it is possible to score this character, the pila antotica is tall and anteroposteriorly expanded (Macungo et al., 2022, supplementary material). Furthermore, at present this latter state is only seen among emydopoids. In *Rastodon* the morphology of the pila antotica resembles more that of emydopoids, also indicating the emydopoidean affinities of this taxon.

When Boos et al. (2016) named and partially described *Rastodon procurvidens*, they set this taxon apart from emydopoids, specifically kingoriids, because “kingoriids are a highly autapomorphic group in their own right: their extremely narrow intertemporal regions (with the pineal foramen enveloped by the sagittal crest or absent) and complete (or nearly-complete) occlusion of the mandibular fenestra readily distinguish this group from *Rastodon*”. While *Rastodon*’s intertemporal region is not as narrow as in *Dicynodontoides*, it is not as broad as in basal bidentalians, such as *Keyseria* (Kammerer et al., 2011; see figures 16, and 45), something that did not escape the attention of Boos et al. (2016); in fact, the parietal exposure decreases posteriorly in UNIPAMPA 317. Additionally, as pointed out by Kammerer & Ordoñez (2021) and confirmed by our CT-data and segmentation, a dentary lamina largely occludes the mandibular fenestra in lateral view, a feature only seen in kingoriids (*Dicynodontoides*, and *Kombuisia*) and the emydopoid *Thliptosaurus* (Fröbisch, 2007; Kammerer, 2019a). In addition, the palatal rim of *Rastodon* bears a caniniform depression in the shape of a notch, anterior to the caniniform process, what is also an emydopoid feature (Macungo et al., 2022).

One further character-state that supported the inclusion of *Rastodon* in Bidentalia by Boos et al. (2016) was the absence of an anterior expansion of the vomerine mid-plate posterior to the contact with the premaxilla, contrasting to the oval expansion observed in pylaecephalids and other non-bidentalians therochelonians (Angielczyk & Rubidge, 2010,

2013). This absence, however, is common to emydopoids as well, except for *Dicynodontoides* (Kammerer *et al.*, 2011).

As a rule, the degree of fusion of braincase elements is high in emydopoids (*Myosaurus* is an exception, though), and dicynodonts in general (Fourie, 1993; Kammerer *et al.*, 2015; Angielczyk & Kammerer, 2017; Macungo *et al.*, 2022). Although we were able to trace some braincase sutures easily, this was by no means always the case. Thus, *Rastodon* shows considerable degree of braincase ossification, although not to the degree seen in the fossorial, head-lift diggers cistecephalids (Cox, 1972; Keyser, 1973; Cluver, 1974; Kammerer *et al.*, 2016b; Laaß & Kaestner, 2017; Angielczyk *et al.*, 2019; Macungo *et al.*, 2022). Taken together, the degree of braincase co-ossification, low calvaria sutural complexity (Kammerer, 2021), pineal foramen more anterior than any other emydopoid, and its gracile, elongated skull with large orbits, *Rastodon procurvidens* probably was not a head-lift digger, if the rationale for fossorial adaptations in dicynodonts proposed by Macungo *et al.* (2022) is correct.

It is interesting, however, that *R. procurvidens* bears a well-marked posterodorsal depression on the supraoccipital wing surface, as in *Dicynodontoides*, probably related to the *M. rectus capitis dorsalis minor* attachment (Cox, 1959). Additionally, although the medial portion of the supraoccipital is badly damaged in the holotype of *R. procurvidens*, it seems that there was a small, medial crest on the interparietal, which may have reached the supraoccipital. A similar nuchal crest is also present in *Compsodon* but, as in *Rastodon* the interparietal-supraoccipital suture is hard to delimit for this taxon (Angielczyk & Kammerer, 2017; Macungo *et al.*, 2022, supplementary material). This condition contrasts with other basal emydopoids (*Digalodon*, *Emydopos*, *Myosaurus*), which show no special reinforcement of the atlanto-occipital musculature attachment (Macungo *et al.*, 2022). On the other hand, *Rastodon* does not differ from such basal emydopoids when it comes to the surface of the opisthotic, which is convex and as "featureless" (i.e., no sulci or depressions) as in *Compsodon*, *Emydops* and *Dicynodontoides* (Macungo *et al.*, 2022). These considerations further emphasize the importance of describing the postcranial anatomy of *R. procurvidens* (Kammerer & Ordoñez, 2021), for this taxon may have been a facultative burrower or, alternatively, a "scratch-digger" (Kammerer, 2021; Macungo *et al.*, 2022).

K-MEANS CLUSTERING AND PRINCIPAL COORDINATE ANALYSES

To investigate the craniomandibular proportions in Dicynodonts, with special emphasis in *Rastodon procurvidens*, we performed K-means cluster analyses. The first set of analyses permitted no missing data, and the results are plotted in Figure 11. Five clusters were formed, which is the second optimal number of clusters (see methods and supplementary material). We choose the second optimal number, for the first optimal number clustered taxa in only two clusters. Figure 12 summarizes the impact each character has on PC1 and PC2, which together explain 52.71% of the variance.

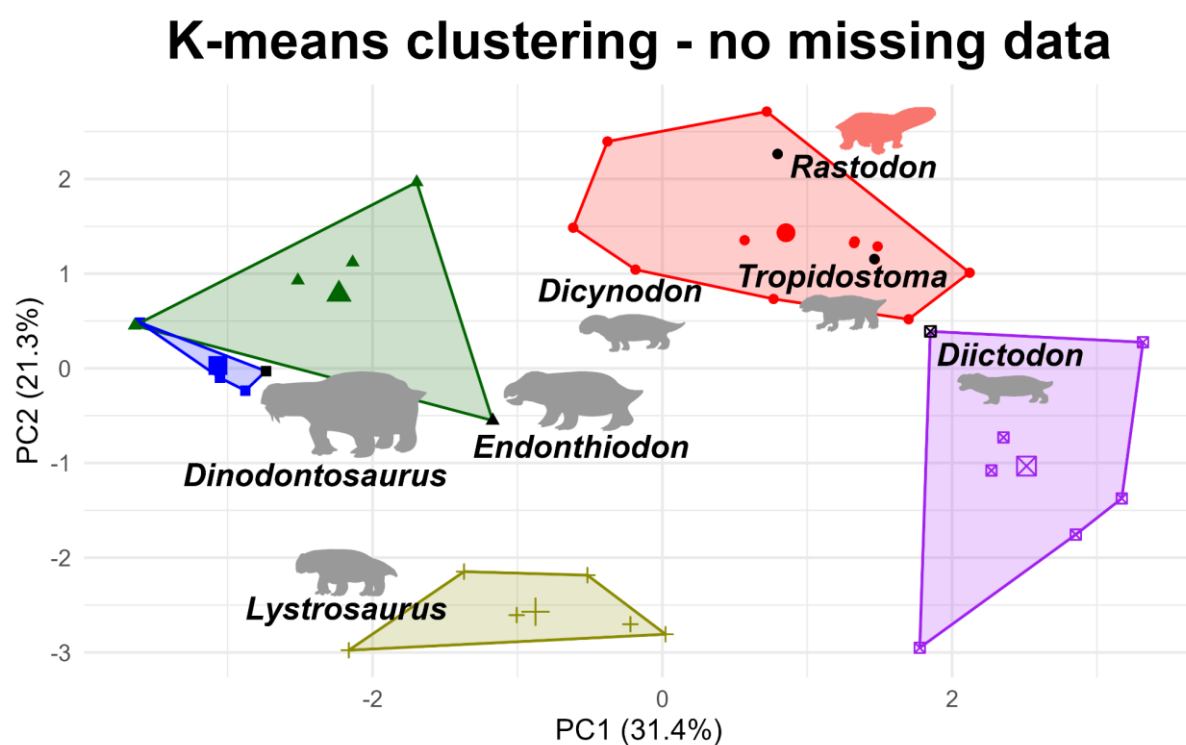


Figure 11. Plot of K-means clustering analysis, missing data removed. For detailed information on which taxa belongs to which cluster, please refer to the supplementary material.

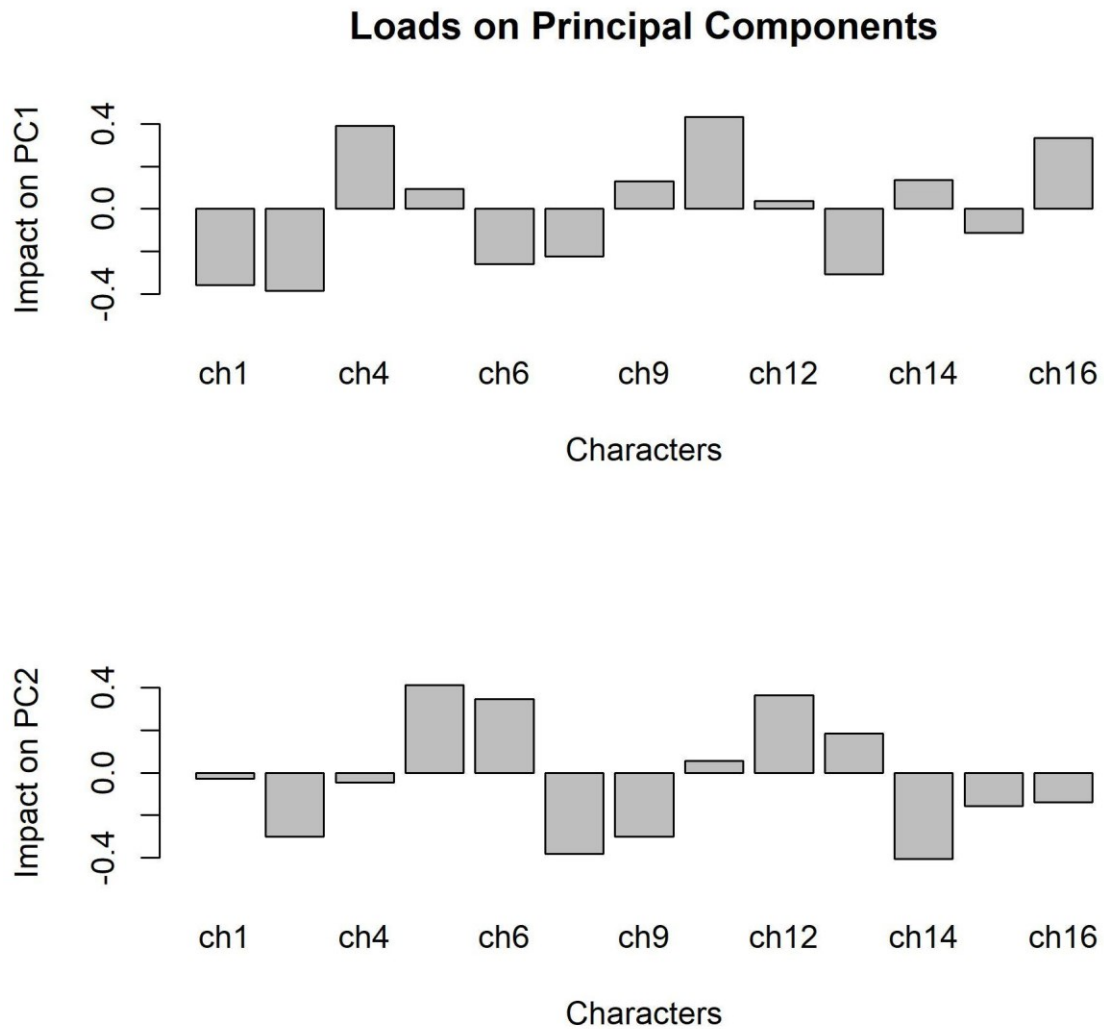


Figure 12. Loads on principal components PC1 and PC2. Ch = character. Continuous characters from Macungo *et al.* (2022).

Rastodon clusters with eight cryptodont bidentalians (*Rachiocephalus*, *Australobarbarus*, *Geikia*, *Odontocyclops*, *Oudenodon*, *Idelesaurus*, *Tropidostoma*, *Aulecephalodon*), two dicynodontoids (*Vivaxosaurus*, and *Dicynodon*), and the early diverging dicynodont *Brachyprosopus*. These results suggest, therefore, that *Rastodon* has skull and mandibular proportions more akin to bidentalians than to emydopoids. However, after the removal of missing data in this first analysis, the only remaining emydopoids were *Emydops*, and *Myosaurus*. This may lead to bias the results towards not clustering *Rastodon* with emydopoids, for early diverging taxa such as *Dicynodontoides* (which is similar in proportions to *Rastodon*, according to Kammerer & Ordoñez, 2021) ended up out of the analysis. Also, due to removing the missing values, we reduced the total number of

characters, for characters 2, 7, and 11 were left out. Hence, it is possible that the exclusion of emydopoid taxa and characters resulted in the clustering of *Rastodon* with cryptodonts and other dicynodonts instead of with emydopoids.

Having considered such a possibility, we performed a second set of cluster analysis, this time with the imputation of missing values, and maintaining all 16 characters. When taxa were arranged in four clusters (the second optimal solution as in the first analysis), *Rastodon* did indeed share a cluster with some emydopoids, but also with many other taxa, most of them bidentalians (Fig. 13). Although the second analysis performed less than the first one (PC1 and PC2 together explain only 43.34% of the variance), the groupings are at least consistent with the first analysis. This time, however, all assessed emydopoid species are represented, and *Dicynodontoides* and *Digalodon* share the same cluster as *Rastodon*, but are not especially close to it. *Rastodon* and these emydopoids have in common the fact that they are presumably less morphologically derived than the other emydopoids, mainly cistecephalids. Oddly, *Kombuisia* shares cluster with *Lystrosaurus* and other species, although the inclusion of *Kombuisia* within this cluster is limitrophe. Our results show that clustering taxa based on proportions may not reflect phylogeny properly, because homoplasy is not rare among early dicynodonts (Kammerer & Ordoñez, 2021). This may have implications on the phylogenetic position of *R. procurvidens*, as we discuss below.

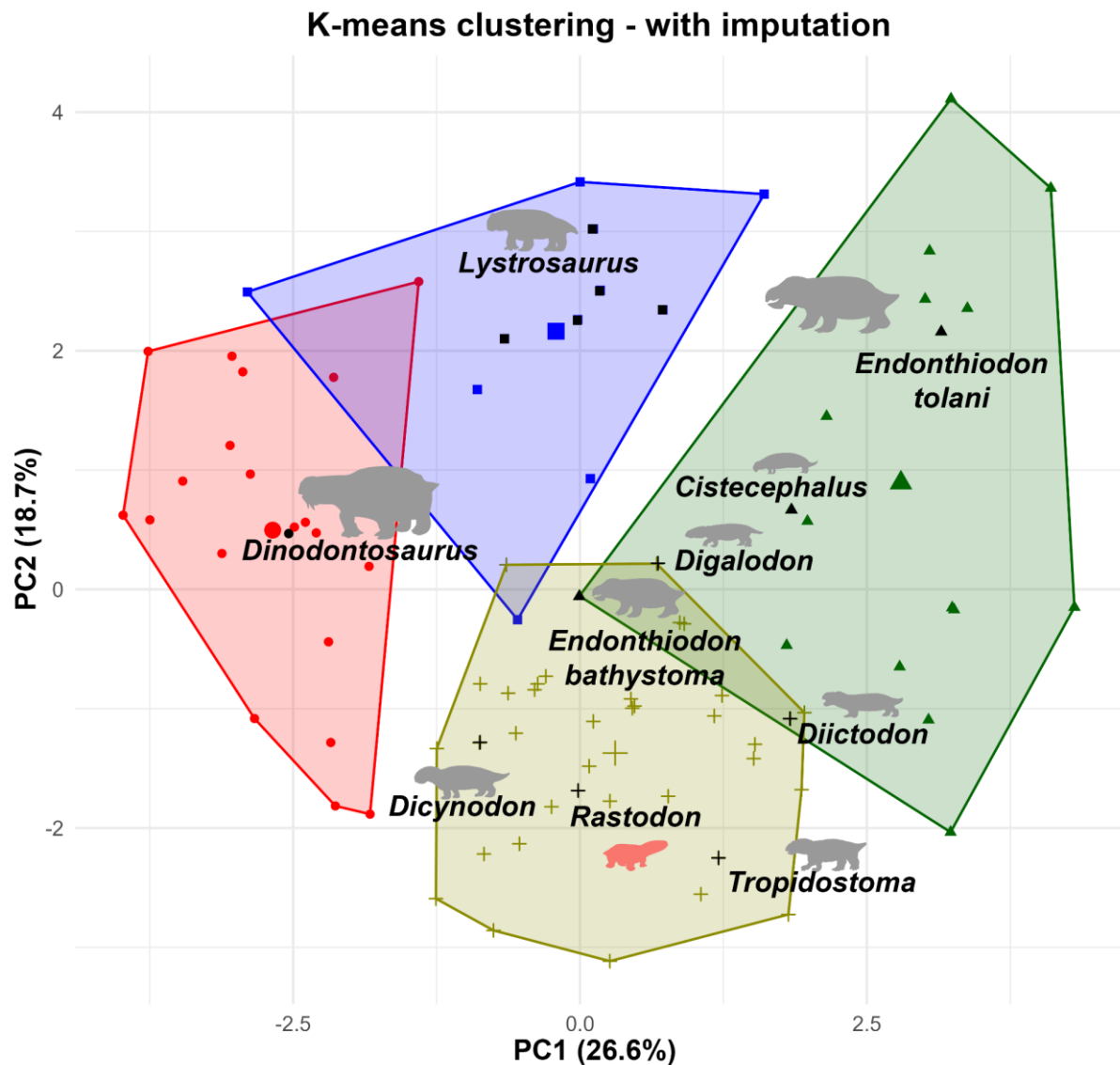


Figure 13. Plot of K-means clustering plot, now with data imputation. For detailed information on which taxa belongs to which cluster, please refer to the supplementary material.

While continuous characters do not support the inclusion of *Rastodon* among emydopoids, discrete morphological characters tell a different story. We performed a Principal Coordinate Analysis to visualize where in morphospace *Rastodon* fits with relation to emydopoids. The results are displayed on Figure 14. The PCoA plot clearly separates bidentalians from non-bidentalians, and *Rastodon* clearly shares a closer morphological space to other non-bidentalians dicynodonts, such as the emydopoids.

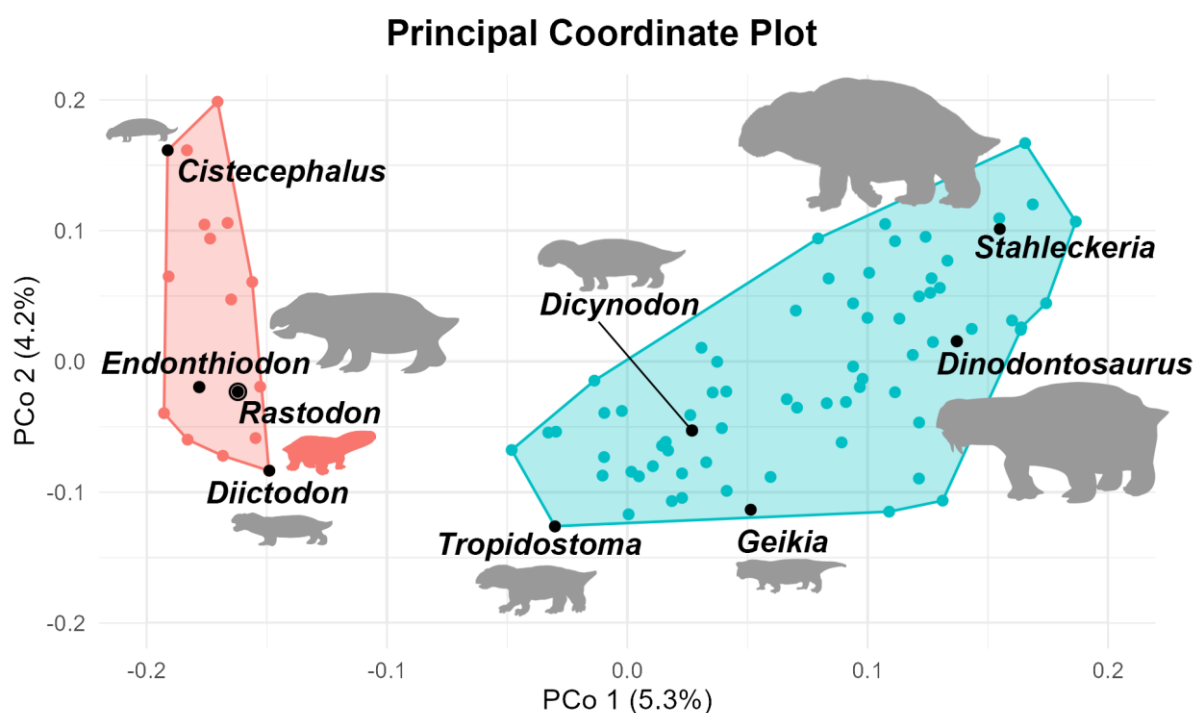


Figure 14. Principal Coordinate Plot of discrete state morphological characters. For detailed information on which taxa belongs to which cluster, please refer to the supplementary material.

PHYLOGENETIC RESULTS

Our first analysis (all characters active) examined 2,457,541,683 rearrangements, and resulted in two trees of 1347. 534. steps, from which a consensus was calculated. *Rastodon* was recovered in its usual position as the earliest diverging bidentalians (see supplementary material). Four continuous characters supported this position: 4 - relative width of temporal bar at level of postorbital bar versus the relative width at the junction of the intertemporal bar with the occipital plate; 6 - Relative position of pineal foramen, measured as the ratio of dorsal skull length posterior to the foramen versus dorsal skull length anterior to the foramen; 10 - Length of interpterygoid vacuity relative to basal length of skull; 12 - angle between ascending and zygomatic processes of the squamosal; and 16 - Ratio of maximum height of postdentary bones (excluding reflected lamina of angular) to the height of the dentary ramus. Only one discrete character state was found to group *Rastodon* with bidentalians: 49(1) - parietals exposed in midline groove or channel. However, as pointed out by Kammer & Ordoñez (2021), continuous characters exhibit substantial homoplasy, so that its support for the inclusion of *Rastodon* within the Bidentalia is weak. As we have discussed in the previous

section, continuous and discrete characters do not broadly agree, sometimes clustering together taxa that are not recovered as particularly close in the phylogenies.

Are we thus entitled to remove continuous characters? Goloboff et al. (2006) showed that continuous characters are not without phylogenetic utility, for they may carry phylogenetic information. However, their results also show that phylogenetic trees produced from continuous or discrete data tend to be more congruent when the proportion of continuous characters in the matrix is more balanced. In the dataset we used here (from Macungo et al., 2022) continuous characters represent only 10.7% of all the characters, therefore more comparable to the worst congruence scenario examined by Goloboff et al. (2006). We do not question that the use of continuous characters can (at least in some cases, and if treated properly) improve morphological phylogenetic inference (see Parins-Fukuchi, 2017) but, since extending the number of continuous characters in the dataset is beyond the main aim of our work, we tested the results of the exclusion of selected continuous characters in *Rastodon* phylogenetic position.

This second analysis examined 3,018,889,444 rearrangements, resulting in two trees (best score: 1244.009.) from which a consensus was drawn, shown in (Fig. 15). As expected, with the removal of the first four continuous characters supporting the inclusion of *Rastodon* within Bidentalia (characters 4, 6, 10 and 12), this taxon shifted its position, being recovered as the earliest diverging emydopoid (Fig. 15). This position is supported by the the posterior surface of the supraoccipital medial lobe (discrete character 183; no prominent nuchal crest is seen in *Rastodon*), the morphology of the pila antotica (discrete character 185), and the ratio between the height of the dentary ramus and the height of the dentary symphysis (continuous character 15). If the latter character is removed from the analysis, *Rastodon* is still recovered as the earliest diverging emydopoid, which is supported by the aforementioned discrete character states.

In this analysis, the topology of the Emydopoidea changes from that recovered by Macungo et al. (2022). While our second analysis agreed on the position of *Rastodon*, we recovered emydopidae as the following divergence from the remaining emydopoids, more stem-ward than *Digalodon* and *Thliptosaurus* in the analysis performed by Macungo et al. (2022), a position consistent with several analysis that recovered emydopids as early divergent emydopoids (Kammerer et al., 2011; Angielczyk & Kammerer, 2017; Kammerer, 2019a). We did not recover, therefore, Kingoriidae as the earliest divergent emydopoid sub-clade, as was recovered by other analyses (Angielczyk & Cox, 2015; Boos et al., 2016; Angielczyk et al., 2019). Additionally, we also recovered *Myosaurus* as the sister-taxon to

Kingoriidae, in accordance with Angielczyk & Rubidge (2010), but contra Kammerer et al. (2011). As to the composition of Kingoriidae, our analysis recovered *Thliptosaurus imperforatus* as a kingoriid, a position previously recovered by Kammerer (2019a) in the original description of this taxon. Macungo et al. (2022) found it to be the sister-taxon to a clade formed by *Digalodon*, Emydopidae, Myosauridae and Kistecephalia. Also, in our results, *Digalodon*, Kingoriidae and Kistecephalia form a polytomy. The relationships among cistecephalians also changed, although to a lesser degree. While Macungo et al. (2022) found *Cistecephalus* as the sister-taxon to *Kawingasaurus* + *Cistecephaloides*, we found this taxon as sister-taxon to *Kembawacela kitchingi* + *Kembawacela yajuwayeyi*.

A curious result of our analysis is the position of *Niassodon*. It was neither recovered as an endothiodontian (contra Boos et al., 2016; Araújo et al., 2018; Kammerer, 2019a; Macungo et al., 2022), a sister taxon to Emydopoidea (contra Angielczyk et al., 2019), nor as an emydopoid (contra Castanhinha et al., 2013), but as an early diverging therochelonian. Macungo et al. (2022) proposed that the instability in the position of this taxon is probably due to mosaic evolution. That may indeed be a factor, but our results suggest that topology is sensitive to changes in some characters, especially the continuous ones, something that is applicable not only to the position of *Niassodon*, but other taxa as well (e.g., *Rastodon*). Finally, a discussion of the internal relationships of the Bidentalia is beyond the scope of the present work (please refer to supplementary material).

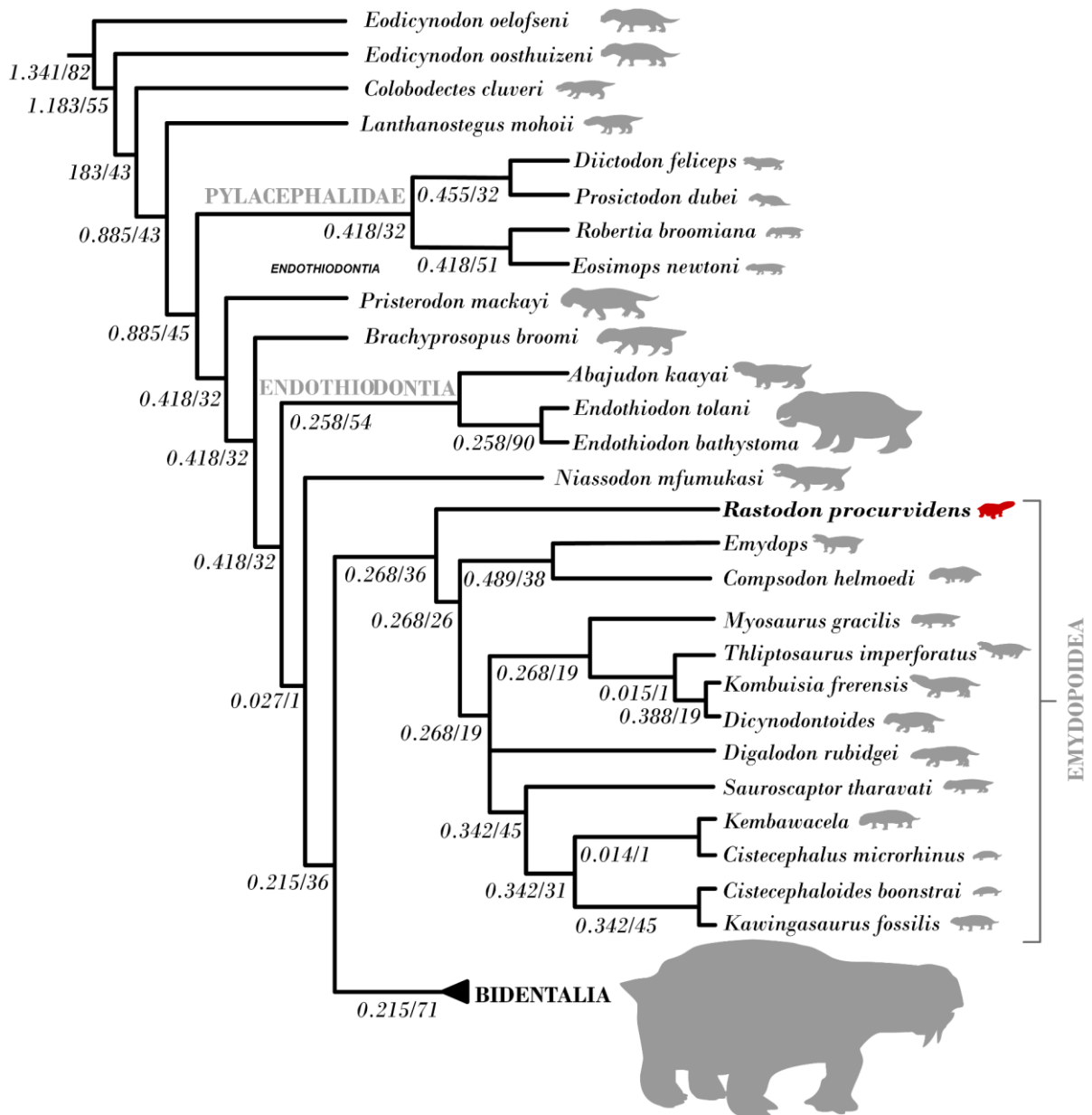


Figure 15. Simplified phylogenetic results from the second analysis. Bremer Support values/Relative Bremer Support values are shown below nodes.

RASTODON AND THE BIDENTALIAN CONUNDRUM

As we demonstrate, the cranial osteology of *Rastodon procurvidens* suggests that this taxon is an early-diverging emydopoid, also representing one of the oldest emydopoids worldwide. The only other emydopoid with similar age is *Emydops*, which is known from the *Tapinocephalus* Assemblage Zone (Day & Rubidge, 2020). It is currently impossible to decide whether *Rastodon* or *Emydops* deserves the title of oldest emydopoid. However, our

results suggest that *Rastodon* represents the phylogenetically earliest-branching emydopoid. On the other hand, several analyses previous to inclusion of *Rastodon* within the Emydopoidea recovered emydopids as the earliest diverging emydopoids. Since *Rastodon* presents a rather generalized skull anatomy when compared to more specialized emydopoids (e.g., cistecephalids), it may be that its morphology is a reasonable approximation to the ancestral emydopoid condition. We should note that *R. procurvidens* postcranial anatomy remains undescribed, and it is still not clear which mysteries it may hinder. A proper evaluation of *R. procurvidens* postcranial skeleton is, however, already underway.

Based on correlations with Karoo's *Tapinocephalus* Assemblage Zone and Russian Platform faunas, the Morro Pelado member of the Rio do Rasto Formation, where *Rastodon* comes from, is probably Guadalupian in age (Boos *et al.*, 2016; Kammerer & Ordoñez, 2021). If *Rastodon* were a bidental, as many phylogenetic analyses recovered previous to Macungo *et al.* (2022) and our work, so this Brazilian dicynodont would be the oldest basal bidental, and good evidence that Bidentalia had its origin and early diversification outside Southern Africa. However, as we and others have discussed, the phylogenetic position of *Rastodon* as the earliest diverging bidental is weak (Kammerer & Ordoñez, 2021), and has now been firmly contested (Macungo *et al.*, 2022; and this work). Although a single, ugly little fact may not necessarily slay a beautiful hypothesis/theory, as Thomas Huxley (1870) supposed, it is true that the “outside Africa” hypothesis for bidental origins lacks strong support, and the possible dethroning of *Rastodon* as a bidental further weakens (or at least does not corroborate) such hypothesis at present.

CONCLUSION

Here we have reassessed the cranial osteology of the dicynodont *Rastodon procurvidens*. Thanks to X-ray microcomputed tomography imaging (μ CT scans), we were able to better access features of *Rastodon*'s anatomy and morphology. We have shown that *Rastodon* resembles emydopoids in several aspects of its anatomy, such as the supraoccipital morphology, the mandibular fenestra occluded by the dentary, and the shape of the pila antotica. We have also shown that continuous and discrete state characters tell different stories as to *Rastodon* relationships. Continuous characters suggest bidental affinities to *Rastodon*, while discrete state characters suggest that the taxon should be placed, among the non-bidental taxa, as the earliest divergent emydopoid, which is also stratigraphically consistent. If *Rastodon* is indeed an emydopoid, therefore the “out of Africa” origin and early

diversification of bidentalians has no material evidence to support it, remaining, therefore, a matter for further research. Finally, the description of the postcranial anatomy of *Rastodon* may throw further light on the phylogenetic relationship of this enigmatic taxon.

REFERENCES

- Boos ADS, Schultz CL, Vega CS, Aumond JJ. 2013.** On the presence of the Late Permian dicynodont *Endothiodon* in Brazil. *Palaeontology* 56:837-848.
- Boos ADS, Kammerer CF., Schultz CL, Soares MB, Ilha AL. 2016.** A new dicynodont (Therapsida: Anomodontia) from the Permian of southern Brazil and its implications for bidentalians origins. *PLoS One* 11: e0155000.
- Schultz CL, Martinelli AG, Soares MB, Pinheiro FL, Kerber L, Horn BL, Pretto FA, Müller RT, Melo TP. 2020.** Triassic faunal successions of the Paraná Basin, southern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* 104: 102846.
- Dias-da-Silva, S. 2012.** Middle–Late Permian tetrapods from the Rio do Rasto Formation, southern Brazil: A biostratigraphic reassessment. *Lethaia* 45: 109-120.
- Boos ADS, Kammerer CF, Schultz CL, & Neto VP. 2015.** A tapinocephalid dinocephalian (Synapsida, Therapsida) from the Rio do Rasto Formation (Paraná Basin, Brazil): taxonomic, ontogenetic and biostratigraphic considerations. *Journal of South American Earth Sciences* 63: 375-384.
- Ilha AL, Dias-da-Silva S. 2010.** Novo registro de dicinodonte (Therapsida: Anomodontia) na Formação Rio do Rasto (Guadalupiano da Bacia do Paraná). *Paleo RS, 2010, Livro Digital de Resumos* 1, 33.
- Cisneros JC, Abdala F, Atayman-Güven S, Rubidge BS, Şengör AC, Schultz CL. 2012.** Carnivorous dinocephalian from the Middle Permian of Brazil and tetrapod dispersal in Pangaea. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109: 1584-1588.
- Pacheco CP, Eltink E, Müller RT, Dias-da-Silva S. 2016.** A new Permian temnospondyl with Russian affinities from South America, the new family *Konzhukoviidae*, and the phylogenetic status of *Archegosauroidae*. *Journal of Systematic Palaeontology* 15: 241-256.
- Day MO, Rubidge BS. 2020.** Biostratigraphy of the *Tapinocephalus* Assemblage Zone (Beaufort group, Karoo Supergroup), South Africa. *South African Journal of Geology* 2020, 123: 149-164.
- Kammerer CF, Ordoñez MA. 2021.** Dicynodonts (Therapsida: Anomodontia) of South America. *Journal of South American Earth Science* 108: 103171.
- Simão-Oliveira D, Kerber L, Pinheiro FL. 2020.** Endocranial morphology of the Brazilian Permian dicynodont *Rastodon procurvidens* (Therapsida: Anomodontia). *Journal of Anatomy* 236: 384–397.

Angielczyk KD, Kammerer CF. 2017. The cranial morphology, phylogenetic position and biogeography of the Upper Permian dicynodont *Compsodon helmoedi* Van Hoepen (Therapsida, Anomodontia). *Papers in Palaeontology* 3: 513–545.

Kammerer CF. 2018. The first skeletal evidence of a dicynodont from the Lower Eliot Formation of South Africa. *Palaeontologia Africana* 52: 102–128.

Kammerer CF. 2019a. A new dicynodont (Anomodontia: Emydopoidea) from the terminal Permian of KwaZulu-Natal, South Africa. *Palaeontologia Africana* 53: 179–191.

Kammerer CF. 2019b. Revision of the Tanzanian dicynodont *Dicynodon huenei* (Therapsida: Anomodontia) from the Permian Usili Formation. *PeerJ* 7: e7420.

Kammerer CF. 2021. Elevated cranial sutural complexity in burrowing dicynodonts. *Frontiers in Ecology and Evolution* 9: 674151.

Kammerer CF, Angielczyk KD. 2009. A proposed higher taxonomy of anomodont therapsids. *Zootaxa* 2018: 1–24.

Angielczyk KD, Benoit J, Rubidge BS. 2019. A new tusked cistecephalid dicynodont (Therapsida, Anomodontia) from the Upper Permian Upper Madumabisa Mudstone Formation, Luangwa Basin, Zambia. *Papers in Palaeontology* 7: 405–446.

Angielczyk KD, Liu J, Yang W. 2021. A redescription of *Kunpania scopulosa*, a bidentalid dicynodont (Therapsida, Anomodontia) from the ?Guadalupian of northwestern China. *Journal of Vertebrate Paleontology* 41: e1922428.

Kammerer CF, Smith RMH. 2017. An early geikiid dicynodont from the Tropicostoma Assemblage Zone (Late Permian) of South Africa. *PeerJ* 5: e2913.

Macungo Z, Benoit J, Fernandez V, Araújo R. (2022). X-ray microcomputed and synchrotron tomographic analysis of the basicranial axis of emydopoid dicynodonts: implications for fossoriality and phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society*.

Goloboff PA, Catalano SA. 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics* 32: 221–238.

Kammerer CF, Angielczyk KD, Fröbisch J. 2015a. Redescription of *Digalodon rubidgei*, an emydopoid dicynodont (Therapsida, Anomodontia) from the Late Permian of South Africa. *Fossil Record* 18: 43–55.

Angielczyk, KD, Kurkin AA. 2003. Phylogenetic analysis of Russian Permian dicynodonts (Therapsida: Anomodontia): implications for Permian biostratigraphy and Pangaeon biogeography. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 139: 157–212.

Fröbisch J, Reisz RR. 2008. A new species of *Emydops* (Synapsida, Anomodontia) and a discussion of dental variability and pathology in dicynodonts. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28: 770–787.

Angielczyk KD, Rubidge BS. 2010. A new pylaeecephalid dicynodont (Therapsida, Anomodontia) from the Tapinocephalus Assemblage Zone, Karoo Basin, Middle Permian of South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 1396–1409.

Angielczyk KD, Rubidge BS, Day MO, Lin F. 2016. A reevaluation of *Brachyprosopus broomi* and *Chelydontops altindentalis*, dicynodonts (Therapsida, Anomodontia) from the middle Permian *Tapinocephalus* Assemblage Zone of the Karoo Basin, South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology* e1078342. doi:10.1080/02724634.2016.1078342.

Jasinowski SC, Chinsamy-Turan, A. 2012. Biological inferences of the cranial microstructure of the dicynodonts *Oudenodon* and *Lystrosaurus*. In: Chinsamy-Turan eds. *Forerunners of Mammals. Radiation, Histology, Biology*. Indiana University Press, 148-176.

Koenigswald WV, Goin F, Pascual, R. 1999. Hypsodonty and enamel microstructure in the Paleocene gondwanatherian mammal *Sudamerica ameghinoi*. *Acta palaeontologica polonica* 44: 263-300.

Kammerer CF, Angielczyk KD, 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: 1–158.

Castanhinha R, Araújo R, Júnior LC, Angielczyk KD, Martins GG, Martins RM, Chaouiya C, Beckmann F, Wilde F. 2013. Bringing dicynodonts back to life: paleobiology and anatomy of a new emydopoid genus from the Upper Permian of Mozambique. *PLoS One* 8: e80974.

Sullivan C, Reisz RR. 2005. Cranial anatomy and taxonomy of the Late Permian dicynodont *Diictodon*. *Annals of Carnegie Museum* 74: 45–75.

Kammerer CF, Angielczyk KD, Fröbisch J. 2016a. Redescription of the geikiid *Pelanomodon* (Therapsida, Dicynodontia), with a reconsideration of ‘*Propelanomodon*’. *Journal of Vertebrate Paleontology* 36: e1030408.

Kammerer CF, Bandyopadhyay S, Ray S. 2016b. A new taxon of cistecephalid dicynodont from the Upper Permian Kundaram Formation of India. *Papers in Palaeontology* 2: 569–584.

Cluver MA. 1974. The skull and mandible of a new cistecephalid dicynodont. *Annals of the South African Museum* 64: 137–155.

Cox CB. 1959. On the anatomy of a new dicynodont genus with evidence of the position of the tympanum. *Proceedings of the Zoological Society of London* 132: 321–367.

Cox CB. 1972. A new digging dicynodont from the Upper Permian of Tanzania. In: Josey KA, Kemp TS, eds. *Studies in vertebrate evolution*. Edinburgh: Oliver and Boyd, 73–189.

Crompton AW, Hotton III N. 1967. Functional morphology of the masticatory apparatus of two dicynodonts (Reptilia, Therapsida). *Postilla* 109: 1 – 51.

Angielczyk KD. 2004. Phylogenetic evidence for and implications of a dual origin of propaliny in anomodont therapsids (Synapsida). *Paleobiology* 30: 268-296.

Angielczyk KD, Rubidge BS. 2013. Skeletal morphology, phylogenetic relationships and stratigraphic range of *Eosimops newtoni* Broom, 1921, a pylaeecephalid dicynodont (Therapsida, Anomodontia) from the Middle Permian of South Africa. *Journal of Systematic Palaeontology* 11: 191-231.

Araújo R, Macungo Z, Fernandez V, Chindebvu EG, Jacobs, LL. 2022. *Kembawacela yajuwayeyi* n. sp., a new cistecephalid species (Dicynodontia: Emydopoidea) from the Upper Permian of Malawi. *Journal of African Earth Sciences* 196: 104726.

Macungo ZA, Loide I, Zunguza S, Nhamutole N, Maharaj IEM, Mugabe J, Angielczyk KD, Araújo R. 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 Science* 163:103647.

King GM, Oelofsen BW, Rubidge BS. 1989. The evolution of the dicynodont feeding system. *Zoological Journal of the Linnean Society* 96: 185-211.

Olroyd SL, Sidor SA. 2022. Nomenclature, comparative anatomy, and evolution of the reflected lamina of the angular in non-mammalian synapsids. *Journal of Vertebrate Paleontology* 42: e2101923.

Whitney MR, Angielczyk KD, Peacock BR, Sidor CA. 2021. The evolution of the synapsid tusk: insights from dicynodont therapsid tusk histology. *Proceedings of the Royal Society B* 288: 20211670.

LeBlanc AR, Brink KS, Whitney MR, Abdala F, Reisz RR. 2018. Dental ontogeny in extinct synapsids reveals a complex evolutionary history of the mammalian tooth attachment system. *Proceedings of the Royal Society B* 285: 20181792.

Botha J, Angielczyk KD. 2007. An integrative approach to distinguishing the Late Permian dicynodont species *Oudenodon bainii* and *Tropidostoma microtrema* (Therapsida: Anomodontia). *Palaeontology* 50: 1175-1209.

Fourie H. 1993. A detailed description of the internal structure of the skull of *Emydops* (Therapsida: Dicynodontia). *Palaeontologia Africana* 30: 103–111.

Fröbisch J. 2007. 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.

Goloboff PA, Mattoni CI, Quinteros AS. 2006. Continuous characters analyzed as such. *Cladistics*, 22: 589-601.

Keyser AW. 1973. A preliminary study of the type area of the *Cistecephalus* Zone of the Beaufort Series, and a revision of the anomodont family Cistecephalidae. *Geological Survey of South Africa* 62: 1–71.

Laaß M, Kaestner A. 2017. Evidence for convergent evolution of a neocortex-like structure in a Late Permian therapsid. *Journal of Morphology* 278: 1033–1057.

Parins-Fukuchi C. 2017. Use of continuous traits can improve morphological phylogenetics. *Systematic Biology* 67: 328-339.

Huxley TH. 1870. Address to the British Association: Liverpool Meeting, 1870. *Nature* 2: 399-406.

R Core Team (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Simões TR, Greifer N, Barido-Sottani J, Pierce, SE. 2022. EvoPhylo: an R package for pre- and postprocessing of morphological data from relaxed clock Bayesian phylogenetics. *EcoEvoRxiv*. <https://doi.org/10.32942/osf.io/3mkf9>

Paradis E, Schliep K. 2019. ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics* 35: 526-528.

Wickham, H. 2016. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag New York, 2016.

Slowikowski K, Schep A, Hughes S, Lukauskas S, Irisson JO, Kamvar ZN, Ryan T, Crhistophe D, Hiroaki Y, Gramme P, Abdol AM, Barret M, Cannodt R, Krasswoski M, Chirico M, Aphalo P. 2018. Package ggrepel. *Automatically position non-overlapping text labels with 'ggplot2*. R package version 0.9.1, <<https://CRAN.R-project.org/package=ggrepel>>.

Pedersen T. 2022. ggforce: Accelerating 'ggplot2'. R package version 0.4.1, <<https://CRAN.R-project.org/package=ggforce>>.

Van Buuren S, Groothuis-Oudshoorn K. 2011. mice: Multivariate Imputation by Chained Equations in R. *Journal of Statistical Software* 45: 1-67. DOI [10.18637/jss.v045.i03](https://doi.org/10.18637/jss.v045.i03).

Maechler M, Rousseeuw P, Struyf A, Hubert M, Hornik K. 2022. cluster: Cluster Analysis Basics and Extensions. R package version 2.1.4., <<https://CRAN.R-project.org/package=cluster>>.

Tang Y, Horikoshi M, Li W. 2016. ggfortify: Unified Interface to Visualize Statistical Result of Popular R Packages. *The R Journal* 8: 478-489.

Kassambara A, Mundt F. 2020. factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses. R package version 1.0.7, <<https://CRAN.R-project.org/package=factoextra>>.

Apêndice 1: dados para as análises

Para que as análises sejam importadas para o ambiente de programação R (ver apêndice 2), a opção mais prática, considerando o código escrito no próximo apêndice, que as matrizes sejam salvas em formato .txt e nomeadas conforme a primeira linha das matrizes a seguir. Não inclua a linha “nome” quando criar o arquivo .txt para replicar uma análise.

Dados para construção de gráficos

Nome: data_clade

```
"clade";"taxa";"ch1";"ch2";"ch3";"ch4";"ch5";"ch6";"ch7";"ch8";"ch9";"ch10";"ch11";"ch12";"ch13";"ch14";"ch15";"ch16";"ch17";"ch18";"ch19";"ch20";"ch21";"ch22";"ch23"
```

```
"1";"Emydopoidea";"Emydops";0.22;5.872;0.204;0.906;0.537;0.166;1.646;0.118;9.8;0.176;9.667;9.3;0.84;0.398;0.692;0.955;0.668;0.428;0.23;0.454;1.283;0;0.353
```

```
"2";"Emydopoidea";"Compsodon";0.196;5.874;0.207;1.066;0.431;0.187;1.71;0.082;10.3;0.22;9.858;11;0.817;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA
```

```
"3";"Emydopoidea";"Digalodon";0.354;6.155;0.294;0.899;0.473;0.139;1.565;0.134;NA;0.173;NA;NA;0.871;0.293;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA
```

```
"4";"Emydopoidea";"Thliptosaurus";0.279;NA;0.198;0.84;0.407;NA;1.5;0.116;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;0.75;0.667;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA
```

```
"5";"Emydopoidea";"Rastodon";0.197;NA;0.199;0.742;0.558;0.298;NA;0.123;6.6;0.105;NA;12;0.798;0.1;0.623;0.667;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA
```

```
"6";"Emydopoidea";"Dicynodontoides";0.269;5.95;0.24;0.764;0.539;0.211;1.492;0.085;8.823;0.181;9.814;11.9;0.887;NA;0.726;0.924;0.304;0.497;NA;0.167;2.5;0.406;0.359
```

```
"7";"Emydopoidea";"Kombuisia";0.193;5.976;0.202;0.4;0.555;NA;1.589;0.195;NA;NA;9.645;NA;0.746;NA;0.684;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA
```

```
"8";"Emydopoidea";"Myosaurus";0.26;5.902;0.275;1.032;0.483;0.108;1.59;0.085;9.6;0.208;9.775;9.6;0.853;0.348;0.958;0.942;0.586;NA;NA;NA;NA;NA;NA;0.208
```

```
"9";"Emydopoidea";"Kembawacela";0.372;5.948;0.383;1.487;0.357;0.042;1.455;0.132;10.55;NA;10.173;11.65;0.969;0.415;0.726;0.99;NA;NA;NA;0.818;1.48;NA;NA
```

```
"10";"Emydopoidea";"Cistecephalus";0.279;6.056;0.289;1.139;0.509;0.088;1.49;0.117;9.55;NA;9.965;10.2;0.872;0.38;0.687;0.789;0.485;0.403;0.317;0.754;1.857;0;0.324
```

```
"11";"Emydopoidea";"Sauroscaptor";0.281;NA;0.298;1.339;0.421;0.048;NA;NA;NA;NA;NA;NA;0.912;0.564;0.73;0.714;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA
```

```
"12";"Emydopoidea";"Cistecephaloides";0.311;6.047;0.425;1.319;0.372;0.04;NA;0.194;NA;NA;10.305;12.5;0.632;0.346;0.796;0.914;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA
```

"13";"Emydopoidea";"Kawingasaurus";0.308;5.933;0.33;1.404;0.34;NA;1.5;0.135;10.7;NA;1
0.119;10;0.836;0.286;NA;0.964;0.298;0.419;NA;NA;NA;NA;0.446

"14";"Cryptodontia";"Daqingshanodon";0.282;6.112;0.26;0.619;0.442;0.18;1.528;0.08;NA;0.
189;9.34;10.3;0.808;0.212;0.677;0.819;NA;NA;NA;NA;NA;NA

"15";"Cryptodontia";"Keyseria";0.244;6.155;0.159;1.034;0.605;0.203;1.6;0.083;6.3;NA;NA;
9;0.831;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

"16";"Cryptodontia";"Rhachiocephalus";0.329;6.094;0.271;0.738;0.598;0.606;1.48;0.094;8.8;
0.143;9.17;12.8;1.011;0.167;0.838;0.777;0.501;0.506;NA;NA;NA;NA;0.372

"17";"Cryptodontia";"Kitchinganomodon";0.32;6.137;0.318;0.708;0.566;0.752;1.556;0.108;7.
4;0.07;9.747;11.1;0.936;0.165;0.843;0.752;NA;0.466;NA;NA;NA;NA

"18";"Cryptodontia";"Oudenodon";0.281;6.054;0.173;0.844;0.609;0.271;1.458;0.092;8.1;0.14
1;9.219;11.3;0.864;0.264;0.798;0.745;0.57;0.491;0.366;0.514;0.765;0.353;0.411

"19";"Cryptodontia";"Tropidostoma";0.284;5.989;0.197;0.899;0.565;0.277;1.436;0.098;8.8;0.
14;9.106;12.4;0.875;0.237;0.758;0.766;0.531;0.503;NA;0.474;1.368;0.345;0.378

"20";"Cryptodontia";"Australobarbarus";0.333;6.058;0.183;0.697;0.561;0.298;1.324;0.101;6.
1;0.16;9.822;13.35;0.882;0.193;0.624;0.694;0.466;0.485;NA;0.848;1.033;0.333;0.391

"21";"Cryptodontia";"Odontocyclops";0.376;6.066;0.232;0.988;0.551;0.232;1.448;0.092;10.1
0;0.131;9.74;12.3;0.929;0.213;0.787;0.731;0.551;0.518;0.427;0.435;1.13;0.426;0.491

"22";"Cryptodontia";"Idelesaurus";0.367;5.967;0.175;1.022;0.5;0.174;1.497;0.107;8.25;0.173
0;10.118;13.5;0.969;0.204;0.693;0.764;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

"23";"Cryptodontia";"Bulbasaurus";0.284;6.003;0.25;0.562;0.534;0.233;1.362;0.112;10.333;0
.052;9.851;14.78;0.887;NA;0.643;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

"24";"Cryptodontia";"Aulacephalodon";0.3;6.089;0.323;0.892;0.583;0.204;1.425;0.117;6.8;0.
122;9.48;13.5;0.822;0.172;0.76;0.785;0.55;0.532;0.348;0.714;1.067;0.395;0.491

"25";"Cryptodontia";"Pelanomodon";0.289;6.093;0.305;0.912;0.584;0.213;1.468;0.104;9.4;0.
155;9.414;12.3;0.801;NA;0.856;0.742;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

"26";"Cryptodontia";"Geikia_sp1";0.256;6.049;0.278;0.908;0.514;0.251;1.627;0.104;8.72;0.1
41;9.392;13.9;0.756;0.205;0.818;0.848;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

"27";"Cryptodontia";"Geikia_sp2";0.366;NA;0.521;0.846;0.529;NA;1.429;NA;NA;NA;NA;1
3.1;0.829;0.212;0.9;0.987;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

"28";"Cryptodontia";"Elph";0.279;5.927;0.186;0.64;0.544;0.29;1.515;0.157;8.9;NA;NA;13;0.
914;NA;0.781;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

"29";"Cryptodontia";"Katumbia";0.196;5.868;0.22;0.527;0.541;0.347;1.489;0.112;9.3;0.132;9
.928;14.4;NA;NA;0.833;0.822;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

"30";"Dicynodontoidea";"Delectosaurus";0.369;5.861;0.258;0.702;0.546;0.334;1.618;0.119;7.8;0.13;9.798;14.7;0.985;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

"31";"Dicynodontoidea";"Dicynodon_sp1";0.324;5.982;0.253;0.607;0.546;0.359;1.485;0.117;7.7;0.121;9.869;11.9;0.926;0.241;0.749;0.766;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

"32";"Dicynodontoidea";"Dicynodon_sp2";0.308;5.937;0.253;0.524;0.569;0.359;1.351;0.105;7.56;0.114;9.95;12;0.965;0.219;0.808;NA;0.476;NA;NA;NA;NA;NA;NA

"33";"Dicynodontoidea";"Daptocephalus_sp1";0.292;6.091;0.23;0.564;0.569;0.414;1.25;0.123;NA;0.117;9.68;NA;1.024;NA;NA;NA;NA;0.543;NA;NA;NA;NA;NA

"34";"Dicynodontoidea";"Daptocephalus_sp2";0.268;6.091;0.237;0.539;0.567;0.437;1.5;0.118;6.4;0.111;9.378;NA;0.8584;0.238;0.763;0.75;NA;0.545;NA;NA;1.667;NA;NA

"35";"Dicynodontoidea";"Dinanomodon";0.337;6.17;0.205;0.48;0.577;0.522;1.347;0.116;7.8;0.107;9.751;9.9;1.047;0.186;NA;0.724;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

"36";"Dicynodontoidea";"Peramodon";0.272;NA;0.224;0.563;0.553;0.369;NA;NA;NA;NA;NA;NA;9.5;0.839;0.167;0.676;0.68;0.463;NA;NA;NA;NA;NA;0.494

"37";"Dicynodontoidea";"Taoheodon";0.24;6.1;0.237;NA;NA;0.26;1.18;0.11;NA;0.105;9.64;NA;0.91;0.285;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

"38";"Dicynodontoidea";"Counillonia";0.297;5.068;NA;NA;0.276;0.134;NA;0.131;8.333;0.14;NA;9.616;0.876;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

"39";"Dicynodontoidea";"Repelinosaurus";0.2;NA;0.295;NA;0.408;0.281;NA;NA;NA;NA;NA;NA;14.698;0.829;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

"40";"Dicynodontoidea";"Vivaxosaurus";0.38;6.019;0.23;0.685;0.481;0.285;1.824;0.116;7.9;0.121;10.203;13.9;1.041;0.203;0.702;0.731;0.317;0.544;NA;NA;NA;NA;0.641

"41";"Dicynodontoidea";"Jimusaria";0.307;NA;0.278;0.672;0.767;0.464;1.443;0.089;7.2;0.098;NA;8.9;0.992;0.251;NA;0.699;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

"42";"Dicynodontoidea";"Sintocephalus";0.354;5.969;0.244;0.516;0.522;0.294;1.338;0.124;6.5;0.132;9.399;9.6;1.022;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

"43";"Dicynodontoidea";"Basilodon";0.315;5.994;0.212;0.722;0.497;0.225;1.305;0.128;5.7;0.139;9.599;12.6;0.814;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

"44";"Dicynodontoidea";"Gordonia";0.252;NA;0.139;0.65;0.604;0.309;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;0.924;0.188;NA;0.773;0.543;0.49;0.144;NA;NA;NA;0.476

"45";"Dicynodontoidea";"Euptychognathus";0.336;6.028;0.13;0.562;0.56;0.238;1.559;0.091;6.5;0.084;9.663;10.25;0.792;NA;0.79;0.815;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

"46";"Dicynodontoidea";"Lystrosaurus_sp1";0.32;6.111;0.414;0.705;0.413;0.146;1.471;0.174;9.2;0.079;10.203;11.4;0.673;0.294;0.691;0.781;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

"47";"Dicynodontoidea";"Lystrosaurus_sp2";0.274;6.072;0.347;0.656;0.325;0.108;1.764;0.165;8.4;0.123;10.022;10.9;0.805;0.354;0.711;0.706;NA;0.526;0.54;NA;NA;0.389;NA

"48";"Dicynodontoidea";"Lystrosaurus_sp3";0.315;6.005;0.383;0.689;0.417;0.119;1.664;0.162;7.4;0.086;10.145;8.6;0.906;0.289;0.767;0.643;0.473;0.485;0.465;0.787;1.484;0.313;0.489

"49";"Dicynodontoidea";"Lystrosaurus_sp4";0.347;5.954;0.424;0.705;0.415;0.112;2.141;0.157;8.8;0.097;10.309;9.7;0.874;0.315;0.757;0.711;0.418;0.458;0.478;0.75;1.3;0.347;0.545

"50";"Dicynodontoidea";"Lystrosaurus_sp5";0.288;6.003;0.427;0.726;0.466;0.143;2.002;0.175;8.4;0.101;10.358;11.7;0.816;0.316;0.793;0.754;0.478;0.46;0.441;0.843;1.455;0.392;0.605

"51";"Dicynodontoidea";"Shansiodon";0.265;6.064;0.327;0.163;0.538;0.633;1.314;0.13;7.2;0.1;9.78;11.2;1.129;0.286;0.821;0.84;0.575;0.479;NA;0.758;1.363;0.363;0.675

"52";"Dicynodontoidea";"Tetragonias";0.378;5.912;0.354;0.201;0.574;0.446;NA;0.125;6.8;0.088;10.009;10.4;1.004;0.205;0.858;0.796;0.447;0.481;0.3;0.675;1.852;0.304;0.596

"53";"Dicynodontoidea";"Vinceria";0.267;6.099;0.352;0.201;0.49;0.466;NA;0.137;7;0.153;1.0552;11.3;0.983;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

"54";"Dicynodontoidea";"Rhiodicynodon";0.304;6.213;0.253;0.5;0.523;0.435;1.568;0.1;NA;NA;9.174;10.1;0.879;0.24;0.875;0.734;0.49;0.354;0.361;NA;NA;0.352;0.383

"55";"Dicynodontoidea";"Acratophorus";0.329;NA;0.445;0.205;0.666;0.476;1.872;0.12;6.655;0.094;NA;8.055;1.031;NA;0.716;0.705;0.345;0.468;0.292;0.706;1.206;0.424;0.574

"56";"Dicynodontoidea";"Kannemeyeria_sp1";0.421;6.121;0.409;0.289;0.531;0.479;1.461;0.147;9.8;0.074;10.478;12.1;1.147;0.179;0.8;0.686;0.551;0.558;0.338;NA;1.381;0.372;0.411

"57";"Dicynodontoidea";"Kannemeyeria_sp3";0.361;6.286;NA;0.663;NA;0.318;2.051;0.149;10.8;0.086;10.432;NA;NA;0.077;0.786;0.542;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

"58";"Dicynodontoidea";"Dolichuranus";0.356;6.079;0.392;0.293;0.484;0.4;1.339;0.143;8.7;0.085;10.672;9.7;1.018;0.192;0.756;0.542;NA;0.519;NA;NA;NA;0.425;NA

"59";"Dicynodontoidea";"Sinokannemeyeria";0.42;6.14;0.478;0.543;0.382;0.175;1.505;0.161;5.9;0.109;10.469;NA;0.918;0.243;0.549;0.385;0.494;0.489;0.556;0.458;1.187;0.408;0.405

"60";"Dicynodontoidea";"Parakannemeyeria";0.455;6.28;0.377;0.359;0.354;0.195;1.468;0.122;7.5;0.102;9.688;12.3;0.92;0.166;0.79;0.515;0.467;0.52;0.478;0.443;1.465;0.411;0.294

"61";"Dicynodontoidea";"Xiyukannemeyeria";0.286;6.203;0.413;0.46;0.433;0.23;NA;0.169;8.5;0.086;10.027;8.9;0.795;0.32;NA;0.668;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

"62";"Dicynodontoidea";"Rhadiodromus";0.509;6.144;0.403;0.285;0.574;0.254;NA;0.122;6.9;0.088;10.023;10.8;1.085;NA;NA;NA;NA;NA;0.604;NA;NA;NA;NA

"63";"Dicynodontoidea";"Wadiazaurus";0.423;6.105;0.337;0.539;0.506;0.523;NA;0.218;NA;NA;NA;10.6;1.052;0.344;0.9;0.81;0.607;0.563;0.45;0.562;1.239;0.417;0.355

"64";"Dicynodontoidea";"Shaanbeikannemeyeria";0.527;6.069;0.513;0.886;0.5;0.414;NA;0.157;7.8;0.176;10.642;11.3;1.432;NA;0.734;NA;NA;0.58;NA;NA;NA;0.416;NA

"65";"Dicynodontoidea";"Uralokannemeyeria";0.49;NA;0.407;0.526;0.454;0.233;NA;0.147;NA;0.091;NA;11.9;1.154;NA;NA;NA;NA;NA;NA;0.819;1.193;NA;NA

"66";"Dicynodontoidea";"Angonisaurus";0.339;6.301;0.514;0.667;0.572;0.6;1.491;0.19;5.9;0.06;10.206;10;1.012;0.143;0.785;0.722;NA;0.524;NA;0.647;2.541;NA;NA

"67";"Dicynodontoidea";"Ufudocyclops";0.376;NA;0.468;0.45;0.515;0.332;1.409;0.156;9.31;NA;NA;10.9;0.983;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

"68";"Dicynodontoidea";"Stahleckeria";0.438;5.992;0.445;0.726;0.491;0.288;NA;0.183;11.1;0.052;10.284;8.7;0.953;0.237;0.856;0.897;0.442;0.53;NA;0.391;2.217;0.434;0.565

"69";"Dicynodontoidea";"Sangusaurus";0.411;6.177;0.461;0.618;NA;0.368;1.129;0.144;NA;0.091;NA;9.2;1.061;NA;0.832;NA;NA;NA;NA;0.592;1.944;0.433;NA

"70";"Dicynodontoidea";"Ischigualastia";0.482;6.139;0.423;0.331;0.479;0.528;1.39;0.151;5.7;0.064;10.023;NA;1.032;NA;0.912;0.841;0.419;0.577;0.561;NA;0.818;0.412;0.526

"71";"Dicynodontoidea";"Jachaleria";0.392;6.078;0.393;0.199;0.379;0.499;1.431;0.161;4;0.084;10.269;NA;0.766;NA;0.822;0.766;0.427;NA;0.529;NA;0.808;0.434;0.667

"72";"Dicynodontoidea";"Dinodontosaurus";0.398;6.104;0.347;0.24;0.461;0.328;1.414;0.135;7.3;0.074;10.155;10.9;0.926;0.202;0.814;0.653;0.398;0.507;0.423;0.652;1.896;0.31;0.752

Dados para análises de cluster

Nome: cont

taxa;ch1;ch2;ch3;ch4;ch5;ch6;ch7;ch8;ch9;ch10;ch11;ch12;ch13;ch14;ch15;ch16;ch17;ch18;ch19;ch20;ch21;ch22;ch23

Eodicynodon_sp1;0.351;NA;NA;0.968;0.435;NA;2.47;NA;NA;NA;NA;12.0;NA;0.259;0.708;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

Eodicynodon_sp2;0.322;5.555;0.234;0.908;0.518;0.111;2.501;0.14;8.2;0.182;10.457;9.0;0.847;0.253;0.698;1.061;0.446;0.509;0.244;0.3;0.5;0.0;0.475

Colobodectes;0.203;5.714;0.195;NA;0.52;0.269;2.07;0.142;6.6;0.206;10.177;NA;0.948;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

Eosimops;0.186;5.89;0.243;0.795;0.541;0.257;2.014;0.126;8.1;0.172;9.402;11.3;0.831;0.402;0.803;0.904;0.633;0.466;0.26;NA;NA;0.0;0.444

Diictodon;0.247;5.925;0.223;0.64;0.534;0.273;1.702;0.135;8.0;0.214;9.418;11.9;0.881;0.257;0.742;0.901;0.443;0.486;0.297;0.67;1.388;0.0;0.366

Robertia;0.237;5.863;0.197;0.721;0.555;0.259;1.681;0.108;8.6;0.199;9.417;9.8;0.85;0.132;0.711;0.868;0.487;0.502;0.227;NA;NA;0.0;0.309

Prosictodon;0.238;5.807;0.171;0.864;0.548;0.228;2.469;0.098;8.1;0.131;9.78;9.3;0.881;NA;0.834;0.637;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

Abajudon;0.279;5.215;0.277;1.03;0.412;0.126;2.844;0.146;9.4;0.173;NA;8.0;0.907;0.302;0.898;1.016;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

Niassodon;NA;NA;NA;0.867;NA;NA;1.548;NA;8.4;NA;NA;9.5;0.697;0.29;0.859;0.938;NA;NA;NA;0.214;1.145;NA;NA

Brachyprosopus;0.231;5.81;0.19;0.998;0.515;0.338;1.847;0.129;6.8;0.15;9.687;10.6;0.898;0.132;0.715;0.824;0.612;0.437;NA;NA;NA;0.0;0.315

Endothiodon_sp1;0.328;NA;NA;0.396;NA;0.025;1.505;0.109;10.6;NA;NA;NA;0.902;0.319;0.723;0.825;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

Endothiodon_sp2;0.335;5.396;0.378;0.268;0.599;0.4;1.457;0.111;8.1;0.147;9.694;7.1;0.988;0.373;0.798;0.73;0.554;0.491;0.406;0.301;0.964;0.0;0.414

Pristerodon;0.225;5.874;0.184;1.026;0.582;0.222;1.751;0.123;10.0;0.206;9.578;11.2;0.813;0.208;0.723;0.928;0.594;0.43;0.277;0.275;0.5;0.0;0.275

Emydops;0.22;5.872;0.204;0.906;0.537;0.166;1.646;0.118;9.8;0.176;9.667;9.3;0.84;0.398;0.692;0.955;0.668;0.428;0.23;0.454;1.283;0.0;0.353

Compsodon;0.196;5.874;0.207;1.066;0.431;0.187;1.71;0.082;10.3;0.22;9.858;11.0;0.817;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

Digalodon;0.354;6.155;0.294;0.899;0.473;0.139;1.565;0.134;NA;0.173;NA;NA;0.871;0.293;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

Thliptosaurus;0.279;NA;0.198;0.84;0.407;NA;1.5;0.116;NA;NA;NA;NA;NA;NA;0.75;0.667;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

Rastodon;0.197;NA;0.199;0.742;0.558;0.298;NA;0.123;6.6;0.105;NA;12.0;0.798;0.1;0.623;0.667;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

Dicynodontoides;0.269;5.95;0.24;0.764;0.539;0.211;1.492;0.085;8.823;0.181;9.814;11.9;0.887;NA;0.726;0.924;0.304;0.497;NA;0.167;2.5;0.406;0.359

Kombuisia;0.193;5.976;0.202;0.4;0.555;NA;1.589;0.195;NA;NA;9.645;NA;0.746;NA;0.684;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

Myosaurus;0.26;5.902;0.275;1.032;0.483;0.108;1.59;0.085;9.6;0.208;9.775;9.6;0.853;0.348;0.958;0.942;0.586;NA;NA;NA;NA;NA;NA;0.208

Kembawacela;0.372;5.948;0.383;1.487;0.357;0.042;1.455;0.132;10.55;NA;10.173;11.65;0.969;0.415;0.726;0.99;NA;NA;NA;0.818;1.48;NA;NA

Cistecephalus;0.279;6.056;0.289;1.139;0.509;0.088;1.49;0.117;9.55;NA;9.965;10.2;0.872;0.38;0.687;0.789;0.485;0.403;0.317;0.754;1.857;0.0;0.324

Saurosaptor;0.281;NA;0.298;1.339;0.421;0.048;NA;NA;NA;NA;NA;NA;0.912;0.564;0.73;0.714;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

Cistecephaloides;0.311;6.047;0.425;1.319;0.372;0.04;NA;0.194;NA;NA;10.305;12.5;0.632;0.346;0.796;0.914;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

Kawingasaurus;0.308;5.933;0.33;1.404;0.34;NA;1.5;0.135;10.7;NA;10.119;10.0;0.836;0.286;NA;0.964;0.298;0.419;NA;NA;NA;NA;NA;0.446

Daqingshanodon;0.282;6.112;0.26;0.619;0.442;0.18;1.528;0.08;NA;0.189;9.34;10.3;0.808;0.212;0.677;0.819;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

Keyseria;0.244;6.155;0.159;1.034;0.605;0.203;1.6;0.083;6.3;NA;NA;9.0;0.831;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

Rhachiocephalus;0.329;6.094;0.271;0.738;0.598;0.606;1.48;0.094;8.8;0.143;9.17;12.8;1.011;0.167;0.838;0.777;0.501;0.506;NA;NA;NA;NA;NA;0.372

Kitchinganomodon;0.32;6.137;0.318;0.708;0.566;0.752;1.556;0.108;7.4;0.07;9.747;11.1;0.936;0.165;0.843;0.752;NA;0.466;NA;NA;NA;NA;NA

Oudenodon;0.281;6.054;0.173;0.844;0.609;0.271;1.458;0.092;8.1;0.141;9.219;11.3;0.864;0.264;0.798;0.745;0.57;0.491;0.366;0.514;0.765;0.353;0.411

Tropidostoma;0.284;5.989;0.197;0.899;0.565;0.277;1.436;0.098;8.8;0.14;9.106;12.4;0.875;0.237;0.758;0.766;0.531;0.503;NA;0.474;1.368;0.345;0.378

Australobarbarus;0.333;6.058;0.183;0.697;0.561;0.298;1.324;0.101;6.1;0.16;9.822;13.35;0.882;0.193;0.624;0.694;0.466;0.485;NA;0.848;1.033;0.333;0.391

Odontocyclops;0.376;6.066;0.232;0.988;0.551;0.232;1.448;0.092;10.1;0.131;9.74;12.3;0.929;0.213;0.787;0.731;0.551;0.518;0.427;0.435;1.13;0.426;0.491

Idelesaurus;0.367;5.967;0.175;1.022;0.5;0.174;1.497;0.107;8.25;0.173;10.118;13.5;0.969;0.204;0.693;0.764;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

Bulbasaurus;0.284;6.003;0.25;0.562;0.534;0.233;1.362;0.112;10.333;0.052;9.851;14.78;0.887;NA;0.643;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

Aulacephalodon;0.3;6.089;0.323;0.892;0.583;0.204;1.425;0.117;6.8;0.122;9.48;13.5;0.822;0.172;0.76;0.785;0.55;0.532;0.348;0.714;1.067;0.395;0.491

Pelanomodon;0.289;6.093;0.305;0.912;0.584;0.213;1.468;0.104;9.4;0.155;9.414;12.3;0.801;NA;0.856;0.742;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

Geikia_sp1;0.256;6.049;0.278;0.908;0.514;0.251;1.627;0.104;8.72;0.141;9.392;13.9;0.756;0.205;0.818;0.848;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

Geikia_sp2;0.366;NA;0.521;0.846;0.529;NA;1.429;NA;NA;NA;NA;13.1;0.829;0.212;0.9;0.987;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

Elph;0.279;5.927;0.186;0.64;0.544;0.29;1.515;0.157;8.9;NA;NA;13.0;0.914;NA;0.781;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

Katumbia;0.196;5.868;0.22;0.527;0.541;0.347;1.489;0.112;9.3;0.132;9.928;14.4;NA;NA;0.833;0.822;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

Delectosaurus;0.369;5.861;0.258;0.702;0.546;0.334;1.618;0.119;7.8;0.13;9.798;14.7;0.985;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

Dicynodon_sp1;0.324;5.982;0.253;0.607;0.546;0.359;1.485;0.117;7.7;0.121;9.869;11.9;0.926;0.241;0.749;0.766;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

Dicynodon_sp2;0.308;5.937;0.253;0.524;0.569;0.359;1.351;0.105;7.56;0.114;9.95;12.0;0.965;0.219;0.808;NA;0.476;NA;NA;NA;NA;NA;NA

Daptocephalus_sp1;0.292;6.091;0.23;0.564;0.569;0.414;1.25;0.123;NA;0.117;9.68;NA;1.024;NA;NA;NA;NA;0.543;NA;NA;NA;NA;NA

Daptocephalus_sp2;0.268;6.091;0.237;0.539;0.567;0.437;1.5;0.118;6.4;0.111;9.378;NA;0.8584;0.238;0.763;0.75;NA;0.545;NA;NA;1.667;NA;NA

Dinanomodon;0.337;6.17;0.205;0.48;0.577;0.522;1.347;0.116;7.8;0.107;9.751;9.9;1.047;0.186;NA;0.724;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

Peramodon;0.272;NA;0.224;0.563;0.553;0.369;NA;NA;NA;NA;NA;9.5;0.839;0.167;0.676;0.68;0.463;NA;NA;NA;NA;NA;0.494

Taoheodon;0.24;6.1;0.237;NA;NA;0.26;1.18;0.11;NA;0.105;9.64;NA;0.91;0.285;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

Counillonia;0.297;5.068;NA;NA;0.276;0.134;NA;0.131;8.333;0.14;NA;9.616;0.876;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

Repelinosaurus;0.2;NA;0.295;NA;0.408;0.281;NA;NA;NA;NA;NA;14.698;0.829;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

Vivaxosaurus;0.38;6.019;0.23;0.685;0.481;0.285;1.824;0.116;7.9;0.121;10.203;13.9;1.041;0.203;0.702;0.731;0.317;0.544;NA;NA;NA;NA;0.641

Jimusaria;0.307;NA;0.278;0.672;0.767;0.464;1.443;0.089;7.2;0.098;NA;8.9;0.992;0.251;NA;0.699;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

Sintocephalus;0.354;5.969;0.244;0.516;0.522;0.294;1.338;0.124;6.5;0.132;9.399;9.6;1.022;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

Basilodon;0.315;5.994;0.212;0.722;0.497;0.225;1.305;0.128;5.7;0.139;9.599;12.6;0.814;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

Gordonia;0.252;NA;0.139;0.65;0.604;0.309;NA;NA;NA;NA;NA;NA;0.924;0.188;NA;0.773;0.543;0.49;0.144;NA;NA;NA;0.476

Euptychognathus;0.336;6.028;0.13;0.562;0.56;0.238;1.559;0.091;6.5;0.084;9.663;10.25;0.79
 2;NA;0.79;0.815;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

Lystrosaurus_sp1;0.32;6.111;0.414;0.705;0.413;0.146;1.471;0.174;9.2;0.079;10.203;11.4;0.6
 73;0.294;0.691;0.781;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

Lystrosaurus_sp2;0.274;6.072;0.347;0.656;0.325;0.108;1.764;0.165;8.4;0.123;10.022;10.9;0.
 805;0.354;0.711;0.706;NA;0.526;0.54;NA;NA;0.389;NA

Lystrosaurus_sp3;0.315;6.005;0.383;0.689;0.417;0.119;1.664;0.162;7.4;0.086;10.145;8.6;0.9
 06;0.289;0.767;0.643;0.473;0.485;0.465;0.787;1.484;0.313;0.489

Lystrosaurus_sp4;0.347;5.954;0.424;0.705;0.415;0.112;2.141;0.157;8.8;0.097;10.309;9.7;0.8
 74;0.315;0.757;0.711;0.418;0.458;0.478;0.75;1.3;0.347;0.545

Lystrosaurus_sp5;0.288;6.003;0.427;0.726;0.466;0.143;2.002;0.175;8.4;0.101;10.358;11.7;0.
 816;0.316;0.793;0.754;0.478;0.46;0.441;0.843;1.455;0.392;0.605

Shansiodon;0.265;6.064;0.327;0.163;0.538;0.633;1.314;0.13;7.2;0.1;9.78;11.2;1.129;0.286;0.
 821;0.84;0.575;0.479;NA;0.758;1.363;0.363;0.675

Tetragonias;0.378;5.912;0.354;0.201;0.574;0.446;NA;0.125;6.8;0.088;10.009;10.4;1.004;0.2
 05;0.858;0.796;0.447;0.481;0.3;0.675;1.852;0.304;0.596

Vinceria;0.267;6.099;0.352;0.201;0.49;0.466;NA;0.137;7.0;0.153;10.552;11.3;0.983;NA;NA;
 NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

Rhinodicynodon;0.304;6.213;0.253;0.5;0.523;0.435;1.568;0.1;NA;NA;9.174;10.1;0.879;0.24;
 0.875;0.734;0.49;0.354;0.361;NA;NA;0.352;0.383

Acratophorus;0.329;NA;0.445;0.205;0.666;0.476;1.872;0.12;6.655;0.094;NA;8.055;1.031;N
 A;0.716;0.705;0.345;0.468;0.292;0.706;1.206;0.424;0.574

Kannemeyeria_sp1;0.421;6.121;0.409;0.289;0.531;0.479;1.461;0.147;9.8;0.074;10.478;12.1;
 1.147;0.179;0.8;0.686;0.551;0.558;0.338;NA;1.381;0.372;0.411

Kannemeyeria_sp3;0.361;6.286;NA;0.663;NA;0.318;2.051;0.149;10.8;0.086;10.432;NA;NA;
 0.077;0.786;0.542;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

Dolichuranus;0.356;6.079;0.392;0.293;0.484;0.4;1.339;0.143;8.7;0.085;10.672;9.7;1.018;0.19
 2;0.756;0.542;NA;0.519;NA;NA;NA;0.425;NA

Sinokannemeyeria;0.42;6.14;0.478;0.543;0.382;0.175;1.505;0.161;5.9;0.109;10.469;NA;0.91
 8;0.243;0.549;0.385;0.494;0.489;0.556;0.458;1.187;0.408;0.405

Parakannemeyeria;0.455;6.28;0.377;0.359;0.354;0.195;1.468;0.122;7.5;0.102;9.688;12.3;0.92
 ;0.166;0.79;0.515;0.467;0.52;0.478;0.443;1.465;0.411;0.294

Xiyukannemeyeria;0.286;6.203;0.413;0.46;0.433;0.23;NA;0.169;8.5;0.086;10.027;8.9;0.795;
 0.32;NA;0.668;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

Rhadiodromus;0.509;6.144;0.403;0.285;0.574;0.254;NA;0.122;6.9;0.088;10.023;10.8;1.085;
NA;NA;NA;NA;NA;0.604;NA;NA;NA;NA

Wadiasaurus;0.423;6.105;0.337;0.539;0.506;0.523;NA;0.218;NA;NA;NA;10.6;1.052;0.344;0.
.9;0.81;0.607;0.563;0.45;0.562;1.239;0.417;0.355

Shaanbeikannemeyeria;0.527;6.069;0.513;0.886;0.5;0.414;NA;0.157;7.8;0.176;10.642;11.3;1.
.432;NA;0.734;NA;NA;0.58;NA;NA;NA;0.416;NA

Uralokannemeyeria;0.49;NA;0.407;0.526;0.454;0.233;NA;0.147;NA;0.091;NA;11.9;1.154;N
A;NA;NA;NA;NA;NA;0.819;1.193;NA;NA

Angonisauros;0.339;6.301;0.514;0.667;0.572;0.6;1.491;0.19;5.9;0.06;10.206;10.0;1.012;0.14
3;0.785;0.722;NA;0.524;NA;0.647;2.541;NA;NA

Ufudocyclops;0.376;NA;0.468;0.45;0.515;0.332;1.409;0.156;9.31;NA;NA;10.9;0.983;NA;N
A;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA

Stahleckeria;0.438;5.992;0.445;0.726;0.491;0.288;NA;0.183;11.1;0.052;10.284;8.7;0.953;0.2
37;0.856;0.897;0.442;0.53;NA;0.391;2.217;0.434;0.565

Sangusaurus;0.411;6.177;0.461;0.618;NA;0.368;1.129;0.144;NA;0.091;NA;9.2;1.061;NA;0.8
32;NA;NA;NA;NA;0.592;1.944;0.433;NA

Ischigualastia;0.482;6.139;0.423;0.331;0.479;0.528;1.39;0.151;5.7;0.064;10.023;NA;1.032;N
A;0.912;0.841;0.419;0.577;0.561;NA;0.818;0.412;0.526

Jachaleria;0.392;6.078;0.393;0.199;0.379;0.499;1.431;0.161;4.0;0.084;10.269;NA;0.766;NA;
0.822;0.766;0.427;NA;0.529;NA;0.808;0.434;0.667

Dinodontosaurus;0.398;6.104;0.347;0.24;0.461;0.328;1.414;0.135;7.3;0.074;10.155;10.9;0.92
6;0.202;0.814;0.653;0.398;0.507;0.423;0.652;1.896;0.31;0.752

Dados para análise de coordenadas principais

Nome: discrete

Eodicynodon_sp1;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;0;1;NA;1;0;0;0;0;2;0;0;0;1;0;0;1;NA;0;N
A;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;0;NA;0;0;0;0;0;1;0;NA;NA;0;0;1;0;0;1;0;0;2;0;1;0;NA
;2;0;0;NA;NA;0;NA;NA;0;0;0;1;1;1;0;3;0;NA;NA;NA;NA;0;1;2;NA;NA;NA;1;3;1;0;NA;
NA;0;0;0;NA;NA;NA;0;NA;NA;NA;NA;0;NA;1;0;NA;0;1;0;1;1;1;0;0;2;0;0;0;0;1;0;0;1;N
A;0;1;NA;NA;1;NA;NA;1;2;1;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;N
A;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;0;NA;NA;0;0;0;NA;0;0;0;
0;0;0;NA;NA;NA;NA;NA;NA;

Eodicynodon_sp2;0;0;0;0;1;0;1;2;1;0;1;0;0;0;0;2;0;0;0;2;0;0;1;0;1;0;0;0;0;1;1;0;0;0;
0;0;0;0;0;1;0;0;1;0;0;1;0;0;2;1;1;0;0;2;0;1;0;1;0;1;0;0;0;0;1;1;1;0;3;0;1;0;0;1;0;1;2;
1;0;0;1;3;1;0;0;1;0;0;0;1;0;0;0;1;1;0;1;1;0;0;0;1;0;1;0;1;0;0;2;0;0;1;0;0;2;0;0;1;0;0;1;1;3;
1;1;1;1;2;1;0;NA;0;0;0;1;0;0;0;0;0;1;1;0;NA;1;1;0;1;0;0;0;0;1;NA;NA;NA;1;0;0;NA;0;0;
0;0;0;0;0;NA;NA;0;NA;NA;NA;NA;NA;NA;

Thliptosaurus;1;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;0;NA;0;0;0;0;NA;NA;0;0;0;0;1;NA;NA;N
 A;1;1;NA;NA;1;NA;0;0;1;0;0;NA;0;0;0;1;0;0;1;0;1;NA;0;NA;2;0;NA;1;NA;NA;NA;2;NA
 ;1;0;0;2;0;NA;NA;NA;0;1;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;N
 A;1;2;1;1;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;0;0;1;NA;1;NA;0;NA;NA;NA;NA;NA;1;1;0;NA;NA
 ;NA;1;1;NA;NA;NA;NA;4;1;0;NA;NA;NA;NA;NA;NA;1;0;0;NA;1;NA;1;1;1;2;NA;NA;N
 A;NA;
 NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;0;0;0;NA;0;0;1;1;NA;0;NA;NA;NA;NA;NA;NA;

Rastodon;1;NA;NA;NA;2;NA;NA;2;1;0;1;0;0;0;1;2;0;0;0;2;2;NA;NA;1;1;1;0;1;0;0;0;1;0
 ;0;0;0;0;0;0;0;1;0;1;1;1;0;0;0;0;1;0;0;2;1;1;0;0;2;0;1;1;1;0;1;0;NA;1;1;0;NA;NA;NA;N
 A;NA;NA;NA;NA;0;NA;NA;1;2;1;0;NA;1;2;1;0;0;NA;0;0;NA;NA;1;NA;0;0;NA;NA;1;1;1;
 1;0;0;NA;1;0;1;NA;NA;NA;NA;2;0;0;NA;NA;0;2;0;0;1;0;0;NA;1;NA;1;NA;NA;NA;NA;1;
 NA;
 ;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;0;NA;NA;0;0;0;NA;0;0;0;1;1;0;NA;NA;NA;NA;NA;NA;

Dicynodontoides;1;0;1;1;2;0;1;2;1;0;1;0;0;0;1;2;0;0;0;2;2;NA;NA;1;1;1;0;1;0;0;0;1;0;0;0;
 0;0;0;1;0;0;0;2;0;1;1;2;0;0;0;0;1;0;0;2;1;1;0;0;2;0;1;0;1;0;1;0;0;0;1;1;1;0;3;0;1;1;0;1;0;
 1;2;1;1;0;0;2;1;0;0;0;0;0;1;1;1;2;0;0;1;0;1;1;1;1;0;0;0;2;0;1;2;NA;NA;NA;4;1;0;0;0;2;1;0;1
 ;0;0;1;1;3;1;1;1;1;2;1;1;0;0;1;0;1;1;0;1;1;0;0;0;1;NA;1;NA;NA;0;1;1;0;0;1;1;1;2;1;1;0;0;1;1;
 0;0;0;NA;0;0;0;1;2;0;NA;NA;NA;NA;NA;NA;

Kombuisia;1;0;1;0;2;0;1;2;1;0;1;0;0;0;1;2;NA;0;0;0;1;2;NA;NA;0;1;1;0;1;0;1;0;1;0;0;0;0
 ;0;1;0;0;0;2;0;1;0;2;0;1;1;NA;1;NA;NA;0;2;NA;1;0;0;2;0;NA;0;1;0;1;NA;1;NA;NA;NA;1;1;
 1;0;3;0;1;1;0;1;0;NA;2;1;1;0;0;NA;1;NA;NA;1;0;0;1;1;1;2;0;0;1;0;1;1;0;1;0;0;NA;2;0;1;2;N
 A;NA;NA;4;1;0;1;0;0;2;0;0;1;NA;0;1;1;NA;1;1;0;1;2;1;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;N
 A;NA;0
 ;NA;NA;0;0;0;NA;0;NA;2;1;1;0;NA;NA;NA;NA;NA;NA;1;

Myosaurus;1;0;0;0;2;1;1;2;1;0;1;0;0;0;0;1;2;0;0;0;0;1;2;NA;NA;1;1;1;0;1;0;1;0;1;2;0;0;0;0;0
 ;1;0;0;0;1;0;2;0;0;0;2;0;0;0;1;0;0;2;0;1;0;0;2;0;1;0;1;0;1;1;1;1;1;0;1;0;3;1;1;1;0;1;0;1;2;1;
 1;0;1;2;1;0;0;1;0;0;1;1;1;2;0;0;1;1;1;1;1;0;0;0;1;0;1;2;NA;NA;NA;4;1;0;0;0;2;1;0;NA;N
 A;0;1;1;3;1;NA;NA;1;2;1;0;NA;1;1;0;1;1;0;1;0;1;1;0;NA;NA;NA;NA;NA;0;NA;NA;NA;NA
 ;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;0;0;NA;NA;0;0;0;NA;0;0;1;1;1;1;2;0;1;1;1;1;

Kembawacela;1;0;1;0;2;2;1;2;1;NA;1;0;0;0;0;1;2;0;1;0;0;2;2;NA;NA;1;1;1;0;1;0;1;0;1;0;0;0;
 0;0;0;1;0;0;0;0;NA;2;1;0;0;2;0;0;0;1;0;1;2;0;1;0;0;2;0;0;1;1;0;1;0;1;1;0;0;1;1;1;0;3;1;1;1;0;1;
 0;1;2;1;1;0;1;3;1;NA;0;NA;NA;0;1;1;1;1;0;0;0;NA;NA;1;1;1;0;1;0;1;1;1;2;NA;NA;NA;4;0;0
 ;0;2;0;2;1;0;1;0;0;1;1;3;1;0;1;1;2;1;0;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;
 1;NA;NA;NA;0;1;NA;NA;1;0;0;NA;NA;NA;NA;NA;0;NA;NA;0;0;2;0;1;2;1;1;2;1;2;NA;N
 A;NA;NA;2;

Cistecephalus;1;0;1;0;2;0;1;2;1;0;1;0;0;0;0;1;2;0;1;0;0;1;2;NA;NA;1;1;1;0;1;0;1;0;1;0;0;0;1
 ;0;1;0;0;0;0;NA;2;1;0;0;2;0;0;0;1;0;1;2;0;1;0;0;2;0;0;1;1;0;1;0;1;1;0;1;1;1;0;3;1;1;1;0;1;0;1;
 2;1;1;0;0;2;1;NA;0;0;NA;0;1;1;1;2;0;0;0;1;NA;1;1;1;0;0;NA;1;1;1;2;NA;NA;NA;4;0;0;0;2;0;
 2;1;0;1;0;1;1;1;3;1;1;1;1;2;1;0;NA;1;1;0;0;0;1;2;2;1;0;0;1;1;1;1;1;0;1;0;0;1;1;0;1;2;1;1;0;0;1;
 1;0;0;2;0;1;2;0;1;2;1;2;NA;NA;NA;NA;NA;

Saurosaptor;1;NA;NA;NA;2;NA;NA;2;1;NA;1;0;0;0;0;1;NA;0;0;0;0;1;2;NA;NA;NA;1;1;0;
 1;0;0;NA;1;NA;0;NA;0;0;NA;1;0;0;0;0;NA;NA;NA;0;0;2;0;NA;0;1;0;0;2;0;1;0;0;2;0;0;1;1;0
 ;1;0;1;1;NA;NA;1;1;1;0;3;NA;NA;1;0;NA;0;1;2;1;1;NA;1;3;1;NA;NA;NA;NA;0;1;NA;1;NA
 ;0;0;NA;NA;NA;NA;1;1;0;0;NA;1;1;1;NA;NA;NA;NA;4;0;0;0;NA;0;2;1;0;1;0;NA;NA;1;N

;NA;NA;NA;1;NA;NA;NA;0;0;1;NA;NA;NA;NA;1;1;0;NA;0;0;0;0;0;1;1;0;0;NA;NA;NA;
NA;NA;NA;

Lystrosaurus_sp4;1;2;0;0;2;2;1;2;1;0;1;1;1;1;0;2;0;0;0;2;2;NA;NA;1;1;0;1;0;0;1;0;2;1;2;1;
;1;1;0;0;1;0;0;2;0;1;1;0;0;1;0;1;0;0;2;1;1;0;0;2;0;1;1;1;0;1;0;1;1;1;1;2;1;0;3;0;1;0;1;2;N
A;1;2;1;0;1;1;2;1;1;0;0;0;2;2;1;1;2;1;0;1;1;1;0;0;1;0;0;1;1;1;1;2;NA;NA;NA;2;1;0;1;3;0;2;2;1
;1;0;1;1;1;5;1;1;0;1;2;1;3;NA;0;NA;NA;1;NA;NA;1;0;1;1;1;0;0;NA;1;1;1;1;1;0;1;1;1;2;1;1
;1;1;0;NA;0;1;0;0;0;0;1;1;0;0;NA;NA;NA;NA;NA;NA;

Lystrosaurus_sp5;1;2;0;0;2;2;1;2;1;0;1;1;1;1;0;2;0;0;0;2;2;NA;NA;1;1;0;1;0;0;1;0;2;0;2;1;
;1;0;0;0;1;0;0;2;0;1;1;0;0;1;0;1;0;0;2;1;1;0;0;2;0;1;1;1;0;1;0;1;1;1;1;2;1;0;3;0;1;0;1;2;N
A;1;2;1;0;1;1;2;1;1;NA;0;0;2;2;1;1;2;1;1;1;1;0;1;1;0;0;0;1;1;1;2;NA;NA;NA;2;1;0;1;3;0;2;
2;1;1;0;1;1;1;5;1;1;0;1;2;1;NA;NA;0;0;0;1;1;1;0;1;1;1;0;0;NA;1;1;1;NA;NA;1;0;1;1;1;2;1;
1;1;1;0;NA;0;1;0;NA;0;0;1;1;0;0;NA;NA;NA;NA;NA;NA;

Shansiodon;1;2;0;0;2;2;1;2;1;0;1;1;0;0;0;0;2;0;0;0;2;2;NA;NA;1;1;0;1;0;0;1;NA;2;NA;0;0;
1;1;0;1;0;0;0;2;0;1;1;2;0;0;1;1;2;0;0;0;1;2;0;1;0;0;2;1;1;1;1;0;1;NA;NA;NA;NA;NA;1;2;1;0;3;
0;1;NA;1;2;NA;1;2;1;0;1;NA;NA;1;NA;0;NA;0;2;2;1;1;2;0;NA;1;1;1;NA;1;1;0;0;1;1;1;2;
NA;NA;NA;2;0;0;1;3;0;2;2;1;1;0;NA;NA;0;NA;1;NA;NA;1;2;1;2;NA;0;0;0;1;NA;NA;1;1;1;
0;1;1;1;NA;1;1;0;NA;NA;NA;1;1;1;1;2;1;1;NA;1;1;0;0;0;NA;0;0;0;1;0;1;NA;NA;NA;NA;
NA;NA;

Tetragonias;1;2;0;0;2;2;1;2;1;0;1;1;0;0;0;0;2;0;0;0;2;2;NA;NA;1;1;0;1;0;0;1;0;2;0;0;0;1;0;0;
;1;0;0;0;1;0;1;1;2;0;1;1;2;0;1;0;1;2;0;1;0;0;2;1;1;1;1;0;1;0;1;1;1;1;1;2;1;0;3;0;1;0;1;2;NA;1;2;
1;0;1;0;2;1;1;0;1;0;NA;2;1;1;2;1;1;1;1;0;1;1;0;0;1;1;1;1;2;NA;NA;NA;2;1;0;1;3;0;1;2;1;1;0;
;1;1;0;5;1;1;1;1;2;1;2;0;0;0;0;1;0;0;1;1;1;0;1;0;0;NA;1;1;0;1;1;1;1;1;2;1;2;1;1;NA;1;1;0;0;0;
;NA;0;0;1;1;0;1;NA;NA;NA;NA;NA;NA;

Vinceria;1;2;0;0;2;2;NA;2;1;0;1;1;0;0;0;NA;2;0;0;0;2;2;NA;NA;1;1;0;2;0;0;1;0;2;0;0;NA;1;
;0;0;1;0;0;0;1;0;1;1;2;0;1;1;2;0;1;0;1;2;0;1;0;0;2;0;1;1;1;0;NA;NA;1;1;1;1;NA;NA;NA;3;0;
NA;NA;1;2;NA;1;2;1;0;1;0;2;1;1;NA;NA;0;2;2;NA;1;NA;0;NA;1;1;1;NA;1;1;NA;NA;NA;1;
NA;NA;2;NA;
A;NA;1;2;1;NA;
NA;0;0;0;NA;0;0;2;1;0;1;NA;NA;NA;
;NA;NA;NA;

Rhinodicynodon;1;2;0;0;2;2;NA;2;1;0;1;1;0;0;0;0;2;0;0;0;2;2;NA;NA;1;1;0;1;0;0;1;0;2;1;0;
0;1;1;0;1;0;0;0;1;0;1;1;2;0;1;1;2;0;1;0;0;2;0;1;0;0;2;1;1;1;1;0;1;0;NA;NA;NA;NA;1;2;1;0;3;0;
;NA;1;1;2;NA;1;2;1;0;1;NA;NA;1;NA;0;NA;0;2;2;NA;1;NA;NA;NA;NA;NA;1;NA;0;1;0;0;
NA;1;1;1;2;NA;NA;NA;2;1;0;1;3;0;2;2;1;NA;NA;1;1;NA;NA;1;NA;NA;1;2;1;NA;NA;0;0;0;
1;0;0;1;0;1;NA;1;0;0;NA;NA;NA;0;1;1;1;1;2;NA;NA;NA;NA;NA;1;1;0;0;0;NA;0;NA;N
A;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;

Acrotophorus;1;2;0;0;2;2;1;2;1;0;1;0;0;0;0;2;1;1;0;0;2;2;NA;NA;1;1;0;2;0;0;0;0;3;1;0;0;1;1;
;0;1;1;0;1;2;0;1;1;2;0;1;0;NA;0;1;0;NA;2;0;1;0;0;2;0;1;1;1;0;1;0;1;1;1;1;1;2;1;0;3;0;NA;1;1;
2;NA;1;2;1;1;1;0;2;1;1;0;1;0;2;2;1;2;2;0;NA;1;1;1;0;1;0;0;1;1;1;1;1;2;NA;NA;NA;2;1;0;1;N
A;0;1;NA;1;NA;NA;NA;1;NA;5;0;NA;1;1;2;1;2;0;NA;0;0;1;0;0;1;1;1;0;1;NA;0;NA;NA;NA;
0;1;1;1;1;1;NA;NA;NA;NA;NA;NA;0;1;0;0;0;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;0;NA;NA;NA;
NA;NA;NA;

1;2;1;0;1;0;1;1;1;NA;1;0;2;2;1;3;2;0;0;NA;NA;1;0;1;0;0;0;NA;NA;NA;1;2;NA;NA;NA;NA;
 NA;2;1;0;0;
 1;0;NA;NA;NA;1;NA;NA;NA;NA;1;NA;NA;NA;0;1;1;1;1;1;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;
 NA;1;0;0;NA;NA;1;0;1;0;0;NA;NA;NA;NA;NA;NA;

Jachaleria_sp2;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;0;NA;NA;NA;
 NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;0;1;NA;NA;NA;0;NA;NA;0;1;1;0;0;1;0;1;1;
 2;0;1;1;2;0;1;0;2;0;1;0;0;2;0;1;1;NA;0;1;1;NA;1;1;1;1;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;1;2;N
 A;1;2;0;NA;1;0;1;1;1;NA;NA;0;2;2;NA;3;NA;0;NA;NA;NA;NA;0;1;0;0;0;NA;NA;1;1;2;NA
 NA;NA;2;NA;0;1;NA;0;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;1;2;1;NA;NA;N
 A;NA;
 NA;NA;NA;NA;NA;NA;0;NA;NA;1;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;
 NA;NA;

Dinodontosaurus_sp1;1;2;0;0;2;2;NA;2;1;0;1;1;0;0;0;0;2;0;1;0;0;2;2;NA;NA;1;1;0;1;0;0;1;0;
 3;1;0;0;1;0;0;1;0;0;0;2;0;1;1;2;0;1;1;2;0;1;0;1;2;0;1;0;0;2;1;1;1;0;1;0;1;1;1;1;2;1;0;3;0;0;
 0;1;1;NA;1;2;1;0;1;0;1;1;1;NA;1;0;2;2;1;1;2;1;1;1;1;0;1;0;0;0;1;NA;NA;NA;NA;NA;NA;
 NA;
 NA;
 NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;0;0;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;NA;N
 A;NA;NA;NA;NA;

Dinodontosaurus_sp2;1;2;0;0;2;2;NA;2;1;0;1;1;0;0;0;0;2;0;1;0;0;2;2;NA;NA;1;1;0;1;0;0;1;0;
 3;1;0;0;1;0;0;1;0;0;0;2;0;1;1;2;0;1;1;2;0;1;0;1;2;0;1;0;0;2;1;1;1;0;1;0;1;1;1;1;2;1;0;3;0;0;
 0;1;1;0;1;2;1;0;1;0;1;1;1;NA;1;0;2;2;1;1;2;1;1;NA;NA;1;0;1;0;0;0;1;1;1;1;2;NA;NA;NA;2;1;
 0;1;3;0;1;2;1;1;0;0;1;0;NA;1;1;NA;1;2;1;3;0;0;0;0;1;0;0;1;1;0;0;1;0;1;NA;1;1;0;1;1;1;0;1;2;1;
 2;1;1;NA;1;0;NA;0;0;0;NA;0;0;0;1;0;0;0;NA;NA;NA;NA;NA;NA;

Apêndice 2 — Códigos para replicar os resultados

Construção de gráficos

```
##set working directory first
```

```
wd <- ""
```

```
setwd()
```

```
##import data
```

```
data <- read.table("data_clade.txt", header = T, sep = ";")
```

```
library(ggplot2)
```

```
##CH6 (col 8) -> PINEAL FORAMEN POSITION
```

```
##CH10 (col 12) -> INTERPTERYGOID VACUITY
```

```
data <- data[,c(1,2,8)]
```

```
## BARPLOT, PINEAL FORAMEN POSITION ##
data <- data[1:13,] #just emydopoids

ggplot(data, aes(x = taxa, y = ch6)) +
  geom_bar(stat = "identity", fill="slateblue", alpha=0.8, position = "dodge") +
  theme(axis.text.x = element_text(angle = 90, vjust = 0.5, hjust = 1))+
  xlab("") + ylab("Postion")+ ggtitle("Pineal Foramen") +
  theme(plot.title = element_text(hjust = 0.5))
ggsave('barplot_pineal_emydos.tiff', dpi = 600, height = 10, width = 16, unit = 'cm')
ggsave('barplot_pineal_emydos.jpg', dpi = 600, height = 10, width = 16, unit = 'cm')

dev.off()
```

```
## BARPLOT, INTERPTERYGOID VACUITY
data <- data[1:13,]
data <- data[-c(4,7,9:13),]
ggplot(data, aes(x = taxa, y = ch10)) +
  geom_bar(stat = "identity", fill="slateblue", alpha=0.8) +
  xlab("Emydopoids") + ylab("Proportional Length")+ ggtitle("Interpterygoid Vacuity") +
  theme(plot.title = element_text(hjust = 0.5))
ggsave('barplot.tiff', dpi = 600, height = 10, width = 16, unit = 'cm')
ggsave('barplot.jpg', dpi = 600, height = 10, width = 16, unit = 'cm')

dev.off()
```

Análises de cluster — sem missing data

```
##First of all, set your working directory

wd <- ""

setwd(wd)

##Now, import dataset to R

data <- read.table("cont.txt", header = T, sep = ";")

data <- data[,1:17] ## We want only characters from 1 to 16

##remove Rastodon missing values in respective columns

data <- data[-c(3, 8, 12)]

##rename rows

data <- data.frame(data[,-1], row.names=data[,1])

##remove missing data by rows

data <- na.omit(data)

##export matrix without missing values

write.table(data, file = "outputremovedmissing.txt", sep = ";",
            row.names = TRUE, col.names = NA)
```

```
#Cluster analyses
```

```
library(tidyverse) # data manipulation
```

```
library(cluster) # clustering algorithms
```

```
library(factoextra) # clustering algorithms & visualization
```

```
library(ggplot2) #data visualization
```

```
##data standardization
```

```
datastand <- as.data.frame(scale(data))
```

```
#standardized data must have mean zero and standard deviation one for each column
```

```
mean(datastand$ch1)
```

```
sd(datastand$ch1)
```

```
##get distance matrix
```

```
dm <- get_dist(datastand, method = 'euclidean')
```

```
graph_dmatrix <- fviz_dist(dm, gradient = list(low = "#00AFBB", mid = "white", high =  
"#FC4E07"))
```

```
ggsave("distancematrix_nomissing.tiff", graph_dmatrix, width = 16, height = 16, dpi = 300,  
units = 'cm')
```

```
dev.off()
```

```
##PCA ANALYSIS
```

```
library(ggfortify)
```

```
pca_res <- prcomp(datastand, scale. = TRUE)
```

```
sumpca <- summary(pca_res)

##variance for each PC

sumpca$importance[2,1] #PC1
sumpca$importance[2,2] #PC2

#raw PCA plot

autoplot(pca_res, data = datastand,
         loadings = TRUE, loadings.colour = 'blue',
         loadings.label = TRUE, loadings.label.size = 3, label = T,
         labels = rownames(datastand))

#Now, save to directory barplot of loadings on each PC

tiff(file="loadingspcs_nomissing.tiff",
     width= 16, height= 15, units="cm", res= 300)
jpeg(file="loadingspcs_nomissing.jpg",
     width= 16, height= 15, units="cm", res= 300)

par(mfrow = c(2,1))
barplot(pca_res$rotation[,1], xlab = "Characters",main = "Loads on Principal Components",
       ylab = "Impact on PC1", ylim = c(-0.5, 0.5))
barplot(pca_res$rotation[,2], xlab = "Characters",
       ylab = "Impact on PC2", ylim = c(-0.5, 0.5))
dev.off()

## Cluster K-means
```

```

##first we estimate the number of optimal clusters

ncluster <- fviz_nbclust(datastand, kmeans, method = "silhouette")

ggsave("optimalnumberclusters.tiff", ncluster, width = 16, height = 10, dpi = 300, units =
'cm')

dev.off()

#k-means

k2 <- kmeans(datastand, centers = 5, nstart = 25)

str(k2)

group <- fviz_cluster(k2, data = datastand, labelsizes = 10,
                      main = "K-MEANS CLUSTER - NO MISSING DATA", axes = c(1,2),
                      repel = TRUE,
                      ) + theme(plot.title=element_text(hjust=0.5)) +
                      scale_color_manual(values = c("red", "dark green", "blue", "yellow4",
"purple")) +
                      scale_fill_manual(values = c("red", "dark green", "blue", "yellow4", "purple"))

ggsave("kmeanscluster_k5.jpg", group, width = 16, height = 12, dpi = 600, units = 'cm')
ggsave("kmeanscluster_k5.tiff", group, width = 16, height = 12, dpi = 600, units = 'cm')

dev.off()

##Hierarchical Clustering

# methods to assess

m <- c("average", "single", "complete", "ward")

names(m) <- c("average", "single", "complete", "ward")

```

```

# function to compute agglomerative coefficient
ac <- function(x) {
  agnes(datastand, method = x)$ac
}

map_dbl(m, ac)

#H cluster graph
hcluster <- hcut(datastand, k = 5, hc_func = "agnes", hc_method = "ward.D", isdiss = F)
hcluster <- fviz_dend(hcluster, rect = TRUE, cex = 0.55, main = "HIERARCHICAL
CLUSTER - NO MISSING DATA",
  k_colors = c("red", "dark green", "blue", "yellow4", "purple"),
  horiz = T) +
  theme(plot.title=element_text(hjust=0.5))
ggsave("Hcluster_k5.tiff", hcluster, width = 16, height = 16, dpi = 600, units = 'cm')
ggsave("Hclusterr_k5.jpg", hcluster, width = 16, height = 16, dpi = 600, units = 'cm')
dev.off()

# Cut tree into 5 groups
sub_grp <- cutree(as.hclust(hcluster), k = 5)
# Number of members in each cluster
table(sub_grp)

#Visualize in a scatter plot
hc_scatter <- fviz_cluster(list(data = datastand,
  cluster = sub_grp), main = "HIERARCHICAL CLUSTER PLOT - NO MISSING
DATA",
  k_colors = c("red", "dark green", "blue", "yellow4", "purple"), repel = T, labels =
10) + theme(plot.title=element_text(hjust=0.5))

```



```
ggsave("Hclusterscatter_k5.tiff", hc_scatter, width = 30, height = 20, dpi = 300, units = 'cm')  
dev.off()
```

Análises de cluster — com imputação de missing data

```
##set your working directory  
wd <- ""  
setwd(wd)  
  
data <- read.table("cont.txt", header = T, sep = ";")  
data <- data[,1:17]  
  
##rename rows  
data <- data.frame(data[,-1], row.names=data[,1])  
  
#mice function of data imputation  
library(mice)  
dataimp <- mice(data,m=5,maxit=50,meth='pmm',seed=500)  
summary(dataimp)  
completeData <- complete(dataimp,3)  
data <- completeData  
  
##export matrix with imputed values  
write.table(data, file = "outputimputed.txt", sep = ";",
```

```
row.names = TRUE, col.names = NA)
```

```
#Cluster analyses
```

```
library(tidyverse) # data manipulation
```

```
library(cluster) # clustering algorithms
```

```
library(factoextra) # clustering algorithms & visualization
```

```
library(ggplot2)#data visualization
```

```
##standardize data
```

```
datastand <- as.data.frame(scale(data))
```

```
#test stand.
```

```
mean(datastand$ch1)
```

```
sd(datastand$ch1)
```

```
##PCA ANALYSIS
```

```
library(ggfortify)
```

```
pca_res <- prcomp(datastand, scale. = TRUE)
```

```
sumpca <- summary(pca_res)
```

```
sumpca$importance[2,1] #PC1
```

```
sumpca$importance[2,2] #PC2
```

```
autoplot(pca_res, data = datastand,
         loadings = TRUE, loadings.colour = 'blue',
         loadings.label = TRUE, loadings.label.size = 3, label = T,
         labels = rownames(datastand))

tiff(file="loadingspcs_imputed.tiff",
     width= 16, height= 15, units="cm", res= 300)
jpeg(file="loadingspcs_nomissing.jpg",
     width= 16, height= 15, units="cm", res= 300)

par(mfrow=c(2,1))

barplot(pca_res$rotation[,1], xlab = "Characters",main = "Loads on Principal Components",
        ylab = "Impact on PC1", ylim = c(-0.5, 0.5))
barplot(pca_res$rotation[,2], xlab = "Characters",
        ylab = "Impact on PC2", ylim = c(-0.5, 0.5))
dev.off()

##get distance matrix
dist <- get_dist(datastand)

graph_dmatrix <- fviz_dist(dist, gradient = list(low = "#00AFBB", mid = "white", high =
"#FC4E07"))

ggsave("distancematriximputed.tiff", graph_dmatrix, width = 16, height = 16, dpi = 300, units
= 'cm')
```

```
dev.off()

## Cluster K-means

##estimate optimal number of clusters

ncluster <- fviz_nbclust(datastand, kmeans, method = "silhouette")

ggsave("optimalimputed.tiff", ncluster, width = 16, height = 10, dpi = 300, units = 'cm')

dev.off()

#k-means

k2 <- kmeans(datastand, centers = 4 , nstart = 25)

str(k2)

group <- fviz_cluster(k2, data = datastand, labelsize = 8,
                      axes = c(1,2), repel = T,
                      main = "K-MEANS CLUSTER PLOT - DATA IMPUTING")+
  theme(plot.title=element_text(hjust=0.5)) +
  scale_color_manual(values = c("red", "dark green", "blue", "yellow4")) +
  scale_fill_manual(values = c("red", "dark green", "blue", "yellow4"))

ggsave("cluster_k4_imputed.tiff", group, width = 16.8, height = 16, dpi = 600, units = 'cm')

ggsave("cluster_k4_imputed.jpg", group, width = 16.8, height = 16, dpi = 600, units = 'cm')

dev.off()

##Hierarchical Clustering

# methods to assess

m <- c("average", "single", "complete", "ward")

names(m) <- c("average", "single", "complete", "ward")
```

```
# function to compute coefficient
ac <- function(x) {
  agnes(datastand, method = x)$ac
}

map_dbl(m, ac)

#H cluster graph
hcluster <- hcut(dist, k = 5, hc_func = "agnes", hc_method = "ward.D")
hcluster <- fviz_dend(hcluster, rect = TRUE, cex = 0.55, main = "HIERARCHICAL
CLUSTER - IMPUTED",
  k_colors = c("red", "dark green", "blue", "yellow4", "purple"),
  horiz = T) +
  theme(plot.title=element_text(hjust=0.5))
ggsave("Hcluster_k5.tiff", hcluster, width = 16, height = 20, dpi = 600, units = 'cm')
ggsave("Hclusterr_k5.jpg", hcluster, width = 16, height = 20, dpi = 600, units = 'cm')
dev.off()

# Cut tree into 5 groups
sub_grp <- cutree(as.hclust(hcluster), k = 5)

# Number of members in each cluster
table(sub_grp)
```

```
#Visualize in a scatter plot
```

```
hc_missingdata <- fviz_cluster(list(data = datastand,
                                   cluster = sub_grp), main = "HIERARCHICAL CLUSTER PLOT -
IMPUTED",
                               repel = T, labels = 10,
                               ) + theme(plot.title=element_text(hjust=0.5))

ggsave("Hcluster_k4_imputed.tiff", hc_missingdata, width = 30, height = 20, dpi = 300, units
= 'cm')

dev.off()
```

Análise de coordenadas principais

```
#set wd first

data <- read.table(file = "discrete.txt", sep = ";", colClasses = c("character", "factor"))

data <- data[,1:191]

taxa <- data[,1]

##rename rows

data <- data.frame(data[,-1], row.names=data[,1])

which(is.na(data), arr.ind = TRUE)

library(EvoPhylo)

library(ape)

dm <- get_gower_dist(data)

which(is.na(dm), arr.ind = TRUE)

dim(dm)

all(diag(dm) == 0)

dm <- as.dist(dm)
```

```
PCoA <- pcoa(dm)
head(PCoA$values)
eixos <- as.data.frame(PCoA$vectors)
which(is.na(eixos), arr.ind = TRUE)

library(ggplot2)
library(ggrepel)
library(ggforce)

ggplot(eixos, aes(x= Axis.1, y= Axis.2)) +
  geom_point(color = "light green") +
  geom_text_repel(aes(label=rownames(eixos)), force=2, size = 3, color = "red") +
  scale_x_continuous(name="PCo 1 (5.3%)", limits=c(-0.2,0.2)) +
  scale_y_continuous(name="PCo 2 (4.2%)", limits=c(-0.2,0.2))+
  labs(title="Principal Coordinate Analysis") + theme_minimal() +
  theme(plot.title=element_text(size=20, face="bold", hjust = 0.5))

g <- vector()
for (i in 1:99) {
  if (eixos[i,1] < -0.1 ) {
    g[i] <- "cluster 1"
  } else{
    g[i] <- "cluster 2"
  }
}
```

```
i = i+1
}

eixos[["grupos"]] <- as.factor(g)

pcoa_plot <- ggplot(eixos, aes(x= Axis.1, y= Axis.2, color = grupos)) +
  geom_point() +
  geom_mark_hull(concavity = 5, expand = 0, radius = 0, aes(fill = grupos), alpha = 0.3) +
  geom_text_repel(aes(label=rownames(eixos)), force = 2, size = 3) +
  xlab("PCo 1 (5.3%)") +
  ylab("PCo 2 (4.2%)") +
  scale_x_continuous(limits=c(-0.2,0.2)) +
  scale_y_continuous(limits=c(-0.2,0.2))+
  labs(title="Principal Coordinate Analysis") + theme_minimal() +
  theme(plot.title=element_text(size=20, face="bold", hjust = 0.5), legend.position = "none")
ggsave("pcoa.png", pcoa_plot, width = 16, height = 16, dpi = 300, units = 'cm', bg = "white")
ggsave("pcoa.tiff", pcoa_plot, width = 16, height = 16, dpi = 600, units = 'cm')
dev.off()
```